

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 61 № 4 2021 Июль—Август

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

*Журнал издаётся под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

Журнал “*Вопросы ихтиологии*” реферируется в Реферативном журнале ВИНИТИ,
Russian Science Citation Index (Clarivate Analytics)

Москва

ООО «Объединённая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2021
© Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
2021
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2021

Подписано к печати 09.12.2020 г. Дата выхода в свет 10.02.2020 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

Учредители: Российская академия наук, Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ №ФС77-80520
от 23 марта 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-068-20 ООО «Объединённая редакция»,

109028, г. Москва, Подкопаевский пер., д. 5, каб. 6

Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 61, Номер 4, 2021

Новый вид липаровых рода <i>Careproctus</i> (Liparidae) с северного склона Алеутской котловины (Берингово море)	
Н. В. Чернова, Е. В. Ведищева, А. В. Датский	375
Систематическое положение <i>Dolichopteryx rostrata</i> и ревизованная таблица для определения “длиннотелых” опистопротид (Opisthoproctidae)	
А. М. Прокофьев	384
Три новые поимки кардиналовых рыб (Arogoniidae) в северной части Бенгальского залива, Бангладеш	
К. А. Хабиб, М. Дж. Ислам, Н. Нахар, А. К. Нейоги, Т. Х. Фрейзер	393
Молодь <i>Amphelikturus dendriticus</i> (Syngnathidae) и специфика онтогенетической изменчивости вида	
А. М. Прокофьев	394
Аннотированный список ихтиофауны внутренних и прибрежных вод острова Сахалин. 2. Семейства Osmeridae–Scombroidae	
Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов	400
Распределение, структура популяций и некоторые биологические особенности рыб рода <i>Coilia</i> (Engraulidae) в дельте Меконга	
Е. П. Карпова, Э. Р. Аблязов, С. В. Куршаков, И. И. Чеснокова, Ку Нгуен Динь, Чыонг Ба Хай	401
Популяционная структура и рост сайки <i>Boreogadus saida</i> в море Лаптевых	
Л. И. Карамушко, Е. В. Расхожева, О. В. Карамушко	411
Особенности биологии налима <i>Lota lota</i> (Gadidae) нижнего течения Волги	
В. С. Болдырев	423
Экогеографические единицы и единицы запаса кеты <i>Oncorhynchus keta</i> Амурской зоогеографической провинции	
Л. А. Животовский, Е. В. Подорожнюк, С. Е. Кульбачный, М. В. Шитова, Т. А. Ракицкая, А. И. Никифоров, Г. А. Рубцова, К. И. Афанасьев	432
Сравнительная характеристика биологической структуры, состояния запасов и промыслового использования тихоокеанских лососей (<i>Oncorhynchus</i> , Salmonidae) Магаданского региона в конце XX–начале XXI веков	
М. Н. Горохов, В. В. Волобуев, А. А. Смирнов, А. В. Ямборко	441
Репродуктивная биология рыб-игл <i>Syngnathus typhle</i> и <i>S. abaster</i> из западной части Средиземного моря	
А. С. Родригес, А. Грау, Х. Кастро-Фернандес, И. Кастейон, Х. Террадос, Б. Моралес-Нин, П. Аречавала-Лонес	454
Вектор разделения пищевых ресурсов в изменчивости особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса <i>Barbus</i> (= <i>Labeobarbus</i>) <i>intermedius</i> в озёрах Тана, Лангано и Аваса, Эфиопия	
А. Н. Мироновский	455
Отдалённые последствия влияния медленных флуктуаций магнитного поля на эмбрионы плотвы <i>Rutilus rutilus</i> (Cyprinidae)	
В. В. Крылов, Ю. В. Чеботарева, Ю. Г. Изюмов	464
Наземные источники полиненасыщенных жирных кислот для аквакультуры	
М. И. Гладышев	471

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Биологическая характеристика уклейки *Alburnus alburnus* (Cyprinidae)
из водоёма-охладителя в бассейне реки Печора

Р. Р. Рафиков, Э. И. Бознак

486

Никогда не откусывай больше, чем можешь прожевать: сообщение
об амфихте, подавившемся морским сомом Мадаманго

Р. Менезес, Дж. М. Фигейредо-Фильё, М. А. Кунья-Нето, Р. С. Роса

490

НЕКРОЛОГ

Памяти Аркадия Владимировича Балушкина (14.01.1948–11.02.2021)

О. С. Воскобойникова, Н. В. Чернова

491

УДК 597.58 Liparidae

НОВЫЙ ВИД ЛИПАРОВЫХ РОДА *CAREPROCTUS* (LIPARIDAE) С СЕВЕРНОГО СКЛОНА АЛЕУТСКОЙ КОТЛОВИНЫ (БЕРИНГОВО МОРЕ)

© 2021 г. Н. В. Чернова¹ *, Е. В. Ведищева², А. В. Датский²

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: nchernova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2020 г.

После доработки 11.01.2021 г.

Принята к публикации 11.01.2021 г.

Новый вид липаровых *Careproctus schmidti* sp. nov. описан из северо-западной части Берингова моря. Экземпляр пойман в мезобентали Алеутской котловины на глубине 852–862 м (голотип ЗИН № 56620 – самка *TL* 194 мм). От большинства карепроктов северной части Тихого океана его отличает комплекс признаков: большое число позвонков (63) и лучей в плавниках (*D* 56, *A* 50, *P* 34, *C* 10), наличие двух пар плевральных рёбер, сравнительно удлинённый (21% *SL*) грудной плавник с выемкой и короткой нижней лопастью (12% *SL*), две супрабранхиальные поры, простые зубы, голая кожа и чёрный перитонеум. По меристическим признакам карепрокт Шмидта сходен с тремя северотихоокеанскими видами, но от *C. colletti* отличается короткой нижней лопастью грудного плавника, уплощённым диском треугольных очертаний, более длинным жаберным отверстием; от *C. roseofuscus* – более низким телом, вентрально расположенным грудным плавником и анусом, расположенным сразу за диском; от *C. ambustus* – фиолетово-лиловой окраской, простыми зубами с острыми вершинами и меньшим их числом, вертикальным и выше расположенным жаберным отверстием, короткой нижней лопастью грудного плавника, формой диска и положением ануса. Наличие яйцеклада может свидетельствовать о сложном репродуктивном поведении (карцинофилия или другие типы репродуктивного комменсализма). Северо-западный склон Алеутской котловины, где пойман экземпляр *C. schmidti*, находится в зоне влияния Берингоморского склонового течения и сезонного апвеллинга, сопряжённого с подъёмом глубинных вод. Приводится состав ихтиоцены в районе поимки, включающий до 20 видов, с доминированием *Mastougiidae*.

Ключевые слова: карепрокт Шмидта *Careproctus schmidti* sp. nov., Liparidae, новый вид, Алеутская котловина, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875221040020

Семейство липаровых (Liparidae) насчитывает до 32 родов и более 400 видов (Chernova et al., 2004; Orr et al., 2019), распространённых преимущественно в умеренных и холодных морских водах и на глубинах океана. Отсутствие кожного вооружения и мягкое студенистое тело делают их трудным для изучения объектом. Систематика группы активно разрабатывается. Новые виды описывают и в настоящее время, в том числе из северной части Тихого океана (Orr, Maslenikov, 2007; Sakurai, Shinohara, 2008; Machi et al., 2012; Orr, 2012; Orr et al., 2015, 2020; Murasaki et al., 2017; Chernova et al., 2020; Matsuzaki et al., 2020). В семействе наиболее обширен род *Careproctus*, в котором насчитывают до 140 видов; в северной части Тихого океана обитают около 50 из них.

Настоящая статья посвящена описанию нового вида из северо-западной части Берингова моря. Экземпляр *Careproctus*, пойманный на континен-

тальном склоне Алеутской котловины (рис. 1), отличается от всех известных видов по комплексу признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Научно-исследовательские работы проводили в Западно-Берингоморской зоне промыслового районирования с борта НИС “ТИНРО” 26–28.09.2018 г. В районе с координатами 61°10′–61°37′ с.ш. 175°55′–176°52′ в.д. и охватом глубин 852–968 м было выполнено шесть траловых станций. В качестве орудия лова использовали донный трал ДТ/ТВ 27.1/24.4 с горизонтальным раскрытием 16 м, оснащённый мягким грунтопом; вставка из мелкой ячейной дели в траловом мешке имела шаг ячеи 10 мм. Продолжительность траления составляла 30 мин при скорости судна 2.3–2.4 узла.

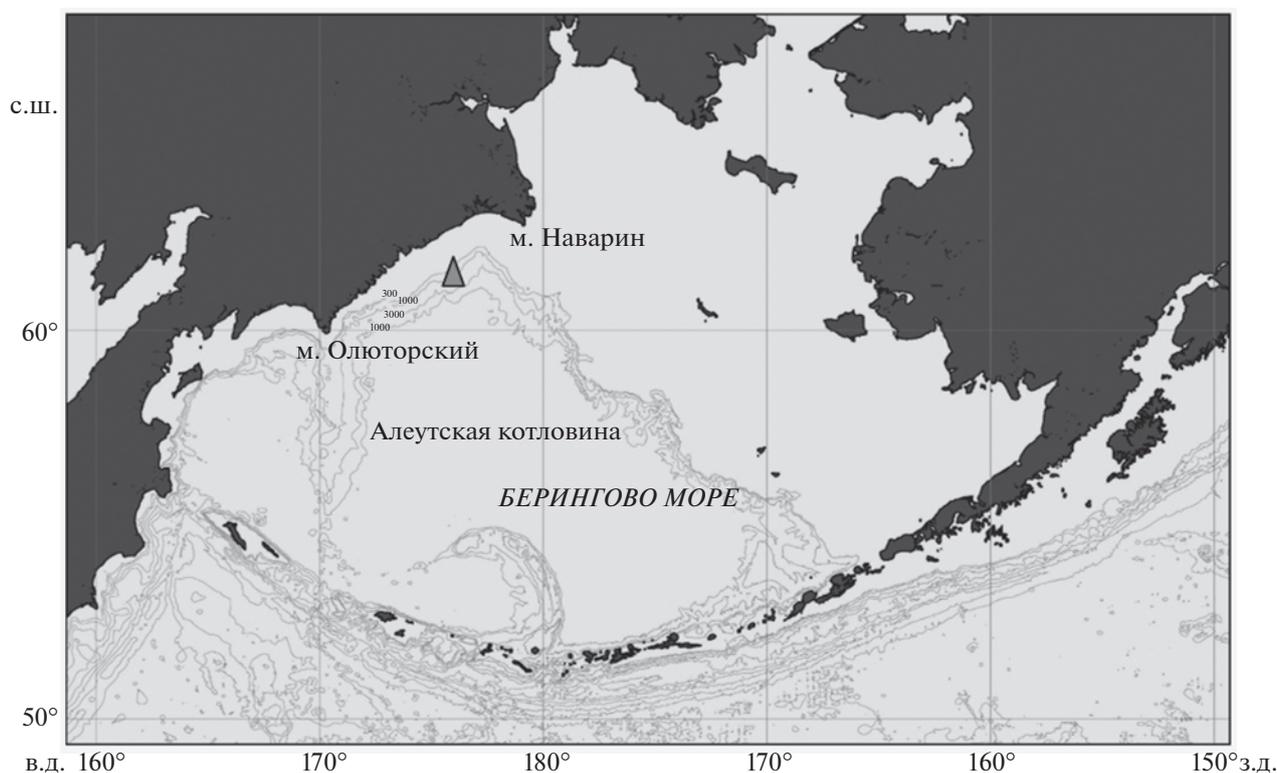


Рис. 1. Район поимки (▲) *Careproctus schmidtii* в Беринговом море; (—) — изобаты: 300, 1000, 3000 м.

Экземпляр после поимки сфотографировали и зафиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Дальнейшие работы осуществлены в ЗИН РАН. Измерения фиксированного экземпляра приведены относительно стандартной длины (*SL* — от вершины рыла до основания лучей хвостового плавника) и относительно длины головы (*c* — от вершины рыла до конца оперкулярной лопасти).

Положение семейства Liparidae в системе рыб (в отряде Cottiformes) принято по новейшим данным, согласно которым до ранга отряда поднят подотряд Cottoidei Berg, 1940 (Imamura, Yabe, 2002; Wiley, Johnson, 2010). Формула сенсорных пор приведена по Бёрку (Burke, 1930; Андрияшев, 2003). Зубы подсчитаны по методу Эйбла и МакАлистера (Able, McAllister, 1980). Формула грудного плавника (*P*) включает число лучей верхней лопасти (считая наиболее короткий луч выемки) и нижней его лопасти (Андрияшев, 2003). При сравнении с другими видами использовали признаки типовых экземпляров из первоописаний, поскольку широко распространённые виды могут представлять собой видовые комплексы, как это показано для *C. melanurus/C. ambustus* (Orr et al., 2020).

В сравнительных целях изучены экземпляры карепроктов из коллекций Университета штата Орегон (Oregon State University — OSU) и ЗИН РАН.

C. cypselurus (Jordan et Gilbert in Jordan, Evermann, 1898): OSU № 013014 — самка *TL* 265 мм, *SL* 233 мм, Берингово море, 60°45' с.ш. 179°28' з.д., 28.07.1983 г., судно 515, рейс 821, ст. 86.

C. melanurus Gilbert, 1892: OSU № 1925 — взрослый самец *TL* 213 мм, *SL* 196 мм, Орегон, “Fur Farm”, 17.03.1959 г.; OSU № 0747 — 1 экз. *TL* 151 мм, *SL* 136 мм, Орегон, “Yaquina №6606”, 08.06.1966 г., глубина 640–650 м.

C. roseofuscus Gilbert et Burke, 1912: ЗИН № 56432 — самец *TL* 180 мм, *SL* 157 мм и самка *TL* 165 мм, *SL* 146 мм, Охотское море, 57°46' с.ш. 151°24' в.д., глубина 209–207 м, 16.08.2006 г., “Капитан Маламуд”, трал 154, коллектор М.В. Назаркин, определил Д.Л. Питрук.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Careproctus schmidtii sp. nov. — карепрокт Шмидта (рис. 2)

Голотип. ЗИН № 56620 — самка с незрелой икрой, *TL* 194 мм, *SL* 169 мм; Берингово море, 61°20'–61°22' с.ш. 176°17'–176°18' в.д., глубина 852–862 м, 26.09.2018 г., НИС “ТИНРО”, трал 96, температура у дна 3.1°C, коллектор Е.В. Ведищева.

Диагноз. Позвонков 63, *D* 56, *A* 50, *P* 34, *C* 10. Плевральных ребёр две пары. Зубы простые. Пор 2–6–7–2. Грудной плавник расположен вен-

трально: его верхний луч находится на уровне рта. Верхняя лопасть *P* удлинена (21% *SL*); нижняя лопасть *P* короче его верхней лопасти (12% *SL*). Диск 4% *SL* (16% *c*), уплощённый. Нет промежутка между задним краем диска и анусом. Жаберная щель немного не доходит до основания грудного плавника, её длина в 1.4 раза больше глаза. Кожа голая. Окраска лиловая с сиреневым оттенком, конец хвостовой части и края плавников чёрные, перитонеум чёрный.

Этимология. Вид назван в честь Петра Юльевича Шмидта (1872–1949) – русского и советского зоолога и ихтиолога, сотрудника Зоологического музея АН СССР (ныне ЗИН), автора сводных работ по фауне рыб дальневосточных морей (Шмидт, 1904, 1948, 1950).

О п и с а н и е. Тело довольно низкое, удлинённое, его высота содержится 5.0 раза в *SL*. Дорсальный контур полого снижается назад от начала *D*. Голова большая и сжатая с боков: её длина содержится 3.9 раза в *SL*, а высота в 1.7 раза больше ширины. Глаз содержится 4.5 раза в *c*, зрачок круглый. Межглазничное расстояние в 1.7 раза больше глаза. Рыло закруглённое, слабо выдаётся над верхней челюстью, его длина в 1.6 раза больше глаза. Рот горизонтальный; ротовая щель достигает вертикали начала глаза, задний конец верхней челюсти – вертикали заднего края зрачка. Нижняя челюсть несколько короче верхней челюсти. Зубы простые, мелкие, задние в рядах заострённые; на каждой челюсти образуют не менее 30 косых рядов, по четыре–пять зубов в полных рядах спереди. Жаберное отверстие вертикальное, вниз немного не доходит до основания верхнего луча *P* (на 1/2 диаметра глаза); его длина в 1.4 раза больше глаза (рис. 2г, 2д). Оперкулярная лопасть широко треугольная и закруглена на вершине; оперкулярный отросток направлен назад, его конец находится на уровне нижнего края глаза. Сенсорных пор 2–6–7–2. Подбородочные поры не сближены (рис. 2б).

Рентгенограмма. (рис. 3). Позвонок, включая уростилярный, 63 (10 + 53), лучей *D* 56, *A* 50, *C* 10 (5/5). Плевральных рёбер две пары на последних предхвостовых позвонках. Птеригофор 1-го луча *D* расположен между невральными отростками 4-го и 5-го позвонков. Свободных *interneuralia* 2, между невральными отростками 2-го и 3-го, 3-го и 4-го позвонков. Лучей *D* в предхвостовом отделе семь. Один птеригофор (с лучом *A*) перед 1-м гемальным отростком. Гипуральная пластинка дистально разделена щелью.

Грудные плавники низко расположены: верхний луч на уровне рта, основание нижнего луча под передней половиной глаза. Лучей *P* 34 (27 + 7). Верхняя лопасть удлинена (21% *SL* и 81% *c*) и достигает 6–7-го луча анального плавника. Нижняя лопасть *P* заметно короче верхней лопасти (12%

SL и 46.5% *c*); её лучи разделены на 2/3 длины и слегка утолщены; наиболее удлинённый (6-й снизу) луч достигает вертикали 2/3 заглазничного расстояния. Выемка правого и левого грудных плавников мелкая: длина наиболее короткого (8-го снизу) луча составляет 9 и 10% *SL* (35 и 37% *c*). Плавниковые мембраны грудных плавников впереди диска разделены (не образуют поперечную складку).

Спинной и анальный плавники невысокие; анальный расширяется в передней трети своей длины, спинной – в средней трети, каждый не превышает половину высоты этих участков тела. *D* и *A* соединены с хвостовым плавником примерно на 40% его длины.

Диск уплощённый и небольшой (4% *SL*, 16% *c*), треугольных очертаний; его центральная часть крупная, краевая часть узкая; мускулатура слабо развита, кожная кайма тонкая и завернута внутрь. Анус открывается сразу за диском (нет промежутка от заднего края диска до ануса) и находится на вертикали заднего края глаза. Расположенный за анусом яйцеклад трубчатый (рис. 2б, 2в), его длина 4% *SL*. Расстояние от ануса до начала *A* в 1.6 раза больше длины от подбородка до ануса. Кожа голая. При жизни покровы тела студенистые.

Голотип – молодая самка (стадия зрелости гонад III), диаметр незрелых икринок в яичниках не превышает 1 мм.

Измерения, в % *SL* (% *c*): длина головы 25.4, ширина головы 11.8 (46.5), длина рыла до края орбиты 8.9 (34.9), диаметр открытой части глаза 5.6 (22.1), диаметр орбиты 6.5 (25.6), заглазничное расстояние от края глаза до конца оперкулярной лопасти 11.8 (46.5), межглазничное расстояние 9.8 (38.4), длина верхней челюсти 11.8 (46.5), ширина рта 9.8 (38.4), длина жаберного отверстия 8.0 (31.4), высота головы 20.1 (79.1), наибольшая высота тела 20.1 (79.1), высота у начала *A* 20.1 (79.1), антедорсальное расстояние 28.7 (112.8), антеанальное расстояние 34.3 (134.9), расстояние от вершины нижней челюсти до ануса 12.4 (48.8), то же до диска 7.2 (28.4), длина диска 4.1 (16.3), его ширина 3.0 (11.9); расстояния: от ануса до начала *A* 19.5 (76.7), от диска до ануса 0, от вершины нижней челюсти до симфизиса *P* 5.9 (23.3); длина грудного плавника: верхней лопасти 20.7 (81.4), короткого луча выемки 9.5 и 8.9 (37 и 35), нижней лопасти 11.8 (46.5).

Окраска при жизни лиловая с сиреневым отливом (рис. 2а). Область предкрышки и брюшко выглядят тёмными из-за чёрной выстилки жаберной и брюшной полостей. Конец хвостовой части и края плавников чёрные, грудной плавник черноватый. После фиксации экземпляра красные тона окраски исчезают, чёрная меланофорная пигментация сохраняется (рис. 2г). Кожа вокруг рта и область жаберного отверстия, низ голо-



Рис. 2. *Careproctus schmidti* sp. nov. — самка TL 194 мм, SL 169 мм, голотип ЗИН № 56620 до (а, б) и после (в, д) фиксации: а, г — вид сбоку; б — подбородочные поры не сближены, за диском расположен трубчатый яйцеклад; в — диск уплощённый, треугольных очертаний, анус и яйцеклад расположены сразу за диском; д — голова: грудной плавник низко расположен, жаберное отверстие не достигает его верхнего луча.



Рис. 3. Рентгенограмма голотипа *Careproctus schmidti* sp. nov.: плевральные рёбра развиты на двух предхвостовых позвонках.

вы и диск серые; внутренняя поверхность грудных плавников черноватая. Ротовая полость тёмно-серая, жаберная полость и перитонеум чёрные.

Сравнительные замечания. Новый вид отличается от большинства карепроктов северной части Тихого океана комплексом признаков, перечисленных в диагнозе. По счётным признакам он наиболее сходен с тремя северотихоокеанскими карепроктами — *C. colletti* Gilbert, 1896, *C. roseofuscus* и выделенным недавно *C. ambustus* Orr, 2020. Характерным признаком *C. colletti*, описанного из вод к югу от п-ова Аляска, является заметно удлинённая нижняя лопасть грудного плавника, значительно превышающая по длине лучи его верхней лопасти, маленькое (меньше диаметра глаза) жаберное отверстие и глубоко вогнутый (чашевидный) диск (Gilbert, 1896). У экземпляра *C. schmidti*, напротив, нижняя лопасть грудного плавника короче его верхней лопасти; жаберное отверстие больше глаза (в 1.4 раза), диск уплощённый.

C. roseofuscus, описанный из Охотского моря от о-ва Сахалин, сходен с карепроктом Шмидта строением грудного плавника, нижняя лопасть которого не удлинена. В отличие от *C. schmidti* у него меньше основных лучей *C* (8 против 10); анус открывается не сразу за диском, а отстоит от него на расстояние (6% *SL*), сходное с диаметром диска (5.5% *SL*) (Gilbert, Burke, 1912a). У изученных

для сравнения экземпляров *C. roseofuscus* (рис. 4), помимо перечисленных различий, тело листо-видно сжатое с боков и очень высокое (наибольшая высота содержится 3.4 раза в *SL* против 5.0 раза у *C. schmidti*, составляя 29–31% *SL* против 20%); грудной плавник расположен латерально — его верхний луч находится на уровне глаза (у *C. schmidti* — на уровне рта); диск почти в два раза крупнее (7.5–8.4 против 4.1% *SL*), расстояние от подбородка до ануса в два раза больше (23–27 против 12% *SL* у *C. schmidti*).

От *C. ambustus* наш вид отличается комплексом признаков. У *C. ambustus* челюстные зубы слабо трёхлопастные и мелкие (образуют 23–45 косых рядов по 11–27 зубов), диск продольно-овальный и вогнутый, анус открывается на некотором расстоянии от диска (равном примерно 1/3 длины диска); нижняя лопасть *P* по длине почти равна верхней лопасти (в среднем соответственно 16.7 и 18.5% *SL*) (Orr et al., 2020. Table 1). Голотип *C. ambustus*, пойманный в Тихом океане к югу от о-ва Амля (Алеутский архипелаг) на глубине 330 м, имеет розово-красную кожу с оранжевым оттенком (Orr et al., 2020. Fig. 2); спина у него горбатая в средней части тела (высота тела в этой области заметно больше высоты у затылка); жаберное отверстие косое и низко расположено (его верхний край на уровне нижнего края глаза); оперкулярный отросток направлен вентрально и заходит заметно ниже орбиты. У *C. schmidti* челюстные зубы



Рис. 4. *Careproctus roseofuscus* – самка TL 165 мм, SL 146 мм, Охотское море, ЗИН № 56432.

простые с острыми вершинами (по четыре—пять в рядах), уплощённый диск имеет треугольные очертания, анус открывается сразу позади диска, нижняя лопасть *P* заметно короче верхней (12 против 21% *SL*); кожа фиолетово-лиловая, высота тела не повышается к середине его длины, жаберное отверстие вертикальное и выше расположено (начинается от уровня верхнего края глаза), оперкулярный отросток направлен каудально.

Прочие виды, более или менее сходные габитуально с карепроктом Шмидта, также отличаются от него: у *C. nigricans* Schmidt, 1950 зубы трёхлопастные, у *C. entomelas* Gilbert, 1896, *C. cryptocanthoides* Krasnyukova 1984, *C. bathycoetus* Gilbert, 1896 и *C. melanuroides* Schmidt, 1950 лучей в грудном плавнике меньше (26–28), у *C. longifilis* Garmann, 1892, *C. filamentosus* Stein, 1978 и *C. microstomus* Stein, 1978 иная формула пор (2–6–7–1) (Garmann, 1892; Gilbert, 1896; Шмидт, 1950; Stein, 1978; Красюкова, 1984).

Несколько новых видов карепроктотидов недавно описаны из Западной Пацифики: *C. iacchus* Kai, Tohkairin, Fujiwara et Hamatsu, 2018, *C. kamikawai* Orr, 2012, *C. lycopersicus* Orr, 2012, *C. nelsoni* Orr,

2016, *C. notosaikaiensis* Kai, Ikeguchi et Nakabo, 2011, *C. rotundifrons* Sakurai et Shinohara, 2008, *C. shigemii* Matsuzaki, Mori, Kamiunten, Yanagimoto et Kai, 2020, *C. staufferi* Orr, 2016, *C. surugaensis* Murasaki, Takami et Fukui, 2017. У всех этих видов зубы трёхлопастные и число позвонков меньше, чем у *C. schmidti*, – от 42 до 58 против 63 (Sakurai, Shinohara, 2008; Kai et al., 2011, 2018; Orr, 2012, 2016; Murasaki et al., 2017; Matsuzaki et al., 2020). У глубоководных видов *C. pulcher*, *C. globulus*, *C. lapereusei* и *C. brevipectoralis*, описанных из района пролива Буссоль Курильского архипелага (Chernova et al., 2020), позвонков также меньше – 46 или 55–57 против 63 у *C. schmidti*.

В географическом отношении большая часть северотихоокеанских карепроктотидов известна из более южных, чем *C. schmidti*, районов: из Японского и Охотского морей, от Курильских о-вов, Юго-Восточной Камчатки, Алеутских о-вов, из зал. Аляска, от побережья Орегона и Калифорнии (Chernova et al., 2004). В северо-западной части Берингова моря на континентальном склоне южнее м. Наварин отмечены немногие виды: *C. colletti*, *C. cypselurus*, *C. furcellus* Gilbert et Burke, 1912,

C. melanurus, *C. ostentum* Gilbert, 1896, *C. rastrinus* Gilbert et Burke, 1912 и *C. simus* Gilbert, 1896 (Балыкин, Токранов, 2010; Парин и др., 2014). Все они также отличаются от нового вида. У *C. cypselurus*, описанного из западной части Берингова моря (к северу от о-ва Богослов Алеутской гряды), позвонков больше (65–70 против 63), зубы простые, но очень мелкие, грудной плавник лишён выемки, анус отстоит от диска на заметное расстояние, равное половине заглазничного промежутка (Jordan, Gilbert in Jordan, Evermann, 1898. P. 2866; наши данные: OSU № 013014). У типового экземпляра *C. furcellus*, согласно первоописанию, голова приплюснутая (её ширина 17 против 12% *SL* у *C. schmidti*); межглазничное расстояние широкое (14 против 10% *SL*), тело заметно выше (27 против 20% *SL*), диск больше (6 против 4% *SL*), голова и передняя часть тела полностью розовые (Gilbert, Burke, 1912b). У типовых экземпляров *C. melanurus* (из вод Орегона и Калифорнии) перитонеум серебристый с чёрным крапом, диск очень мал и составляет 3/5 диаметра глаза (Gilbert, 1892). Кроме того, жаберное отверстие у *C. melanurus* косое и низко расположено (его верхний край ниже уровня глаза), анус открывается на небольшом расстоянии за диском, а нижняя лопасть *P* (в среднем 16.7% *SL*) по длине сходна с его верхней лопастью (18.5% *SL*) (Ogg et al., 2020). У *C. ostentum* зубы трёхлопастные, диск очень мал (~1.3% *SL*), лучей *C* 8, перитонеум серебристый (Gilbert, 1896). У *C. rastrinus* кожа густо усеяна шипиками, перитонеум серебристый. У *C. simus* зубы трёхлопастные, перитонеум светлый (Gilbert, 1896).

Распространение. Голотип *C. schmidti* пойман в западной части Берингова моря к юго-западу от м. Наварин, в мезобентали на глубине 852–862 м. Район расположен на северном склоне Алеутской котловины, изолированной от остальных вод Тихого океана Алеутской грядой и подводными хребтами Ширшова и Бауэрса. Участок находится в зоне влияния Берингоморского склонового течения, переносящего водные массы от юго-востока Берингова моря вдоль его склона в северо-западном направлении (Stabeno et al., 1999; Panteleev et al., 2012). В летний период здесь формируется ветровой апвеллинг, сопряжённый с подъёмом глубинных вод (Андреев, 2019). Условия обитания вида, таким образом, иные по гидрологическим характеристикам, чем у карепроктов из Охотского и Японского морей, каждое из которых отличается по степени изолированности от других акваторий Тихого океана и по особенностям гидрологии.

Ихтиоцен мезобентали в районе поимки *C. schmidti*, по результатам шести донных тралений, включает до 20 видов. Основу численности составляют макрусы (Macrouridae): малоглазый *Albatrosia pectoralis* (Gilbert, 1892), пепельный *Coryphaenoides cinereus* (Gilbert, 1896) и чёрный

C. acrolepis (Bean, 1884). Обычны были миктофовые (Myctophidae) *Stenobranchius leucopsarus* (Eigenmann et Eigenmann, 1890) и *S. nannochir* (Gilbert, 1890), липаровые (Liparidae) *Elassodiscus* sp. и *Paraliparis* sp., психролотовые (Psychrolutidae) *Psychrolutes phricus* Stein et Bond, 1978, батилаговые (Bathylagidae) *Pseudobathylagus milleri* (Jordan et Gilbert, 1898) и стомиевые (Stomiidae) *Chauliodon macouni* Bean, 1890. Из головоногих моллюсков в уловах преобладал кальмар *Gonatus madokai* (Okutani, 1977).

В улове трала, которым был пойман карепрокт Шмидта, численно преобладали два вида – пепельный *C. cinereus* и малоглазый *A. pectoralis* макрусы (75.7 и 18%). Доли в улове чёрного макруса *C. acrolepis*, липарид *Elassodiscus* sp. (два вида) и *Paraliparis* sp., а также батилага Миллера *P. milleri* составляли ~1% (каждого вида). Единично встретились: фиолетовый скат *Bathyraja violacea* (Suvofov, 1935) (Arhynchobatidae), тихоокеанский хаулиод *C. macouni*, темнопёрый *S. nannochir* и светлопёрый *S. leucopsarus* стенобрахи, луковидный онейрод *Oneirodes bulbosus* Chapman, 1939 (Oneirodidae), аляскинский шипошк *Sebastolobus alascanus* Bean, 1890 (Sebastidae), белорылый психролот *P. phricus*; бельдюговые – берингийский ликод *Lycodes beringi* Andriashev, 1935, лиценхел Ратманова *Lycenchelys ratmanovi* Andriashev, 1955, *Lycenchelys* sp., *Bothrocarina* sp. (Zoarcidae), а также длиннопёрая малоротая камбала *Glyptocephalus zachirus* Lockington, 1879 (Pleuronectidae). Все эти виды отмечали и ранее в Западно-Берингоморском промысловом районе Берингова моря (Балыкин, Токранов, 2010; Парин и др., 2014).

Биология. Среди характерных особенностей *C. schmidti* обращает на себя внимание наличие у самки яйцеклада, что может свидетельствовать о сложном репродуктивном поведении особей этого вида. Биология липарид изучена недостаточно, но для ряда представителей семейства известны случаи репродуктивного комменсализма. Для арктического *C. fulvus* Chernova, 2014 из Карского моря описана спонгиофилия: развитие икры в парагастральной полости стеклянных губок *Schaudinnia rosea* (Hexactinellida: Rossellidae) (Чернова, 2014). Более широко известна карцинофилия (Андряшев, 2003) – репродуктивный комменсализм карепроктов и крабоидов семейства Lithodidae (Decapoda, Reptantia) (Pacc, 1950; Hunter, 1969; Parrish, 1972; Somerton, Donaldson, 1998; Полтев, Мухаметов, 2009; Полтев, 2013). Карцинофилия имеет антитропическое распространение: наблюдается у видов, обитающих в северной части Тихого океана, а также в юго-восточных районах Пацифики и Атлантики. Среди северотихоокеанских видов карцинофилия известна для *C. melanurus*, *C. cypselurus*, *C. furcellus* и *C. rastrinus*. Оплодотворение у них внутреннее. Самки при помощи яйцеклада

откладывают икру под карапакс крабоидов, где проходит эмбриональное и личиночное развитие. Инкубационный период у карепроктов продолжительный (занимает несколько месяцев), и карцинофилия увеличивает выживаемость молоди. По всей видимости, *C. schmidti* также входит в группу рыб, проявляющих заботу о потомстве.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам ТИНРО за помощь в сборе материала в период проведения морских экспедиционных исследований в Беринговом море. Авторы благодарны А.М. Сытову (ВНИРО) за выполнение карты-схемы места поимки описанного в статье вида, а также В.В. Розовой и В.В. Пальм (ЗИН РАН) за помощь по каталогизации материала. Особую признательность авторы выражают Д.Л. Питруку (Приморский океанариум – филиал ННЦМБ ДВО РАН) за ценные советы при обсуждении материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа первого автора выполнена в рамках государственной темы ЗИН РАН № АААА-А19-119020790033-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.Г. 2019. Циркуляция вод в северо-западной части Берингова моря по спутниковым данным // Исследование Земли из космоса. № 4. С. 40–47. <https://doi.org/10.31857/S0205-96142019440-47>
- Андрияшев А.П. 2003. Липаровые рыбы (Liparidae, Scorpaeniformes) Южного океана и сопредельных вод // Исследования фауны морей. Т. 53 (61). СПб.: Изд-во ЗИН, 478 с.
- Балыкин П.А., Токранов А.М. 2010. Ихтиофауна и рыболовство северо-западной части Берингова моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 17. С. 48–65.
- Красюкова З.В. 1984. Новые виды липаровых рыб (Scorpaeniformes, Liparidae), описанные П.Ю. Шмидтом по материалам Курило-Сахалинской экспедиции Зоологического института Академии наук СССР (1947–1949) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 127. С. 5–16.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России – аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Полтев Ю.Н. 2013. О карцинофилии рыб рода *Careproctus* (Scorpaeniformes: Liparidae) в водах юго-восточного Сахалина (Охотское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 4. С. 450–458. <https://doi.org/10.7868/S0042875213030090>
- Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н. 2009. К вопросу о карцинофилии видов рода *Careproctus* (Scorpaeniformes: Liparidae) у северных Курильских островов // Биология моря. Т. 35. № 2. С. 132–139.
- Расс Т.С. 1950. Замечательный случай биологической связи рыбы и краба // Природа. № 7. С. 68–69.
- Чернова Н.В. 2014. Новый вид рода *Careproctus* (Scorpaeniformes: Liparidae) из Карского моря с замечаниями о спонгиофилии – репродуктивном комменсализме рыб и губок (Rossellidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 508–519. <https://doi.org/10.7868/S0042875214050038>.
- Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской Империи. СПб.: Изд-во Императ. рус. геогр. о-ва, 466 с.
- Шмидт П.Ю. 1948. Рыбы Тихого океана: очерк современных теорий и воззрений на распространение и развитие фауны рыб Тихого океана. М.: Пищепромиздат, 123 с.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Able K.W., McAllister D.E. 1980. Revision of the snailfish genus *Liparis* from Arctic Canada // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. № 208. i–viii+52 p.
- Burke C.V. 1930. Revision of the fishes of the family Liparidae // Bull. US Nat. Mus. № 150. 204 p.
- Chernova N.V., Stein D.L., Andriashev A.P. 2004. Family Liparidae Scopoli 1777 – snailfishes // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes. № 31. P. 1–72.
- Chernova N., Thiel R., Eidus I. 2020. Four new species of *Careproctus* (Cottoidei: Liparidae) from the deep-water vicinity of the southern Kurile Islands (Western North Pacific) // Zootaxa. V. 4821. № 1. P. 071–087. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4821.1.3>.
- Garman S. 1892. The Discoboli. Cyclopteridae, Liparopsidae, and Liparididae // Mem. Mus. Comp. Zool. V. 14. Pt 2. P. 1–96+ Pls. 1–13.
- Gilbert C.H. 1892. Descriptions of thirty-four new species of fishes collected in 1888 and 1889, principally among the Santa Barbara Islands and in the Gulf of California // Proc. US Nat. Mus. V. 14. Scientific results of explorations by the U.S. Fish Commission steamer Albatross. № 880. P. 539–566.
- Gilbert C.H. 1896. The ichthyological collections of the steamer Albatross during the years 1890 and 1891 // US Comm. Fish and Fisheries. Rept. Commissioner. V. 19. № 6. P. 393–476.
- Gilbert C.H., Burke C.V. 1912a. New cyclogasterid fishes from Japan // Proc. US Nat. Mus. V. 42. P. 351–380.
- Gilbert C.H., Burke C.V. 1912b. Fishes from Bering Sea and Kamchatka // Bull. Bureau Fish. V. 30. № 754. P. 31–96.
- Hunter C.J. 1969. Confirmation of symbiotic relationship between liparid fishes (*Careproctus* spp.) and male king crab (*Paralithodes camtschatica*) // Pacif. Sci. V. 23. № 4. P. 546–547.
- Imamura H., Yabe M. 2002. Demise of the Scorpaeniformes (Actinopterygii: Percomorpha): an alternative phylogenetic hypothesis // Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 53. № 3. P. 107–128.
- Jordan D.S., Evermann B.W. 1898. The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America north of the Isthmus of Panama. Pt. 3 // Bull. US Nat. Mus. № 47. i–xxiv + 2183a–3136 p.
- Kai Y., Ikeguchi S., Nakabo T. 2011. A new species of the genus *Careproctus* (Liparidae) from the Sea of Japan // Ichthyol. Res. V. 58. № 4. P. 350–354. <https://doi.org/10.1007/s10228-011-0241-3>

- Kai Y., Tohkairin A., Fujiwara K., Hamatsu T. 2018. *Careproctus iacchus*, a new variegated snailfish (Liparidae) from the Seas of Japan and Okhotsk // *Ibid.* V. 65. № 4. P. 417–422. <https://doi.org/10.1007/s10228-018-0626-7>
- Machi K., Nobetsu T., Yabe M. 2012. *Careproctus rausuensis*, a new liparid fish (Percomorphacea: Cottiformes), collected from Hokkaido, Japan // *Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. Ser. A. Suppl.* 6. P. 33–40.
- Matsuzaki K., Mori T., Kamiunten M., Kai Y., Yanagimoto T. 2020. A new species of *Careproctus* (Cottoidei: Liparidae) from the Sea of Okhotsk and a redescription of the blacktip snailfish *Careproctus zachirus* // *Ichthyol. Res.* V. 67. № 3. P. 399–407. <https://doi.org/10.1007/s10228-020-00734-w>
- Murasaki K., Takami M., Fukui A. 2017. *Careproctus surugaensis* sp. nov. (Liparidae), a new snailfish from Suruga Trough, Japan // *Ibid.* V. 65. № 2. P. 237–244 (2018). <https://doi.org/10.1007/s10228-017-0611-6>
- Orr J.W. 2012. Two new species of snailfishes of the genus *Careproctus* (Scorpaeniformes: Liparidae) from the Bering Sea and eastern North Pacific Ocean, with a redescription of *Careproctus ovigerus* // *Copeia.* V. 100. № 2. P. 257–265. <https://doi.org/10.2307/23273219>
- Orr J.W. 2016. Two new species of snailfishes of the genus *Careproctus* (Liparidae) from the Aleutian Islands, Alaska // *Ibid.* V. 104. № 4. P. 890–896. <https://doi.org/10.1643/CI-15-378>
- Orr J.W., Maslenikov K.P. 2007. Two new variegated snailfishes of the genus *Careproctus* (Teleostei: Scorpaeniformes: Liparidae) from the Aleutian Islands, Alaska // *Ibid.* V. 95. № 3. P. 699–710. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)2007\[699:TN-VSOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)2007[699:TN-VSOT]2.0.CO;2)
- Orr J.W., Kai Y., Nakabo T. 2015. Snailfishes of the *Careproctus rastrinus* complex (Liparidae): redescrptions of seven species in the North Pacific Ocean region, with the description of a new species from the Beaufort Sea // *Zootaxa.* V. 4018. № 3. P. 301–348. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4018.3.1>
- Orr J.W., Spies I., Stevenson D.E. et al. 2019. Molecular phylogenetics of snailfishes (Cottoidei: Liparidae) based on MtDNA and RADseq genomic analyses, with comments on selected morphological characters // *Ibid.* V. 4642. № 1, 79 p. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4642.1.1>
- Orr J.W., Pitruk D.L., Manning R. et al. 2020. New species of snailfish (Cottiformes: Liparidae) closely related to *Careproctus melanurus* of the Eastern North Pacific // *Copeia.* V. 108. № 4. P. 711–726. <https://doi.org/10.1643/CI2020008>
- Panteleev G., Yaremchuk M., Luchin V. et al. 2012. Variability of the Bering Sea circulation in the period 1992–2010 // *J. Oceanogr.* V. 68. P. 485–496. <https://doi.org/10.1007/s10872-012-0113-0>
- Parrish R. 1972. Symbiosis in the blacktail snailfish, *Careproctus melanurus*, and the box crab, *Lopholithodes foraminatus* // *Calif. Fish. Game.* V. 58. № 3. P. 239–240.
- Sakurai H., Shinohara G. 2008. *Careproctus rotundifrons*, a new snailfish (Scorpaeniformes: Liparidae) from Japan // *Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. Ser. A. Suppl.* 2. P. 39–45.
- Somerton D.A., Donaldson W. 1998. Parasitism of the golden king crab, *Lithodes aequispinus*, by two species of snailfish, genus *Careproctus* // *Fish. Bull.* V. 96. № 4. P. 871–884.
- Stabeno P.J., Schumacher J.D., Ohtani K. 1999. The physical oceanography of the Bering Sea // *Dynamics of the Bering Sea: a summary of physical, chemical, and biological characteristics, and a synopsis of research on the Bering Sea* / Eds. Loughlin T.R., Ohtani K. Sidney, British Columbia: North Pacific Marine Science Organization (PICES), 28 p. (<https://www.pmel.noaa.gov/pubs/outstand/stab1878/general.shtml>)
- Stein D.L. 1978. A review of the deepwater Liparidae (Pisces) from the coast of Oregon and adjacent waters // *Proc. Calif. Acad. Sci.* V. 127. P. 1–55.
- Wiley E.O., Johnson G.D. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups // *Origin and phylogenetic interrelationships of Teleosts* / Eds. Nelson J.S. et al. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. P. 123–182.

УДК 597.5

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *DOLICHOPTERYX ROSTRATA* И РЕВИЗОВАННАЯ ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ “ДЛИННОТЕЛЫХ” ОПИСТОПРОКТИД (ОPISTHOPROCTIDAE)

© 2021 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 12.11.2020 г.

После доработки 10.12.2020 г.

Принята к публикации 11.12.2020 г.

Приведено переописание редкого вида *Dolichopteryx rostrata*, показана ошибочность сближения этого вида с другим неотеническим представителем опистопротид – *Duolentops minuscula*. Несмотря на наличие ряда специфических для “длиннотелых” опистопротид черт в строении глаз, пигментации и других особенностях, *D. rostrata* рассматривается в составе рода *Dolichopteryx*, общей эволюционной чертой которого считается телескопизация глаза и склеротизация его наружной оболочки между передним и задним выростами роговицы. В связи с изменением родовой принадлежности *D. rostrata* уточнён ключ для определения родов и видов “длиннотелых” опистопротид.

Ключевые слова: опистопротиды, морфология, систематика, определение видов.

DOI: 10.31857/S0042875221040160

Вид *Dolichopteryx rostrata* Fukui et Kitagawa, 2006 был описан по единственному экземпляру *SL* 66.2 мм, пойманному в Северной Атлантике к западу от Гебридских островов (Fukui, Kitagawa, 2006a). Позже Парин с соавторами (Parin et al., 2009) привели краткое описание еще четырёх экземпляров *SL* 28.0–52.0 мм из Центральной Атлантики между 10° и 16° с. ш. и сообщили о существовании материалов по этому виду в немецких коллекциях, собранных в районе 8° ю. ш. – 17° с. ш. и 14°–35° з. д. (сами рыбы изучены не были). Ревизуя роды “длиннотелых” опистопротидных рыб, я отнёс этот вид к роду *Duolentops* Prokofiev, 2020 (типовой вид – *Dolichopteryx minuscula* Fukui et Kitagawa, 2006) (Прокофьев, 2020), основываясь исключительно на данных первоописания, так как материал по этому виду у меня отсутствовал. В первоописании наличествовали такие характерные общие признаки с типовым видом данного рода, как пузыревидные глаза с внутренней структурой линзовидной формы непосредственно под хрусталиком (Fukui, Kitagawa, 2006a. Fig. 1), устроенной точно так же, как на рисунке голотипа *D. minuscula* (Fukui, Kitagawa, 2006b. Fig. 1A); наличие “разлитой” меланофорной пигментации на хвостовом стебле, продолжающейся вперёд в виде двух супротивных полос меланофоров; неотения и близкие значения меристических признаков. Когда ревизия уже находилась в печат-

ти, мне посчастливилось обнаружить экземпляр длиннорылого долихоптерикса при разборе содержимого желудков алеписавров *Alepisaurus ferox*, добытых ярусным ловом в экваториальной Восточной Атлантике. Хотя идентификация этого экземпляра, имевшего очень длинное рыло и при *SL* 57.0 мм содержавшего зрелую икру, как *D. rostrata* казалась бесспорной, он имел ряд очень существенных отличий в строении глаз и пигментации тела в сравнении с первоописанием данного вида и определённо не мог быть помещён в род *Duolentops*. Благодаря любезности Дж. Маклейна (James MacLaine, Natural History Museum (BMNH), London), мне удалось ознакомиться с голотипом *D. rostrata*, после чего сомнения в конспецифичности моего экземпляра этому виду отпали. Оказалось, что в первоописании (Fukui, Kitagawa, 2006a) был допущен ряд ошибочных интерпретаций ключевых морфологических структур, что не позволяло правильно определить место этого вида в современной системе Opisthoproctidae. Настоящая статья посвящена переописанию *D. rostrata* и определению его реальной родовой принадлежности. Кроме того, поскольку в опубликованной мною определительной таблице (Прокофьев, 2020) этот вид был подчинён тезе 6(3), характеризующей род *Duolentops*, потребовалось переделать ключ для определения родов и видов “длиннотелых” опистопротид.



Рис. 1. *Dolichopteryx rostrata*, общий вид: а – голотип *SL* 66.2 мм, б – экземпляр *SL* 57 мм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные экземпляров приведены при их описании. Методика изучения и терминология описаны в работе Прокофьева (2020). Следует отдельно остановиться на определениях “телескопического” и “полутелескопического” глаза. При телескопическом глазе роговица сильно выпуклая, зрачок и хрусталик имеют громадные размеры, причём хрусталик целиком охвачен зрачком (“вдвинут” в зрачок), а глазное яблоко имеет удлинённую форму, за счёт чего хрусталик в большей степени удалён от сетчатки, что позволяет распределять собираемые им световые лучи на максимально большей поверхности сетчатки (Brauer, 1908). Полутелескопический глаз, описываемый для *D. rostrata*, характеризуется пузыревидным (т.е. не удлинённым) глазным яблоком, но при этом выпуклой роговицей, смещённым и направленным вверх хрусталиком, чего не наблюдается в случае нетелескопических глаз (у *Bathylychnops*, *Duolentops* и *Ioichthys*), где хрусталик занимает центральное положение, а роговица плоская. В описании признаки голотипа, отличающиеся от таковых у нового экземпляра, приведены в скобках. В тексте используются следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *sp. br* – жаберные тычинки наружного ряда первой дуги, *SL* – стандартная длина, СРТМ – средний морозильный рыболовный траулер.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Dolichopteryx rostrata Fukui et Kitagawa, 2006 (рис. 1–5)

М а т е р и а л. Голотип BMNH 2000.1.14.85, *SL* 66.2 мм, зрелая самка, 57°29' с.ш. 11°32' з.д., 600–0 м, 01.11.1999 (изучен по фотографиям в разных ракурсах). Нетиповой экземпляр ИО РАН б/№, *SL* 57 мм, зрелая самка, 01°58' ю.ш., 07°31' з. д., из желудка *Alepisaurus ferox* *SL* 1090 мм, СРТМ-8018, ярус № 2, 24.12.1971 г.

Д и а г н о з. Неотенический вид рода *Dolichopteryx* (максимальная известная *SL* 66.2 мм) с полутелескопическими глазами (глазное яблоко пузыревидное при выпуклой роговице и смещённом в зрачок хрусталике) без афокальной зоны, с бобовидными одноразмерными передним (шаровидное тело) и задним выростами роговицы, без дополнительного хрусталика и субсклеральных линз, но с обширной областью склеротизации наружной оболочки роговицы под хрусталиком, с полулунным участком белой (вероятно, светящейся) ткани по нижнему краю орбиты; с длинным рылом (19.6–25.4% *SL*); с широким скоплением крупных меланофоров под глазом, имеющим форму запятой, продолжающимся вперёд на боковую поверхность рыла; со сплошным скоплением тесно сидящих мелких меланофоров на хвостовом стебле, резко отличных от рассеянных крупных меланофоров в предшествующих отделах тела; с длинным тёмно окрашенным *P* и 40–42 позвонками.

О п и с а н и е. Все плавники сильно повреждены, в *D* не менее восьми лучей, *P* 14, в остальных плавниках даже приблизительный подсчет невозможен ввиду утраты части лучей (у голотипа *D* 9,

$A\ 8$, $P\ 14$, $V\ 12$, $C\ vii + 10 + 9 + ix$). В поперечном ряду на уровне начала D у голотипа около семи чешуй. Позвонков (миомеров) 42 (41). Рыло очень длинное (рис. 1), в 1.63 (1.95) раза превышает суммарную длину орбиты и посторбитальной части головы. Край $frontale$ над орбитой образует пластинчатый выступ. Вершина рыла отчётливо выступает перед нижней челюстью (у голотипа вершина рыла сломана). Зубы на $vomer$ мелкие, игловидные, расположены полоской до пяти рядов в ширину, на $dentale$ — ещё мельче, щетинковидные, однорядные. Жаберные тычинки (рис. 2, 3) расположены двумя разделёнными рядами на epi - и $ceratobranchiale$ жаберных дуг. Поверхность жаберных дуг между тычинками покрыта густой массой мукуса. В наружном ряду на первой жаберной дуге 3 + 7 крупных уплощённых тесно сидящих тычинок¹, в своём расширенном основании имеющих хрящевую центральную пластинку. Вершины тычинок вытянуты в узкие отростки, загнутые на конце (рис. 2а, 3а). Во внутреннем ряду имеются очень мелкие, трудно различимые тычинки, имеющие вид коротких филаментов или бугорков и расположенные широко разобщёнными группами (1 + 4 на $epibranchiale$ -1, 1 на сочленении epi - и $ceratobranchiale$, 2 + 1 + 3 на $ceratobranchiale$ -1); у отдельных наиболее развитых из них в основании прослеживается хрящевый центр (рис. 2б–2г, 3б). На $hypobranchiale$ -1 тычинки не обнаружены. На последующих жаберных дугах тычинки наружного ряда мельче, а во внутреннем, напротив, лучше развиты. В наружном ряду на второй жаберной дуге две бугорковидные и одна уплощённая и суженная к вершине (язычковидная) тычинка, на $ceratobranchiale$ -2 четыре язычковидные тычинки с оттянутыми и загнутыми на концах вершинами; на $hypobranchiale$ -2 две бугорковидные тычинки (рис. 2д). Во внутреннем ряду на второй дуге 4 + 8 мелких тычинок (верхние бугорковидные, нижние — короткие язычковидные) (рис. 2е).

Глаз полутелескопический — глазное яблоко пузыревидное, но роговица сильно выпуклая, хрусталик “вдвинут” в зрачок и направлен вверх; афокальная зона перед хрусталиком отсутствует (рис. 4). Передний вырост роговицы (шаровидное тело) бобовидный, расположен по переднему краю хрусталика, с хорошо выраженным “зеркальцем” (рис. 4б, 4в). Задний вырост роговицы по форме и величине сопоставим с передним (рис. 4в). Наружная оболочка глаза в вентральной части (под видимой снаружи частью хрусталика)

¹ В первоописании для *D. rostrata* указано гораздо большее число тычинок в наружном ряду на первой дуге (8 + 1 + 15) (Fukui, Kitagawa, 2006a. Table 1). У меня не было возможности пересчитать их у голотипа, однако по фотографии (рис. 3в) видно, что жаберных тычинок в наружном ряду на большей части длины $ceratobranchiale$ -1 немного, так что счёт, приводимый в первоописании, может быть завышен.

с обширным полем наружной склеротизации (между вентральными концами переднего и заднего выростов); другие склеротизированные структуры отсутствуют. У вентрального края орбиты имеется полоска легко отделяющейся молочно-белой (светящейся?) ткани (у голотипа она не определяется, возможно, сорвана) (рис. 4в, 4г).

Парные плавники в первоописании изображены одинаково длинными (Fukui, Kitagawa, 2006a. Fig. 1). В настоящее время V у голотипа сильно обломаны; концы лучей верхней половины P также обломаны, наибольшие лучи в нижней половине достигают начала V . V прикрепляются далеко впереди вертикали начала D (у голотипа — на 10 миомеров), на равном расстоянии от начал P и A . Начало A расположено за вертикалью конца основания D ². Жировой плавник у экз. $SL\ 57$ мм утрачен (у голотипа хорошо развит, прикрепляется позади вертикали конца основания A). Пилорических придатков два, редуцированы до небольших бугорков (рис. 5а). Как и голотип, экземпляр $SL\ 57$ мм является самкой со зрелой икрой, с хорошо отделяющимися отдельными икринками, диаметром около 0.8 мм.

Измерения экземпляра $SL\ 57$ мм, в % SL : длина головы 36.8, длина рыла 22.8, горизонтальный диаметр орбиты 6.6, длина нижней челюсти 7.0, максимальная и минимальная высота тела соответственно 8.8 и 7.0, предорсальное и преанальное расстояния соответственно 77.2 и 82.5.

Пигментация. Мелкоточечная меланофорная пигментация на нижней челюсти, по боковому краю рыла и вдоль костей подвеска, в глазничной области; в подглазничной области (рис. 4а) обширное скопление в форме запятой, состоящее из довольно крупных тесно расположенных меланофоров, протягивающееся вперёд до середины длины рыла. Участка рефлектирующей ткани под глазом нет. Довольно плотное скопление более мелких меланофоров в гулярной области на уровне глаза. Жаберные дуги не пигментированы. На теле меланофорная пигментация, представленная разноразмерными, в целом довольно крупными меланофорами, до вертикали основания V концентрирующимися вдоль краёв миосепт, далее назад — по всей поверхности миомеров. На хвостовом стебле очень плотная сплошная мелкоточечная меланофорная пигментация по всей поверхности. Пятен серебристой ткани или рефлектирующих участков на коже нет (рис. 5б, 5в). Срединная дорсальная миосепта не пигментирована. У голотипа сохранились остат-

² В первоописании указано, что «первый луч A расположен на вертикали восьмого луча D » (Fukui, Kitagawa, 2006a. P. 8), но это не так: если дорсальный и вентральный контуры хвостового стебля расположены параллельно друг другу, то основание первого луча A оказывается позади вертикали конца D (рис. 5б).

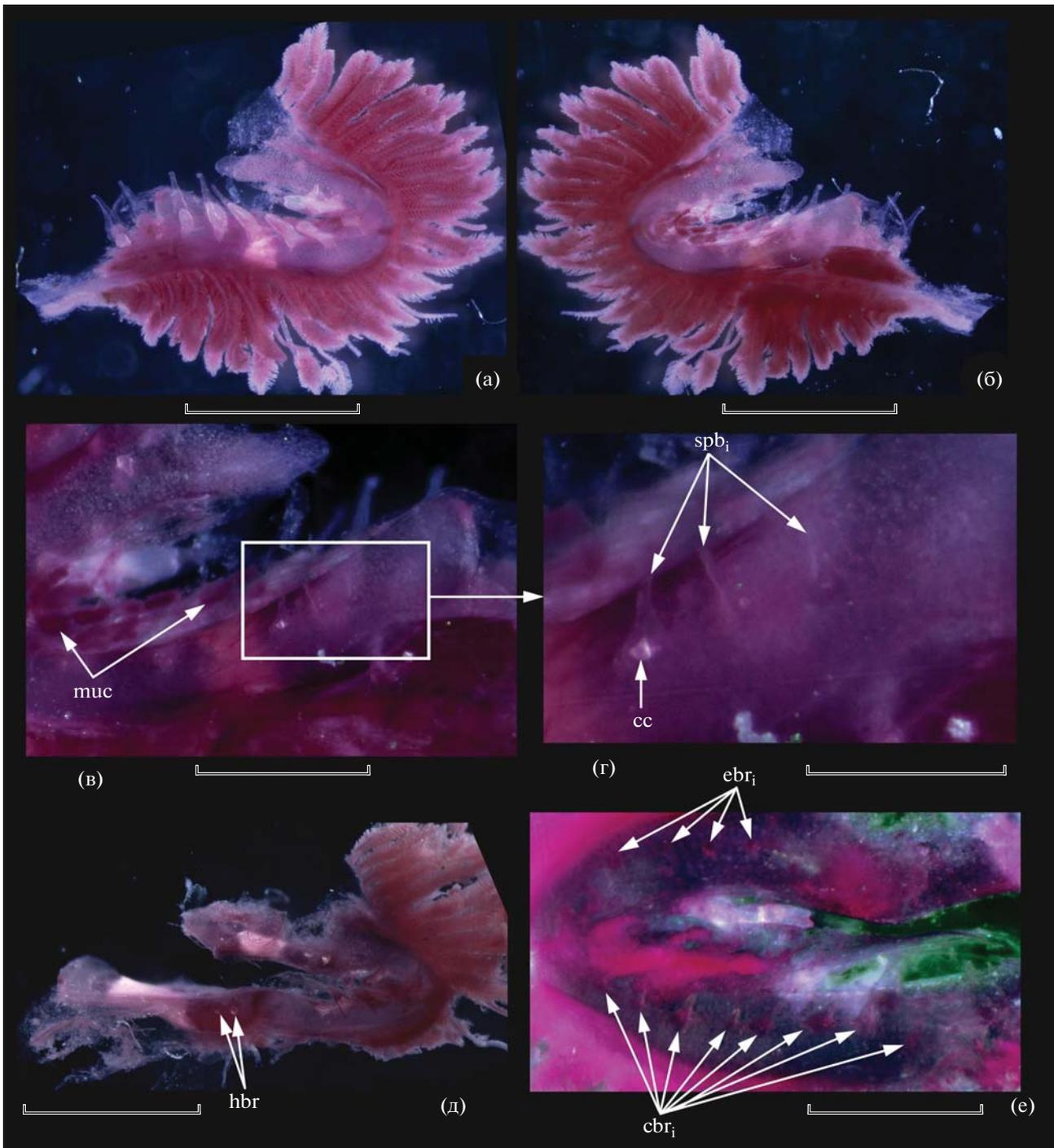


Рис. 2. *Dolichopteryx rostrata*, экземпляр SL 57 мм, жаберные тычинки первой (а–г) и второй (д, е) дуг: а – наружная сторона; б – внутренняя сторона; в, г – группа тычинок на внутренней стороне нижней части ceratobranchiale-1; д – вид дорсолатерально, е – внутренняя сторона (применён фильтр смещения баланса цвета для лучшей визуализации тычинок). cbr_i, ebr_i – соответственно жаберные тычинки внутреннего ряда на epi- и ceratobranchiale второй дуги; cc – хрящевой центр тычинки, hbr – тычинки на hypobranchiale-2, muc – скопления мукуса на жаберных дугах, spb_i – тычинки самой нижней группы внутреннего ряда на ceratobranchiale-1. Масштаб, мм: а, б, д – 1; в – 0.5; г, е – 0.25.

ки тёмноокрашенных чешуйных карманов. Лучи (и перепонка?) *P* пигментированы, остальных плавников, по-видимому, нет. В основаниях *D*, *A* и *P* развит мелкий меланофорный крап. Пери-

тонеум сплошь и густо пигментирован крупными отдельными меланофорами; перитонеальных пятен нет. Желудочно-кишечный тракт не пигментирован.

ОБСУЖДЕНИЕ

Dolichopteryx rostrata выделяется среди всех представителей группы “длиннотелых” опистопротид рядом специфических особенностей, а именно строением глаза, сочетающим в себе ряд примитивных и продвинутых черт, исключительно длинным рылом, редукцией пилорических придатков и специфической пигментацией. Среди перечисленных признаков филогенетически наиболее значимыми представляются особенности строения глаза, по которым данный вид не может быть однозначно отнесён к какому-либо из признаваемых в семействе родов. Несмотря на ряд очень примитивных черт, таких как пузыревидное глазное яблоко со слабо развитыми (бобовидными) выростами роговицы, как у наиболее примитивных в этом отношении родов *Ioichthys* и *Duolentops*, роговица у этого вида сильно выпуклая и наблюдается смещение хрусталика в зрачок, подобно *Dolichopteryx* и *Dolichopteroides* (рис. 4в). Необычной чертой глаза *D. rostrata*, ранее для “длиннотелых” опистопротид не отмечавшейся, является наличие под видимой частью хрусталика обширного поля поверхностной склеротизации, соединяющего вентральные концы переднего и заднего выроста роговицы. Гомология этого образования субсклеральной линзы *Duolentops* (рис. 6) неочевидна, однако оно определено гомологично утолщению склеры между выростами роговицы у *Dolichopteryx* (Прокофьев, 2020. Рис. 1е, 1ж), хотя и занимает много большую площадь. Впрочем, последняя особенность может объясняться слабым развитием роговичных выростов, которые у прочих *Dolichopteryx* сближены и задний из них смещён под передний (Прокофьев, 2020). Наличие у *D. rostrata* участка молочно-белой поверхностно расположенной ткани по вентральному краю орбиты сближает его с *D. anascopa* и *D. parini*. Другие черты сходства с этими видами включают длинные парные плавники (но начало *A* расположено за концом основания *D*, а не на его середине, как у *D. anascopa* и *D. parini*), наличие жирового плавника и отсутствие перитонеальных пятен (два последних признака, впрочем, отмечены и у некоторых других видов рода *Dolichopteryx* (Прокофьев, 2020)).

Характер пигментации тела у *D. rostrata* не имеет аналогов в пределах группы. Он определенно не сходен с пигментацией *Duolentops minuscula*, несмотря на то что в оригинальных описаниях этих видов (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b) пигментация изображена очень похоже. Хвостовой стебель *D. minuscula* несёт разлитую сливающуюся мелкодисперсную пигментацию, далее вперёд распадающуюся на две нечёткие супротивные продольные полосы; эпидермис выше и ниже миокоммы с рефлектирующими серебристыми участками (Прокофьев, 2020. Рис. 5а). Наличие

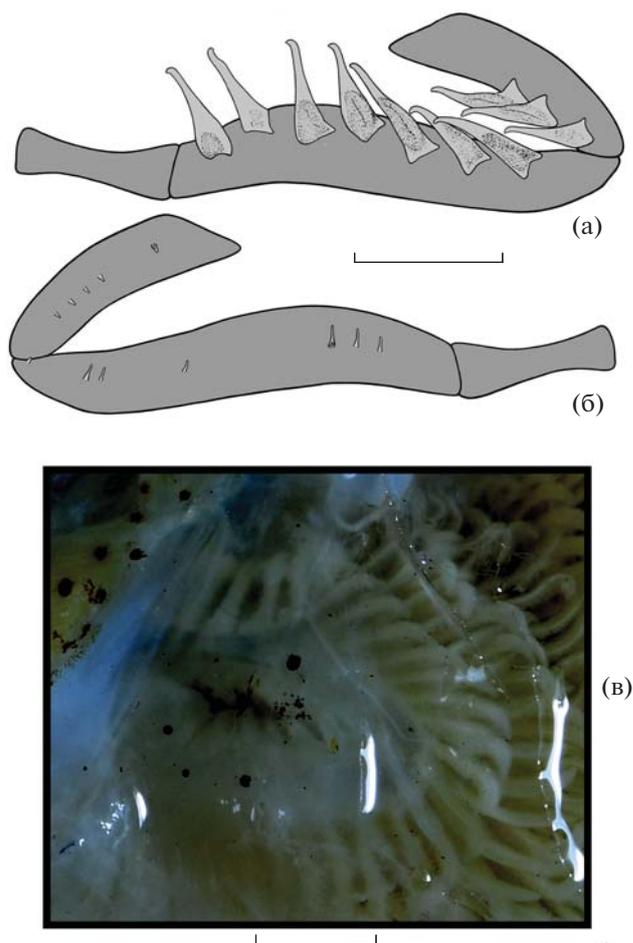


Рис. 3. *Dolichopteryx rostrata*, тычинки первой жаберной дуги: а, б – экз. *SL* 57 мм, схема расположения (а – наружный ряд, б – внутренний ряд); в – голотип, тычинки наружного ряда. Масштаб: 0.5 мм.

двух супротивных пигментных полос является характерной чертой молодежи *Dolichopteryx* и *Dolichopteroides* (серебристые рефлектирующие участки у неё либо отсутствуют, либо оформлены в виде чётко отграниченных серебристых пятен, обычно окаймлённых меланофорной пигментацией). У взрослых *Dolichopteryx* и *Dolichopteroides* подкожная пигментация отсутствует. Напротив, у *D. rostrata* подкожная пигментация очень похожа на таковую у молодежи *Ioichthys*, но резко отличается плотным скоплением мелких меланофоров на хвостовом стебле, совершенно не схожих с меланофорами на предшествующих участках тела (рис. 5б, 5в). Вопреки рисунку в первоописании (Fukui, Kitagawa, 2006a. Fig. 1), разобшённые супротивные полосы меланофоров на боках тела у *D. rostrata* отсутствуют.

Поскольку сходство *D. rostrata* с *D. minuscula* в строении глаза ограничивается только двумя плезиоморфиями (пузыревидная форма глазного яб-

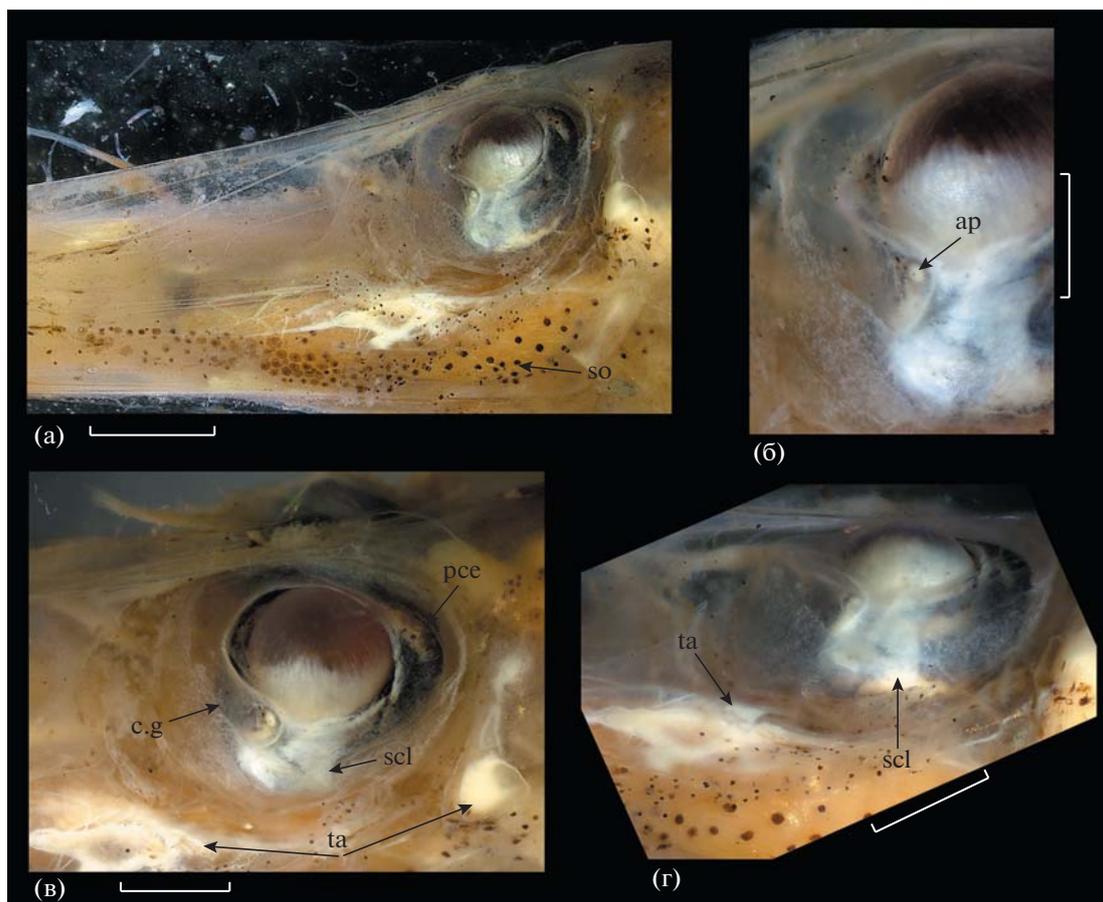


Рис. 4. Глаз *Dolichopteryx rostrata*, экземпляр *SL* 57 мм: а – общий вид и подглазничное скопление меланофоров; б – передний вырост роговицы, в – вид сбоку, г – вид снизу. ар – “зеркальце”, с.г – передний вырост роговицы, псе – задний вырост роговицы, scl – склеротизированный участок наружной оболочки глаза, so – подглазничное скопление меланофоров, та – белая (светящаяся?) ткань по нижнему краю орбиты. Масштаб, мм: а – 2, б–г – 1.

лока и слабое развитие роговичных выростов) и совершенно не включает апоморфные признаки (обособленные субсклеральные линзы у *Duolentops*, выпуклость роговицы, смещение хрусталика и наличие склеротизации наружной оболочки глаза между роговичными выростами у *D. rostrata*), и кроме того, *D. rostrata* лишён каких-либо других апоморфий *D. minuscula* (в строении жаберных тычинок (Прокофьев, 2020. Рис. 3) и пигментации), отнесение *D. rostrata* к роду *Duolentops* не может быть принято. Помимо неотении (которая вполне могла возникнуть независимо), единственной необычной чертой сходства между *D. rostrata* и *D. minuscula* является похожая форма пилорических придатков, при том что последние у *D. rostrata* сильно редуцированы (в отличие от *D. minuscula*: Прокофьев, 2020. Рис. 5в). На мой взгляд, это сходство может быть случайным.

Гораздо больше оснований сближать *D. rostrata* с *Dolichopteryx*, а примитивные по сравнению с другими видами данного рода черты строения

глаза расценивать как рекапитуляцию к предковому состоянию. Во всяком случае в строении глаза *D. rostrata* прослеживается характерное для *Dolichopteryx* направление специализации: выпуклость роговицы и смещение хрусталика, приводящие в итоге к телескопическому глазу, и развитие наружной склеротизации между роговичными выростами при отсутствии каких-либо обособленных склеротизаций, которые могли бы выполнять роль “дополнительного хрусталика”, свойственных родам *Bathylchnops* и *Duolentops*. Эту рекапитуляцию нельзя связывать с неотенизацией, поскольку у молоди других *Dolichopteryx* все характерные черты строения глаза уже сформированы при *SL* от 20 мм (Прокофьев, 2020).

Конечно, нельзя полностью отвергать возможность выделения *D. rostrata* в особый род, учитывая его своеобразие в пределах группы “длиннотелых” родов. Однако на настоящем уровне изученности данной группы это представляется преждевременным. Как отмечалось ранее (Прокофьев, 2020), род

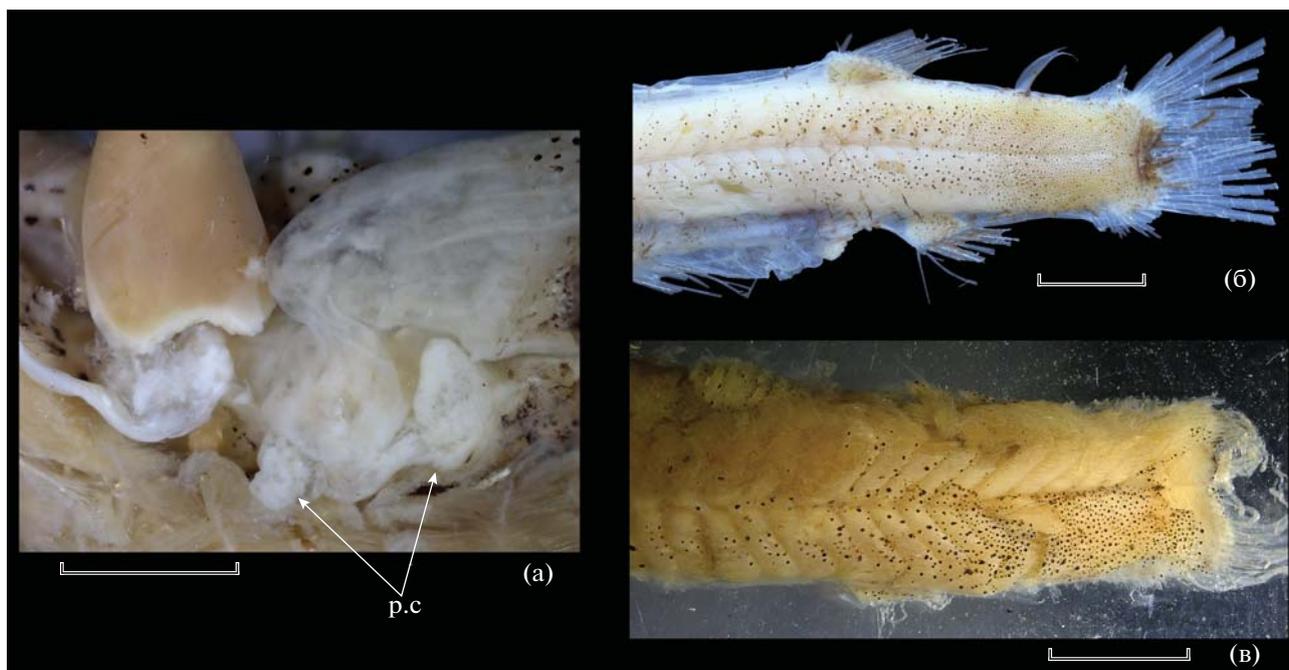


Рис. 5. Пилорические придатки (р.с) (а) и пигментация задней половины тела (б, в) *Dolichopteryx rostrata*: а, в – экземпляр SL 57 мм; б –голотип. Масштаб, мм: а – 1; б, в – 3.

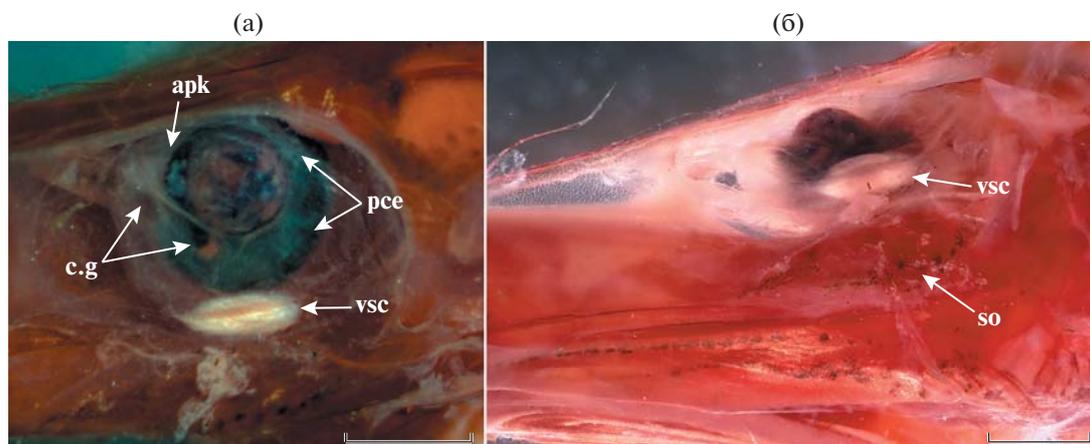


Рис. 6. *Duolentops minuscula* SL 30 мм (23°34' с. ш. 128°35' в. д., 500 м): а – глаз сбоку; б – глаз и подглазничное скопление меланофоров вентролатерально. apk – афокальное пространство, vsc – субсклеральная линза, ост. обозначения см. на рис. 4. Масштаб: 0.75 мм.

Dolichopteryx не вполне однороден. Виды *D. anascopa* и *D. parini* заметно отличаются от остальных представителей рода по наличию участка поверхностной белой (светящейся?) ткани по нижнему краю орбиты, одинаково длинных парных плавников и взаиморасположению вертикальных плавников, причём по первым двум признакам *D. rostrata* может быть сближен с этими видами. В

составе рода также может быть выделена группа видов “*longipes*” (*D. andriashevi*, *D. longipes*, *D. nigripes* и *D. vityazi*), однако другие виды (*D. pseudolongipes*, *D. trunovi*) занимают промежуточное положение между этими двумя группами. Поэтому какие-либо таксономические выводы представляются уместными только после поступления дополнительных материалов, которые позволят

охарактеризовать онтогенетическую изменчивость для всех видов рода и провести их детальное анатомирование.

**Таблица для определения родов
и видов “длиннотелых” опистопротид**

1(2) Глаза пузыревидные, без обособленного шаровидного тела и дополнительного хрусталика; хрусталик занимает центральное положение; роговица плоская, афокальная зона имеется; нет склеротизации наружной оболочки глаза между передним и задним роговичными выростами (рис. 6) **3**

2(1) Глаза телескопические, а если пузыревидные, то с крупным шаровидным телом, содержащим дополнительный хрусталик, либо с выпуклой роговицей и смещённым хрусталиком, в последнем случае имеется участок склеротизации наружной оболочки глаза между передним и задним роговичными выростами (рис. 4); афокальной зоны нет **7**

3(6) Позвонков 53–58; субсклеральное линзовидное уплотнение под хрусталиком отсутствует; жаберные тычинки в два ряда на ери- и ceratobranchiale первой дуги; в наружном ряду удлинённые у молоди и короткие у взрослых рыб, не гипертрофированы; сошник без зубов; краевых лучей *C* 5–6; *SL* до 253 мм ... (*Ioichthys* Parin, 2004) **4**

4(5) Позвонков 53–55; Индийский океан *I. kashkini* Parin, 2004

5(4) Позвонков 56–58; Восточная Пацифика *Ioichthys* sp.

6(3) Позвонков 45–46; имеется чётко ограниченное субсклеральное линзовидное уплотнение под хрусталиком (рис. 6); жаберные тычинки на первой дуге утолщённые, пальцевидные, в наружном ряду сильно гипертрофированы; две верхние тычинки наружного ряда прикреплены медиальнее линии, соединяющей основания последующих тычинок на ceratobranchiale-1, и наклонены вниз параллельно продольной оси ceratobranchiale-1, лежа позади наружного ряда цератобранхиальных тычинок (Прокофьев, 2020. Рис. 3); передний край сошника с многорядными зубами; краевых лучей *C* 9–11; неотеническая форма, максимальная известная *SL* ~ 60 мм ... (*Duolentops* Prokofiev, 2020) *D. minuscula* (Fukui et Kitagawa, 2006)

7(8) Глаза пузыревидные, с хорошо обособленным шаровидным телом, содержащим дополнительный хрусталик; у рыб *SL* > 112 мм имеются две корнеальные линзы позади шаровидного тела; хрусталик занимает центральное положение; позвонков 67–85; зубы на сошнике одnorядные; мальки имеют продольный ряд пятен по дорсальному краю тела ... (*Bathylchnops* Cohen, 1958) **9**

8(7) Глаза телескопические, с хорошо обособленным шаровидным телом, но без дополнительного хрусталика³ и без корнеальных линз близ нижнего и нижнезаднего края глаза; если пузыревидные, то передний вырост роговицы бобовидный, не образует обособленного шаровидного тела, а хрусталик смещён и направлен вверх; позвонков 41–60; озубление сошника многорядное; нет дорсальных пигментных пятен у молоди **13**

9(10) Позвонков 65–73 *B. brachyrhynchus* (Parin, 1937)

10(9) Позвонков 77–85 **11**

11(12) *V* прикрепляются далеко впереди вертикали начала *D*; жировой плавник расположен над концом *A*; Юго-Восточная Пацифика *B. chilensis* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009

12(11) *V* и *D* начинаются близ одной вертикали; жировой плавник расположен над передней третью или серединой *A*; Северная Пацифика *B. exilis* Cohen, 1958

13(14) Позвонков 58–60; основания и *V*, и *A* хотя бы частично располагаются под основанием *D*; *P* значительно длиннее *V* ... (*Dolichopteroides* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009) *Dolichopteroides binocularis* (Beebe, 1932)

14(13) Позвонков 40–48; основание *V* всегда расположено заметно впереди вертикали начала *D*; *P* значительно короче *V* или примерно одинаковой длины с ними ... (*Dolichopteryx* Brauer, 1901) **15**

15(16) Глазное яблоко пузыревидное (глаз полутелескопический), передний вырост роговицы бобовидный, не образует обособленного шаровидного тела; рыло длинное (19.6–25.4% *SL*); подглазничное скопление меланофоров продолжается по боковой поверхности рыла до середины его длины; меланофоры на теле не образуют двух продольных супротивных полос выше и ниже миокоммы; неотеническая форма *D. rostrata* Fukui et Kitagawa, 2006

16(15) Глазное яблоко цилиндрическое (глаз телескопический), передний вырост роговицы образует обособленное шаровидное тело; рыло короче, 10.6–17.5% *SL*; у мальков подглазничное скопление меланофоров не продолжается на боковую поверхность рыла, меланофоры на теле формируют две продольные супротивные полосы выше и ниже миокоммы **17**

³ Дж. Маклейн (личное сообщение, 04.09.2020) любезно предоставил мне фото- и видеосъемку свежепойманного экземпляра *D. binocularis* (BMNH 2019.03.59.33) очень хорошей сохранности, на основании которой я могу заключить, что род *Dolichopteroides* не имеет принципиальных отличий от *Dolichopteryx* в строении глаз. Указание (Parin et al., 2009) на наличие у *Dolichopteroides* «дополнительного хрусталика» не соответствует действительности.

- 17(18)** Жировой плавник имеется; перитонеальных пятен у молоди нет (кроме *D. vityazi*; не известно для *D. parini*)..... **19**
- 18(17)** Жировой плавник отсутствует; перитонеальные пятна у молоди имеются**27**
- 19(20)** *P* и *V* сильно удлинённые, начало *A* расположено на вертикали середины длины основания *D*, у нижнего края глаза имеется участок молочно-белой (не склеротизированной) ткани..... **21**
- 20(19)** *P* много короче *V*, начало *A* расположено перед концом основания *D* или позади него, нет специфической ткани у нижнего края глаза **23**
- 21(22)** Позвонков (миомеров) 41–44, *V*12; *P*, *V* и *D* не пигментированы; крупный овальный участок белой ткани у нижнего края глаза; тропическая Индо-Вест-Пацифика..... *D. anascopa* Brauer, 1901
- 22(21)** Позвонков (миомеров) 46–47, *V* 10–11; *P*, *V* и *D* пигментированы; узкий полулунный участок белой ткани у нижнего края глаза; переходная зона Северной Пацифики *D. parini* Kobylansky et Fedorov, 2001
- 23(24)** Перитонеальные пятна у молоди имеются [*sp. br* 23–28; тропическая Индо-Вест-Пацифика].....*D. vityazi* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009
- 24(23)** Перитонеальных пятен у молоди нет **25**
- 25(26)** *sp. br* 31–35; Калифорнийский переходный район и экваториальная часть Тихого океана от Новой Каледонии до о-вов Галапагос *D. pseudolongipes* Fukui, Kitagawa et Parin, 2008
- 26(25)** *sp. br* 11–15; воды Южного полушария между 41° и 53° ю. ш. *D. trunovi* Parin, 2005
- 27(28)** Четыре перитонеальных пятна в промежутке *P–V*; жаберные дуги с точечной меланфорной пигментацией [*V* не окрашены; начало *A* под концом *D*] *D. andriashevi* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009
- 28(27)** Три перитонеальных пятна в промежутке *P–V*; жаберные дуги не пигментированы **29**
- 29(30)** Начало *A* немного впереди вертикали конца *D*; перепонка между третьим–седьмым лучами *V* интенсивно-чёрная (кроме самого основания); тропическая южная часть Тихого океана *D. nigripes* Prokofiev, 2020

- 30(29)** Начало *A* позади вертикали конца *D*; *V* не пигментированы; Атлантический океан *D. longipes* (Vaillant, 1888)

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен Дж. Маклейну (James Macleane) и Н. Мартину (Nemo Martin) из Музея естественной истории, Лондон (Natural History Museum, London) за великолепные фотографии голотипа *D. rosstrata*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение морфологии и систематики рыб выполнялось в рамках темы государственного задания № 0109-2018-0076, фауны рыб Мирового океана – темы государственного задания № 0149-2018-0009. Статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Прокофьев А. М. 2020. Пересмотр родовой классификации “длиннотельных” опистхпроктовых рыб (Opisthoproctidae) с описанием новых таксонов и новых находок // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 515–543. <https://doi.org/10.31857/S0042875220050100>
- Brauer A. 1908. Die Tiefsee-Fische. II. Anatomischer Teil // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer “Valdivia” 1898–1899. Bd. 15. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 266 S., Taf. XIX–XLIV.
- Fukui A., Kitagawa Y. 2006a. *Dolichopteryx rostrata*, a new species of spookfish (Argentinoidea: Opisthoproctidae) from the eastern North Atlantic Ocean // Ichthyol. Res. V. 53. № 1. P. 7–12. <https://doi.org/10.1007/s10228-005-0306-2>
- Fukui A., Kitagawa Y. 2006b. *Dolichopteryx minuscula*, a new species of spookfish (Argentinoidei: Opisthoproctidae) from the Indo-West Pacific // Ibid. V. 53. № 2. P. 113–120. <https://doi.org/10.1007/s10228-005-0329-8>
- Parin N.V., Belyanina T.N., Evseenko S.A. 2009. Materials to the revision of the genus *Dolichopteryx* and closely related taxa (*Ioichthys*, *Bathylychnops*) with the separation of a new genus *Dolichopteroidea* and description of three new species (fam. Opisthoproctidae) // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 839–851. <https://doi.org/10.1134/S0032945209100014>

УДК 597.08

ТРИ НОВЫЕ ПОИМКИ КАРДИНАЛОВЫХ РЫБ (APOGONIDIAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ БЕНГАЛЬСКОГО ЗАЛИВА, БАНГЛАДЕШ[#]

© 2021 г. К. А. Хабиб¹, *, М. Дж. Ислам¹, Н. Нахар¹, А. К. Нейоги¹, Т. Х. Фрейзер²

¹Сельскохозяйственный университет Шер-и-Бангла, Дакка, Бангладеш

²Флоридский музей естествознания Флоридского университета, Гейнсвилл, США

*E-mail: ahsan.sau@gmail.com

Поступила в редакцию 24.08.2020 г.

После доработки 12.10.2020 г.

Принята к публикации 13.10.2020 г.

Три вида рыб-кардиналов – *Ostorhinchus cookii* (Macleay, 1881), *Lepidamia kalosoma* (Bleeker, 1852) и *Aponichthyoides sialis* (Jordan et Thompson, 1914) – впервые отмечены в северной части Бенгальского залива. Кроме того, для *L. kalosoma* это первая поимка в Бенгальском заливе. Экземпляры были отобраны вблизи острова Святого Мартина (Бенгальский залив, Бангладеш) во время изучения рыб Бангладеш, ассоциированных с кораллами, с апреля 2017 по июнь 2018 гг. Видовая принадлежность исследуемых особей была идентифицирована по морфологическим особенностям, а также с помощью ДНК-штрихкодирования.

Ключевые слова: о. Св. Мартина, морфология, подводный, ДНК-штрихкодирование.

DOI: 10.31857/S0042875221040093

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5

МОЛОДЬ *AMPHELIKURUS DENDRITICUS* (SYNGNATHIDAE) И СПЕЦИФИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДА

© 2021 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 15.10.2020 г.

После доработки 05.11.2020 г.

Принята к публикации 05.11.2020 г.

Описаны мальки *Amphelikurus dendriticus* SL 25 и 30 мм из Карибского моря. Выявлено, что на стадии “планктонного малька” у этого вида отсутствует пластинчатый шельф вентрального костного края орбиты, слабее развит медиальный рыльный гребень, лучше выражена шиповатость окончаний основных гребней на туловищных поясах и повсеместно присутствует меланофорная пигментация. Переход к дефинитивному строению осуществляется у данного вида по достижении SL примерно 30 мм, но некоторые ювенильные черты (отсутствие латеральных рыльных гребней, полный оперкулярный гребень) сохраняются и при более крупных размерах тела. Степень развития и ветвления мочек адаптивна и не всегда чётко коррелирует с ростом.

Ключевые слова: иглоконьки, пелагическая молодь, онтогенетические преобразования, Западная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875221040172

Иглобые и морские коньки (Syngnathidae) включают рыб причудливого облика, преимущественно связанных с морской растительностью и населяющих прибрежные воды на малых глубинах, но встречающихся и в пелагиали открытого океана, и на глубинах до 400 м (Dawson, 1985). В отличие от большинства других костистых рыб молодь игловых уже на самых ранних стадиях развития мало отличается от взрослых рыб, что позволяет легко идентифицировать даже недавно вылупившихся мальков. Вместе с тем у молоди некоторых видов отмечены настолько специфические отличия от взрослых особей, что такие рыбы описывались в качестве самостоятельных видов (Dawson et al., 1979). Наиболее характерным отличием планктонных мальков игловых от взрослых рыб является шиповатость окончаний гребней на поясах, лучшая выраженность самих гребней и зачастую зазубренность их свободного края. Подобные различия описаны у представителей родов *Corythoichthys* Kaup, 1853 (Dawson, 1977), *Oostethus* Hubbs, 1929 (Dawson et al., 1979; Frias-Torres, 2006) и *Syngnathus* Linnaeus, 1758 (Dawson et al., 1979; Fritzsche, 1980). Для мальков *Corythoichthys* описано персистирование дорсальной и вентральной кожных складок в хвостовом отделе (Dawson, 1977); молодь *Oostethus aculeatus* (Kaup, 1856) выделяется исключительно крупным хвостовым

плавником, из-за чего она была описана в качестве самостоятельного вида (Poll, 1953); у представителей родов, утрачивающих спинной и грудные плавники во взрослом состоянии, у молоди они вполне развиты (Dawson, Allen, 1978); наконец, для молоди некоторых видов рода *Trachyrhamphus* Kaup, 1853 характерно присутствие нитевидных выростов на теле (Dawson et al., 1979; Dawson, 1985). Однако в целом ранние стадии развития Syngnathidae изучены ещё очень слабо и характер онтогенетических преобразований для большинства родов не описан.

Одним из малоизученных родов является *Amphelikurus* Parr, 1930, включающий карликовых Syngnathidae (максимальная известная SL 81 мм), имеющих облик “иглоконьков” (в англоязычной литературе “pipehorses”), морфологически промежуточных между типичными игловыми и морскими коньками. Род был установлен Парром (Parr, 1930) для вида *A. brachyrhynchus* Parr, 1930 от Багамских о-вов, который оказался синонимом ранее описанного вида *Siphostoma dendriticum* Varbour, 1905 из вод Бермуд (Varbour, 1905). Этот вид распространен в Западной Атлантике от Нью-Брунсвика (Канада) до Пернамбуко (Бразилия), но редок в коллекциях: Доусон (Dawson, 1982a) сообщил всего о 32 экземплярах в американских музеях. Хотя в настоящее время *Amphelikurus* яв-

ляется монотипическим родом, Доусон (Dawson, 1982a, 1982b) указал на существование нескольких неописанных видов в Восточной Атлантике и Индо-Пацифике. От других цепкохвостых родов *Amphelikurus* отличается не соединяющимися дорсальными туловищными и хвостовыми гребнями, отсутствием костных пластинок на склере глазного яблока и развитых шипов на поясках, а также наличием вполне развитого *C* с 9–10 лучами (Dawson, 1982a, 1985). Хотя в своих последних работах Доусон (Dawson, 1984, 1985) рассматривал *Amphelikurus* наряду с *Idiotropiscis* Whitley, 1947 в качестве подродов рода *Acentronura* Каур, 1853, в настоящее время им придается статус самостоятельных родов (Fricke et al., 2020), что принято и в данной работе. Сведения об онтогенетической изменчивости *A. dendriticus* ограничиваются замечаниями Доусона (Dawson, 1982a) о степени развития мочек на теле в зависимости от размера рыб.

В коллекции Института океанологии РАН (ИО РАН, Москва) имеется два ранее не описанных малька *A. dendriticus* из Карибского моря, пойманных в 14-м рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Академик Курчатов” и в 20-м рейсе НИС “Дмитрий Менделеев”. Их отождествление с *A. dendriticus* основано на присутствии у них цепкого хвостового конца тела с хорошо развитым *C*, содержащим девять лучей; наличии вентрального наклона головы, не соединяющихся дорсальных туловищных и хвостовых гребней, 14 + 37–40 поясков и положении начала *D* на последнем туловищном пояске (последние два признака отличают *A. dendriticus* от неописанного вида из Восточной Атлантики: Dawson, 1982b). Несмотря на близкие абсолютные размеры, между ними выявлен ряд заметных структурных различий, которые для данного вида ранее не были известны и впервые описываются в настоящем сообщении. Эти различия могут отражать переход стадии “планктонного малька” в дефинитивную форму в процессе метаморфоза, который, таким образом, осуществляется у *A. dendriticus* при значениях *SL*, близких к 30 мм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные экземпляры *Amphelikurus dendriticus* имеют следующие этикеточные данные: *SL* 25.0 мм, 10°21'–10°23' с. ш. 78°50' з. д., планктонная сеть (ПС), поверхность, время лова 20.30–21.30, НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 20, ст. 1625, проба 29, 19.02.1978 г.; *SL* ~ 30 мм (хвостовой конец тела свернут кольцом), 19°56' с. ш. 68°14' з. д., ПС, свет, поверхность, время лова 21.20–21.40, НИС “Академик Курчатов”, рейс 14, ст. 1181, проба 16, 01.02.1973 г. Методика изучения и терминология соответствует работам Доусона (Dawson, 1982a, 1985), англоязычные термины адаптированы к

русскому языку. В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные и хвостовой плавники; *SL* – стандартная длина.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Малёк *SL* 25 мм. *D* 15, *A* 3, *P* 16, *C* 9. Пластические признаки приведены в таблице. Поясков 14 + 37 = 51, последние 17 хвостовых поясков образуют цепкий хвостовой конец тела (рисунок, а). Голова немного наклонена вниз относительно продольной оси тела, 5.3 раза в *SL*. Рыло 2.4 раза в длине головы, наиболее низкое у начала его медиального гребня, несколько увеличивается в высоту к вершине, максимальная высота рыла (на уровне нижнечелюстного сустава) 2.7 раза содержится в его длине и в 1.3 раза превышает высоту рыла на уровне начала медиального гребня (рисунок, б). Медиальный рыльный гребень начинается в 1.5 раза ближе к переднему краю глаза, чем к вершине рыла, образует лопастевидный выступ над ноздрями, латеральный – не выражен. Супраорбитальные гребни хорошо развиты, в том числе позади орбит. Вентральный костный край орбиты без пластинчатого расширения. Глазное яблоко с плоскими бородавочками и единичными короткими папиллами, без склеротизированных пластинок. Супрапреоперкулярный гребень отсутствует. Медиальный гребень головы образует нерезкий выступ. Operculum с изогнутым к дорсокаудальному углу кости гребнем, от которого вниз отходят многочисленные радиальные гребешки. Верхние туловищные гребни не соединяются с верхними хвостовыми; боковые туловищные гребни соединяются с нижними хвостовыми. Щиточки (scutella) развиты на туловищных и передних хвостовых поясках. Гребни туловищных поясков резкие, протяжённые (на всю длину пояска), с зазубренным свободным краем, оканчиваются отчётливыми шиповидными выступами (рисунок, в); на передних хвостовых поясках гребни и их выступы развиты гораздо слабее и постепенно сходят на нет в каудальном направлении. Основание *D* отчётливо поднято; начало *D* расположено на последнем (14-м) туловищном пояске, а окончание – на четвёртом хвостовом. *P* закруглены, оканчиваются на уровне середины длины второго туловищного пояска. *A* и *C* хорошо развиты, дистальный конец *C* усечённый. На вершине медиального гребня головы сидит крупная (в расправленном состоянии равна по длине диаметру глаза) непарная ветвистая корональная мочка; над глазом имеется короткая простая супраорбитальная мочка. Короткие простые мочки имеются с каждой стороны у верхнего края жаберного отверстия. Парные короткие округлые ветвящиеся мочки имеются на дорсальной поверхности четвёртого и вентральной поверхности

одиннадцатого туловищных поясков, пара коротких простых мочек — на вентральной поверхности восьмого туловищного пояска. Редко расположенные короткие простые парные мочки имеются на дорсальной или вентральной поверхностях отдельных хвостовых поясков.

О к р а с к а фиксированного экземпляра светлая, с густо и несколько неравномерно расположенными меланофорами разного размера; меланофорная пигментация рыла, вентральной половины жаберной крышки и вентральной стороны самых передних туловищных поясков сгущена сильнее; позади орбиты на жаберной крышке прослеживается чёткая светлая продольная полоса (рисунок, б). Лучи *C* густо пигментированы буроватыми меланофорами, остальные плавники прозрачные.

Малёк *SL* ~ 30 мм. *D* 16, *A* 2, *P* 14, *C* 9. Пластические признаки приведены в таблице. Поясков 14 + 40 = 54, около 20 последних хвостовых поясков образуют цепкий хвостовой конец тела. Рыло 2.5 раза в длине головы, почти равномерно высокое по всей длине, максимальная высота рыла (на уровне нижнечелюстного сустава) 2.5 раза содержится в его длине и в 1.3 раза превышает высоту рыла на уровне начала медиального гребня. Медиальный рыльный гребень начинается на середине длины рыла, с низким лопастевидным выступом над ноздрями; латеральный не выражен. Медиальный гребень головы более угловатый, чем у малька *SL* 25 мм. Вентральный костный край орбиты с широким боковым пластинчатым расширением (рисунок, б'). Гребни туловищных поясков менее резкие и не столь приподнятые, как у малька *SL* 25 мм, шипики по их свободному краю менее отчётливы (рисунок, в'). Расположение мочек на голове и теле соответствует описанному для малька *SL* 25 мм, но на голове мочки заметно короче, корональная мочка простая и содержится в диаметре глаза около 3.8 раза. Меланофорная пигментация на голове и теле у данного экземпляра практически не различима. По другим признакам он соответствует вышеприведённому описанию малька *SL* 25 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

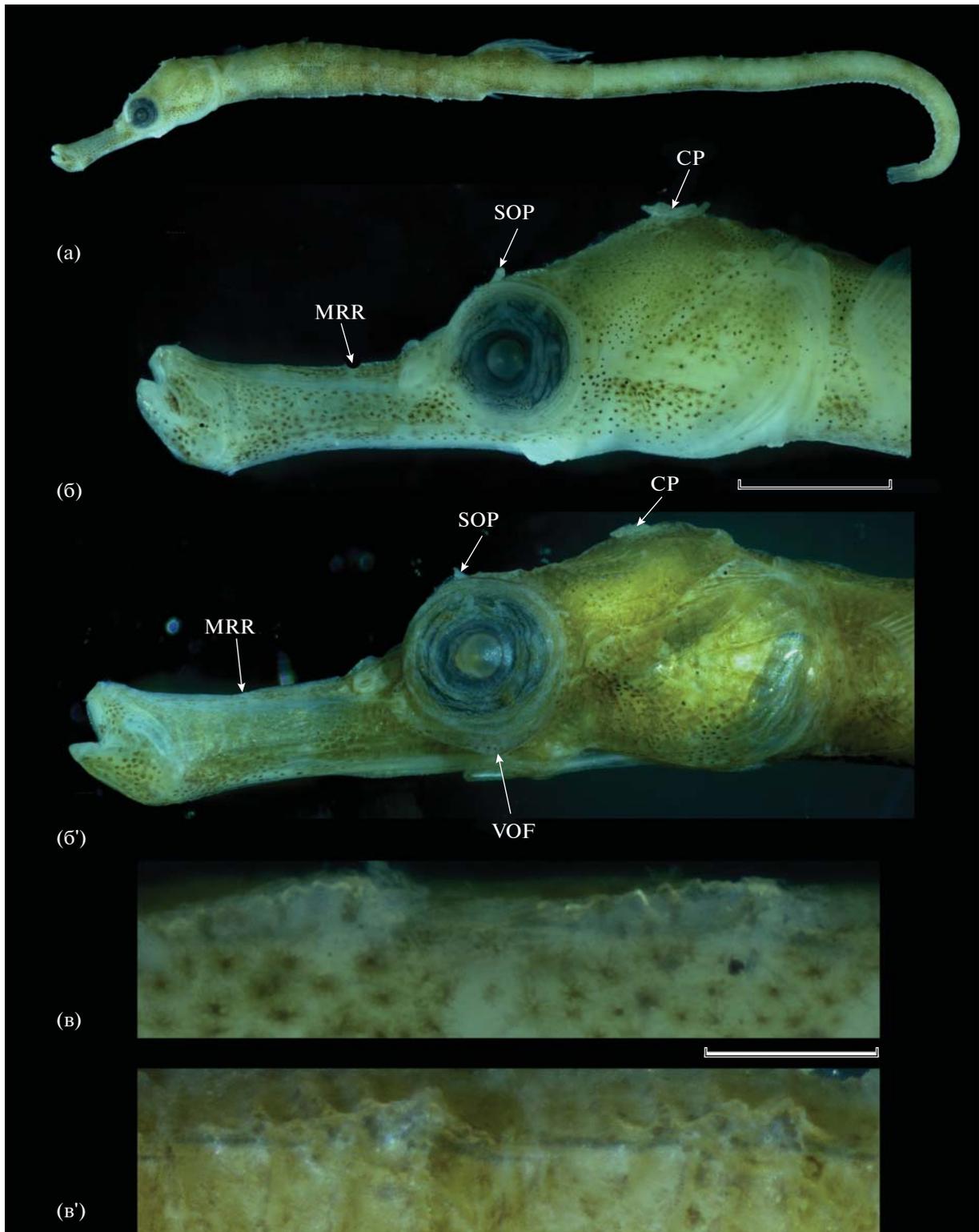
Малёк *SL* 25 мм характеризуется чуть бóльшим числом лучей *P*, чем было ранее отмечено для вида (16 против 12–15, обычно 14 (Dawson, 1982a)), других отличий по счётным признакам между изученными экземплярами и имеющимися описаниями вида нет. Вместе с тем два исследованных экземпляра при близких абсолютных размерах заметно отличаются друг от друга по степени развития мочек на голове, некоторых гребней на голове и гребней на туловищных поясках. Учитывая специфику межвидовой изменчивости в пределах других родов (Dawson, 1985), различия в

Морфометрические признаки изученных особей *Amphelikurus dendriticus*

Признак	<i>SL</i> 25.0 мм	<i>SL</i> ~ 30 мм
В % <i>SL</i>		
Длина головы (<i>lc</i>)	19.0	20.8
Длина рыла	8.0	8.3
Максимальная высота рыла	3.0	3.3
Диаметр глаза	3.0	4.2
Длина основания <i>D</i>	8.0	8.3
Длина <i>P</i>	4.0	4.2
Длина <i>C</i>	3.0	3.3
Максимальная высота тела	6.0	5.8
Высота тела на уровне середины основания <i>D</i>	4.0	5.0
Преддорсальное расстояние	42.0	46.7
Преанальное расстояние	44.0	48.3
В % <i>lc</i>		
Длина рыла	42.1	40.0
Максимальная высота рыла	15.8	16.0
Диаметр глаза	15.8	20.0
Длина <i>P</i>	21.1	20.0

Примечание. *D*, *A*, *P*, *C* — соответственно спинной, анальный, грудные и хвостовой плавники.

строении гребней между исследованными особями вполне могли бы быть расценены как межвидовые. Наиболее существенным отличием представляется наличие у малька *SL* ~ 30 мм сильно развитого пластинчатого шельфа вентрального костного края орбиты, который совершенно отсутствует у малька *SL* 25 мм (рисунок, б, б'). На наличие такого шельфа у *Amphelikurus* ранее не обращали внимания, однако он показан на рисунке у Доусона (Dawson, 1982a. Fig. 4) и, по-видимому, является отличительной чертой *A. dendriticus* на дефинитивных стадиях онтогенеза. У малька *SL* 25 мм менее протяжённый медиальный рыльный гребень (около трети длины рыла, тогда как у малька *SL* ~ 30 мм — около половины его длины) (рисунок, б, б'), а гребни на туловищных поясках более высокие и протяжённые, сильнее зазубрены, и их шиповидные окончания развиты лучше (рисунок, в, в'). Вышеописанные признаки малька *SL* ~ 30 мм соответствуют характеристике *A. dendriticus*, приводимой Доусоном (Dawson,



Amphelikturus dendriticus, SL 25 (а–в) и ~30 мм (б', в'): а – общий вид; б, б' – голова сбоку; в, в' – верхние гребни пятого и шестого туловищных поясков, вид сбоку. CP – корональная мочка, MRR – положение начала медиального рыльного гребня, SOP – надглазничная мочка, VOF – пластинчатое расширение вентрального костного края орбиты. Масштаб, мм: б, б' – 1; в, в' – 0.25.

1982a); единственным его отличием от этих данных является отсутствие латерального рыльного гребня, который, по данным Доусона (Dawson, 1982a), развит у *A. dendriticus* в виде тупых выступов. Оба изученных экземпляра характеризуются развитым оперкулярным гребнем, что, по данным Доусона (Dawson, 1982a), является ювенильной чертой ($SL < 30$ мм, у более крупных рыб он редуцируется); эта же особенность весьма характерна для многих видов рода *Syngnathus* (Fritzsche, 1980; Dawson, 1982a, 1985).

Доусон (Dawson, 1982a) приводит некоторые наблюдения в связи с изменчивостью в размере и строении мочек на голове и теле у *A. dendriticus* в зависимости от размеров тела. По его данным, у более крупных рыб мочки более многочисленны и сильнее ветвящиеся, а мочки головы ветвятся лишь при $SL > 40$ мм. Не отрицая подобную и, безусловно, ожидаемую закономерность, можно, однако, отметить, что у меньшего из изученных мною мальков мочки на голове неожиданно крупнее, чем у большего, причём корональная мочка значительно длиннее (равна диаметру глаза против почти вчетверо более короткой) и к тому же отчётливо ветвится. Таким образом, величина и степень ветвления мочек, вероятно, помимо онтогенетической имеют выраженную индивидуальную изменчивость, и корреляция этой изменчивости с размером рыб не всегда достаточно чёткая.

К диагнозу *Amphelikurus*, опубликованному Доусоном (Dawson, 1982a, 1985), следует добавить наличие парных супраорбитальных мочек, непарной корональной мочки и парных коротких округлых мочек очень характерной формы, мелко ветвящихся по свободному краю и расположенных на дорсальной поверхности четвёртого и вентральной поверхности одиннадцатого туловищных поясков. Судя по изученному материалу и данным, представленным Доусоном (Dawson, 1982a), положение этих мочек строго детерминировано, и они, вероятно, появляются уже на самых ранних стадиях онтогенеза. Расположение прочих мочек на голове и теле у *A. dendriticus*, по видимому, подвержено возрастной и индивидуальной изменчивости.

Мальки $SL 25$ и ~ 30 мм заметно различаются между собой по пигментации — плотное расположение меланофоров, повсеместно развитое у меньшего экземпляра, практически исчезает у более крупного (более или менее сохраняясь лишь на челюстях и вентральной стороне головы и самых передних туловищных поясков). Из пластических признаков обращают на себя внимание заметно больший диаметр глаза, а также большие высота тела на уровне середины основания D , преддорсальное и преанальное расстояния у экземпляра $SL \sim 30$ мм (таблица).

Как же объяснить столь существенные различия между двумя исследованными мальками при их близких абсолютных размерах? Мне представляется правомочной следующая гипотеза. Малёк $SL 25$ мм представляет собой стадию “планктонного малька” (Dawson, Allen, 1978), которой свойственны менее развитый медиальный рыльный гребень, более “шипастые” окончания основных гребней на туловищных поясках и развитая меланофорная пигментация тела, тогда как характерный для вида пластинчатый шельф вентрального костного края орбиты ещё не выражен. Переход к дефинитивному строению гребней и утрата ювенильной пигментации происходит у *A. dendriticus* при достижении SL примерно 30 мм, но развитие латеральных рыльных выступов и редукция оперкулярного гребня происходят позднее, что и наблюдается у исследованного малька $SL \sim 30$ мм, структурно почти соответствующего взрослой рыбе. По данным Доусона (Dawson, 1982a), минимальный размер половозрелых самцов составляет $SL 46.5$ мм, при $SL 33$ мм оперкулярный гребень ещё полностью развит, но латеральные рыльные выступы уже присутствуют. С другой стороны, степень развития мочек не всегда хорошо коррелирует с ростом из-за вероятного адаптивного характера этих структур, связанных с камуфляжем и поддержкой тела в толще воды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Мирового океана, морфологии и систематики рыб выполнялись в рамках тем государственного задания № 0149–2018–0009 и 0109–2018–0076 соответственно; статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19–14–00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barbour T.* 1905. Notes on Bermudan fishes // Bull. Mus. Compar. Zool. V. 46. № 7. P. 109–134. Pls. 1–4.
- Dawson C.E.* 1977. Review of the pipefish genus *Corythoichthys* with description of three new species // Copeia. № 2. P. 295–338.
- Dawson C.E.* 1982a. Family Syngnathidae. The Pipefishes / Ed. Böhlke J.A. // Fishes of the Western North Atlantic. Sears Found. Mar. Res. Mem. 1. Pt. 8. New Haven: Yale Univer. P. 4–172.
- Dawson C.E.* 1982b. Descriptions of *Cosmocampus retropinnis* sp. n., *Minyichthys sentus* sp. n. and *Amphelikurus* sp. (Pisces, Syngnathidae) from the eastern Atlantic region // Zool. Scripta. V. 11 № 2. P. 135–140.
- Dawson C.E.* 1984. A new pipehorse (Syngnathidae) from Western Australia, with remarks on the subgenera of *Acentronura* // Jpn. J. Ichthyol. V. 31. № 2. P. 156–160.
- Dawson C.E.* 1985. Indo-Pacific Pipefishes (Red Sea to the Americas). Ocean Springs, Mississippi: Gulf Coast Res. Lab., vi + 230 p.
- Dawson C.E., Allen G.R.* 1978. Synopsis of the “finless” pipefish genera (*Penetopteryx*, *Apterygocampus* and *Enche-*

- lyocampus*, gen. nov.) // Rec. West Aust. Mus. V. 6. № 4. P. 391–411.
- Dawson C.E., Yasuda F., Imai C.* 1979. Elongate dermal appendages in species of *YoZIA* (Syngnathidae) with remarks on *Trachyrhamphus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 25. № 4. P. 244–250.
- Frias-Torres S.* 2006. Ch. 107. Syngnathidae: Seahorses and pipefishes / Ed. Richards W.J. // Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic. Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor and Francis Group. P. 1255–1260.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* 2020. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2020)
- Fritzsche R.A.* 1980. Revision of the Eastern Pacific Syngnathidae (Pisces: Syngnathiformes), including both recent and fossil forms // Proc. Calif. Acad. Sci. V. 42. № 6. P. 181–227.
- Parr A.E.* 1930. Teleostean shore and shallow-water fishes from the Bahamas and Turks Island. (Scientific results of the third oceanographic expedition of the “Pawnee” 1927) // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. Yale Univ. V. 3. Art. 4. P. 1–148.
- Poll M.* 1953. Poissons III. Téléostéens Malacoptérygiens // Résultats Scientifiques. Expédition Océanographique Belge dans les Eaux Côtières Africaines de l’Atlantique Sud (1948–1949). Bruxelles. V. 4. № 2. 258 p.+ 8 pls.

УДК 597.5.591.9

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ ВНУТРЕННИХ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ОСТРОВА САХАЛИН. 2. СЕМЕЙСТВА OSMERIDAE–SCOMBROPIDAE[#]

© 2021 г. Ю. В. Дылдин^{1, *}, А. М. Орлов^{1, 2, 3, 4, 5, 6}

¹Томский государственный университет, Томск, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

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

⁵Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁶Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН – ПИБР ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

*E-mail: yurydyldin@gmail.com

Поступила в редакцию 24.04.2020 г.

После доработки 30.04.2020 г.

Принята к публикации 30.04.2020 г.

Во второй части работы приводится продолжение аннотированного списка видов рыб, встречающихся в морских (в пределах 200-мильной зоны), солоноватых и пресных водах Сахалина – 139 видов из 22 отрядов, 54 семейств и 105 родов.

Ключевые слова: ихтиофауна, аннотированный список, природоохранный статус, промысловое значение, морские, пресноводные, солоноватоводные, Сахалин, Охотское море, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875221040032

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ РОДА *COILIA* (ENGRAULIDAE) В ДЕЛЬТЕ МЕКОНГА

© 2021 г. Е. П. Карпова^{1,2,*}, Э. Р. Аблязов^{1,2}, С. В. Куршаков^{1,2},
И. И. Чеснокова^{1,2}, Ку Нгуен Динь³, Чыонг Ба Хай³

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

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

³Южное отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра – ЮО ТЦ, Хошимин, Вьетнам

*E-mail: karpova_jeu@mail.ru

Поступила в редакцию 19.06.2020 г.

После доработки 07.09.2020 г.

Принята к публикации 15.09.2020 г.

По материалам экспедиционных работ в 2018–2020 гг. представлены данные о видовом составе и встречаемости представителей рода коилия (*Coilia*) в дельте р. Меконг (Вьетнам). Для двух массовых видов коилий – Линдмана *C. lindmani* и многопёрой *C. rebertschii* – получены сведения о пространственном распределении и влиянии различных экологических факторов на их плотность. Обилие коилии Линдмана достоверно выше в пресноводной части дельты по сравнению с эстуарием, многопёрая коилия обитает только в пределах эстуарного экотона. Отмечено влияние таких параметров среды, как содержание кислорода в воде, солёность, глубина и характер донного субстрата. Межгодовые и сезонные колебания численности не обнаружены. Впервые получены некоторые сведения о биологических особенностях этих видов.

Ключевые слова: коилия Линдмана *Coilia lindmani*, многопёрая коилия *Coilia rebertschii*, обилие, распределение, популяционные характеристики, эстуарий, дельта, Меконг.

DOI: 10.31857/S0042875221040081

Анчоусовые рыбы (Engraulidae) рода *Coilia* – коилии, или гренадёрские анчоусы, – являются одними из наиболее массовых представителей ихтиофауны нижнего Меконга на территории Вьетнама. В настоящее время к данному роду относят 13 видов, обитающих в Восточной, Юго-Восточной и Южной Азии (Fricke et al., 2019) и населяющих преимущественно устьевые районы рек, реже – реки либо морскую прибрежную зону. В дельте р. Меконг к настоящему времени отмечены пять видов (Rainboth, 1996; Tran et al., 2013; Nguyen et al., 2017). Пятнистая коилия *C. dussumieri* – достаточно хорошо изученный вид, обитающий в устьях рек и на побережье и являющийся важным компонентом рыболовства ряда стран Азии (Gadgil, 1967; Fernandez, Devaraj, 1988, 1996; Khan, 2000). В Западной Бенгалии этот вид составлял примерно 5.9 и 5.6% общего вылова при траловом промысле в 2012 и 2013 гг. (Maharata et al., 2015). Коилии Вайтхеда *C. neglecta* и Грая *C. grayii* известны по немногочисленным находкам в устьевых районах Меконга (Nguyen et al., 2017). *C. grayii* приурочена преимущественно к

прибрежным морским и устьевым районам от Южной Индии до Мьянмы и, возможно, Андамского побережья Таиланда, Северного Вьетнама и Южного Китая. *C. neglecta* обитает в Индийском океане: от Карачи на восток до Андамского моря и Пенанга, в западной и центральной части; от Сингапура на юг до р. Барито, Калимантан. Ещё два вида – коилия Линдмана *C. lindmani* и многопёрая коилия *C. rebertschii* – встречаются в дельте достаточно широко, однако информация об их распространении, биологии, экологии и численности крайне скудна. Известно, что коилия Линдмана является преимущественно речным видом (Rainboth, 1996), данные о её встречаемости в прибрежных водах отсутствуют (Munroe, Nizinski, 1999). Несмотря на то что этот вид отлавливают в ходе местного промысла в некоторых частях ареала, он считается малоценным (Seng et al., 2004). *C. rebertschii* известна из небольшого числа прибрежных морских и устьевых местообитаний в Южном Вьетнаме и Калимантане. Отсутствуют данные, подни-

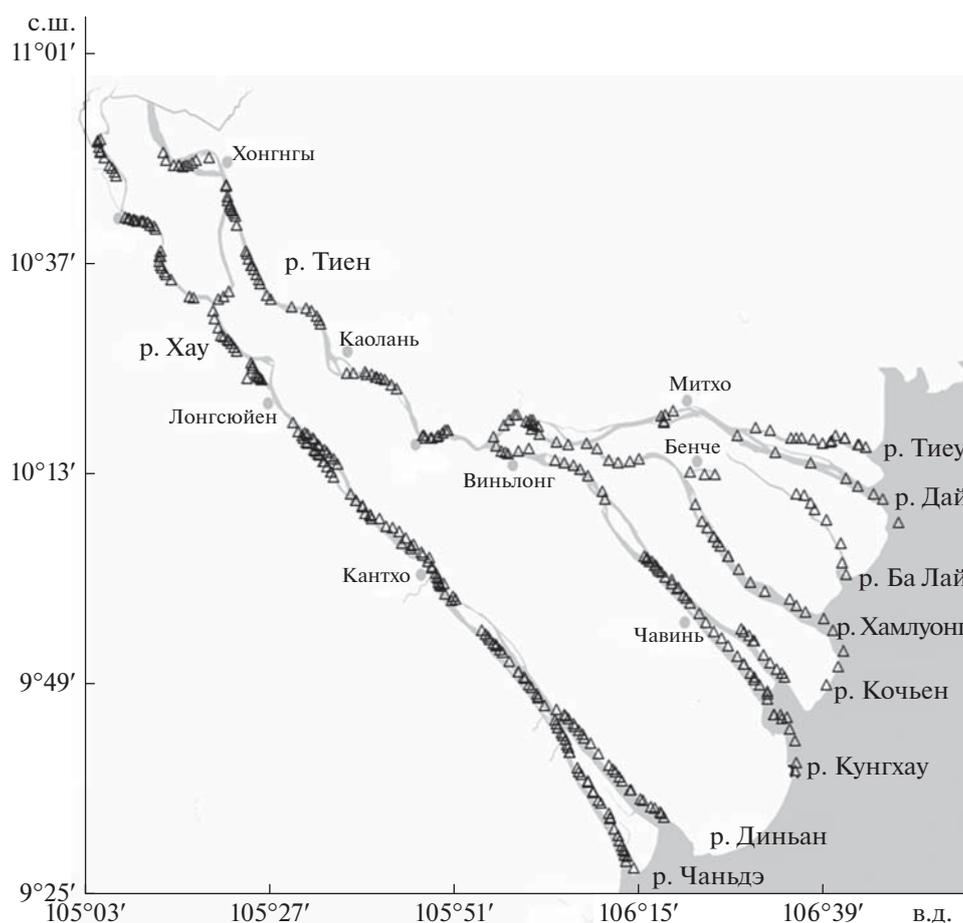


Рис. 1. Схема тралений (Δ) в дельте Меконга в 2018–2020 гг.

мается ли вид по рекам, степень его эксплуатации также неизвестна (Whitehead et al., 1988).

Недостаток данных о промысле этих видов не позволяет реально оценить их роль для местного населения (Whitehead et al., 1988), а отсутствие сведений о биологических особенностях – роль в экосистемах. В связи с этим данные по эколого-биологическим особенностям видов рода *Coilia* являются весьма актуальными.

Цель работы – исследовать видовой состав и распределение рыб рода *Coilia* в дельте р. Меконг, а также представить данные по обилию, экологии и биологии двух массовых видов коилий – Линдмана и многопёрой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы донных тралений, проведённых в дельте Меконга на территории Вьетнама в 2018–2020 гг. Тралениями была охвачена вся дельта, включающая две крупных реки – Хау (Бассак) и Тиен (Меконг), на которые Меконг разделяется выше по течению, на

территории Камбоджи, в том числе восемь устьевых проток, на которые разветвляются при приближении к морю эти реки (рис. 1). Всего с апреля 2018 г. по март 2020 г. было выполнено 406 тралений. В р. Хау материал собирали в сухой и влажный сезоны 2019 г.: в январе–марте (96 тралений) и октябре–ноябре (104 траления). В р. Тиен работы проводили только в меженные периоды: в апреле–июне 2018 г. (95 тралений), марте 2019 г. (36 тралений) и феврале–марте 2020 г. (75 тралений).

Орудием лова служил промысловый бимтрал с жёсткой рамой (ширина 4–5 м, высота 0.4 м), ячей тралового мешка составляла 10 мм. Траления проводили буксировкой по дну с борта лодки; при этом регистрировали параметры траления – длину пройденного тралом пути, глубину траления (эхолот Garmin STRIKER) и характеристики среды обитания: температуру, солёность и содержание кислорода в придонном слое воды (портативные измерители HANNA).

Определяли общую массу каждого улова, а также массу макропластика и субстрата (состояв-

шего преимущественно из растительных остатков), поднятых со дна во время траления. В дальнейшем определяли численность и массу рыб разных видов в улове. Удельную численность и биомассу видов рассчитывали делением абсолютной численности (биомассы) на обловленную тралом площадь дна (произведение ширины рамы бимтрала и длины пройденного им во время траления пути). Следует отметить, что значение удельной плотности при этом ниже реального, а коэффициент пересчёта для условий дельты не установлен. Однако анализ вертикального распределения скоплений рыб по показаниям эхолота показал, что скопления коилий в светлое время суток формируются в нижних слоях воды – у самого дна, следовательно, выборка рыб в трале пропорциональна их общей численности.

Биологический анализ *C. lindmani* и *C. reben-tischii* включал измерение общей (TL) и стандартной (SL) длины, массы тела (общей и без внутренних органов) и гонад, определение пола и стадии зрелости. Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела без внутренних органов.

Влияние факторов – глубины, температуры, солёности, содержания кислорода, удельной массы макропластика и растительных остатков – на показатели обилия оценивали методами многомерной статистики, корреляционная матрица строилась на основе коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). Для сравнения показателей обилия рыб в разных частях дельты использован непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Выбор данного метода обусловлен ненормальностью распределения исходных данных по удельной численности и биомассе рыб, применение методов нормализации также не дало результата.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В уловах донных тралений в дельте Меконга на территории Вьетнама мы обнаружили три вида коилий – Линдмана, многопёрую и пятнистую. Первые два вида являлись массовыми и часто входили в доминирующий комплекс, третий встречался единично; за время исследований были пойманы несколько особей в устьевых рукавах р. Хау.

Диагностические признаки

Рыбы данного рода имеют характерную форму, тело у них длинное, уплощённое с боков и сужающееся; брюшная сторона округлая до брюшных плавников (рис. 2). Анальный плавник длинный, с 80 или более лучами, соединён с хвостовым плавником. У коилии Линдмана (рис. 2а) верхняя челюсть длинная, достигает вертикали

через основание 1-го луча грудного плавника. Ряд килевых чешуй на брюшной стороне полный, их общее число 34–40. Грудные плавники с шестью длинными нитевидными верхними лучами. Окраска серебристая, спинной и хвостовой плавник желтоватые, остальные – сероватые либо бесцветные. У многопёрой коилии (рис. 2б) верхняя челюсть короткая, не выходит за край жаберной крышки. Серия килевых чешуй (11–13) неполная, начинается непосредственно перед основанием брюшных плавников и продолжается к анусу. Удлиненных нитевидных верхних лучей в грудном плавнике 17–19. Окраска от розоватой у мелких неполовозрелых особей до яркой золотисто-жёлтой у крупных самцов и самок. Плавники желтоватые, анальный и хвостовой с чёрным краем.

Пространственное распределение и обилие

Для двух массовых видов (*C. lindmani* и *C. reben-tischii*) наблюдалась приуроченность к различным по своему географическому положению и экологическим характеристикам участкам дельты.

Коилия Линдмана была отмечена практически на всём протяжении Меконга в пределах Вьетнама (рис. 3а, 3б). Встречаемость и обилие этого вида в пресных и миксогалинных водах были разными (табл. 1), преимущественно рыбы были сосредоточены в пресноводной части дельты, в основном течении рек Хау и Тиен. В устьевых рукавах этот вид в основном наблюдался в их верхней части. Относительно высокие концентрации были приурочены к верхней границе эстуарного экотона в р. Тиен, отдельные скопления присутствовали на локальных участках как в верхней, так и в нижней части дельты. В среднем удельная численность и биомасса рыб были незначительными. В приустьевой морской зоне вид в уловах отсутствовал.

Между реками Тиен и Хау отмечены статистически значимые различия величин удельной численности ($H_1 = 52.09$, $p = 0.0001$, $n = 400$) и биомассы ($H_1 = 51.86$, $p = 0.0001$, $n = 400$): в р. Тиен обилие этого вида достоверно выше. При сравнении плотности коилии Линдмана в миксогалинной и пресноводной областях в каждой из рек, а также аналогичных по экологическим условиям областей между реками Хау и Тиен выяснились следующие закономерности. Статистически значимые различия отсутствуют между районами миксогалинных вод обеих рек, а в р. Хау – между миксогалинной и пресноводной областями. Во всех остальных случаях различия удельной численности и биомассы достоверны ($p < 0.05$). Значения этих показателей были более высокими в пресноводной части каждой из рек, а в р. Тиен превышали значения в р. Хау.

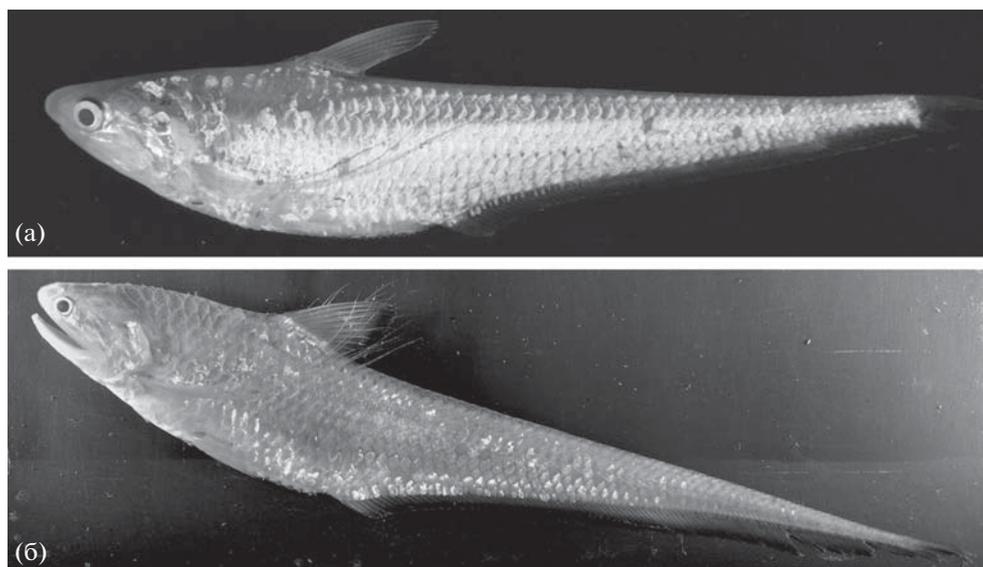


Рис. 2. Коилии Линдмана *Coilia lindmani* (а) и многопёрая *C. rebentischii* (б).

Многопёрая коилия присутствовала в большинстве траловых уловов в пределах миксогалинной зоны и практически не отмечалась в пресных водах (рис. 3в, 3г; табл. 1). Встречаемость её в этих районах составляла соответственно 86.8 и 1.5%, причём в пресноводной части отмечена в уловах только в районе границы миксогалинных вод, и эти поимки были, скорее всего, связаны с квазистационарным положением переходной зоны между пресными и солоноватыми водами. В прибрежной морской зоне в уловах бимтрала многопёрая коилия отсутствовала, однако в достаточном количестве добывалась промысловыми судами при помощи пелагических тралов. Между реками Хау и Тиен достоверные различия обилия этого вида не выявлены.

В меженный и паводковый периоды характер количественного распределения обоих видов коилий существенно не менялся, статистически значимые сезонные и межгодовые отличия показателей обилия не выявлены.

В отношении промысловой значимости этих видов сведения практически отсутствуют. Высказывались осторожные предположения о том, что они являются объектами местного промысла и могут быть достаточно многочисленны (Whitehead et al., 1988), однако статистических данных об объёмах вылова разными странами нет. По нашим данным, доля коилии Линдмана в уловах донных тралов рыбацких лодок может достигать до 50% по численности и биомассе, а в среднем составляет ~4–5%. Доля многопёрой коилии в уловах по численности достигает 85 (в среднем 22.5)%, по биомассе – 65 (~15)%. Следует также учесть, что рыбы населяют преимущественно

нижние слои водной толщи и гораздо эффективнее облавливаются оттертрами, которые также активно используются в дельте Меконга. С учётом весьма значительного числа рыбаков, постоянно ведущих промысел, изъятие запасов этих видов может быть велико. Рыбы относятся к малоценным и в пищу употребляются ограниченно, преимущественно в сушёном виде, но массово используются для переработки при добыче сейнерами, а также гибнут в тралах, не будучи затем использованными.

Влияние факторов среды на распределение коилий

Распределение рыб проанализировали в зависимости от глубины (в пределах 2–35 м), температуры воды в придонном слое (27.8–34.1°C), солёности (0.05–31.00‰) и содержания кислорода (3.82–7.01 мг/л) по результатам 98 тралений при $p < 0.05$. Для коилии Линдмана выявлена статистически значимая слабая положительная корреляция удельной численности и биомассы с глубиной ($r_N = 0.26$, $r_W = 0.22$) и несколько более выраженная – с содержанием кислорода в придонном слое воды ($r_N = r_W = 0.31$). Для многопёрой коилии установлена достаточно высокая связь с солёностью воды ($r_N = 0.68$, $r_W = 0.69$), что подтверждает обитание вида в солоноватых водах. Положительная корреляция имеется также с содержанием кислорода в придонном слое ($r_N = r_W = 0.56$), несколько меньшая отрицательная зависимость отмечена с глубиной ($r_N = -0.22$, $r_W = -0.24$) и температурой воды ($r_N = r_W = -0.37$).

На основании полученных данных можно предположить, что коилия Линдмана предпочи-

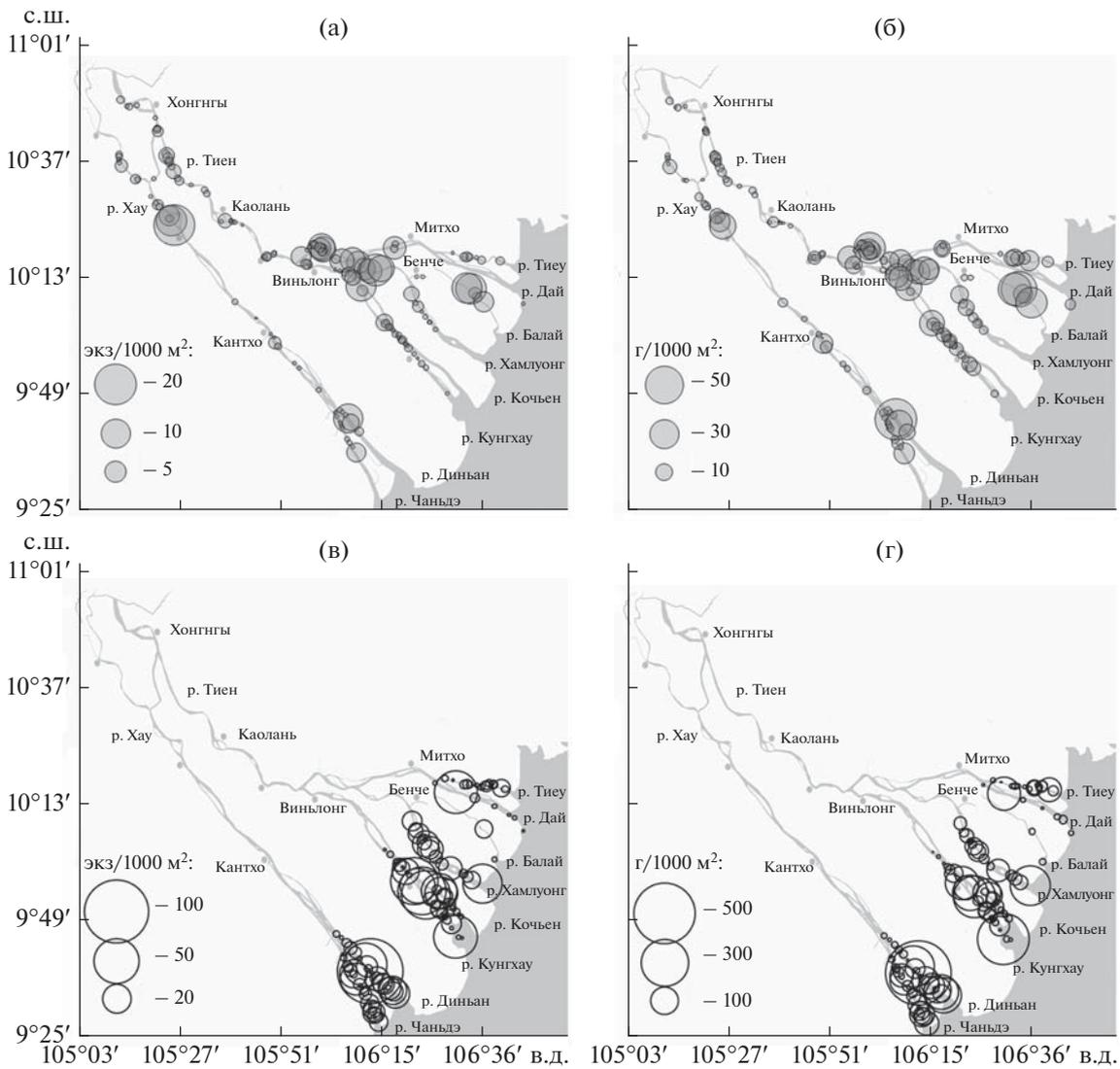


Рис. 3. Распределение коилии Линдмана *Coilia lindmani* (а, б) и многопёрой коилии *C. rebentischii* (в, г) в дельте Меконга, 2018–2020 гг.: а, в – удельная численность; б, г – удельная биомасса.

тает глубоководные участки русла, в то время как многопёрая коилия придерживается более мелководных районов, т.е. виды, вероятно, формируют отдельные скопления. При этом оба вида коилий являются чувствительными к пониженному содержанию кислорода в воде, причём в большей степени – коилия Линдмана. Вероятно, с этим связан тот факт, что в трёх рукавах дельты, отличающихся меньшим стоком (Тиеу – около 0%, Дай – 6%, Балай – 1%) (Тиен, 2001; Михайлов, Аракельянц, 2010), удельная численность этого вида достоверно ниже, чем в остальных, сток в которых составляет от 13 до 28% ($H_1 = 4.957, p = 0.026, n = 125$).

Удельная масса растительного субстрата и макропластика в траловых уловах на разных участках русла варьировала в пределах соответ-

ственно 0–14.5 и 0–9.2 г/м². Выявлена статистически значимая ($p < 0.05$), но очень слабая отрицательная корреляция удельной численности обоих видов с уровнем содержания в среде этих компонентов. У коилии Линдмана коэффициенты корреляции с массой макропластика и природного субстрата составили соответственно –0.21 и –0.27, у многопёрой коилии: –0.24 и –0.14. Сходный характер влияния исследованных типов донного субстрата может свидетельствовать о предпочтениях рыб в выборе участков с определёнными гидрологическими характеристиками для формирования скоплений, условия которых способствуют также накоплению лёгких фракций донных отложений, так как прямое влияние последних маловероятно, учитывая, что коилии являются не донными, а пелагическими рыбами,

Таблица 1. Встречаемость, удельная численность и биомасса коилей Линдмана *Coilia lindmani* и многопоёрый *C. rebertischii* на разных участках дельты Меконга на территории Вьетнама

Район	<i>C. lindmani</i>				<i>C. rebertischii</i>					
	ЧВ, %	Численность, экз/1000 м ²		Биомасса, г/1000 м ²		ЧВ, %	Численность, экз/1000 м ²		Биомасса, г/1000 м ²	
		<i>M</i>	max	<i>M</i>	max		<i>M</i>	max	<i>M</i>	max
Дельта Меконга:	37.0	0.63	19.29	2.33	60.31	29.0	2.80	104.90	13.20	565.40
— пресноводная часть	40.2	0.79	19.23	2.36	45.16	1.5	0.01	1.13	0.02	1.87
— миксогалинная часть	30.2	0.30	9.89	2.26	60.32	86.8	8.49	104.90	39.46	565.37
р. Тиен:	54.0	0.93	12.10	3.56	45.16	37.9	4.00	59.47	15.97	354.78
— пресноводная часть	66.7	1.39	12.10	4.49	45.16	3.3	0.02	1.13	0.04	1.87
— эстуарная зона	34.6	0.24	4.69	2.13	33.41	91.0	8.47	59.47	33.86	354.78
р. Хау:	20.3	0.34	19.29	10.12	60.31	20.3	1.99	104.90	11.29	565.37
— пресноводная часть	19.3	0.32	19.29	0.68	24.69	0	0	0	0	0
— эстуарная зона	23.1	0.39	9.89	2.41	60.31	78.8	8.35	104.90	47.30	565.37

Примечание. ЧВ — частота встречаемости; *M* — среднее значение, max — максимальное.

Таблица 2. Параметры уравнений соотношения между стандартной длиной (мм) и массой (г) коилий Линдмана *C. lindmani* и многопёрой *C. rebentischii* из рек Хау и Тиен, дельта Меконга

Вид	Пол	Р. Хау			Р. Тиен		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²
<i>C. lindmani</i>	Самки	0.2	3.2518	0.9457	0.2	3.1954	0.9482
	Самцы	0.2	3.1998	0.9604	2.0	2.7406	0.8196
	juv.	0.3	3.1232	0.9711	1.0	2.8049	0.9718
<i>C. rebentischii</i>	Самки	0.4	3.0114	0.9305	0.5	2.9484	0.8917
	Самцы	0.5	2.9588	0.9539	4.0	2.5179	0.7808
	juv.	0.1	2.7839	0.9376	1.0	2.7699	0.9123

Примечание. *R*² – коэффициент детерминации, juv. – ювенильные особи.

хотя держатся преимущественно в нижних слоях воды.

Размерно-массовые характеристики

В наших уловах отмечены особи коилии Линдмана *TL* 38.9–219.9 мм, *SL* 34.7–199.9 мм, массой 0.18–44.47 г. Эти данные согласуются с максимальными известными для этого вида размерами (Whitehead et al., 1988). Исследованная выборка многопёрой коилии была представлена особями *TL* 28.1–208.0 мм, *SL* 25.1–182.1 мм, массой 0.16–24.30 г. Таким образом, имевшиеся данные о предельных размерах вида, а именно *SL* 15.2 см (Whitehead et al., 1988), оказались неточными, максимальные размеры рыб значительно больше.

Связь между длиной (*SL*, мм) и массой (*W*, г) описывается уравнением $W = a \times SL^b$ (табл. 2, рис. 4). По показателю степени (*b*), который характеризует форму тела рыбы, особи коилии Линдмана отличаются более быстрым набором массы. Кроме того, этим же свойством самки обоих видов отличаются от самцов и ювенильных особей, а также рыбы обоих полов из р. Хау от рыб того же вида в р. Тиен. Идентичный характер различий может свидетельствовать о более благоприятных для этих видов условиях в р. Хау, но также, возможно, являться результатом разной популяционной принадлежности рыб.

На рис. 4 наблюдается довольно большой разброс в сторону аномального увеличения массы особей многопёрой коилии. Этот факт можно объяснить особенностью данного вида, не отмеченной у коилии Линдмана, – регенерацией хвостового плавника при травматической ампутации хвостового отдела. В результате этого пропорции тела рыб нарушаются в разной степени (рис. 5), что в случае незначительных отклонений не всегда заметно при проведении биологического анализа. Доля таких особей в уловах 2020 г. составляла 3.9%.

Размерный, половой состав и биологические характеристики

Достоверность различий в размерно-частотных распределениях самцов и самок статистически значима (*p* < 0.05), но различия между ними по длине (*SL*) невелики и не выходят за пределы одного размерного класса вариационного ряда, что позволило объединить рыб разных полов при построении размерно-частотных распределений. Для обоих видов эти распределения демонстрируют наличие нескольких размерных групп рыб, связанное, вероятно, с сезонностью их нереста (рис. 6).

За период с ноября по март доля текущих самок коилии Линдмана снижалась с 35.0 до 1.5%. В ноябре ГСИ самок составлял 0.46–0.74 (в среднем 0.61)%. В марте ГСИ самок варьировал в пределах 0.64–8.57 (2.83)%, самцов – 1.14–1.86 (1.39)%. У

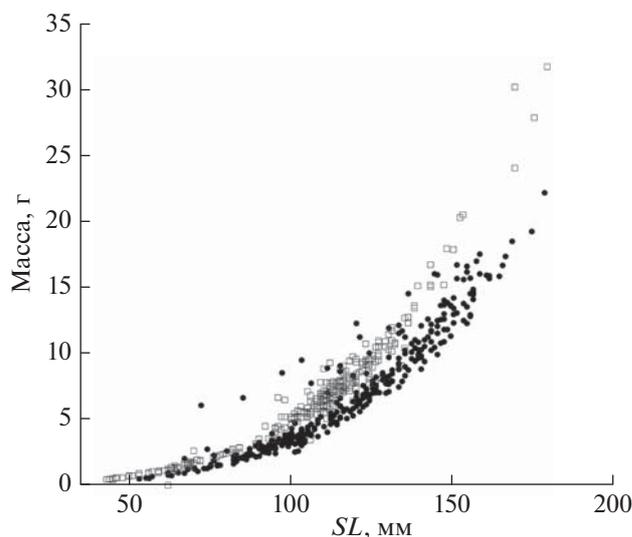


Рис. 4. Зависимость массы от длины (*SL*) коилии Линдмана *Coilia lindmani* (□) и многопёрой коилии *C. rebentischii* (●).

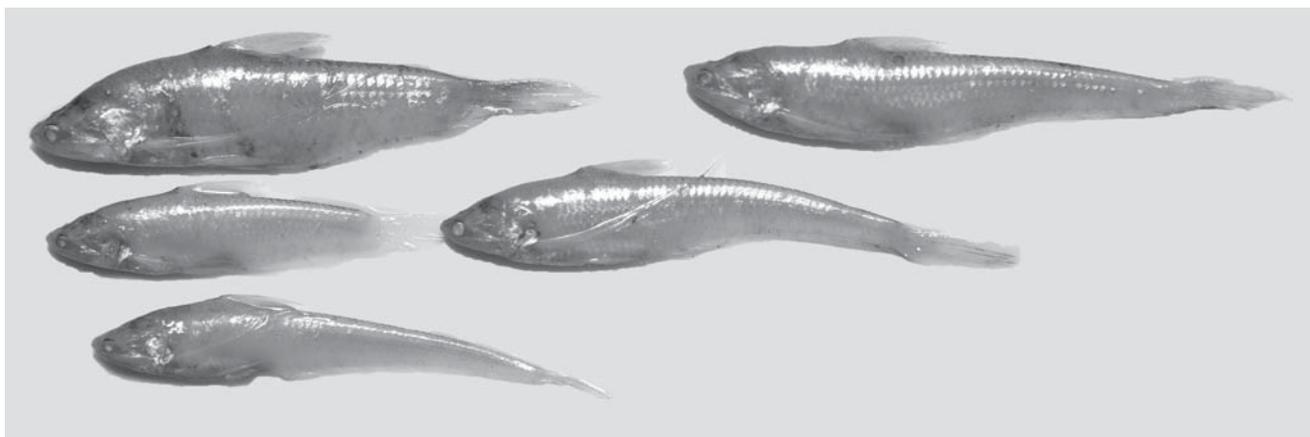


Рис. 5. Особи многопёрой коилии *C. rebentischii* с регенерировавшим хвостовым отделом при разной степени травматической ампутации.

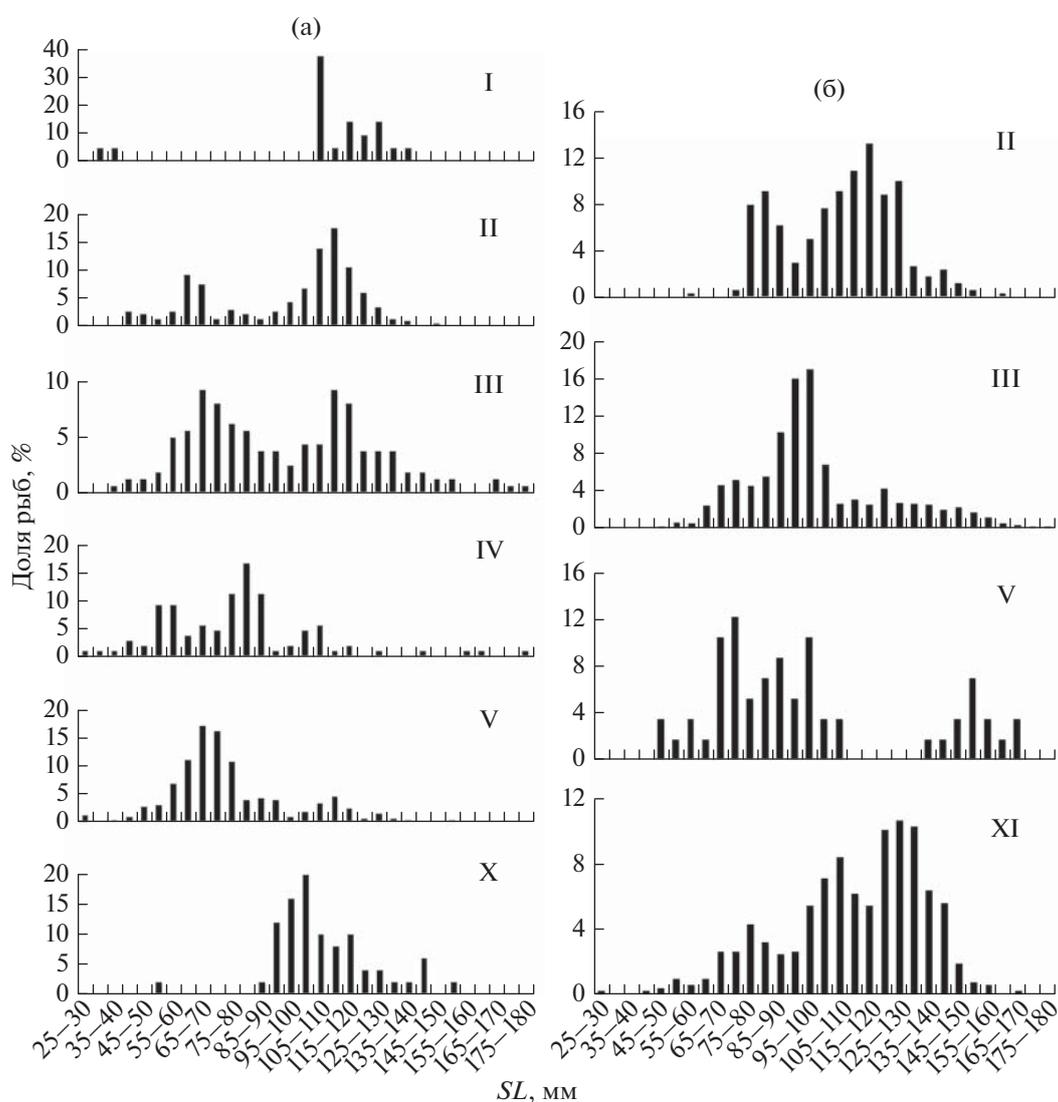


Рис. 6. Размерный состав уловов коилии Линдмана *Coilia lindmani* (а) и многопёрой коилии *C. rebentischii* (б) в дельте Меконга в разные месяцы (римские цифры) 2018–2020 гг.

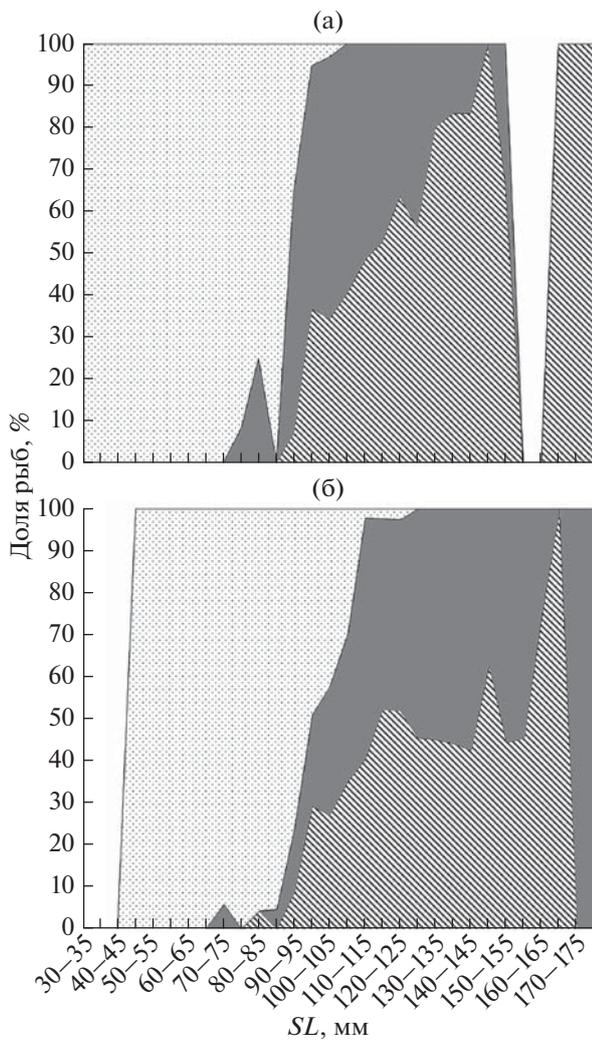


Рис. 7. Соотношение самцов (■), самок (▨) и ювенильных особей (▤) в разных размерных группах коилии Линдмана *Coilia lindmani* (а) и многопёрой коилии *C. rebertschii* (б).

многопёрой коилии с ноября по февраль доля текущих самок снижалась с 10 до 1%, в марте таковые не отмечены. В ноябре ГСИ самок варьировал в пределах 0.58–5.51 (2.14)%, самцов – 1.17–6.01 (3.06)%; в марте – соответственно 0.89–9.62 (3.09)% и 0.67–11.1 (4.38)%. Таким образом, рыбы со зрелыми гонадами встречались в течение всего периода исследований. Отсутствие сборов в другие месяцы не позволяет определить период массового нереста этих видов, однако можно предположить, что он довольно продолжительный, а пик приходится на конец лета. Это совпадает с данными для некоторых близкородственных видов, обитающих в регионе, в частности: для *C. nasus* (Duan et al., 2016), *C. mystus* (He et al., 2011), *C. dussumieri* (Khan, 2000). При этом у видов имеются особенности в динамике созревания гонад, что,

возможно, связано с некоторыми различиями во времени массового нереста, который, вероятнее всего, раньше происходит у коилии Линдмана.

У обоих видов самцы созревают при меньшей длине по сравнению с самками: у коилии Линдмана при *SL* 76 против 92 мм, а у многопёрой коилии – 72 против 85 мм. Соотношение полов по мере роста у этих видов изменяется по-разному: у первого наблюдается устойчивый рост доли самок (рис. 7), а у второго – в большинстве размерных групп соотношение полов остаётся примерно равным. Число рыб с близкими к максимальным размерами у обоих видов было невелико, что привело к случайному распределению полов в старших возрастных группах.

ВЫВОДЫ

1. Распределение исследованных видов в водах дельты Меконга различается. Коилия Линдмана – пресноводный эвригалинный вид, встречается в дельте повсеместно, но основные запасы сосредоточены в её пресноводной части. Многопёрая коилия обитает только в эстуарии, причём её плотность более чем в 10 раз превышает таковую первого вида. В целом количественные характеристики коилий в дельте достаточно высоки, несмотря на интенсивный вылов и значительное загрязнение среды обитания.

2. Характер пространственного распределения обоих видов зависит от солёности, содержания растворённого кислорода и глубины, а многопёрой коилии – также от распределения стока. Однако в целом корреляция с различными воздействиями невысокая.

3. Размножение обоих видов растянуто во времени, массовый нерест приходится на летние месяцы; его сроки, вероятнее всего, несколько различаются для каждого из видов, однако это предположение требует дальнейших подтверждений.

3. Благодаря своей массовости коилии, несомненно, имеют важное значение для экосистемы дельты, их роль в которой ещё предстоит оценить. Помимо традиционного использования при рыболовстве многопёрая коилия, благодаря своей тесной связи с условиями эстуарного экотона, может служить видом-индикатором для отслеживания процессов осолонения дельты.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены по теме “Эколан Э-3.4 “Экосистема реки Меконг в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия” и частично в рамках государственного задания ИнБЮМ РАН “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-

Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” № АААА-А18-118020890074-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Михайлов В.Н., Аракельянц А.Д. 2010. Особенности гидробиологических и морфологических процессов в устьевой области р. Меконг // Вод. ресурсы. Т. 37. № 3. С. 259–273.
- Тиен Х.Ч. 2001. Изучение изменений боковой приточности речных каналов в провинции Бенче, планирование решений по инженерной защите территорий. Бенче, СРВ: НИИ вод. хоз-ва юга, 98 с.
- Duan J.-R., Fang D.-A., Zhang M.-Y. et al. 2016. Changes of gonadotropin-releasing hormone receptor 2 during the anadromous spawning migration in *Coilia nasus* // BMC Dev. Biol. V. 16. Article 42. <https://doi.org/10.1186/s12861-016-0142-9>
- Fernandez I., Devaraj M. 1988. Stock assessment and dynamics of the *Coilia dussumieri* (Engraulidae) resource in the Indian Exclusive Economic Zone along the northwestern coast of India // Asian Fish. Sci. № 1. P. 157–164.
- Fernandez I., Devaraj M. 1996. Dynamics of the gold-spotted grenadier anchovy (*Coilia dussumieri*) stock along the northwest coast of India // Indian J. Fish. V. 43. № 1. P. 27–38.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2019. Catalog of Fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog>. Version 06/2019)
- Gadgil M. 1967. On some aspects of the biology of *Coilia dussumieri* // J. Bombay Natur. Hist. Soc. V. 64. № 1. P. 55–69.
- He W.-P., Li Y.-X., Liu M., et al. 2011. Reproductive biology of *Coilia mystus* (Linnaeus) from the Yangtze Estuary, China: responses to overexploitation // J. Appl. Ichthyol. V. 27. № 5. P. 1197–1202. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01767.x>
- Khan M.Z. 2000. Fishery, biology and resource characteristics of golden anchovy, *Coilia dussumieri* (Cuv et Val) // Marine Fisheries Research and Management. Kochi: CM-FRI Kochi. P. 310–316.
- Mahapatra B.K., Pradhan A., Lakra W.S. 2015. Morphometrics, length-weight relationship and condition factor of *Coilia dussumieri* Valenciennes, 1848 from north-east coast of India // Int. J. Fish. Aquat. Sci. V. 3. № 2. P. 35–39.
- Munroe T.A., Nizinski M. 1999. Engraulidae. Anchovies // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the WCP. Batoid fishes, chimaeras and bony fishes part 1 (Elopidae to Linophrynidae). Rome: FAO. P. 1698–1706.
- Nguyen Xuan Huan, Nguyen Thanh Nam, Nguyen Duc Hai. 2017. Fish species diversity in the Co Chien estuary, Ben Tre province // VNU J. Sci. Natur. Sci. Technol. V. 33. № 1. P. 246–256 (in Vietnamese).
- Rainboth W.J. 1996. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO species identification field guide for fishery purposes. Rome: FAO, 265 p.
- Seng K., Song S.L., Navy H. et al. 2004. Conflicts arising from re-allocation of fishing lots: perceptions from community fisheries in Cambodia. Phnom Penh: World Fish Center, 76 p.
- Tran D.D., Shibukawa K., Nguyen T.P. et al. 2013. Fishes of the Mekong Delta, Vietnam. Can Tho: Can Tho Univ. Publ. House, 174 p.
- Whitehead P.J.P., Nelson G.J., Wongratana T. 1988. FAO species catalogue. V. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Pt. 2. Engraulidae. Rome: FAO, 579 p.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И РОСТ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* В МОРЕ ЛАПТЕВЫХ

© 2021 г. Л. И. Карамушко¹*, Е. В. Расхожева¹, О. В. Карамушко¹

¹Мурманский морской биологический институт РАН – ММБИ РАН, Мурманск, Россия

*E-mail: karamushkol@mmbi.info

Поступила в редакцию 30.06.2020 г.

После доработки 15.07.2020 г.

Принята к публикации 15.07.2020 г.

По материалам, собранным в летне-осенний период 2014 г., проанализирована структура популяции и темп роста сайки *Boreogadus saida* в море Лаптевых. В уловах отмечены особи длиной 3.5–28.5 см, массой 0.6–129.0 г в возрасте 0+...7+. Модальной возрастной группой являются двухлетки, а наиболее многочисленной размерной группой – особи длиной 7–14 см (63–69%), в основном в возрасте 1+ и 2+. Наибольшие абсолютные приросты длины сайки наблюдаются в первые три года жизни (в среднем 3.4 см/год), затем они постепенно снижаются до 1.0 см/год к 7-летнему возрасту. Удельная скорость линейного роста сайки в течение жизни снижается от 0.446 в возрасте 0+ до 0.047 у 7-леток, а удельная скорость роста массы – соответственно от 1.085 до 0.146. Начало полового созревания сайки происходит при средней длине 10 см в возрасте 1+, основная масса особей созревает при длине 13–17 см в возрасте 2+...3+.

Ключевые слова: сайка *Boreogadus saida*, размеры, возраст, половая зрелость, темп роста, Арктика, море Лаптевых.

DOI: 10.31857/S004287522104007X

Сайка *Boreogadus saida* – арктический, криопелагический вид (Андрияшев, 1954, 1967), является одним из самых распространённых (до района Северного полюса) и многочисленных видов рыб морей Арктического бассейна. По сравнению с другими представителями семейства тресковых (*Gadidae*) сайка растёт медленно: в возрасте 5 лет достигает длины 18–20 см, в возрасте 7 лет – 25–27 см, особи длиной более 35 см отмечаются очень редко (Бенко, Пономаренко, 1972). Предельные зарегистрированные размеры и возраст (длина 40 см, масса 430 г, 10 лет (9+)) имела сайка, выловленная донным тралом в июне 1969 г. в районе южного склона Гусиной банки Баренцева моря (Шлейник, 1979). Хотя Петон (Pethon, 2005) указывает, что сайка может достигать длины 46 см.

В морских пищевых цепях арктических экосистем сайка занимает чрезвычайно важное место, “так как является главным, а если исключить прибрежные районы, то практически единственным потребителем планктона арктических морей” (Андрияшев, 1954. С. 187). Поэтому именно сайка является ключевым элементом арктических экосистем, определяющим энергетические связи между низшими и высшими трофическими уровнями пищевой сети в этом регионе (Клумов, 1937; Rass, 1968; Bradstreet, Cross, 1982; Craig et al.,

1982; Боркин и др., 1992; Welch et al., 1993; Пономаренко, 2008; Harter et al., 2013). Сайка может передавать до 75% энергии от более низких продуцентов к высшим (Bradstreet et al., 1986; Welch et al., 1992; Crawford, Jorgenson, 1996; Боркин, 2011, 2012; Christiansen et al., 2012; Нор, Gjørseter, 2013).

В целом определяющим моментом в организации арктических экосистем являются трофо-энергетические процессы, поскольку именно в условиях низкой температуры в наиболее острой форме проявляется адаптивная значимость метаболических и продукционных процессов (Чернов, 2008). Поэтому изучение количественных и качественных аспектов роста арктического вида сайки весьма актуально и, прежде всего, для высокоширотных районов Арктики, где условия существования видов изменяются в результате значительных пространственно-временных колебаний абиотических и биотических факторов. Исследования роста сайки имеют долгую историю и проводились почти во всех арктических морях: в Баренцевом (Hognestad, 1968; Шепель, 1972; Gjørseter, 1973; Печеник и др., 1973; Шлейник, 1979; Falk-Petersen et al., 1986; Lønne, Gulliksen, 1989; Gjørseter, Ajiad, 1994; Боркин, 1995), Карском (Москаленко, 1964; Шепель, 1971; Печеник и др., 1973), Беринговом, Чукотском и море

Бофорта (Черкасова, 1976; Lowry, Frost, 1981; Craig et al., 1982; Helser et al., 2017), Гренландском и море Баффина (Sekerak, 1982; Fey, Weslawski, 2017), а также в районах Центрального Арктического бассейна (Lønne, Gulliksen, 1989; Fey, Weslawski, 2017). Вместе с тем для моря Лаптевых, одного из наиболее суровых по условиям среды обитания арктических акваторий, данные по росту сайки представлены только в работах по изучению её ранних стадий развития (Bouchard, Fortier, 2008, 2011) и размерно-возрастного и полового состава сайки прибрежной части моря Лаптевых (Анабарский залив) по материалам 1947 г. (Москаленко, 1964).

Цель нашей работы — исследовать популяционную структуру и рост сайки по материалам, собранным в море Лаптевых в августе–октябре 2014 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 19.08–05.10.2014 г. в рейсе НИС “Дальние Зеленцы” на обширной акватории моря Лаптевых — от континентального склона на севере до почти прибрежных районов на юге (рис. 1). Лов проводили конвенционным донным тралом (чертёж 2837-00-000). Вертикальное раскрытие трала составляло 10 м, горизонтальное — 22 м, ячея 135 мм с кутовой мелкоячейной вставкой 12 мм, имеющей длину ~4 м. Длительность буксировки составляла 30 мин, скорость траления — 2.5 узла. Пелагическую съёмку выполняли учётно-промысловым разноглубинным тралом, настроенным на пелагическое траление, при скорости судна 3.5–4.0 узла, продолжительность траления на каждой станции 15 мин. Пелагическими тралениями поймана почти исключительно молодь сайки, причём в небольшом количестве. На станциях с глубинами <20 м использовали трал Сигсби (входной периметр 100 × 30 см (0.3 м²), ячея 7 мм); продолжительность траления 10 мин. На каждой станции измеряли температуру и солёность с помощью автоматического СТД-зонда SBE 19 plus V2 (S/N19P73910-7324), (“Sea-bird Electronics”, США).

Биологическому анализу подвергли 456 экз. сайки из северо-восточной (СВ) части моря Лаптевых и 655 — из юго-западной (ЮЗ). У всех пойманных особей измеряли общую длину тела (TL — от вершины рыла до конца наиболее длинных лучей хвостового плавника) (Правдин, 1966) с точностью до 0.1 см и массу (W) с точностью до 0.1 г. Возраст определяли по отолитам под бинокулярным микроскопом МБС-10 в падающем свете при увеличении 8 × 2. При определении стадий развития гонад сайки использовали шкалу зрелости, предложенную Пономаренко (1965). К неполовозрелым относили рыб с гонадами I и II стадий зрелости, а к половозрелым — от II–III до

VI–II (Москаленко, 1964; Пономаренко, 1964, 1965; Христофоров, 1978; Оганин, Боркин, 2013).

Скорость роста длины и массы тела сайки оценивали по годовым приростам. Рассчитывали удельную скорость роста длины (C_{TL}) и массы (C_W) за период времени ($t_2 - t_1$): $C_{TL} = (\ln TL_2 - \ln TL_1) / (t_2 - t_1)$ и $C_W = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$ (Винберг, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерно-возрастная и половая структура

В летне-осенний период 2014 г. уловы сайки в СВ- и ЮЗ-частях моря Лаптевых были представлены особями TL 3.5–28.5 см и массой 0.6–129.0 г в возрасте 0+...7+ (табл. 1).

В возрастном составе сайки модальным был возраст 1+ как на СВ (54.6%), так и на ЮЗ (35.3%) моря Лаптевых (рис. 2). В обоих районах отмечалась также и относительно высокая частота встречаемости 3-леток — соответственно 22.1 и 17.2%. Доля особей в возрасте 4+ и старше на СВ моря была существенно ниже, чем на ЮЗ (5.5 против 19.5%); при этом рыбы в возрасте 7+ встречались только на ЮЗ района исследований.

Сеголетки на СВ моря встречались в значительно меньшем количестве, чем на ЮЗ (4.6 против 16.5%), что, возможно, связано с более ранним взятием проб в первом районе (19.08–07.09.2014 г.) по сравнению со вторым (08.09–02.10.2014 г.). Самые мелкие сеголетки (TL 3.5–4.0 см) были пойманы донным тралом 20 августа на СВ моря (температура 2.7°C, солёность 25.3‰, глубина 19 м) и 27 сентября на ЮЗ (0.9°C, 33.7‰, 19 м). Размерный состав сеголеток в уловах в сравниваемых районах моря Лаптевых различался (рис. 3). На СВ моря доминировали рыбы TL 5–6 см (65%) при равномерном соотношении других размерных групп, а на ЮЗ преобладали сеголетки двух групп — TL 5–6 и 7–8 см (47 и 49%). При этом средний размер молоди по районам различался незначительно и составлял соответственно 6.2 и 6.5 см (табл. 1).

В районах СВ и ЮЗ доминировали (69 и 63%) особи TL 7–14 см (рис. 4), в основном в возрасте 1+ и 2+. Доля крупных рыб ($TL \geq 19$ см) на СВ была меньше, чем на ЮЗ (8 против 17%). Самый крупный экземпляр сайки TL 28.5 см, массой 129 г в возрасте 7+ был обнаружен в улове донного трала в ЮЗ части моря (76°14' с.ш. 124°03' в.д., 30.09.2014 г., глубина 65 м) при температуре –1.69°C и солёности 34.6‰.

В обоих районах в возрастной группе 1+ помимо неполовозрелых особей (~87%) отмечены рыбы с половыми продуктами II–III и III стадий зрелости и даже встречались самцы с гонадами IV стадии (табл. 2). Среди рыб в возрасте 2+ доля особей с гонадами III стадии зрелости была зна-



Рис. 1. Карта-схема расположения станций в северо-восточной (●) и юго-западной (●) частях моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.; (—) — изобата 200 м.

чительно больше. Соотношение полов в возрастных группах 1+, 2+ и 3+ на СВ моря близко к равному с незначительным преобладанием самцов, в то время как на ЮЗ самцов было больше соответственно в 1.6, 2.4 и 1.5 раза.

Среди рыб 4+...7+ преобладали самки. Самцы старше 6+ в уловах не встречались. На ЮЗ половые продукты почти всех рыб в возрасте 4+...7+ (~90%) находились на III стадии зрелости, а на СВ большинство рыб этих возрастных групп имели гонады стадии VI–II, т.е. периода посленерестового восстановления. Очевидно, что уже начиная с 3-летнего возраста прослеживается тенденция увеличения генеративного потенциала

популяции сайки моря Лаптевых на ЮЗ по сравнению с СВ.

Линейный и весовой рост. Аллометрия

Для сайки характерна большая вариабельность длины и массы особей одного возраста (табл. 1). С 2-летнего возраста рыбы из СВ имеют несколько большие средние значения длины и массы, чем особи из ЮЗ района.

Линейный (TL , см) и весовой (W , г) рост сайки в зависимости от возраста (t , лет), а также соотношение длина–масса хорошо аппроксимируются степенными уравнениями (рис. 5): $TL = 6.27t^{0.67}$

Таблица 1. Длина (TL) и масса особей сайки *Boreogadus saida* разного возраста в разных районах моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.

Возраст, лет	Северо-восток			Юго-запад		
	n , экз.	TL , см	Масса, г	n , экз.	TL , см	Масса, г
0+	21	$\frac{3.5-8.9}{6.2 \pm 1.5}$	$\frac{0.6-5.5}{2.3 \pm 1.3}$	108	$\frac{3.6-8.8}{6.5 \pm 0.9}$	$\frac{0.7-6.2}{2.4 \pm 1.2}$
1+	249	$\frac{5.0-15.0}{10.0 \pm 1.6}$	$\frac{0.7-20.0}{7.6 \pm 3.9}$	231	$\frac{5.8-13.8}{9.9 \pm 1.2}$	$\frac{1.3-14.1}{6.6 \pm 2.2}$
2+	101	$\frac{9.1-18.0}{14.0 \pm 1.7}$	$\frac{5.0-37.0}{18.1 \pm 6.6}$	114	$\frac{8.1-16.5}{12.5 \pm 1.8}$	$\frac{3.0-30.0}{13.1 \pm 5.1}$
3+	60	$\frac{13.0-23.2}{16.8 \pm 2.3}$	$\frac{12.5-66.0}{30.1 \pm 13.1}$	74	$\frac{9.50-23.2}{16.2 \pm 2.6}$	$\frac{6.0-56.0}{25.7 \pm 10.0}$
4+	17	$\frac{16.5-24.3}{19.6 \pm 2.0}$	$\frac{24.0-70.0}{42.9 \pm 12.4}$	67	$\frac{11.7-23.7}{18.5 \pm 2.4}$	$\frac{12.3-56.0}{34.1 \pm 9.8}$
5+	5	$\frac{19.5-24.5}{21.1 \pm 2.0}$	$\frac{35.0-88.0}{56.4 \pm 20.0}$	40	$\frac{14.3-25.2}{20.8 \pm 2.5}$	$\frac{19.5-79.0}{49.7 \pm 16.3}$
6+	3	$\frac{21.3-24.0}{22.6 \pm 1.4}$	$\frac{50.0-70.0}{63.3 \pm 11.5}$	17	$\frac{15.3-25.2}{21.7 \pm 3.1}$	$\frac{23.0-95.0}{57.3 \pm 22.2}$
7+				4	$\frac{20.8-28.5}{24.7 \pm 3.1}$	$\frac{50.0-129.0}{79.0 \pm 35.1}$

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его стандартное отклонение; n – число изученных особей.

($R^2 = 0.83$), $W = 1.95t^{1.79}$ ($R^2 = 0.79$), $W = 0.015TL^{2.66}$ ($R^2 = 0.94$).

Увеличение длины с возрастом указывает на поступательный характер роста сайки в течение жизненного цикла (рис. 5а). Высокие показатели и значительные различия параметров соматиче-

ского роста на первых годах жизни характерны для рыб в целом, но связь между длиной и возрастом на отдельных интервалах кривой роста была заметно слабее ($R^2 = 0.50$), чем для всей эмпирической кривой в целом ($R^2 = 0.83$). Значительное снижение коэффициента детерминации при разбиении выборки на отдельные составляющие отражает нелинейный характер динамики роста.

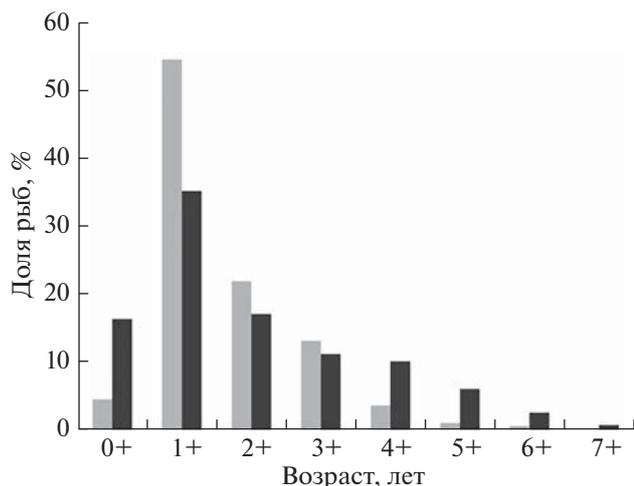


Рис. 2. Возрастной состав сайки *Boreogadus saida* в уловах в северо-восточной (□) и юго-западной (■) частях моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.

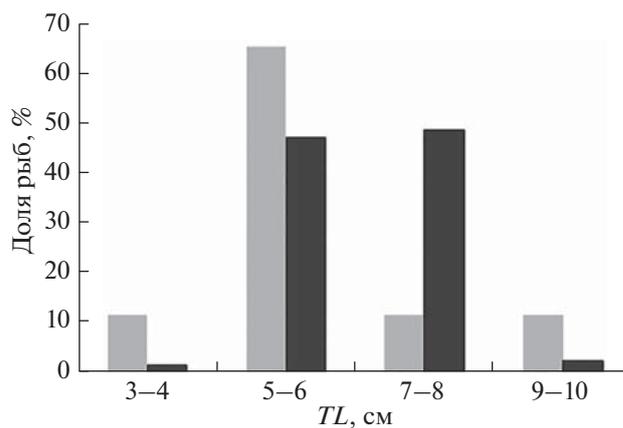


Рис. 3. Размерный состав (TL) сегелоток сайки *Boreogadus saida* в северо-восточной и юго-западной частях моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.; обозначения см. на рис. 2.

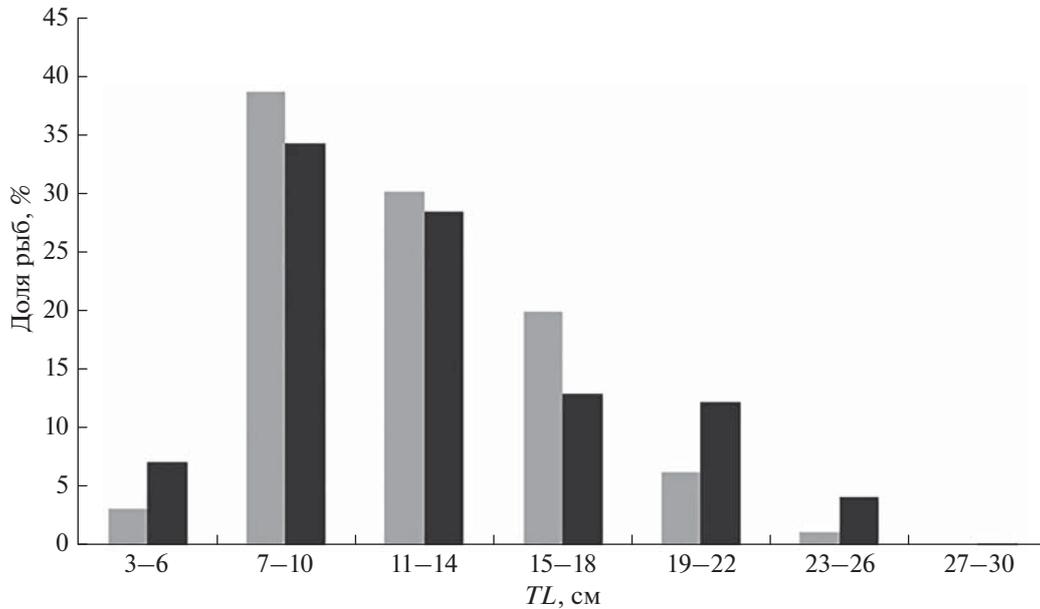


Рис. 4. Размерный состав (*TL*) сайки *Boreogadus saida* в уловах в северо-восточной и юго-западной частей моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.; обозначения см. на рис. 2.

Поэтому зависимость длины от возраста, аппроксимированная степенной функцией, обеспечивает лучшее приближение к распределению значений длины ($R^2 = 0.83, p < 0.01$). Согласно этому степенному уравнению сайка моря Лаптевых должна достигнуть *TL* 30 см за 10.3 года.

Анализ распределения значений массы в исследованном возрастном интервале показал, что вариационные ряды массы тела смежных возрастных групп сайки могут трансгрессировать, особенно это заметно в старших возрастных группах, возможно, как следствие малого объёма вы-

Таблица 2. Соотношение особей с гонадами разных стадий зрелости в возрастных группах сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых в августе–октябре 2014 г., %

Возраст, лет	Пол	Северо-восток						Юго-запад						
		<i>n</i> , экз.	II	II–III	III	IV	VI–II	<i>n</i> , экз.	II	II–III	III	III–IV	IV	VI–II
1+	juv	56						47						
	Самки	90	93.3		6.7			70	98.6		1.4			
	Самцы	92	72.8	2.2	23.9	1.1		111	74.8		24.3		0.9	
2+	juv							6						
	Самки	45	17.8	2.2	4.4		75.6	33	51.5	3.0	24.3			21.2
	Самцы	51	15.7	7.8	37.3		39.2	80	18.0		52.0		2.5	27.5
3+	Самки	27	7.4		25.9		66.7	30	10.0	6.7	63.3			20.0
	Самцы	32			40.6	3.1	56.3	44	2.3	4.5	77.3		2.3	13.6
	Самки	10					100.0	32	6.2		87.5			6.3
4+	Самцы	6			50.0		50.0	35			94.3	2.8		2.9
	Самки	5					100.0	25			100.0			
	Самцы							15			80.0			20.0
6+	Самки	3					100.0	11			100.0			
	Самцы							6			83.3	16.7		
	Самки							4	25.0		75.0			

Примечание. juv – пол не определён, *n* – число изученных особей.

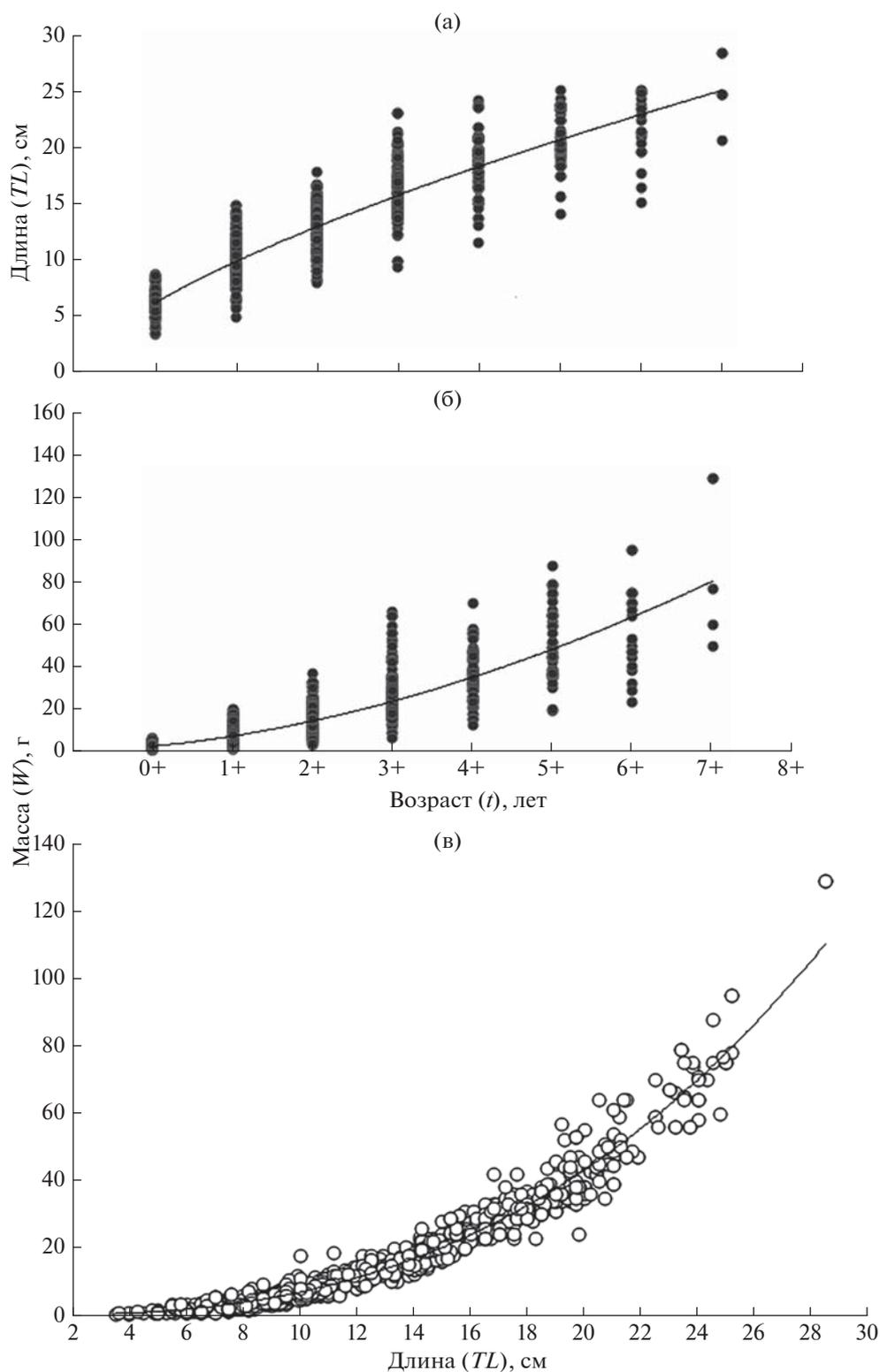


Рис. 5. Линейный (а) и весовой (б) рост, а также взаимосвязь длина–масса (в) сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых ($n = 1111$ экз.): а – $TL = 6.27t^{0.67}$, $R^2 = 0.83$; б – $W = 1.95t^{1.79}$, $R^2 = 0.79$; в – $W = 0.015TL^{2.66}$, $R^2 = 0.94$.

Таблица 3. Показатели линейного и весового роста сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.

Возраст, лет	Длина (TL)			Масса (W)		
	средняя TL , см	ΔTL , см/год	C_{TL}	средняя W , г	ΔW , г/год	C_W
0+	6.4			2.4		
1+	10.0	3.6	0.446	7.1	4.7	1.085
2+	13.2	3.2	0.278	15.5	8.4	0.781
3+	16.4	3.2	0.217	27.7	12.2	0.581
4+	18.7	2.3	0.131	35.9	8.2	0.259
5+	20.8	2.1	0.107	50.5	14.6	0.341
6+	21.8	1.0	0.047	58.2	7.7	0.142
7+	24.7	2.9	0.125	79.0	20.8	0.305

Примечание. ΔTL , ΔW – абсолютный годовой прирост длины и массы тела; C_{TL} , C_W – удельная скорость роста длины и массы.

борок (рис. 5б). Амплитуда варьирования значений массы увеличивается начиная с возраста 3+, что, несомненно, связано с повышением интенсивности генеративного обмена. Согласно эмпирической кривой весового роста, сайка моря Лаптевых должна достигнуть массы 129 г за 10.4 года.

Соотношение между длиной и массой тела сайки передаёт более общий характер изменения размеров сайки, значения параметров этого уравнения определяются степенью аллометрии роста (рис. 5в). Реализацию потенциального роста в некотором приближении можно оценить максимальными величинами длины и массы тела (Мина, Клевезаль, 1976). В нашей выборке предельные размеры сайки составляли 28.5 см и 129 г. Из зависимости масса–длина следует, что при TL 30 см особь сайки будет иметь массу 127.4 г.

Процессы увеличения длины и массы во времени протекают у сайки различно. В первый год жизни сайка растёт относительно быстро и достигает в среднем TL 8.2 см, к концу второго лета – 10.0 см (табл. 3). Наибольшие приросты длины (в среднем 3.4 см/год) отмечаются до возраста 2+...3+ (до периода массового созревания), в последующие два года они не превышают 2.3 см/год, резко снижаясь к возрасту 6+.

В противоположность процессу линейного роста абсолютный прирост массы тела сайки с возрастом постоянно увеличивался, и значительное приращение массы наблюдалось после достижения половой зрелости (табл. 3). Наиболее высокие значения C_W отмечались до возраста 3+. В

возрасте 4+...5+ этот показатель стабилизировался на более низком уровне и затем заметно уменьшился к возрасту 6+, после чего резко возрос к 7+. Такие изменения значений абсолютной и удельной скорости линейного и весового роста у рыб самой старшей возрастной группы (7+), вероятно, можно объяснить специфическими особенностями интенсивного продуцирования генеративных продуктов у самок сайки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры личинок и молоди сайки варьируют в значительной степени в один и тот же сезон года, что связано со временем вылупления личинок (Бараненкова и др., 1966; Боркин, 1990; Пономаренко, 2000; Fortier et al., 2006; Bouchard, Fortier, 2011). Сроки вылупления личинок сайки колеблются по годам и сильно зависят от температуры воды и продолжительности ледостава (Аронович и др., 1974; Боркин, 1983). Массовое вылупление происходит в основном в мае–июле, смещаясь в восточном и северном направлениях на более поздние сроки (Бараненкова и др., 1966; Fortier et al., 2006), при этом пик вылупления совпадает со временем интенсивного разрушения льда (Юданов, 1976; Боркин, 1990; Bouchard, Fortier, 2008). В Баренцевом и Карском морях минимальная стандартная длина (SL) личинок при вылуплении составляет 3.5–6.0 мм, в мае и июне личинки растут медленно и в июне достигают средней длины 7.9 мм, в июле – 8.6 мм, и только в августе темп роста резко увеличивается: средняя длина

составляет уже 21.9 мм при многовершинном и растянутом ряде — от 10 до 49 мм (Бараненкова и др., 1966; Пономаренко, 2000). Имеются данные о том, что в море Лаптевых рост и в конечном счёте выживаемость личинок сайки положительно коррелируют с температурой поверхности моря в период вылупления при условии обеспеченности их пищей (Fortier et al., 2006; Bouchard, Fortier, 2008). В конце августа большинство личинок в возрасте 3–4 мес. при SL 30–40 мм переходят в стадию малька (Боркин, 1990).

Ряд исследователей рассматривают и другой сценарий — более растянутый в море Лаптевых период вылупления (январь–июль), где некоторые личинки появляются под морским льдом зимой задолго до весеннего цветения. Показано, что время вылупления личинок объясняет большую часть изменчивости (90%) длины, достигаемой молодью сайки к концу лета (Bouchard, Fortier, 2008, 2011; Bouchard et al., 2017). Рассчитанные значения длины (массы) рыб в августе варьировали от $SL < 10$ мм (<0.01 г) от личинок, вылупившихся в июле, до 50 мм (0.91 г) от личинок, вылупившихся в январе (Bouchard, Fortier, 2011). Подавляющее большинство рыб (97%), достигшее $SL > 35$ мм в августе, было собрано в регионе, характеризующимся значительным поступлением пресной воды (море Лаптевых, Гудзонов залив и море Бофорта). Авторы предполагают, что раннее разрушение льда, частые зимние полыньи, более тёплый поверхностный слой моря и увеличение речного стока, связанное с потеплением климата, могут повысить выживаемость сеголеток сайки.

При любом сценарии вылупления личинок пелагическая молодь в конце лета опускается несколько глубже, но продолжает держаться в толще воды; в этот период размеры мальков варьируют от SL 3.0–3.5 до 5.5–6.5 см, а иногда и более (Бараненкова и др., 1966; Шлейник, Боркин, 1986; Matarese et al., 1989; Пономаренко, 2000; Bouchard, Fortier, 2011). В наших сборах в море Лаптевых в августе–сентябре отмечены сеголетки TL 3.5–8.9 см (табл. 1); при этом даже в одной пробе особи различались между собой на 3.0–3.7 см. Значительный диапазон варьирования размерных характеристик выявлен и у молоди сайки Баренцева, Карского и Гренландского, Чукотского морей и моря Баффина (Бараненкова и др., 1966; Печеник и др., 1973; Sekerak, 1982; Falk-Petersen et al., 1986; Боркин, 1990; Пономаренко, 2000; Fortier et al., 2006; Vestfals et al., 2019).

После превращения личинок сайки в пелагическую молодь при SL 30–50 мм (Rass, 1968), 27–49 мм (Бараненкова и др., 1966), 30–40 мм (Боркин, 1990) масса сеголеток существенно увеличивается. По нашим данным, для сеголеток сайки моря Лаптевых зависимость массы (г) от длины (см) достоверно аппроксимируется уравнением

степенной функции: $W = 0.042TL^{2.11}$, $R^2 = 0.44$. Для сеголеток сайки Баренцева моря эта связь (мг, мм) описывается уравнением логарифмической функции: $\ln W = 3.095 \ln SL - 5.3$, $R^2 = 0.98$ (Пономаренко, 2000).

Анализ удельной скорости линейного роста (C_{TL}) сайки показал, что на ЮЗ рыбы до достижения TL 15.5 см росли несколько медленнее, чем на СВ, но с последующим увеличением размеров скорость их роста незначительно возрастала (рис. 6). В отсутствие других данных по росту сайки моря Лаптевых сложно судить о многолетней изменчивости этого показателя, но, по единственному полученному ранее сведению (Москаленко, 1964), удельная скорость роста сайки в Анабарском заливе была близка к наблюдаемой у рыб района СВ. Зависимость удельной скорости роста (C_{TL}) от длины (TL) сайки из сравниваемых районов описывается следующими уравнениями: СВ — $C_{TL} = 38.48TL^{-1.988}$, $R^2 = 0.92$, $n = 456$; ЮВ — $C_{TL} = 13.47TL^{-1.628}$, $R^2 = 0.69$, $n = 655$; Анабарский залив — $C_{TL} = 2.08TL^{-0.920}$, $R^2 = 0.98$, $n = 472$. Эти три кривые пересекаются в точке TL 15 см, что соответствует возрасту 3+. Максимум абсолютного линейного прироста отмечен у сайки именно к этому возрасту, т.е. к периоду её массового созревания. Такая динамика линейного роста обусловлена как увеличением степени использования энергетических ресурсов на нужды генеративного обмена, так и увеличением размеров тела сайки (Шатуновский, 1980).

Сходные закономерности роста наблюдаются и в других районах ареала сайки. Так, в Чукотском и Беринговом морях выявлен высокий темп линейного роста у младших возрастных групп, который снижается на 3-м году жизни в период наступления половой зрелости (Черкасова, 1976). Замедление темпа роста сайки после 1+...2+ отмечено в море Бофорта (Craig et al., 1982) и в Канадской Арктике (Matley et al., 2013). На поступательное снижение ежегодного абсолютного прироста длины с возрастом после достижения половой зрелости указывают и для сайки Баренцева моря (Hognestad 1968; Печеник и др., 1973; Gjøsaeter, 1973; Шлейник, 1979; Gjøsaeter, Ajiad, 1994; Боркин, 1995).

В некоторых районах Арктики линейный рост сайки в течение первых четырёх лет жизни довольно постоянен. Так, Фей и Веславский (Fej, Węśławski, 2017) обнаружили, что у сайки, обитающей в ледниковой зоне Конгсфьордена архипелага Шпицбергена, в первые четыре года наблюдается высокий темп линейного роста (4.7 см/год), что, по мнению авторов, указывает на присутствие быстрорастущей субпопуляции.

Исследование возможностей линейного роста (ростовой потенции — по: Мина, Клевезаль, 1976)

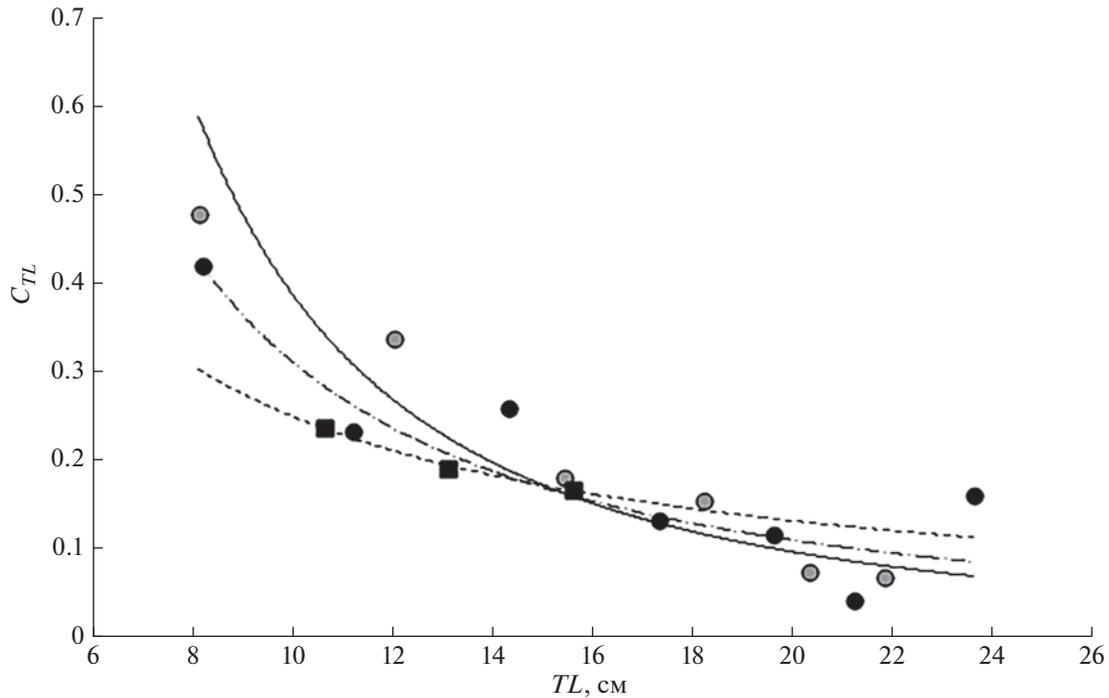


Рис. 6. Зависимость удельной скорости роста (C_{TL}) от длины (TL) сайки *Boreogadus saida* в разных районах моря Лаптевых: (—○—) — северо-восток, (—●—) — юго-запад, (—■—) — Анабарский залив (значения C_{TL} сайки из залива рассчитаны по: Москаленко, 1964).

показало, что наибольшие абсолютные приросты сайки в море Лаптевых составляют в среднем 3.4 см/год. С увеличением длины темп роста постепенно снижается и к 7-летнему возрасту годовой прирост не превышает уже 5% TL (табл. 3). Удельная скорость роста (C_{TL}) закономерно снижается с возрастом с 0.446 до 0.047. В ЮВ Баренцева моря в 1970 г., до периода интенсивного промысла, абсолютные приросты длины сайки были высокими до возраста 3+ — 3.4–5.1 см/год (Печеник и др., 1973); значения C_{TL} также снижались с возрастом от 0.488 до 0.055 (0+...6+). Таким образом, ежегодные абсолютные приросты длины у рыб всех возрастных групп из Баренцева моря были выше. Темп линейного роста сайки в Карском море в 1970 г. был ниже, чем в Баренцевом, в тот же период (Печеник и др., 1973). Рассчитанные нами значения C_{TL} для рыб из Карского моря составили от 0.457 до 0.049. Необходимо отметить, что во всех трёх морях среди особей предельного возраста (6+...7+) были только самки.

В отличие от линейного роста абсолютный прирост массы тела сайки с возрастом постоянно увеличивается и максимальное приращение массы тела наблюдается после наступления половой зрелости (табл. 3), что, несомненно, является важным условием продуцирования максимального количества половых продуктов и увеличения популяционной плодовитости. Темп увели-

чения плодовитости сайки зависит от возраста, длины и массы тела самок (Печеник и др., 1973; Шлейник, 1978; Боркин, 1990, 1995). Следует отметить, что скорость основных процессов в организме более тесно связана с его массой, а не с длиной (Винберг, 1975, 1986).

Наиболее высокие значения C_w отмечены у сайки моря Лаптевых в возрасте 0+...3+, затем этот показатель постепенно снижается к возрасту 6+. У самых старших самок (7+) скорость роста вновь возрастает с относительным приростом массы тела 36% в год. У сайки Баренцева моря была выявлена такая же тенденция: ежегодный относительный прирост массы старых особей мог достигать 20% и более (Шлейник, Боркин, 1986; Боркин, 1995). По данным размерно-возрастных показателей сайки Баренцева моря за 1969–1981 гг. (Боркин и др., 1987. Табл. 5) мы установили, что прирост массы тела особей предельного возраста может составлять 46% в год. Таким образом, возрастная динамика роста массы сайки указывает на его поступательный характер до самого старшего возраста, что, вероятно, обусловлено высокими энергетическими затратами на репродуктивные функции.

Сайка относится к быстрозревающим рыбам: достигает половой зрелости в 2–3-годовалом возрасте (Москаленко, 1964). Для основной массы сайки характерно созревание самцов и самок в

возрасте 2+...3+ при SL 16–17 см (Мантейфель, 1943; Пономаренко, 1965; Христофоров, 1978). По нашим данным, созревающие особи сайки с гонадами II–III, III и IV стадий зрелости появляются в море Лаптевых уже в возрасте 1+ при средней TL 10 см; их доля составляла ~13% всех рыб данного возраста. У большинства особей 1+ (>60%) гонады находились на II стадии зрелости (стадии покоя). Среди рыб в возрасте 2+ при средней TL 13–14 см доля половозрелых особей уже составляла на СВ и ЮЗ 83.4 и 69.1% соответственно (табл. 2). И только 4-летки, достигшие TL 16–17 см, почти все были представлены половозрелыми особями (95–97%). Таким образом, основная масса сайки в море Лаптевых достигает половой зрелости при TL 13–17 см в возрасте 2+...3+.

Следует отметить, что в юго-восточной прибрежной части Баренцева моря и в Карском море сайка созревает в возрасте 1+ при SL 13–14 см (Москаленко, 1964), 11–12 см (Печеник и др., 1973) или даже 7.5–10.5 см (Киселева, 1940). В Чукотском море и море Бофорта сайка впервые нерестится при длине по Смитту (FL) ~ 12.5 см в возрасте 2+ (Frost, Lowry, 1983). В 1967–1970 гг. в Баренцевом море среди рыб SL 13 см доля половозрелых особей составляла 88.0%, при SL 16 см – 47.9%, SL 22 см – 0.9%, при этом средний возраст полового созревания составлял 4.2 года (Шлейник, 1979). Но интенсивный промысел в 1970–1980-х гг. привёл к омоложению новоземельской сайки: нерестовую часть популяции составляли впервые созревающие особи SL 12–16 см в возрасте 1+...2+ (Боркин, 1990). В восточной части Баренцева моря в 2016 г. основу популяции по численности и биомассе составляли особи в возрасте 1+, среди которых доля созревающих рыб с гонадами III стадии зрелости достигала 30.9%, что говорит об увеличении темпа созревания молоди сайки по сравнению с прошлыми годами (Состояние ..., 2017).

ВЫВОДЫ

1. В летне-осенний период 2014 г. популяция сайки в море Лаптевых состояла из особей TL 3.5–28.5 см, массой 0.6–129.0 г, в возрасте 0+...7+.
2. Модальной возрастной группой в обследованных районах были двухлетки, составляющие на северо-востоке 54.6%, а на юго-западе 35.3%.
3. Независимо от районов исследований наиболее многочисленной размерной группой рыб были особи TL 7–14 см (63–69%), в основном в возрасте 1+ и 2+.
4. Наибольшие абсолютные приросты длины сайки моря Лаптевых наблюдаются в течение первых трёх лет жизни (в среднем 3.4 см/год), т.е.

до наступления половой зрелости, затем они постепенно снижаются до 1.0 см/год к 7-летнему возрасту.

5. Удельная скорость линейного роста сайки моря Лаптевых в течение жизни снижается от 0.446 в возрасте 0+ до 0.047 у семилеток, что относительно близко к значениям для Баренцева и Карского морей. Удельная скорость роста массы снижается от 1.085 (0+) до 0.142 (7+).

6. Начало полового созревания сайки в море Лаптевых происходит при средней TL 10 см в возрасте 1+: доля особей с гонадами II–III, III и IV стадий зрелости составляет 13%. Основная же масса особей созревают при TL 13–17 см в возрасте 2+...3+.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность рецензентам за ценные конструктивные замечания и рекомендации, а также всем сотрудникам ММБИ РАН, оказывавшим помощь в период проведения экспедиционных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Андряшев А.П. 1967. О микрофлоре и фауне, связанной с антарктическим припайным льдом // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 10. С. 1585–1593.
- Аронович Т.М., Дорошев С.И., Спекторова Л.В. 1974. Биологические особенности эмбрионального и личиночного развития беломорских рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 9–11.
- Бараненкова А.С., Пономаренко В.П., Хохлина Н.С. 1966. Распределение, размеры и рост личинок и мальков сайки *Boreogadus saida* (Lerachin) в Баренцевом море // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 3 (40). С. 498–518.
- Бенко Ю.К., Пономаренко В.П. 1972. Основные промысловые рыбы Баренцева, Норвежского и Гренландского морей (биология, уловы). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 144 с.
- Боркин И.В. 1983. Эффективность нереста сайки Баренцева моря // Биология и промысел пелагических рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 52–64.
- Боркин И.В. 1990. Размножение и ранний онтогенез сайки *Boreogadus saida* (Lerachin) Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 21с.
- Боркин И.В. 1995. Сайка // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (Архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 121–132.
- Боркин И.В. 2011. О взаимоотношениях морских млекопитающих и сайки в экосистеме Баренцева моря // Вестн. НГАУ. № 4 (20). С. 41–115.
- Боркин И.В. 2012. О значении сайки в питании наиболее массовых морских птиц Баренцева моря // Вестн. БалтФУ им. И. Канта. № 1. С. 107–115.

- Боркин И.В., Пономаренко В.П., Третьяк В.Л., Шлейник В.Н. 1987. Сайка *Boreogadus saida* (Lepeschin) – рыба полярных морей (запасы и использование) // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука. С. 183–207.
- Боркин И.В., Черноок В.И., Пономарев И.Я. и др. 1992. Результаты авиасъемки морских птиц Баренцева моря осенью 1991 г. // Сб. докл. V сов.-норвеж. симп. “Исследование взаимоотношений рыб в Баренцевом море”. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 301–317.
- Винберг Г.Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. Т. 61. Вып. 2. С. 274–293.
- Винберг Г.Г. 1975. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука. С. 7–25.
- Винберг Г.Г. 1986. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Изд-во ГомелГУ. С. 20–61.
- Киселева Е.В. 1940. Сайка *Boreogadus saida* (Lepeschin) из Обской губы // Тр. НИИПЗЖиПХ. Вып. 10. С. 103–112.
- Клумов С.К. 1937. Сайка *Boreogadus saida* (Lepesch.) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 175–188.
- Мантейфель Б.П. 1943. Сайка и ее промысел. Архангельск: ОГИЗ, 31 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Москаленко Б.К. 1964. О биологии полярной трески (сайки) *Boreogadus saida* (Lepeschin) // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 3 (32). С. 433–443.
- Оганин И.А., Боркин И.В. 2013. Воспроизводительная способность баренцевоморской популяции сайки. Особенности оогенеза // Сайка Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 59–61.
- Печеник Л.Н., Пономаренко В.П., Шепель Л.И. 1973. Биология и промысел сайки Баренцева моря. М.: Пищ. пром-сть, 68 с.
- Пономаренко В.П. 1964. Районы и условия нереста сайки в Баренцевом море // Матер. сессии Уч. совета ПИНРО по результатам рыбохоз. исследований 1962–1963 гг. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 220–226.
- Пономаренко В.П. 1965. Развитие гонад и сроки нереста сайки в Баренцевом море // ДАН СССР. Т. 161. № 3. С. 697–700.
- Пономаренко В.П. 2000. Икра, личинки и мальки сайки *Boreogadus saida* в Баренцевом, Карском и Белом морях // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 203–211.
- Пономаренко В.П. 2008. Характеристика питания сайки (*Boreogadus saida*) в Баренцевом море // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 2 (34). С. 330–343.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2017 г. 2017. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 117 с.
- Христофоров О.Л. 1978. Гаметогенез и половой цикл сайки (*Boreogadus saida* Lеп.) Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 130. С. 33–46.
- Черкасова Л.Д. 1976. Размерный состав, рост и плодовитость дальневосточной сайки // Исследования по биологии рыб и промысл. океанографии. Вып. 7. С. 137–143.
- Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. М.: Т-во науч. изд. КМК, 580 с.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 282 с.
- Шепель Л.И. 1971. Размерно-возрастной состав сайки *Boreogadus saida* (Lepeschin) в юго-западной части Карского моря осенью 1969 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 1 (66). С. 161–164.
- Шепель Л.И. 1972. Биология и промысел сайки Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИРПХ, 19 с.
- Шлейник В.Н. 1978. Плодовитость сайки Баренцева моря // Тр. ПИНРО. Вып. 41. С. 156–166.
- Шлейник В.Н. 1979. Биологические основы рационального использования сайки Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Шлейник В.Н., Боркин И.В. 1986. Сайка *Boreogadus saida* (Lepeschin) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кол. фил. АН СССР. С. 12–16.
- Юданов И.Г. 1976. Зоогеография сайки (полярной тресочки) в Северном Ледовитом океане // Природа и хозяйство Севера. Вып. 4. Мурманск: Мурман. книж. изд-во. С. 111–113.
- Bouchard C., Fortier L. 2008. Effects of polynyas on the hatching season, early growth and survival of polar cod *Boreogadus saida* in the Laptev Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 355. P. 247–256.
<https://doi.org/10.3354/meps07335>
- Bouchard C., Fortier L. 2011. Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: a test of the freshwater winter refuge hypothesis // Prog. Oceanogr. V. 90. № 1–4. P. 105–116.
<https://doi.org/10.1016/j.pocan.2011.02.008>
- Bouchard C., Geoffroy M., LeBlanc M. et al. 2017. Climate warming enhances polar cod recruitment, at least transiently // Ibid. V. 156. P. 121–129.
<https://doi.org/10.1016/j.pocan.2017.06.008>
- Bradstreet M.S.W., Cross W.E. 1982. Trophic relationships at high Arctic ice edges // Arctic. V. 35. № 1. P. 1–12.
<https://doi.org/10.14430/arctic2303>
- Bradstreet M.S.W., Finley K.J., Sekerak A.D. et al. 1986. Aspects of the biology of Arctic cod *Boreogadus saida* and its importance in arctic marine food chains // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. V. 1491. P. 1–193.
- Christiansen J.S., Hop H., Nilssen E.M., Joensen J. 2012. Trophic ecology of sympatric Arctic gadoids, *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) and *Boreogadus saida* (Lepeschin, 1774), in NE Greenland // Polar Biol. V. 35. P. 1247–1257.
<https://doi.org/10.1007/s003000-012-1170-y>
- Craig P.C., Griffiths W.B., Haldorson L., McElderry H. 1982. Ecological studies of Arctic cod in Beaufort Sea coastal waters, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. № 3. P. 395–406.
<https://doi.org/10.1139/f82-057>
- Crawford R.E., Jorgenson J.K. 1996. Quantitative studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools: important energy stores

- in the Arctic food web // *Arctic*. V. 49. № 2. P. 181–193.
<https://doi.org/10.14430/arctic1196>
- Falk-Petersen I.B., Frivoll V., Gulliksen B., Haug T. 1986. Occurrence and size/age relations of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), in Spitsbergen coastal waters // *Sarsia*. V. 71. № 3–4. P. 235–245.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419693>
- Fey D.P., Weslawski J.M. 2017. Age, growth rate, and otolith growth of polar cod (*Boreogadus saida*) in two fjords of Svalbard, Kongsfjorden and Rijpfjorden // *Oceanologia*. V. 59. № 4. P. 576–584.
<https://doi.org/10.1016/j.oceano.2017.03.011>
- Fortier L., Sirois P., Michaud J., Barber D. 2006. Survival of Arctic cod larvae (*Boreogadus saida*) in relation to sea ice and temperature in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. P. 1608–1616.
<https://doi.org/10.1139/f06-067>
- Frost K.J., Lowry L.F. 1983. Demersal fishes and invertebrates trawled in the northeastern Chukchi and western Beaufort seas, 1976–77 // NOAA Tech. Rept. NMPS SSRF. № 764. 22 p.
- Gjosæter J. 1973. Preliminary results of Norwegian polar cod investigations 1970–1972 // ICES CM 1973/F: 8. 23 p.
- Gjosæter H., Ajiad A.M. 1994. Growth of polar cod *Boreogadus saida* (Lepechin), in the Barents Sea // *ICES J. Mar. Sci.* V. 51. № 1. P. 115–120.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1011>
- Harter B.B., Elliott K.H., Divoky G.J., Davoren G.K. 2013. Arctic cod (*Boreogadus saida*) as prey: fish length-energetics relationships in the Beaufort Sea and Hudson Bay // *Arctic*. V. 66. № 2. P. 191–196.
<https://doi.org/10.14430/arctic4290>
- Helser T.E., Colman J.R., Anderl D.M., Kastelle C.R. 2017. Growth dynamics of saffron cod (*Eleginus gracilis*) and Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Northern Bering and Chukchi Seas // *Deep-Sea Res. II*. V. 135. P. 66–77.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.12.009>
- Hognestad P.T. 1968. Observations on polar cod in the Barents Sea // *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* V. 158. P. 126–130.
- Hop H., Gjosæter H. 2013. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // *Mar. Biol. Res.* V. 9. № 9. P. 878–894.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2013.775458>
- Lowry L.F., Frost K.J. 1981. Distribution, growth, and foods of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi, and Beaufort seas // *Can. Field-Naturalist*. V. 95. № 2. P. 186–191.
- Lønne O.J., Gulliksen B. 1989. Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters // *Polar Biol.* V. 9. № 3. P. 187–191.
<https://doi.org/10.1007/bf00297174>
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Jr., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of north-east Pacific fishes // NOAA Tech. Rept. NMFS 80. 652 p.
<https://doi.org/10.2307/1446279>
- Matley J.K., Fisk A.T., Dick T.A. 2013. The foraging ecology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) during open water (July–August) in Allen Bay, Arctic Canada // *Mar. Biol.* V. 160. № 11. P. 2993–3004.
<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2289-2>
- Pethon P. 2005. *Aschehougs Store Fiskebok*. Oslo: Aschehoug, 447 p.
- Rass T.S. 1968. Spawning and development of polar cod // *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* V. 158. P. 135–137.
- Sekerak A.D. 1982. Young-of-the-year cod (*Boreogadus*) in Lancaster Sound and Western Baffin Bay // *Arctic*. V. 35. № 1. P. 75–87.
<https://doi.org/10.14430/arctic2309>
- Vestfals C.D., Mueter F.J., Duffy-Anderson J.T. et al. 2019. Spatio-temporal distribution of polar cod (*Boreogadus saida*) and saffron cod (*Eleginus gracilis*) early life stages in the Pacific Arctic // *Polar Biol.* V. 42. № 5. P. 969–990.
<https://doi.org/10.1007/s00300-019-02494-4>
- Welch H.E., Bergmann M.A., Sifered T.D. et al. 1992. Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound Region, Arctic Canada // *Arctic*. V. 45. № 4. P. 343–357.
<https://doi.org/10.14430/arctic1413>
- Welch H.E., Crawford R.E., Hop H. 1993. Occurrence of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools and their vulnerability to predation in the Canadian High Arctic // *Ibid.* V. 46. № 4. P. 331–339.
<https://doi.org/10.14430/arctic1361>

УДК 597.562.591.5

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ НАЛИМА *LOTA LOTA* (GADIDAE) НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ ВОЛГИ

© 2021 г. В. С. Болдырев*

Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – ВолгоградНИРО, Волгоград, Россия

*E-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 02.06.2020 г.

После доработки 11.08.2020 г.

Принята к публикации 13.08.2020 г.

Приведены данные по биологии краевой популяции налима *Lota lota* в нижнем течении Волги. В уловах отмечены особи в возрасте от 3 до 7 лет; сравнительно короткий возрастной ряд обусловлен гибелью налима в жаркие годы. Нерест проходит с середины января до середины февраля; скат личинок продолжается по апрель–начало мая. В питании доминируют черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* и бычки (Gobiidae); среди последних наибольшее значение имеют бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*, каспийский головач *Ponticola gorlap* и песочник *N. fluviatilis*. В настоящее время самым высоким темпом роста в водоёмах Северной и Восточной Европы характеризуются южные популяции налима Саратовского водохранилища и нижнего течения Волги. Это обусловлено, прежде всего, высокой численностью и доступностью кормовых объектов, основу которых составляют виды рыб, расширившие своё присутствие в Волжском бассейне в условиях зарегулированного стока.

Ключевые слова: налим *Lota lota*, размерно-возрастной состав, питание, темп роста, динамика численности, периферийная часть ареала, нижнее течение Волги.

DOI: 10.31857/S0042875221040019

Налим *Lota lota* широко распространён в пресных водах северных районов Европы, Азии и Америки. В отдельных водоёмах является массовым объектом промысла (Богданов, Копориков, 2011). В Волге этот холодолюбивый вид обычен в верхнем и среднем течении (Гримм, 1896; Исаев, Карпова, 1989; Герасимов и др., 2018б). По нижнему незарегулированному участку реки, где проходит южная граница его современного ареала в бассейне Каспийского моря (Казанчеев, 1981; Богущкая и др., 2013), сведения о налиме имеются со второй половины XVIII в. (Медведев, 2013), но ограничиваются главным образом информацией о его редкой встречаемости (Коблицкая, 1964; Гольдентрахт, 1966; Чехова, Пономарёва, 1973; Вехов, Горский, 2010; Красная книга ..., 2013; Литвинов, Подоляко, 2013).

Цель работы – характеристика размерно-возрастной структуры, размножения, питания, темпа роста и динамики численности налима нижнего течения Волги, а также анализ изменчивости роста этого вида в водоёмах Северной и Восточной Европы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по сетным уловам налима в нижнем бьефе Волжской ГЭС (ВГЭС) собирали в 2011–2013 и 2015–2018 гг. в рамках регулярных исследований Волгоградского отделения ГосНИОРХ (с 2019 г. Волгоградский филиал ВНИРО). Использованы также данные Волгоградского осетрового рыбноводного завода по отлову частика, органов рыбоохраны по изъятию браконьерских орудий лова на этом участке и опросные сведения рыбаков-любителей. Применяли лесковые сети с шагом ячеи 35–55 мм длиной 75 м и высотой 2.5 м; продолжительность постановок составляла 12–48 ч. Сети выставляли на участке с глубинами 15–22 м в 500-метровой зоне ниже водосливной плотины. При закрытом её положении в левобережной части акватории нижнего бьефа за пределами основного потока от агрегатов образуется зона локальных циркуляционных течений, их скорость обычно варьирует в пределах 0.1–0.3 м/с. В период, когда водосливная плотина открывалась, что происходит чаще со второй половины апреля по начало июня, сети убирали. За период наблюдений проанализированы уловы 1284 сетей и

Таблица 1. Длина (TL) и масса налима *Lota lota* разного возраста из нижнего бьефа Волжской ГЭС

Возраст, лет	Число рыб, экз.			TL , мм		Масса, г	
	Оба пола	Самцы	Самки	min–max	M	min–max	M
2+–3	42	20	22	380–540	439.3	395–650	555.6
3+–4	65	34	31	400–650	484.2	490–1350	707.1
4+–5	17	13	4	460–640	536.2	610–1700	939.8
5+–6	2	2	–	605–617	611	1340–1600	1470
6+–7	1	1	–		700		2440

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, M – среднее значение.

учтено 945 особей налима. Средние показатели уловов для характеристики их сезонной динамики рассчитывали только для месяцев, в которых число сетепостановок было не менее пяти.

У налима измеряли абсолютную длину (TL). Для сопоставления с литературными данными, в которых приводится стандартная длина (SL), использовали соотношение $SL = 0.94TL$ (Маркун, 1936; Махотин, 1960). Возраст рыб определяли по отолитам.

Сбор материала по питанию налима и обработку содержимого желудков проводили в декабре 2010–марте 2011 г. и октябре–декабре 2011 г. стандартными методами (Методическое пособие ..., 1974). Целые организмы в пищевом комке идентифицировали, просчитывали и измеряли; непищевые объекты учитывали отдельно. Для оценки значения пищевых объектов рассчитывали долю массы компонента (% общей массы пищевого комка) и частоту встречаемости – долю желудков с данным компонентом (% общего число желудков с пищей). Всего исследовано питание 133 экз. налима, желудки девяти из которых были пустыми.

Ихтиопланктон собирали с конца апреля по июнь в 2008–2017 гг. на русловом участке реки в 65 км ниже гидроузла в районе пос. Светлый Яр с помощью икорных сетей, выставляемых в дневное время в трёх горизонтах (поверхность, толща, дно).

Материал по качественно-количественному составу бычков (*Gobiidae*), основных компонентов питания налима, собирали на 60-километровом участке Волги ниже ВГЭС в летне-осенние периоды 2010–2012 и 2016–2019 гг. мальковыми волокушами, изготовленными из безузловой деди (длина 6–30 м, ячея 4 мм). Облавливали прибрежные слабопроточные участки с глубинами до 2.5 м. Всего учтено 4897 экз. четырёх видов бычков. Названия рыб даны в соответствии с номенклатурными и таксономическими изменениями, принятыми в современных сводках (Kottelat, Freyhof, 2007; Froese, Pauly, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика уловов. По данным многолетних наблюдений, сетные уловы налима на предплотинном участке очень неравномерны по сезонам (рис. 1). Летом и в начале осени в силу низкой активности он, если и встречается, то единично. Нагуливаться, судя по регулярным поимкам, начинает с октября, когда температура воды снижается до 11–13°C (рис. 1б). Максимальные уловы приходятся на зиму и весну. Уловы в 2011–2013 гг. (рис. 1а) были значительно ниже, чем в 2015–2018 гг. (рис. 1б).

Размерно-возрастной состав. В уловах присутствовали особи пяти возрастных групп TL 380–700 мм и массой 500–2440 г. (табл. 1). Основу (84%) составляли трёх- и четырёхлетки; соотношение полов среди них примерно равное. В возрастной группе 4+ самцов было уже заметно больше (75%). Единичные в уловах особи в возрасте 5+...6+ представлены только самцами.

Размножение. В некоторых водоёмах Волжского бассейна налим начинает созревать уже в возрасте 1+ (Рыбы Рыбинского водохранилища ..., 2015). В самой младшей возрастной группе в нашей выборке (2+) половозрелыми были 75% особей; среди рыб в возрасте 3+ их доля составляла уже 95%, в возрасте 4+...6+ – 100%.

Нерест налима на предплотинном участке проходит в январе–феврале и продолжается ~1 мес. В 2010 г. первые отнерестившиеся самки были отмечены в уловах 20 января, последние – 15 февраля, в 2017 г. – соответственно 17 января и 10 февраля.

В ходе наблюдений за скатом молоди рыб предличинки налима TL 4.0–4.5 мм были отмечены в уловах икорных сетей во всех облавливаемых горизонтах только дважды – 07.05.2008 и 13.05.2010 г. Температура воды к этому времени составляла ~10°C. В другие годы, вероятно, скат заканчивался раньше. Единичная поимка предличинки налима в низовьях дельты Волги была отмечена Коблицкой (1964) в 1957 г. также в начале мая при температуре воды 12°C. Из этого можно сделать вывод о том, что продолжительность

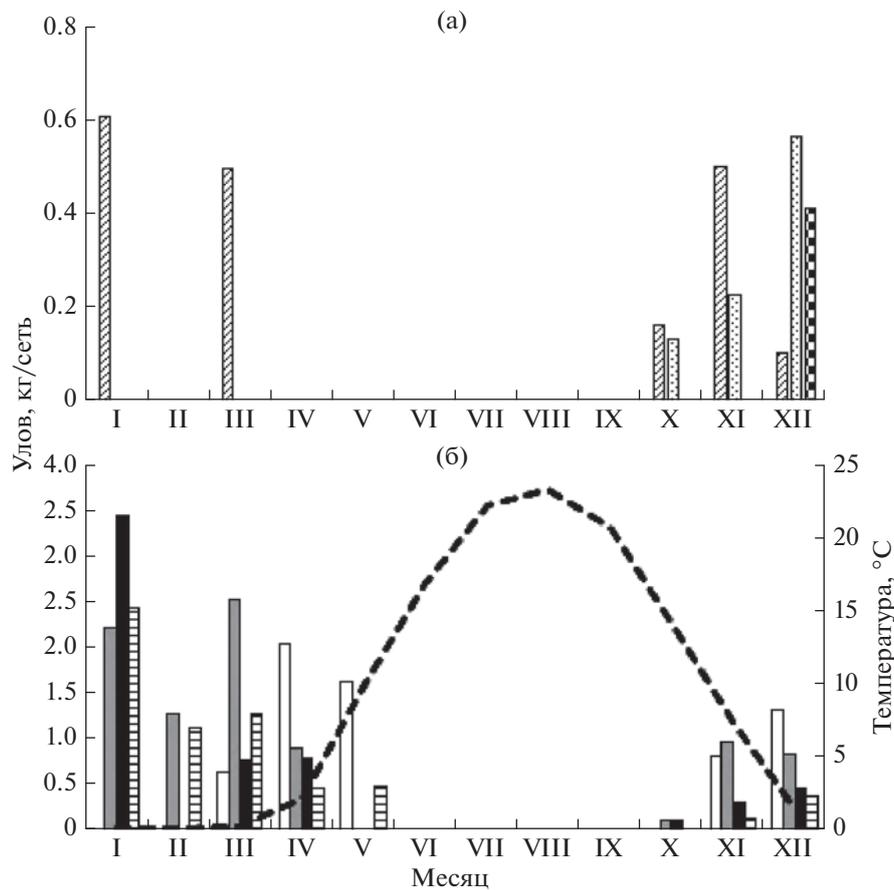


Рис. 1. Сезонная динамика уловов налима *Lota lota* и температуры воды в нижнем бьефе Волжской ГЭС: а – 2011–2013 гг., б – 2015–2018 гг.; (▨) – 2011 г., (▧) – 2012 г., (▩) – 2013 г., (□) – 2015 г., (■) – 2016 г., (■) – 2017 г., (▨) – 2018 г., (—) – температура воды.

эмбрионального периода развития налима в нижнем течении реки составляет ~2–3 мес.

Питание. Основу питания взрослого налима в нижнем бьефе ВГЭС составляют рыбы. В пищевых комках отмечено десять видов (табл. 2). Доминируют тюлька *Clupeonella cultriventris* и бычки, среди последних наибольшее значение имеет бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*. Доля головача *Ponticola gorlap* и песочника *N. fluviatilis* несколько ниже. Составляющая цуцика *Proterorhinus nasalis*, гонца *Babka gymnotrachelus* и пуголовки *Benthophilus durrelli* незначительна. Максимальное число тюлек в пищевом комке налима составило 63 экз., бычков – 34 экз.

В рацион налима входят также часто отмечаемые бокоплавы (Amphipoda), реже – раки (Astacidae), личинки водных насекомых (стрекозы (Odonata) и ручейники (Hydropsychidae)). Раки в желудках представлены целыми особями (TL 31–46 мм) или их отдельными клешнями. Из непищевых объектов, видимо, случайно захватываемых при охоте, довольно часто отмечаются створки дрейссены *Dreissena* sp., раковины мел-

ких брюхоногих моллюсков (*Theodoxus*, *Lithoglyphus* и *Hippeutis*), высшие растения (фрагменты рдеста и валлиснерии, кусочки древесины, веток и листьев деревьев), песок и галька. Из 34 окатанных камней, извлечённых из желудков, большая часть имела массу 0.02–0.30 г (77% общего числа), меньшая – 0.5–10.7 г. Самые крупные плоские гальки имели размер 25 × 20 × 5 мм, шаровидные – до 15–20 мм в диаметре. Масса пищевого комка варьировала в пределах 0.4–11.0% массы тела рыбы, в среднем 3.4%.

Обращает на себя внимание диспропорция в соотношении отдельных видов бычков в питании налима и в уловах мальковой волокуши. Так, доля песочника, самого массового (95%) представителя бычковых на прибрежных мелководьях Волги (кругляк 4%, цуцик 1%, головач < 1%)¹, в питании налима составляла всего 10% общего числа съеденных бычков. В зимний период все эти виды

¹ Ещё два вида бычков – гонец и пуголовка, отмеченные в питании налима, в уловах волокуши не встречались вследствие расположения предпочитаемых ими биотопов на большей глубине.

Таблица 2. Состав пищи налима *Lota lota* из нижнего бьефа Волжской ГЭС

Компонент пищи	Доля, % массы пищи	Частота встречаемости, %
<i>Clupeonella cultriventris</i> – черноморско-каспийская тюлька	19.9	32.3
<i>Alburnus alburnus</i> – уклейка	0.2	0.8
<i>Perca fluviatilis</i> – речной окунь	3.7	1.6
<i>Sander lucioperca</i> – обыкновенный судак	0.1	0.8
<i>Neogobius melanostomus</i> – бычок-кругляк	16.1	30.6
<i>N. fluviatilis</i> – бычок-песочник	6.7	11.3
<i>Ponticola gorlap</i> – каспийский бычок-головач	10.2	9.7
<i>Babka gymnotrachelus</i> – азово-черноморский бычок-гонец	1.8	9.7
<i>Proterorhinus nasalis</i> – бычок-цуцик	0.5	4.0
<i>Benthophilus durrelli</i> – донская пуголовка	0.5	5.6
Неопределённые до вида Gobiidae	28.3	76.6
Бокоплавы (Amphipoda)	6.1	62.1
Раки (Astacidae)	1.7	11.3
Насекомые (Insecta)	0.1	2.4
Створки дрейссены <i>Dreissena</i> sp.	2.0	46.0
Раковины брюхоногих моллюсков (Gastropoda)	0.1	9.7
Фрагменты растений (Embryophyta)	0.8	14.5
Песок, камни	1.2	27.4

откочёвывают с мелководий в глубоководные участки (Богущая и др., 2004), т.е. можно было ожидать их близкого соотношения на нагульных биотопах и в пищевом комке налима. Такое сильное расхождение объясняется, скорее, не избирательностью хищника, а разницей в биотопическом распределении песочника и кругляка (64%), являющегося основным объектом его питания. Первый широко заселяет открытые мелководья с песчаным грунтом, преобладающим типом русловых отложений в нижнем течении Волги, и поэтому доминирует в уловах волокуши. Кругляк же по сравнению с другими видами бычков в большей степени осваивает участки с каменистым субстратом, что во многом обусловлено наличием здесь его основного объекта питания – дрейссены. Нижний бьеф плотины, где отлавливали налима, как раз характеризуется наличием берегоукрепительных бетонных конструкций и большими площадями щебёночной отсыпки, что определяет высокую концентрацию кругляка на этом участке и его большую долю в питании хищника. Вклад остальных четырёх видов бычков (головач, цуцик, гонец и пуголовка) в питание налима незначителен и варьирует в пределах 5–10% общего числа съеденных бычков (табл. 3). Среди бычков в питании налима преобладают сеголетки, что, видимо, определяется их доминированием в русловой части реки в местах нагула хищника. Наибольшую роль играют особи, длина которых составляет 4–11% *TL* налима; доля крупных

жертв ($SL > 60$ мм) составляет всего ~10% общего числа съеденных рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представляет интерес рассмотрение географической изменчивости роста налима как одного из широкоареальных видов. Характер роста рыб в значительной степени обусловлен межорганизменными отношениями и влиянием среды обитания. Основными факторами, определяющими скорость роста, являются термический режим и обеспеченность пищей. Немаловажное значение могут иметь солёность, кислородный режим, плотность популяции самого вида и его конкурентов, размеры водоёма и количество пищевых ниш в нём для группировок разного размера и другие условия (Решетников и др., 1989, 2016; Дгебуадзе, 2001; Шатуновский и др., 2009). Особенностью биологии налима является то, что тёплое время года он проводит в состоянии оцепенения, а активизация нагула происходит при температуре воды ниже 11–13°C (Kottelat, Freyhof, 2007). Оптимумом роста у этого холодолюбивого вида является температурный диапазон 8–16°C (Голованов, 2014). Продолжительность нагула налима на юге ареала значительно меньше, чем в северных широтах. Тем не менее сравнение линейного роста этого вида из крупных озёр и водохранилищ Северной Европы и северо-запада России с водоёмами Волжского бассейна показывает, что в последних этот показатель выше, причём самы-

Таблица 3. Размерный состав шести видов бычков в питании налима *Lota lota*

Размерная группа (SL), мм	Число жертв, экз.						Всего
	кругляк	песочник	головач	гонец	цуцик	пуголовка	
10.0–15.0						1	1
15.1–20.0	17	1				1	19
20.1–25.0	20	2			2		24
25.1–30.0	16			1	2		19
30.1–35.0	14	2	1	1	1	1	20
35.1–40.0	9	1	2	5	2	3	22
40.1–45.0	10	3	2	7	1		23
45.1–50.0	9	2	1	2	1	2	17
50.1–55.0	9	2	1	1		1	14
55.1–60.0	4	2					6
60.1–65.0	3		1	1			5
65.1–70.0	2						2
70.1–75.0	1	1	1				3
80.1–85.0	1		1				2
95.1–100.0	1						1
100.1–105.0	1		1				2
110.1–115.0		1					1
120.1–125.0	1	1	2				4
Всего	118	18	13	18	9	9	185

ми быстро растущими являются южные популяции из Саратовского водохранилища и нижнего течения Волги (рис. 2, 3). По-видимому, это объясняется наиболее благоприятными кормовыми условиями.

Основой питания взрослых особей налима обычно является рыба. Состав жертв зависит от характера их распределения и обилия в конкретной локальности (Сорокин, 1976; Герасимов и др., 2018а). Так как налим является донным хищником, наличие в водоёме мелких массовых демерсальных видов рыб определяет их доминирование в его питании. Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernua* является основным объектом питания налима в большинстве водоёмов верхней и средней Волги (Маркун, 1936; Махотин, 1960; Кияшко, Половкова, 1983; Залозных, 1987), географически смежных с ними участках Дона (Фёдоров, 1958) и Днепра (Мовчан, 1988), а также в озёрах северо-запада России (Пиху, Пиху, 1974; Тихомирова, Шумакова, 1979; Архипцева, 1980) и Северной Европы (Vøllestad, 1992). Значимую долю составляют такие широко распространённые виды как окунь *Perca fluviatilis*, плотва *Rutilus rutilus* и пескари родов *Gobio* и *Romanogobio* (Иванова, 1963; Никаноров, Никанорова, 1963; Кожевников, 1965; Антонова, 1986; Залозных, 1987). В тех водоёмах, где высока численность таких мелких пелагических видов, как корюшки рода *Osmerus* и ряпушка

Coregonus albula, они доминируют в питании налима (Домрачев, Правдин, 1926; Балагурова, 1966; Неличик, 1975; Фёдорова, 1979; Sandlund et al., 1985; Биоресурсы ..., 2008).

Нарушение изоляции бассейна Волги и изменение её гидрорежима в результате зарегулирования в прошедшем столетии каскадом плотин повлекло за собой существенную качественно-количественную трансформацию рыбного населения реки и не в последнюю очередь вследствие расселения некоторых видов. Одним из примеров наиболее успешных инвазий рыб стали ряд донных понто-каспийских бычков и пелагическая тюлька. Они существенно расширили свои ареалы в бассейне Волги в северном направлении, натурализовавшись в ряде водохранилищ (Слынько, Терещенко, 2014). В тех водоёмах, где эти виды нарастили высокую численность (Karabanov et al., 2018), они стали составлять основу питания налима. Так, например, в Саратовском водохранилище уже в 1974–1977 гг. массовая доля тюльки, кругляка и пуголовки в питании этого хищника достигла 51% (Ермолин, 1984), в Куйбышевском в 2005–2008 гг. частота встречаемости пуголовки и кругляка – 38% (Семенов, 2009), в Рыбинском водохранилище в 2000–2015 гг. доля тюлька и кругляка составила 13–34% общего числа съеденных рыб (Рыбы Рыбинского водохранилища ..., 2015). Наличие в исследованных пищеваритель-

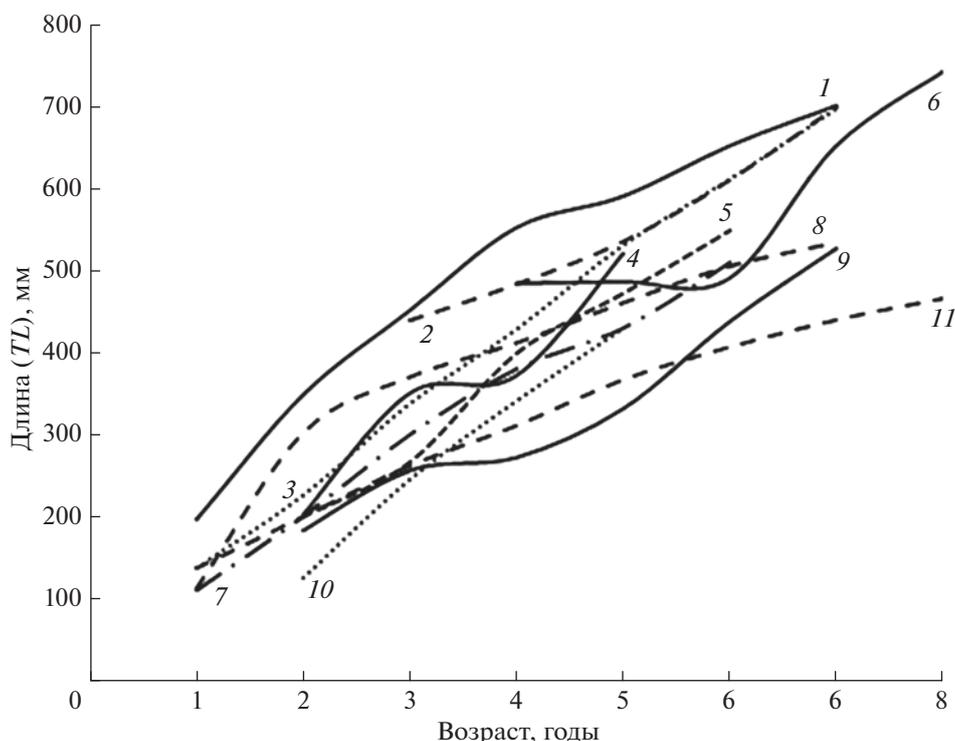


Рис. 2. Темп роста налима *Lota lota* в водоёмах Волжского бассейна: 1 – Саратовское водохранилище (Ермолин, 1984), 2 – нижнее течение Волги (наши данные), 3 – Куйбышевское водохранилище (Махотин, 1960), 4 – оз. Селигер (Никаноров, Никанорова, 1963), 5 – Горьковское водохранилище (Кожевников, 1965), 6 – оз. Плещеево (Стрельников, Пермитин, 1983), 7 – Воткинское водохранилище (Пушкин, 1988), 8 – Рыбинское водохранилище (Сергеев, 1959), 9 – р. Кама у г. Оханск (Маркун, 1936), 10 – р. Ока (Иванчев, Иванчева, 2010), 11 – р. Волга у г. Казань (Лукин, 1935).

ных трактах налима двух глубоководных видов бычков – гонца и пугловки, вселенцев в Волжские водохранилища из Азово-Черноморского бассейна (Болдырев, 2002; Boldyrev, Bogutskaya, 2007), свидетельствует о дальнейшем расселении их в нижнее течение Волги. По нашим данным, в предплотинном участке ВГЭС доля бычковых и тюльки в питании налима достигает 84% массы пищи. В желудках нескольких налимов, добытых в 2005–2006 гг. в районе пос. Цаган-Аман, помимо бычков (песочника и кругляка) были отмечены плотва, окунь, судак *Sander lucioperca*, налим, рыба-игла *Syngnathus abaster*, а также остатки речных раков и ужа *Natrix* sp. (Красная книга ..., 2013).

У налима наблюдается тенденция уменьшения с севера на юг размерно-весовых параметров и максимального возраста (рис. 2, 3), как это отмечено для некоторых других видов рыб (Дгебуадзе, 2001). В нижнем течении Волги масса самых крупных особей налима в районе с. Замьяны не превышает 0.9 кг (Коблицкая, 1964), у пос. Цаган-Аман – 2.1 кг (Красная книга ..., 2013), на предплотинном участке ВГЭС в наших уловах – 2.4 кг, по опросным сведениям – до 3.5–4.0 кг.

Причиной короткого возрастного ряда является, видимо, массовая гибель налима в жаркие годы, когда вода в июле–августе прогревается до критических для вида значений температуры. Подтверждением этому служит существенная разница в уловах налима в 2011–2013 и 2015–2018 гг. (рис. 1). Первому периоду, характеризовавшемуся относительно низкими уловами, предшествовал ряд жарких лет. Второму, когда уловы налима были значительно выше, – годы со сравнительно прохладным летом (рис. 4).

Определяющее значение температурного фактора на формирование численности налима в разных водохранилищах Волжского бассейна косвенно просматривается через изменение доли этого вида в общих уловах в зависимости от широтного расположения водоёмов. Так, в 1980–1987 гг. наибольшую долю в общем объёме добычи туводных видов рыб налим имел в самых северных водохранилищах: Рыбинском – 9.7% (при среднемноголетнем улове 269.6 т), Шекснинском (вместе с Белым озером) – 7.4% (7.4 т) и в находящемся с ними на одной широте Камском – 3.7% (9.2 т). В Горьковском водохранилище этот показатель составлял 0.7% (3.4 т), Куйбышевском – 0.4% (16.6 т), Са-

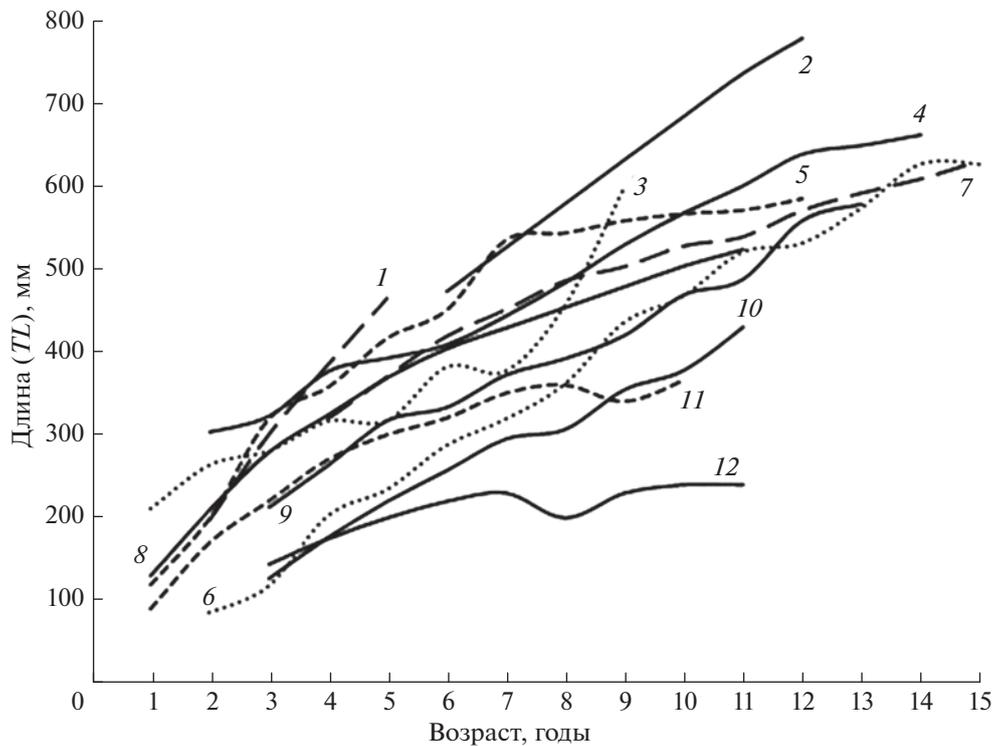


Рис. 3. Темп роста налима *Lota lota* в водоёмах Северной Европы и северо-запада России: 1 – оз. Ильмень (Домрачев, Правдин, 1926), 2 – оз. Онежское (Харламов, Коваленко, 2019), 3 – оз. Кильписъярви, Финляндия (Лукин, 1935), 4 – оз. Выгозеро (Мовчан, 1988), 5 – оз. Врево (Тихомирова, Шумакова, 1979), 6 – оз. Сямозеро (Тихомирова, Шумакова, 1979), 7 – Топо-Пяозёрское водохранилище (Черепанова и др., 2019), 8 – оз. Rødenes, Норвегия (Vøllestad, 1992), 9 – оз. Ладожское (Федорова, 1979), 10 – оз. Керетьозеро (Тихомирова, Шумакова, 1979), 11 – оз. Эгдерен, Норвегия (Vøllestad, 1992), 12 – оз. Кильписъярви, Финляндия (Tolonen et al., 1999).

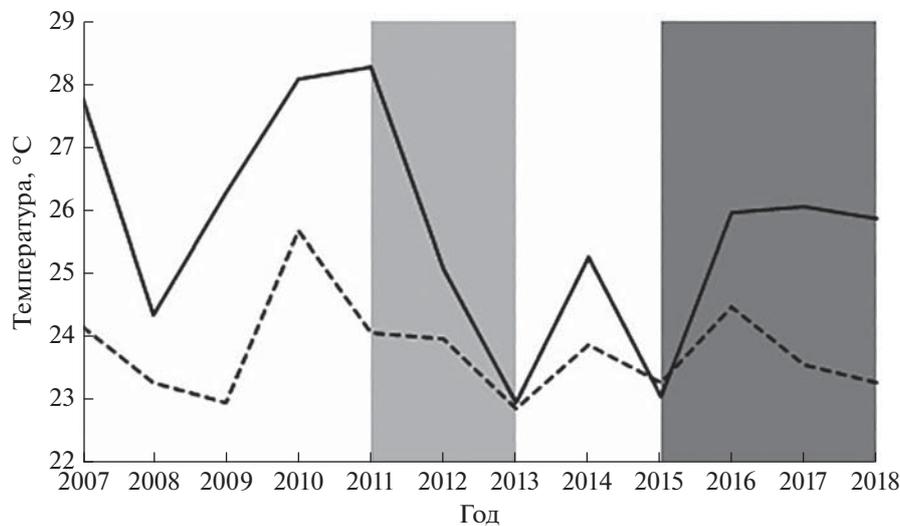


Рис. 4. Средняя температура воздуха (г. Волгоград) (—) и воды в нижнем бьефе Волжской ГЭС (- -) в самый жаркий месяц (июль или август) в периоды низких (□) и высоких (■) уловов налима *Lota lota*.

ратовском – 0.5% (6.3 т) и в Волгоградском – 0.1% (4.1 т) (Исаева, Карпова, 1989). На незарегулированном участке Волги в границах Волгоградской области в 1965–1971 гг. доля налима в общих уло-

вах (без проходных видов) составляла 0.3% при среднемноголетнем вылове 0.5 т (Чехова, Пономарева, 1973). Интенсивное потепление в 2000-е гг. рассматривается как основная причина сниже-

ния численности популяций налима в некоторых волжских водоёмах (Современное состояние ..., 2004; Герасимов и др., 2018б).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова Е.Л.* 1986. Питание хищных рыб Воткинского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 250. С. 41–45.
- Архипцева Н.Т.* 1980. Ихтиофауна и численность рыб озера Красного // Там же. Вып. 158. С. 94–99.
- Балагурова М.В.* 1966. Материалы по питанию налима Сямозера // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. Т. 4. Вып. 2. С. 55–70.
- Биоресурсы Онежского озера. 2008 / Под ред. Кухарева В.И., Лукина А.А. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 272 с.
- Богданов В.Д., Копориков А.Р.* 2011. Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 156 с.
- Богуцкая Н.Г., Болдырев В.С., Насека А.М.* 2004. Бычки Neogobiinae (Teleostei, Gobiidae) в экосистемах Евразии и Североамериканских великих озер // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 297–320.
- Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И.* 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 543 с.
- Болдырев В.С.* 2002. Видовой состав бычков (Gobiidae) в Волгоградском и Цимлянском водохранилищах // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 98–105.
- Вехов Д.А., Горский К.* 2010. Состав ихтиофауны водоемов северной части Волго-Ахтубинской поймы // Матер. науч.-практ. конф. “ООПТ Нижней Волги как важнейший механизм сохранения биоразнообразия: итоги, проблемы и перспективы”. Волгоград. С. 58–64.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2018а. Многолетние изменения роли местных и инвазийных видов рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 507–522. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040045>
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И. и др.* 2018б. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 82–106. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0014>.
- Голованов В.К.* 2014. Температурные критерии жизнедеятельности рыб. Прогноз, экологические риски и экспертная оценка // Матер. II Всерос. конф. “Современное состояние биоресурсов внутренних вод”. Т. 1. М.: Полиграф-Плюс. С. 162–170.
- Гольдентрахт И.Н.* 1966. Промыслово-биологические исследования в Волго-Ахтубинской пойме в 1959 г. // Тр. КаспНИРХ. Т. 22. С. 6–24.
- Гримм О.А.* 1896. Каспийско-волжское рыболовство. СПб.: Тип. В. Демакова, 153 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю.* 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 275 с.
- Домрачев П.Ф., Правдин И.Ф.* 1926. Рыбы озера Ильмень и реки Волхова и их хозяйственное значение // Материалы исследований р. Волхова и его бассейна. Вып. 10. Ч. 1. Л.: Стр-во ВолховГЭСУ, 296 с.
- Ермолин В.П.* 1984. Экология питания рыб и пути повышения рыбопродуктивности Саратовского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ. 24 с.
- Залозных Д.В.* 1987. Питание хищных рыб Чебоксарского водохранилища в первые годы его существования // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 267. С. 118–128.
- Иванова М.Н.* 1963. О питании хищных рыб в первые четыре года существования Горьковского водохранилища // Тр. ИБВ АН СССР. Вып. 5 (8). С. 81–86.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю.* 2010. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань: Голос губернии, 292 с.
- Исаев А.И., Карпова Е.И.* 1989. Рыбное хозяйство водохранилищ. Справочник. М.: Агропромиздат, 255 с.
- Казанчиев Е.Н.* 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Лёг. и пищ. пром-сть, 168 с.
- Кияшко В.И., Половкова С.Н.* 1983. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 51 (54). С. 112–125.
- Коблицкая А.Ф.* 1964. О нересте налима *Lota lota* L. в дельте Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 2(81). С. 392–393.
- Кожевников Г.П.* 1965. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования // Изв. ГосНИОРХ. Т. 59. С. 43–97.
- Красная книга Республики Калмыкия. 2013. Т. 1. Животные. Элиста: Джангар, 200 с.
- Литвинов К.В., Подоляко С.А.* 2013. Видовой состав и состояние ихтиофауны низовьев дельты Волги в 2006–2011 гг. в пределах Астраханского государственного природного заповедника. Приложение 2 // Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 516–525.
- Лукин А.В.* 1935. К биологии волжского налима (*Lota lota* (Linne)) // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 2. С. 85–86.
- Маркун М.И.* 1936. К систематике и биологии налима р. Камы // Изв. БиолНИИ при ПГУ. Т. 10. Вып. 6. С. 211–238.
- Махотин Ю.М.* 1960. Рост, питание и плодовитость налима Куйбышевского водохранилища // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. Вып. 9. С. 291–296.
- Медведев В.Н.* 2013. Рыболовный промысел населения Сарепты и Черноярского уезда Астраханской губернии // Этнограф. обозрение. № 5. С. 14–21.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Мовчан Ю.В.* 1988. Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 3. Киев: Наук. думка, 366 с.
- Неличик В.А.* 1975. Питание налима в Верхнетуломском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. № 14. С. 50–55.
- Никаноров Ю.И., Никанорова Е.А.* 1963 Рыбы озера Селигер и их биология // Тр. Осташков. отд. ГосНИИОРХ. Т. 1. С. 70–145.

- Пиху Э.Х., Пиху Э.Р. 1974. Питание основных хищных рыб Псковско-Чудского водоема // Изв. ГосНИОРХ. Т. 83. С. 136–143.
- Пушкин Ю.А. 1988. Ихтиофауна и рыбное хозяйство // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 118–143.
- Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др. 1989. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 302 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Кияшко В.И. и др. 2016. Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 279 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Герасимова Ю.В. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Семенов Д.Ю. 2009. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Поволж. экол. журн. № 2. С. 148–157.
- Сергеев Р.С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВ АН СССР. Вып. 1 (4). С. 235–258.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. 2014. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптации). М.: Полиграф-Плюс, 328 с.
- Современное состояние рыбного хозяйства на внутренних водоемах России. 2004 / Под ред. Иванова Д.И., Печникова А.С. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 580 с.
- Сорокин В.Н. 1976. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука, 144 с.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е. 1983. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 51 (54). С. 97–112.
- Тихомирова Л.П., Шумакова Е.Н. 1979. Промысловое значение и биология налима озера Врево // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 141. С. 55–58.
- Федоров А.В. 1958. О рыбохозяйственном значении хищных рыб бассейна Верхнего Дона // Тр. ВоронежГУ. Т. 45. Вып. 1. С. 35–53.
- Федорова Г.В. 1979. Налим Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 141. С. 50–54.
- Харламов А.М., Коваленко В.Н. 2019. Рыбохозяйственная характеристика налима – *Lota lota* (L.) Онежского озера на современном этапе // Матер. II Междунар. конф. “Озера Евразии: проблемы и пути их решения”. Казань. С. 346–351.
- Черепанова Н.С., Широков В.А., Коваленко В.Н. 2019. Характеристика роли налима (*Lota lota* L.) в рыбном промысле Топо-Пяозерского водохранилища (Карелия) // Матер. VII Междунар. Балт. мор. форума. Т. 3. С. 178–183.
- Чехова М.А., Пономарева Э.Н. 1973. Рыбное хозяйство внутренних водоемов Волгоградской и Ростовской областей. Статистический справочник // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. Т. 7. 174 с.
- Шатуновский М.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Бобырев А.Е. и др. 2009. Некоторые закономерности изменчивости структуры и динамики популяций леща *Abramis brama* водоемов Восточной Европы // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 4. С. 495–507.
- Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. 2007. Revision of the tadpole-gobies of the genus *Benthophilus* (Teleostei: Gobiidae) // Ichthyol. Explor. Freshwat. V. 18. № 1. P. 31–96.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 12/2019)
- Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I. et al. 2018. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (Results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transact. IBIW RAS. Iss. 82 (85). P. 67–80. <https://doi.org/0.24411/0320-3557-2018-1-0013>.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat et Freyhof, 646 p.
- Sandlund O.T., Klyve L., Næsje T.F. 1985. Growth, habitat and food of burbot *Lota lota* in Lake Mjøsa // Fauna. V. 38. P. 37–43.
- Tolonen A., Kjellman J., Lappalainen J. 1999. Diet overlap between burbot (*Lota lota* (L.)) and whitesh (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake // Ann. Zool. Fennici. V. 36. P. 205–214.
- Vøllestad L.A. 1992. Age, growth and food of the Burbot *Lota lota* in two eutrophic lakes in southeast Norway // Fauna Norv. Ser. A. V. 13. P. 13–18.

УДК 597.553.2:574.3:575.174

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ И ЕДИНИЦЫ ЗАПАСА КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* АМУРСКОЙ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ПРОВИНЦИИ

© 2021 г. Л. А. Животовский^{1, 2, *}, Е. В. Подорожнюк³, С. Е. Кульбачный³, М. В. Шитова¹,
Т. А. Ракицкая¹, А. И. Никифоров⁴, Г. А. Рубцова¹, К. И. Афанасьев^{1, 2}

¹Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

³Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии –
ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

⁴Московский государственный институт международных отношений (университет)
МИД Российской Федерации – МГИМО, Москва, Россия

*E-mail: levazh@gmail.com

Поступила в редакцию 02.07.2020 г.

После доработки 03.08.2020 г.

Принята к публикации 04.08.2020 г.

На примере кеты *Oncorhynchus keta* Амурской зоогеографической провинции рассматривается принцип подразделения вида на популяционные группировки. На основе зоогеографического районирования и биологических границ группировок кеты по районам нереста, соответственно их распространению, миграции и воспроизводству, а также оценок их дифференциации по микросателлитным ДНК-маркерам, в Амурской провинции выделено восемь экогеографических единиц. В Амурском зоогеографическом районе этой провинции к ним отнесли летнюю кету Амуро-Амгуньского экорегиона, осеннюю кету нижнего Амура (Амура-Амгуньского и Амуро-Уссурийского экорегионов); в Шантарском зоогеографическом районе провинции – удско-тугурскую и ульбанскую группировки; в сахалинской части Амурской провинции – группировки северозападной и северо-восточной частей Сахалина, а также летнюю и осеннюю кету р. Поронай. Эти экогеографические единицы могут рассматриваться как базовые нерестовые единицы запаса кеты данной части ареала вида.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, популяционная структура, ДНК-маркеры, экогеографическая единица, единица запаса, управление водными биоресурсами, экология, биогеография, Амур, Шантарский район, Сахалин.

DOI: 10.31857/S0042875221040214

Для разработки планов управления природными биологическими ресурсами – их продуктивностью, воспроизводством, промыслом, охраной – необходимо выделять единицы запаса интересующего нас вида как популяционные группировки, обитающие на определённых частях видового ареала. Обратимся за примером к кете *Oncorhynchus keta* Walbaum, являющейся в настоящее время основным объектом пастбищного лососеводства России (Глубоковский и др., 2010). Выделение единиц её запаса необходимо, поскольку за последние два десятка лет выпуск заводской молоди кеты вырос более чем в два раза (Леман и др., 2015); при этом нередки бессистемные перевозки кеты, в том числе из рек, далеко отстоящих от места выпуска молоди. Поэтому становится важным установление ограничений на перевозки

оплодотворённой икры между рыбозаводами, на распределение норм вылова и регуляцию воспроизводства с учётом популяционной структуры вида и требований к эффективности воспроизводства как заводской, так и дикой кеты (Животовский, Смирнов, 2018).

Географически кета – наиболее распространённый вид тихоокеанских лососей, который нагуливается в северной части Тихого океана и заходит на нерест в реки азиатского и американского побережий (Salo, 1991; Макоедов и др., 2009). В пределах российского Дальнего Востока выделяют от шести до семи основных региональных нерестовых группировок кеты, одна из которых представлена бассейном р. Амур (Карпенко, Рассадников, 2004). Амурская кета представляет также один из пяти крупных генетических кластеров

кеты Дальнего Востока, выделяемых по ДНК-маркерам (Животовский и др., 2010). Важной особенностью кеты, как и других тихоокеанских лососей, является наличие у неё темпоральных форм, выявленных вначале у амурской кеты: летней и осенней (яровая и озимая расы – по: Берг, 1934), которые в районах совместного обитания размножаются симпатрически в одних и тех же речных бассейнах, но на разных типах нерестилищ (Бирман, 1954; Волобуев и др., 1990; Рослый, 2002; Волобуев, Марченко, 2011).

Чтобы эффективно управлять природными ресурсами, следует выделять единицы запаса соответственно популяционно-биологической и генетической структурам вида. Для конкретного вида существуют границы, определяемые его биологическими особенностями, в том числе сроком и местом нереста, типом нерестилищ, поведением, миграционными обменами. Например, для кеты охотоморского побережья материка Волобуев и Марченко (2011) предлагают иерархическую организацию кеты: локальные стада, их темпоральные формы, а затем более мелкие внутривидовые группировки. Напротив, Иванков с соавторами (2010) полагают, что популяционная структура кеты, как и других видов тихоокеанских лососей, в первую очередь определяется по типу нерестилищ – русловой и ключевой формами; более мелкие подразделения основаны на сроках и местах нереста.

Объединяющим для выделения единиц запаса как внутривидовых популяционных группировок видится подход, основанный на биогеографических принципах, с привлечением данных по экологии и генетике популяций. В частности, для их выделения можно воспользоваться концепцией экогеографических единиц (ЭГЕ) (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016а, 2017): каждая ЭГЕ определяется как группа географически близких популяций, ареал которых характеризуется сходными экологическими условиями, с возможным обменом между собой генными потоками, но значительно обособленных от других ЭГЕ, что можно тестировать с помощью ДНК-маркеров.

В настоящей работе на примере кеты Амурской зоогеографической провинции рассматриваются принципы подразделения вида и его ареала на основе биогеографических, экологических и генетических данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Процедура выделения ЭГЕ состоит из двух этапов (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016а, 2017). На первом этапе следует предварительно разбить ареал вида на эколого-географические районы, используя важные для изучаемого вида характеристики местообитания, а за-

тем выделенные эколого-географические районы подразделить на ЭГЕ с учётом биологии вида. Каждая ЭГЕ может включать несколько популяций. На втором этапе выделенные ЭГЕ следует верифицировать – проверить их на генетическое отличие друг от друга, имея множественные выборки особей из популяций каждой ЭГЕ, после чего какие-то ЭГЕ объединить друг с другом, а какие-то далее подразделить; при неопределённости следует провести дальнейшие исследования.

Например, для пресноводных рыб и других гидробионтов, репродукция которых проходит в реках и озёрах, эколого-географические районы можно выделять, накладывая друг на друга разные подразделения ареала вида (по бассейнам стока рек, гидробиологическим особенностям, ихтиофауне, приуроченности данного вида к тем или иным местообитаниям, климатическим параметрам, миграциям и пр.). В частности, одними из границ нерестовых ЭГЕ для тихоокеанских лососей и других лососёвых рыб дальневосточного региона, у которых критический период онтогенеза или вся жизнь проходят в реках и озёрах, может служить биота пресноводных бассейнов, являющаяся индикатором и средой обитания изучаемого вида. В этом качестве мы принимаем ихтиологическое районирование по Черешневу (1998). В качестве других границ может быть выбран водосборный бассейн как целостная единица в организации ландшафта: он задаёт гидрологический режим территории, бассейны стока определяют особенности температурного режима и другие характеристики водоёмов (Мартыненко, Бочарников, 2008; Корытный, 2017). Бассейновый принцип подразделения ареала для кеты, как и для многих других видов, для которых пресноводный период является важнейшим этапом онтогенеза, имеет существенное значение, так как на этот период приходится основная адаптивная нагрузка и закладывается механизм хоминга.

Дальнейшее подразделение эколого-географических районов на ЭГЕ осуществляется с учётом биологии вида – миграционных, репродуктивных и других характеристик. В частности, при подразделении кеты важно учитывать наличие темпоральных группировок, в первую очередь – летней и осенней форм, приуроченных к русловым и ключевым нерестилищам (Иванков и др., 2010; Иванков, Иванкова, 2013, 2020). Репродуктивная обособленность между расами значительна, в особенности в р. Амур, и выражается как в морфофизиологических различиях, в частности в числе пилорических придатков (Берг, 1934; Григо, 1953; Куликова, 1970; Смирнов, 1975; Животовский и др., 2017), так и по генетическим маркерам (Салменкова и др., 1994; Животовский и др., 2017).

Для ДНК-тестирования ЭГЕ генотипировали биологические образцы кеты по микросателлит-

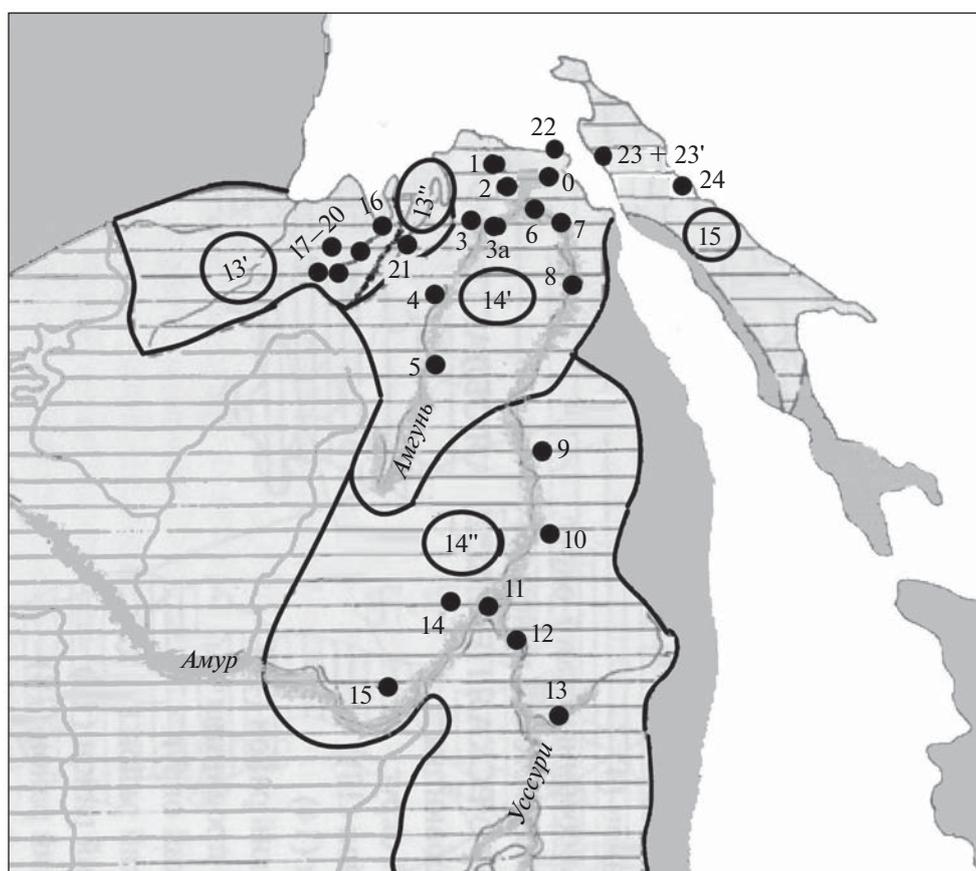


Рис. 1. Амурская зоогеографическая провинция (по: Черешнев, 1998) (▣) и места взятия выборок кеты *Oncorhynchus keta* для ДНК-анализа (●). Зоогеографические районы (цифры в кругах): Шантарский (13' – Удско-Тугурский, 13'' – Ульбанский подрайоны), Амурский (14' – Амуро-Амгунский, 14'' – Амуро-Уссурийский подрайоны) и Северосахалинский (15). Границы Амуро-Амгунского и Амуро-Уссурийского зоогеографических подрайонов (—) соответствуют экорегионам по: Симонов, Егидаров, 2015. Нумерацию выборок см. в табл. 1 (по р. Тымь обозначено устье).

ным маркерам (*Ssa197*, *Ssa20-19*, *Ogo2*, *Oke3*, *Oke11*, *One103*, *One109*, *Ots3*, *Oki1-1* и *Oki1-2*) согласно методике Афанасьева с соавторами (2011). Все исследованные выборки кеты указаны на рис. 1 и перечислены в табл. 1.

Биологические образцы предоставлены: по кете бассейна р. Амур за 2018 г. – Е.В. Подорожнюк, К.И. Афанасьевым, Г.А. Рубцовой, М.В. Шитовой, А.И. Никифоровым; Шантарского района (бассейн реки Тугур и Иткан) и Петровской косы – С.Е. Кульбачным; р. Тымь за 2012 г. – А.Е. Лапшиной; р. Лангры за 2008 г. – А.Ю. Семенченко и А.А. Юрченко, за 2011 г. – Х.Ю. Кимом. Для полноты исследования привлекли опубликованные данные: по кете р. Тымь за 2003 и 2004 гг. и североохотской кете (Афанасьев и др., 2011), по кете бассейна р. Амур за 2012 г. и ранее (Животовский и др., 2017).

Популяционно-генетические статистики (F_{IS} , оценки θ_p и θ_s для F_{ST} -статистики популяционной дифференциации, генетическая дистанция Рейнолдса и др.) оценивали согласно руководству

Вейра (Weir, 1996) с использованием программы GDA (Lewis, Zaykin, 2001). Для кластеризации выборок применяли метод главных координат с использованием пакета SPSS for Windows (George, Mallery, 2005). Поправки на множественные сравнения проводили согласно процедуре (Benjamini, Hochberg, 1995) в каждой выборке по 55 тестам на соотношения Харди–Вайнберга и двухлокусные равновесия по сцеплению. Статистически значимое отклонение обнаружено по локусу *Oke3* и его неравновесию с локусом *Oki12* в выборке из р. Тугур (осенняя, 2012 г., $p = 0.0028$ после поправки). Однако по этому локусу нет нехватки гетерозигот ($F_{IS} = -0.068$), так что отклонение не связано с наличием нуль-аллелей и могло быть вызвано малым объемом выборки ($n = 20$). К тому же при поправке по всей массе наблюдений (табл. 1) выявленное отклонение проявляет себя как незначимое.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Применяя описанную выше методику, мы выделяем нерестовые ЭГЕ кеты Амурской зоогео-

Таблица 1. Места, даты сбора и объём генотипированных образцов кеты *Oncorhynchus keta* Амурской зоогеографической провинции

№	Место сбора	Дата сбора	Форма	Число рыб, экз.
0	Устье Амура	Июль 2003	Летняя	50
1	Оз. Орель	13–14.07.2018		30
2	Пальвинская протока	16.07.2018		20
3	Р. Сомня (приток р. Амгунь)	17–21.07.2018		14
		26–28.07.2018		39
3а	Р. Амгунь (чуть ниже устья р. Сомня)	31.07.2018		100
4	Р. Нимелен (приток р. Амгунь)	13.09.2018	Осенняя	50
5	Р. Дуки (приток р. Амгунь)	Июнь 2012		48*
		15.09.2018		50
6	Р. Хилка	20.07.2012	Летняя	17
7	Р. Гера	21.07.2012		20
		22–24.07.2018		53
8	Протока Ухта (оз. Удыль)	25.07.2018		50
9	Р. Гур (ЛРЗ “Гурский”)	21.09.2018	Осенняя	50
10	Р. Анюй	Октябрь 2002		46
		04.10.2012		19
		19–21.09.2018		38
		20.09.2018		50
11	Пемзенская протока (р. Амур)	20.09–05.10.2012		24
12	Амурская протока (р. Уссури)	Июнь 2012		48*
		26–30.09.2012		72
		03.10.2018		50
13	Р. Хор (приток р. Уссури)	26.10.2012		12
14	Р. Тунгуска	2003		27
		26–30.09.2018		50
15	Р. Биджан (Биджанский ЛРЗ)	Октябрь 2018		25
16	Р. Тугур:			
	– устье	05.08.2009	Летняя	48
	– низовье	18.08–02.09.2013		28
17	Р. Тугур	20.09.2008	Осенняя	34
		02–08.09.2012		20
18	Р. Тугур (протока Гадек)	01–05.09.2011	Летняя	25
19	Ручей Грунтовый (р. Тугур)	Август 2011		62
20	Р. Конин (приток р. Тугур)	07, 16–18.08.2013	Осенняя	44
		08–10.09.2012		48
21	Р. Иткан	09–12.07.2009		48
22	Петровская коса	24.07.2009		48
23	Р. Лангры	24.07.2008		20
		05.08.2008		18
		Октябрь 2011		17
23	Большой Камулан (приток р. Лангры)	Октябрь 2011		15
24	Р. Тымь (Адо-Тымовский ЛРЗ)	04.09.2003		51
		17.09.2004		50
		02–24.09.2012		27

Примечание. * Молодь, ЛРЗ – лососёвый рыболовный завод.

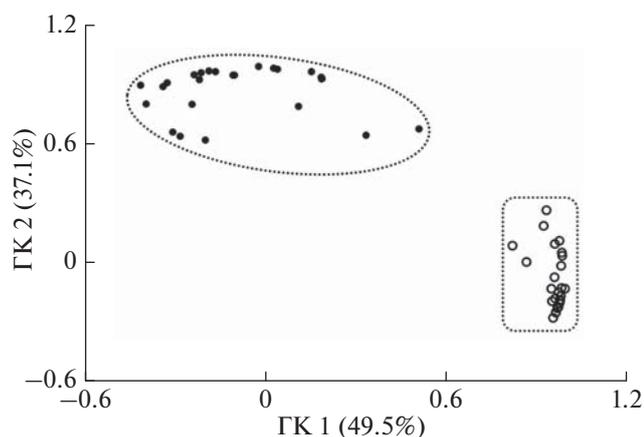


Рис. 2. Генетическая дифференциация исследованных выборок кеты *Oncorhynchus keta* из бассейна р. Амур (○) и охотоморского побережья (●) в пространстве главных компонент (здесь и на рис. 3, 4 – ГК); в генетический кластер охотоморского побережья вошли выборки из Шантарского, Северосахалинского и Североохотского зоогеографических районов.

графической провинции согласно следующему алгоритму. Вначале разбили исследуемую часть ареала вида в соответствии с зоогеографическим районированием Дальнего Востока по Черешневу (1998), который Амурскую зоогеографическую провинцию подразделяет на Шантарский, Амурский и Северосахалинский районы, представленные на рис. 1 под номерами 13–15 (соответственно нумерации автора). Далее мы наложили на это подразделение нерестового ареала биологические границы группировок кеты и получили следующие ЭГЕ этого вида.

В Амурском зоогеографическом районе мы ограничиваемся Амуро-Амгунским (14') и Амуро-Уссурийским (14'') подрайонами нижнего Амура (по экологической классификации бассейна р. Амур (Симонов, Егидарев, 2015)), где расположены основные нерестовые площади амурской кеты и откуда собраны наши выборки (рис. 1); отметим, что амурская кета чётко отличается генетически от охотоморской кеты (рис. 2). Согласно экологическим и генетическим данным, кету Амурского зоогеографического района относим к двум ЭГЕ. Одна из ЭГЕ – это летняя кета, которая имеет ограниченный нерестовый ареал в отличие от гораздо более широко расселённой осенней формы. Летняя кета Амура была ранее выделена Золотухиным (2019) как отдельная ЭГЕ, но мы для определённости ограничиваем её территорию Амуро-Амгунским экорегионом (14'), что практически совпадает с установленными границами нереста летней кеты (ср.: Золотухин (2019. Рис. 1) и Симонов, Егидарев (2015. Рис. 2.2)). Генетические данные указывают на значительные отличия летней кеты Амура от

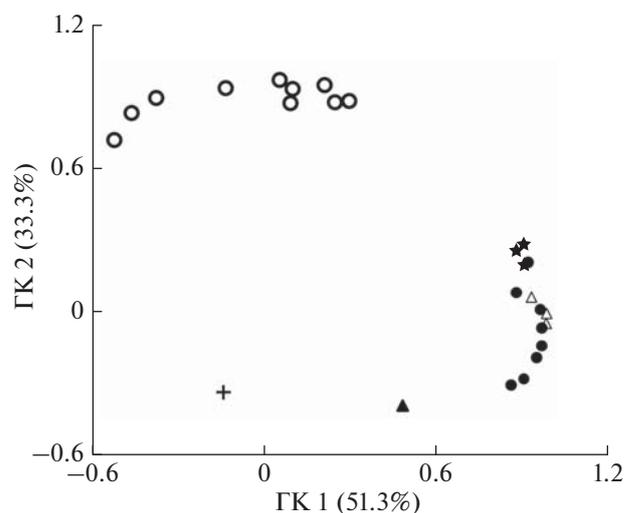


Рис. 3. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* бассейна р. Амур летней (○) и осенней форм из Амуро-Амгунского (★) и Амуро-Уссурийского подрайонов (●), к последнему району относятся также выборки из бассейна р. Усури (△) – Амурская протока, (▲) – р. Хор) и из Пемзенской протоки (+).

осенней формы по изученным ДНК-маркерам (рис. 3), что подтверждает более раннее заключение (Животовский и др., 2017).

Что касается осенней кеты Амура, то, согласно экологическому районированию региона (Симонов, Егидарев, 2015), естественно выделить Амуро-Амгунский экорегион в качестве одного из кандидатов на отдельную ЭГЕ осенней кеты. Однако генетические данные не позволяют разделить исследованные выборки осенней кеты Амура на чётко различимые пространственно или темпорально разделённые группировки (рис. 3). Поэтому в качестве второй ЭГЕ амурской кеты мы рассматриваем осеннюю кету, нерестящуюся в пределах всего нижнего Амура – Амуро-Амгунского и Амуро-Уссурийского экорегионов. (Мы не имеем детальной информации о воспроизводстве кеты среднего и верхнего Амура, потому её не анализируем.)

Шантарский зоогеографический район мы разбиваем на удско-тугурскую (13') и ульбанскую (13'') экогеографические единицы (рис. 1), так как, согласно Кульбачному (2010), нерестовые подходы кеты к рекам этих подрайонов противоположны по направлению (соответственно с северо-востока и юго-востока), а значит, могут принадлежать разным группировкам вида. Данные рис. 4 и табл. 2 демонстрируют генетические отличия тугурской кеты от других группировок вида. Ульбанская кета также предварительно верифицируется генетически как отдельная ЭГЕ (табл. 2), однако требуются дальнейшие

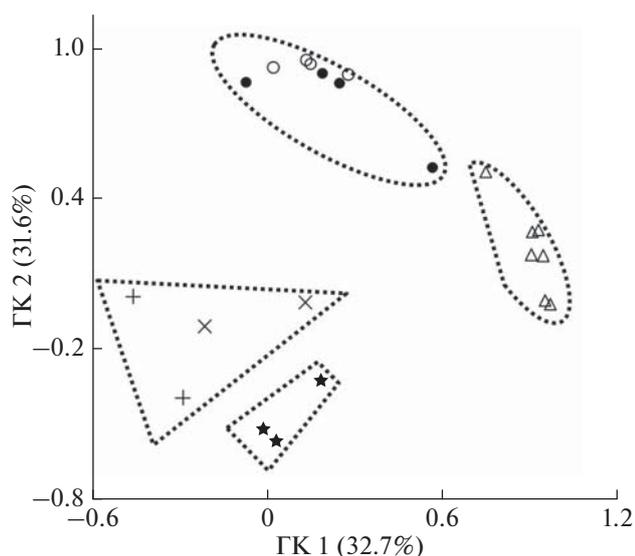


Рис. 4. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* охотоморского побережья: (○) – ручьевая и (●) – ключевая формы из р. Тугур; (△) – Североохотский зоогеографический район; (★) – р. Тымь; (×) – ранняя и (+) – поздняя формы из р. Лангры. Группировки, представленные одной выборкой, не показаны.

уточнения, так как она представлена единственной выборкой из р. Иткан.

Северосахалинский зоогеографический район включает две ЭГЕ сахалинской кеты, представленные в нашем материале реками Лангры и Тымь; добавим также, что этот район включает ещё две ранее выделенные ЭГЕ – летнюю и осеннюю расы кеты бассейна р. Поронай (Животовский, 2019).

Все выделенные ЭГЕ Амурской зоогеографической провинции значимо отличаются друг от друга по исследованным ДНК-маркерам (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

В Амурской зоогеографической провинции мы выделяем четыре континентальные ЭГЕ кеты: амуро-амгуньскую летнюю, нижеамурскую осеннюю, удско-тугурскую и, предварительно, ульбанскую. Их нерестовые ареалы отличаются друг от друга по биогеографическим параметрам, экологии, климатическим особенностям. Генетически они отличаются друг от друга и от других группировок кеты Дальнего Востока, в том числе Северного Сахалина (рис. 2–4, табл. 2). Следует особо отметить большие генетические отличия кеты бассейна р. Амура от кеты р. Лангры, несмотря на географическую близость устьев этих рек (обе они впадают в Амурский лиман), что могло бы гипотетически вызвать обмен генными потоками между ними. Вероятно, этот вывод можно рас-

пространить на все реки северо-запада Сахалина, но для окончательных суждений требуется генетический анализ выборок кеты из этих рек.

По имеющимся зоогеографическим, экологическим и генетическим данным, летняя кета бассейна р. Амур однозначно выделяется в качестве единицы запаса амурской кеты. Другой единицей запаса является осенняя кета нижнего Амура (Амуру-Амгуньского и Амуру-Уссурийского экорегионов). Согласно нашему подходу, у нижеамурской осенней кеты можно было бы выделить не одну, а две ЭГЕ – амуро-амгуньскую (рис. 1: 14') и амуро-уссурийскую (14''), что соответствовало бы выводу Золотухина (2019). Тем более такое выделение напрашивается, потому что нерестовый ареал осенней кеты бассейна р. Амур подразделяется по типу нерестилищ: в нижнем течении Амура большая часть нерестилищ снабжается водой из парафлювиальных источников, в то время как выше по течению её нерестилища расположены на выходах ключей (Золотухин, 2019). Более того, выборки осенней кеты Амуру-Амгуньского экорегиона лежат на краю генетического кластера осенней амурской кеты (рис. 3), что могло бы быть дополнительным основанием в пользу предварительного разделения нижеамурской осенней кеты на две указанные ЭГЕ. Однако генетически эти две группы кеты не образуют разных отделённых друг от друга генетических кластеров, поэтому мы объединяем их в единую ЭГЕ. Действительно, генетическая дифференциация между ними невелика и статистически незначима ($\theta_S = 0.74$, $\theta_P = 0.16$, $p = 0.13$). С другой стороны, статистическая незначимость различий могла быть обусловлена небольшим объёмом материала из Амуру-Амгуньского экорегиона (всего три выборки). Поэтому для тестирования гипотезы о подразделении осенней кеты нижнего Амура на две ЭГЕ желательно иметь данные по большему числу выборок из Амуру-Амгуньского экорегиона с повторностями по годам. Кроме того, Золотухин (2019) выявил озёрную форму кеты, нерестящуюся в оз. Чля (близ оз. Орель); такую редкую популяцию также необходимо тестировать генетически. Добавим также, что необходимо в дальнейшем лучше охватить выборками бассейн р. Уссури, имеющиеся три выборки из которого мало репрезентативны для столь значительного притока Амура (Рослый, 2002; Литвинцева и др., 2009).

Для кеты южной части охотоморского побережья материка мы ограничиваемся Шантарским экогеографическим районом (по другим водоёмам генетических данных нет), где выделяем две экогеографические единицы – удско-тугурскую и ульбанскую. По динамике численности и иктиологическим критериям Кульбачный (2010) выделяет два стада кеты в этой части нерестового

Таблица 2. Генетическая подразделённость экогеографических единиц (ЭГЕ) кеты *Oncorhynchus keta* Амурской зоогеографической провинции (для сравнения добавлены североохотские выборки кеты)

ЭГЕ	ЭГЕ						
	1	2	3	4	5	6	7
1. Амур осенняя	$\frac{0.64}{p < 0.005}$	1.75	6.33	4.70	5.52	6.04	6.33
2. Амур летняя	1.17	$\frac{0.45^*}{p = 0.01}$	4.05	4.02	3.85	4.91	4.58
3. Удско-тугурская	5.73	3.52	$\frac{0.65}{p = 0.01}$	2.05	2.78	3.32	1.63
4. Ульбанская	4.11	3.64	1.47	—	3.64	3.78	1.37
5. Северо-Западный Сахалин	4.92	3.37	2.13	3.20	$\frac{0.72}{p = 0.03}$	1.44	2.57
6. Северо-Восточный Сахалин	5.47	4.51	2.75	3.52	0.96	$\frac{0.37}{p = 0.06}$	2.42
7. Североохотская	5.82	4.23	1.15	1.13	2.22	2.11	$\frac{0.28}{p = 0.08}$

Примечание. Над диагональю — точечные оценки θ_S , под диагональю — θ_P (нижние границы 99%-ных доверительных интервалов всех оценок положительны, т.е. $p < 0.005$); по диагонали: над чертой — значения θ между популяциями внутри ЭГЕ, под чертой — уровень значимости отличия θ от нуля. *Одна выборка (р. Хилка) сильно отклоняется по ДНК-маркерам от остальных девяти выборок летней кеты Амура; без неё внутрисубпопуляционная межпопуляционная гетерогенность уменьшается до 0.25% ($p = 0.024$); из-за неё летняя кета в прежнем материале (три выборки: Животовский и др., 2017) выглядела более гетерогенной и гораздо более отличной от осенней кеты Амура, чем в нашем более обширном материале (но из-за этого же доверительный интервал оценок был прежде очень широкий); “—” — представлена единственной выборкой.

ареала кеты — аяно-тугурское (от р. Алдома до рек Уда и Тугур) и ульбано-искинское (впадающие в Ульбанский залив реки и далее на юго-восток до рек Сахалинского залива); т.е. нерестовый ареал этих двух стад простирается за пределы Шантарского зоогеографического района. Насколько эти стада соответствуют выделенным экогеографическим единицам и какое между ними соответствие, сказать с определённой трудностью из-за отсутствия необходимых генетических данных. Выборка кеты, выловленная у Петровской косы (рис. 1), генетически сильно отличается от кеты р. Иткан, так что наследственное единство ульбано-искинского стада остаётся под вопросом. Не исключено, что оно подразделяется на части, одна из которых — это ульбанская ЭГЕ. С другой стороны, Ульбанский зоогеографический подрайон (рис. 1) представлен в нашем материале только одной выборкой — из р. Иткан. Поэтому требуется дальнейшее генетическое изучение кеты этого подрайона для её окончательной верификации как отдельной ЭГЕ.

Следует отметить тенденцию к генетической дифференциации ручьевого и ключевой форм кеты бассейна р. Тугур, соответствующих летней и осенней кете Амура (Кульбачный, Иванков, 2011). Однако генетические различия между ними неизмеримо меньше ($\theta_S = 0.74$, $\theta_P = 0.21$, $p = 0.06$), чем между сезонными расами амурской кеты

(табл. 2). Возможно, это вызвано большей интенсивностью генных потоков между ними из-за пространственной близости их нерестилищ. Поэтому следует детальнее исследовать кету других водоёмов Шантарского зоогеографического района, в том числе из рек Уда и Алдома.

Как соотносятся между собой экогеографическая единица и единица запаса? Под единицей запаса может пониматься популяция, стадо, локальное стадо или другие подразделения вида (Карпенко, 2013). Иванков и Иванкова (2020) определяют единицу запаса как локальную популяцию, являющуюся одновременно и единицей промысла. Животовский (2016б, 2017) определил единицу запаса как одну или несколько природных и/или искусственно разводимых популяций, обитающих в сходных средовых условиях, обладающих сходными биологическими признаками, генетически близких друг к другу по сравнению с их отличиями от других популяций этого вида, а также объединённых единым планом управления (воспроизводства, промысла, охраны). Последнее требование (единый план управления) означает, что единица запаса — это не только популяционная группировка, но и хозяйственно важное подразделение вида. Все остальные требования относятся, по сути, к экогеографической единице.

Экогеографическая единица, объединяющая популяции на основе общих эколого-географиче-

ских и генетических характеристик и возможных миграционных обменов между ними, может стать удобным объектом для выделения нерестовых единиц запаса вида. Так определённая единица запаса как хозяйственный объект может подразделяться на отдельные локальные популяции — элементарные единицы запаса (Иванков, Иванкова, 2020) или же, напротив, объединяться друг с другом в большие стада (Карпенко, 2013), если того требует хозяйственная стратегия. Однако именно ЭГЕ является базовой единицей запаса вида: с одной стороны, ЭГЕ биогеографически и генетически обосновывает, почему данные популяции группируют в одну нерестовую единицу запаса; с другой стороны, она очерчивает границы единицы запаса, что удобно для практических целей разработки стратегии управления видом. Соответственно, разные единицы запаса могут управляться и регулироваться независимо от других единиц запаса данного вида.

Для выделения единиц запаса анадромных видов рыб важно учитывать их пространственные и временные границы (Животовский, 2019; Иванков, Иванкова, 2020). С учётом популяционно-биологических, биогеографических и генетических критериев в качестве базовой нерестовой единицы запаса кеты можно брать её экогеографическую единицу. Поэтому, как и ЭГЕ, каждая единица запаса кеты состоит из одной или нескольких соседних природных и/или искусственно разводимых локальных популяций (отдельных рек и притоков крупных рек), объединённых общими условиями и временем воспроизводства, сходными биологическими признаками, генетически отличными от других единиц запаса этого вида.

Соответственно сказанному, на исследованной части континентального побережья Амурской зоогеографической провинции мы выделяем четыре базовых единицы запаса кеты: летнюю кету Амура, осеннюю кету нижнего Амура, удско-тугурскую и, предварительно, ульбанскую (кету среднего и верхнего Амура генетически не изучали, поэтому её статус в этой статье не рассматривали). В сахалинской части Амурской провинции также выделяются четыре единицы запаса: северо-восточной и северо-западной частей Сахалина, а также летняя и осенняя кета бассейна р. Поронай.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим за помощь в сборе биологического материала по кете бассейна р. Амур в 2018 г. сотрудников ХабаровскНИРО А.П. Шмигирилова, В.В. Харитонова, В.Ю. Колобова и С.В. Сиротина, а также инспекторов Амурского территориального управления Федерального агентства по рыболовству И.С. Иконникова и С.А. Милинцевича.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № 0112-2019-0002 (подтема “Эколого-генетическая структура вида”) и договора ИОГен РАН с ХабаровскНИРО на выполнение НИОКР в 2018–2019 гг. Использование ДНК-маркеров для дифференциации популяций поддержано Российским научным фондом, грант № 19-16-00101; выделение популяционных группировок (в том числе статистическими методами) — Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 18-016-00033.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шумова М.В. и др. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 39–47.
- Берг Л.С. 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. VII сер. Отд. матем. и естеств. наук. № 5. С. 711–732.
- Бирман И.Б. 1954. Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура // Тр. совещания по лососевому хозяйству Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. С. 22–37.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 303 с.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.
- Глубоковский М.К., Павлов Д.С., Леман В.Н. и др. 2010. Методические рекомендации по организации РХЗЗ на примере лососевых рыб Дальнего Востока России // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 98–122.
- Григо Л.Д. 1953. О морфологических отличиях летней и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // ДАН СССР. Т. 92. № 6. С. 1225–1228.
- Животовский Л.А. 2016а. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. Т. 42. № 3. С. 323–333.
- Животовский Л.А. 2016б. Провизорное районирование единиц запаса кеты Дальнего Востока России // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 193–198.
- Животовский Л.А. 2017. Две ветви исследований популяционной структуры вида — экологическая и генетическая: история, проблемы, решения // Генетика. Т. 53. № 11. С. 1244–1253. <https://doi.org/10.7868/S0016675817110133>
- Животовский Л.А. 2019. Экогеографические единицы и единицы запаса вида в пресноводных экосистемах (на примере кеты о. Сахалин) // Принципы и способы со-

- хранения биоразнообразия. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. С. 276–278.
- Животовский Л.А., Смирнов Б.П. 2018. Стратегия воспроизводства тихоокеанских лососей в Сахалинской области // *Вопр. рыболовства*. Т. 19. № 3. С. 285–299.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В. и др. 2010. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Бюл. № 5. С. 53–63.
- Животовский Л.А., Лапина А.Е., Михеев П.Б. и др. 2017. Дивергенция сезонных рас кеты (*Oncorhynchus keta*) рек Амур и Поронай: Экология, генетика, морфология // *Биология моря*. Т. 43. № 4. С. 284–292.
- Золотухин С.Ф. 2019. Внутривидовые группировки кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) реки Амур и их распределение по бассейну // *Изв. ТИНРО*. Т. 197. С. 21–34.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-197-21-34>
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Там же. Т. 173. С. 103–118.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2020. Эколого-темпоральная дифференциация, единицы запаса и сохранение популяционного разнообразия анадромных рыб // *Биология моря*. Т. 46. № 2. С. 85–90.
<https://doi.org/10.31857/S0134347520020059>
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В., Кульбачный С.Е. 2010. Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* // *Изв. ТИНРО*. Т. 163. С. 91–105.
- Карпенко В.И. 2013. Оценка состояния запасов и управление промыслом тихоокеанских лососей на Камчатке. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КГТУ, 64 с.
- Карпенко В.И., Рассадников О.А. 2004. Состояние запасов дальневосточных лососей (Salmonidae) в современный период (1972–2002) // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части тихоокеана*. Вып. 7. С. 14–26.
- Корытный Л.М. 2017. Бассейновая концепция: от гидрологии к природопользованию // *География и природ. ресурсы*. № 2. С. 5–16.
[https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2\(5-16\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2(5-16))
- Куликова Н.И. 1970. Локальные стада кеты советского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 19 с.
- Кульбачный С.Е. 2010. Экология и структура популяций кеты северо-западной части континентального побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 25 с.
- Кульбачный С. Е., Иванков В. Н. 2011. Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51. № 1. С. 70–79.
- Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. 2015. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // *Тр. ВНИРО*. Т. 153. С. 105–120.
- Литвинцева В.А., Литвинцев А.А., Коцюк Е.А. 2009. Характеристика фонда рыбохозяйственных водоемов Хабаровского края: степень освоения, классификация и значение водных объектов // *Вопр. рыболовства*. Т. 10. № 3 (39). С. 423–432.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. 2009. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 356 с.
- Мартыненко А.Б., Бочарников В.Н. 2008. Экологическое районирование Дальнего Востока // *Изв. РАН. Сер. географ.* № 2. С. 76–84.
- Рослый Ю.С. 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаров. книж. изд-во, 210 с.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др. 1994. Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // *Генетика*. Т. 30. № 4. С. 518–528.
- Симонов Е.А., Егидарев Е.Г. 2015. Бассейн реки Амур: характеристика и особенности использования водных ресурсов // *Комплексная эколого-экономическая оценка развития гидроэнергетики бассейна реки Амур*. М.: WWF и др. С. 21–32.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // *J. Roy. Stat. Soc. Ser. B. V. 57*. P. 289–300.
<https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- George D., Mallery P. 2005. SPSS for Windows step by step. Boston: Pearson, 386 p.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). (<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>)
- Salo E.O. 1991. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // *Pacific salmon life histories*. Vancouver: UBC Press. P. 231–309.
- Weir B.S. 1996. Genetic data analysis II. Methods for discrete population genetic data. Sunderland: Sinauer Ass., 445 p.
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al. 2015. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // *Conserv. Gen.* V. 16. P. 431–441.
<https://doi.org/10.1007/s10592-014-0670-4>

УДК 597.552.511.(265.53)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ, СОСТОЯНИЯ ЗАПАСОВ И ПРОМЫСЛОВОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ (*ONCORHYNCHUS*, SALMONIDAE) МАГАДАНСКОГО РЕГИОНА В КОНЦЕ XX–НАЧАЛЕ XXI ВЕКОВ

© 2021 г. М. Н. Горохов¹, В. В. Волобуев^{1, *}, А. А. Смирнов^{2, 3}, А. В. Ямборко¹

¹Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – МагаданНИРО, Магадан, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

³Северо-Восточный государственный университет – СВГУ, Магадан, Россия

*E-mail: volobuev@magadanniro.ru

Поступила в редакцию 01.06.2020 г.

После доработки 04.09.2020 г.

Принята к публикации 10.09.2020 г.

Проведён сравнительный анализ динамики биологических показателей, подходов и вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и кижуча *O. kisutch* в Магаданском регионе в течение 1985–2000 и 2001–2019 гг. Показано, что к концу второго периода у трёх рассматриваемых видов произошло синхронное снижение длины, массы тела и плодовитости; у кеты и кижуча отмечена смена доминирующих возрастных групп: возраст обоих видов увеличился. Выявлены особенности динамики подходов горбуши для двух основных районов промысла: зал. Шелихова и Тауйской губы. В конце XX в. они колебались в противофазе по линиям чётных и нечётных лет, в начале XXI в. отмечено доминирование подходов нечётного ряда лет; с 2015 г. урожайными стали подходы по обеим генерациям чётных и нечётных лет. Подходы кеты и кижуча находятся на подъёме. Отмечена утрата промыслового значения Тауйской губы как основного района добычи горбуши и кеты.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, кижуч *O. kisutch*, длина и масса тела, возрастная структура, плодовитость, подходы, вылов, Магаданский регион.

DOI: 10.31857/S0042875221040056

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* и кета *O. keta* составляют > 90% общих уловов тихоокеанских лососей в Магаданской области. В годы урожайных подходов горбуши её доля в уловах может достигать 85%, в годы низкой численности – ~30%; в такие годы в уловах, как правило, преобладает в подходах кета – >60%. Кижуч *O. kisutch* – третий по значимости промысловый вид, доля которого в уловах варьирует от 2 до 7%. Нерку *O. nerka* добывают в небольших объёмах как прилов при добыче горбуши и ранней формы кеты и как объект любительского рыболовства.

Основные биологические показатели локальных стад лососей (длина и масса тела, возрастной состав, плодовитость и т.д.) не остаются постоянными, они меняются по годам. Считается, что межгодовые изменения этих показателей связаны с колебаниями численности самих популяций и с кумулятивным эффектом воздействия факторов внешней среды (Бирман, 1985; Гриценко, 2002; Кловач, 2003; Савваитова и др., 2003; Crozier et al., 2008; Шунтов, Темных, 2008; Waples et al., 2008;

Зорбиди, 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Myers et al., 2016; Павлов и др., 2016). Оперативная информация о показателях структуры популяций разных видов лососей в крупных регионах и отдельных реках в конкретный год, соотнесённая с долговременными рядами, позволяет достаточно объективно оценивать состояние локальных стад, заблаговременно выявлять негативные тенденции и принимать адекватные управленческие решения. Причины краткосрочных и долгосрочных колебаний этих параметров до конца не изучены; считается, что первостепенное значение имеют такие факторы, как колебания численности самих популяций, климатические изменения в пресноводных и морских частях ареала видов и популяций (Бирман, 1985; Гриценко, 2002; Кловач, 2003; Савваитова и др., 2003; Шунтов, Темных, 2008; Заволокин, 2014).

В морских водах Северной Пацифики в последние 80–90 лет выявлены несколько климатических сдвигов, которые отражают масштабные изменения атмосферных и океанологических

процессов и вызванные ими перестройки в экосистемах поверхностных и шельфовых вод (Mantua, Hare, 2002; Overland et al., 2008; Заволокин, 2014). В течение 1970-х гг. наблюдалась преимущественно пониженная температура поверхности Тихого океана, это был период “холодной эпохи”. С конца 1990-х гг. и по настоящее время, наоборот, температура воды по всей северной части Тихого океана повышается, что привело, в частности, к росту численности некоторых стад тихоокеанских лососей (Azumaya et al., 2007; Abdul-Aziz et al., 2011; Kaeriyama et al., 2014; Myers et al., 2016). Кроме того, повсеместно наблюдается смещение в северном направлении нагульной части ареала почти всех видов лососей, особенно в западной части Тихого океана (Welch et al., 2000; Myers et al., 2007, 2016; Irvine et al., 2009; Abdul-Aziz et al., 2011).

Изменения численности и структуры локальных стад тихоокеанских лососей имеют разнонаправленный характер в разных регионах и причины этих процессов не всегда ясны (Myers et al., 2007; Beamish et al., 2009; Urawa et al., 2016). В настоящее время представляется важным накопление знаний о структуре популяций и состоянии запасов лососей из разных участков их ареала. Наличие точных данных по отдельным речным системам и регионам позволит лучше понимать влияние крупномасштабных климатических изменений и параметров внешней среды в пресных водах и в океанической среде на локальные стада лососей в целом, оценивать перспективы их состояния и разрабатывать более точные прогнозы промысла. В то же время степень изученности лососей в разных регионах не одинакова, поэтому приводимые данные по тихоокеанским лососям материкового побережья Охотского моря представляют собой важное звено в оценке происходящих изменений в азиатской части Северной Пацифики.

В связи с этим цель исследования — анализ тенденций в изменениях важнейших биологических показателей и промысла трёх видов тихоокеанских лососей Магаданского региона на протяжении двух периодов — 1985–2000 и 2001–2019 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 1985–2019 гг. в нерестовых лососёвых водоёмах Магаданской области в ходе выполняемых МагаданНИРО ежегодных мониторинговых исследований по изучению биологической структуры популяций тихоокеанских лососей. Исторически в регионе структура промысла лососей включает два района — зал. Шелихова и Тауйскую губу; граница между районами проходит по меридиану 153°30' (рис. 1). В течение анадромной миграции горбуши, кеты и кижуча лососей с начала и до её окончания регулярно (раз в пятидневку) брали выборки не менее 100 экз.

каждого вида. Рыб отлавливали закидным неводом, плавными и ставными сетями с разным размером ячеи (50 × 50 и 65 × 65 мм). Часть материала получена в период проведения мониторинговых работ на промышленных неводах. Всего в 2001–2019 гг. собрано и обработано 65777 экз. горбуши, 79517 экз. кеты и 19076 экз. кижуча. За период 1985–2000 гг. использованы фондовые материалы МагаданНИРО по биологии, подходам и вылову горбуши, кеты и кижуча — соответственно 33427, 45170 и 2678 экз.

Для всех рыб выполнен полный биологический анализ: измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу, собирали пробы чешуи для определения возраста, пробы икры для определения абсолютной плодовитости. При сборе и обработке материала использовали общепринятые методы исследований (Правдин, 1966; Глубоковский и др., 2017) и некоторые специальные: численность производителей лососей, пропущенных на нерестилища, определяли методом аэровизуального учёта с применением малой авиации: вертолетов Ми-8, самолетов Ан-2, Альбатрос Л-42 (Остроумов, 1964; Кондюрин, 1965; Евзеров, 1970, 1975; Волобуев и др., 2012). Сведения о вылове лососей получены в Охотском территориальном управлении Росрыболовства и в Управлении “Охотскрыбвод”. Численность подходов лососей определяли в результате суммирования данных о вылове и пропуске рыб на нерестилища.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Горбуша. При сравнении основных биологических показателей горбуши двух периодов можно отметить, что в начале XXI в. её средняя длина и масса были больше, чем в конце XX в.: 47.7 против 46.3 см, 1.30 против 1.27 кг (табл. 1). Однако к 2019 г. наметилось снижение этих показателей; наиболее резко выражено снижение массы (рис. 2а, 2б). Абсолютная плодовитость горбуши была выше в XX в. — в среднем 1530 против 1449 шт. в XXI в. (табл. 1, рис. 2в).

Возможно, такая динамика биологических показателей сопряжена с изменениями величины подходов горбуши к побережью Магаданской области. Установлено, что в годы мощных подходов размерно-весовые показатели лососей снижаются (Volobuev, 2000; Волобуев, Волобуев, 2000). Максимальные после депрессии 1960–1970-х гг. подходы горбуши приходятся на начало 1990-х гг. — >40 млн экз. в 1993 г. (рис. 3а). Затем они вновь снизились. В 2000–2014 гг. наблюдалось резкое снижение подходов горбуши по линии чётных лет, а с 2015 г. наметился чёткий тренд на рост её запасов по обоим рядам поколений. Среднеголетние величины подходов горбуши в конце XX и в начале XXI вв. близки — соответственно 12.3 и 11.6 млн экз. (табл. 1), но максимальный подход в

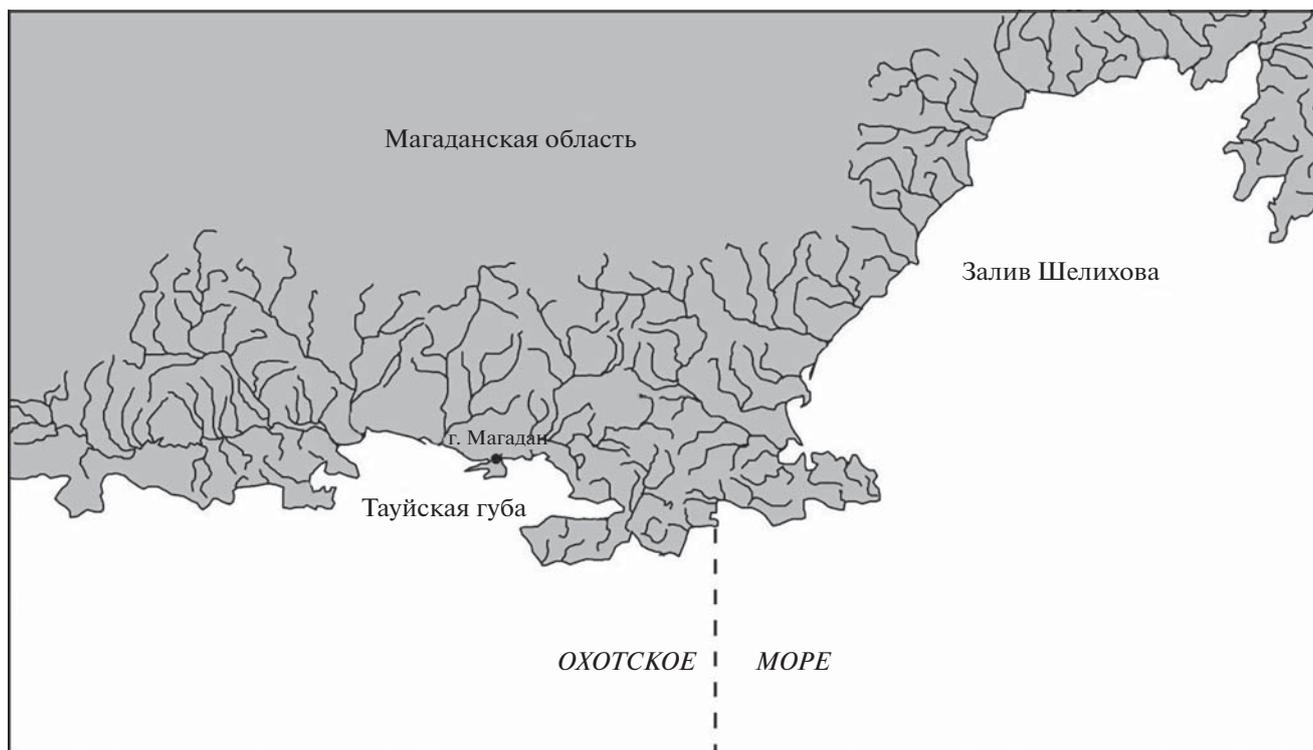


Рис. 1. Карта-схема побережья Магаданской области с указанием границы (---) между районами промысла тихоокеанских лососей: зал. Шелихова и Тауйская губа.

текущем столетии составляет лишь 69.7% зарегистрированного в конце XX в. (табл. 2).

Уловы горбуши в конце XX в. были выше, но не стабильны (рис. 3б). В 1985–2011 гг. основным промысловым районом на побережье Магаданской области была Тауйская губа. Затем уловы

горбуши здесь резко упали, но стали выше в зал. Шелихова. Однако они не достигли уровня добычи, наблюдавшегося в Тауйской губе в начале 1990-х гг. (например, ~10.5 млн экз. в 1992 г.).

При рассмотрении объёма вылова горбуши по линии чётных лет можно видеть, что после 2000 г.

Таблица 1. Среднемноголетние значения биологических показателей и подходов тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) Магаданской области в конце XX и в начале XXI вв.

Показатель	Горбуша		Кета		Кижуч	
	1985–2000	2001–2019	1985–2000	2001–2019	1985–2000	2001–2019
Длина (FL), см	46.3 ± 0.1	47.7 ± 0.2	62.8 ± 0.1	64.4 ± 0.1	66.1 ± 0.1	64.0 ± 0.1
	32.0–65.0	38.0–63.8	41.0–80.0	35.0–83.0	28.5–78.0	0.27–82.0
Масса, кг	1.27 ± 0.01	1.30 ± 0.02	3.54 ± 0.03	3.36 ± 0.02	4.26 ± 0.03	3.45 ± 0.01
	0.40–3.10	0.45–2.52	1.32–7.27	1.03–7.90	0.31–8.12	0.29–8.55
Абсолютная плодовитость, шт.	1530 ± 17	1449 ± 15	2492 ± 11	2535 ± 14	4847 ± 45	4307 ± 54
	581–2656	132–3372	585–9025	300–10332	520–19850	435–11571
Подход, тыс. экз.	12327	11568	1658	1699	78	123
Средний возраст, годы			3.50	3.71		
Доминирующая группа:						
– возраст, лет			3+	4+	1.1	2.1
– доля, %			47.9	52.7	54.8	73.6

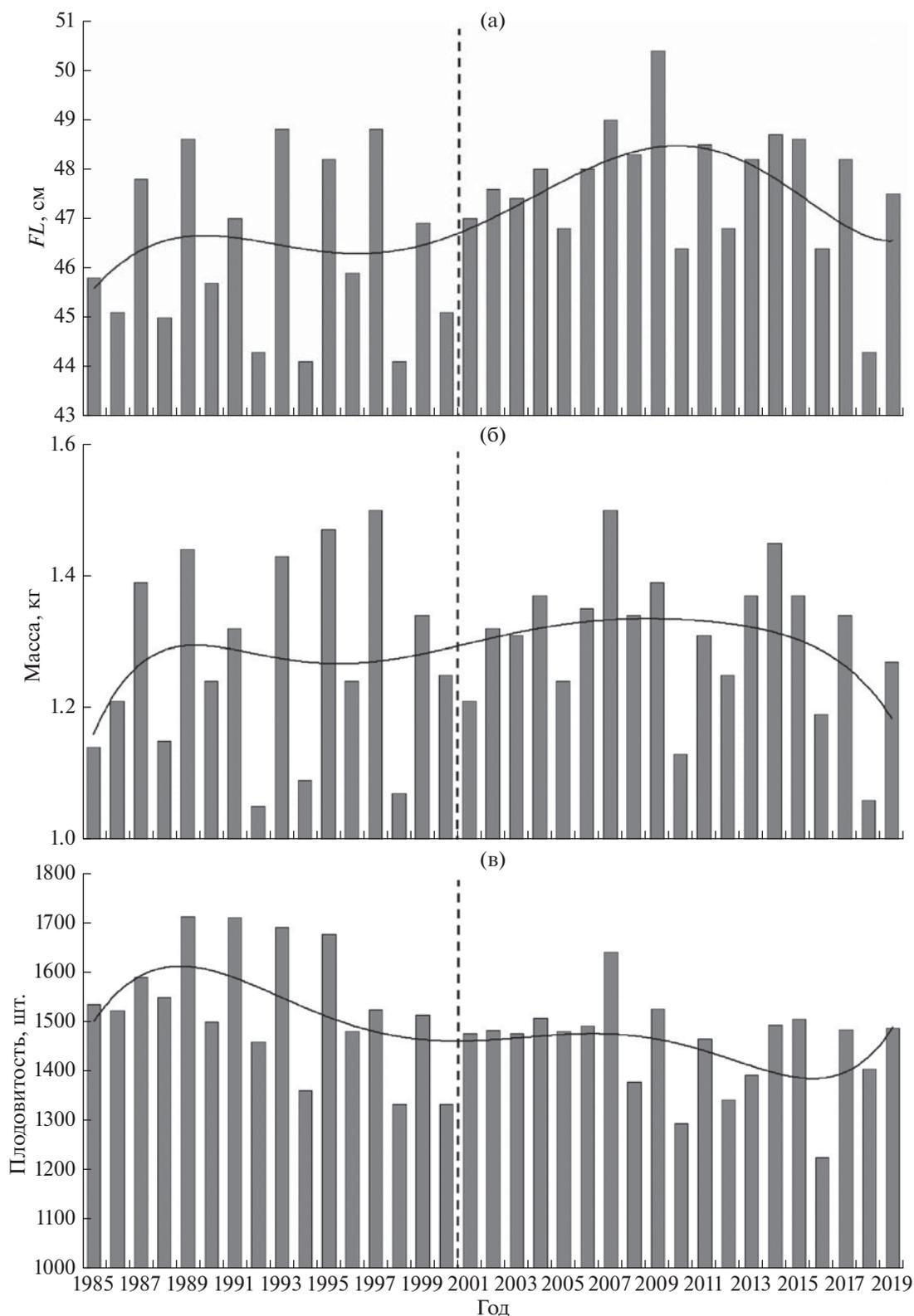


Рис. 2. Динамика биологических показателей североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в конце XX–начале XXI вв.: а – длина (FL), б – масса, в – плодовитость; здесь и на рис. 3–7: (■) – средние значения, (—) – линии тренда, (|) – граница веков.

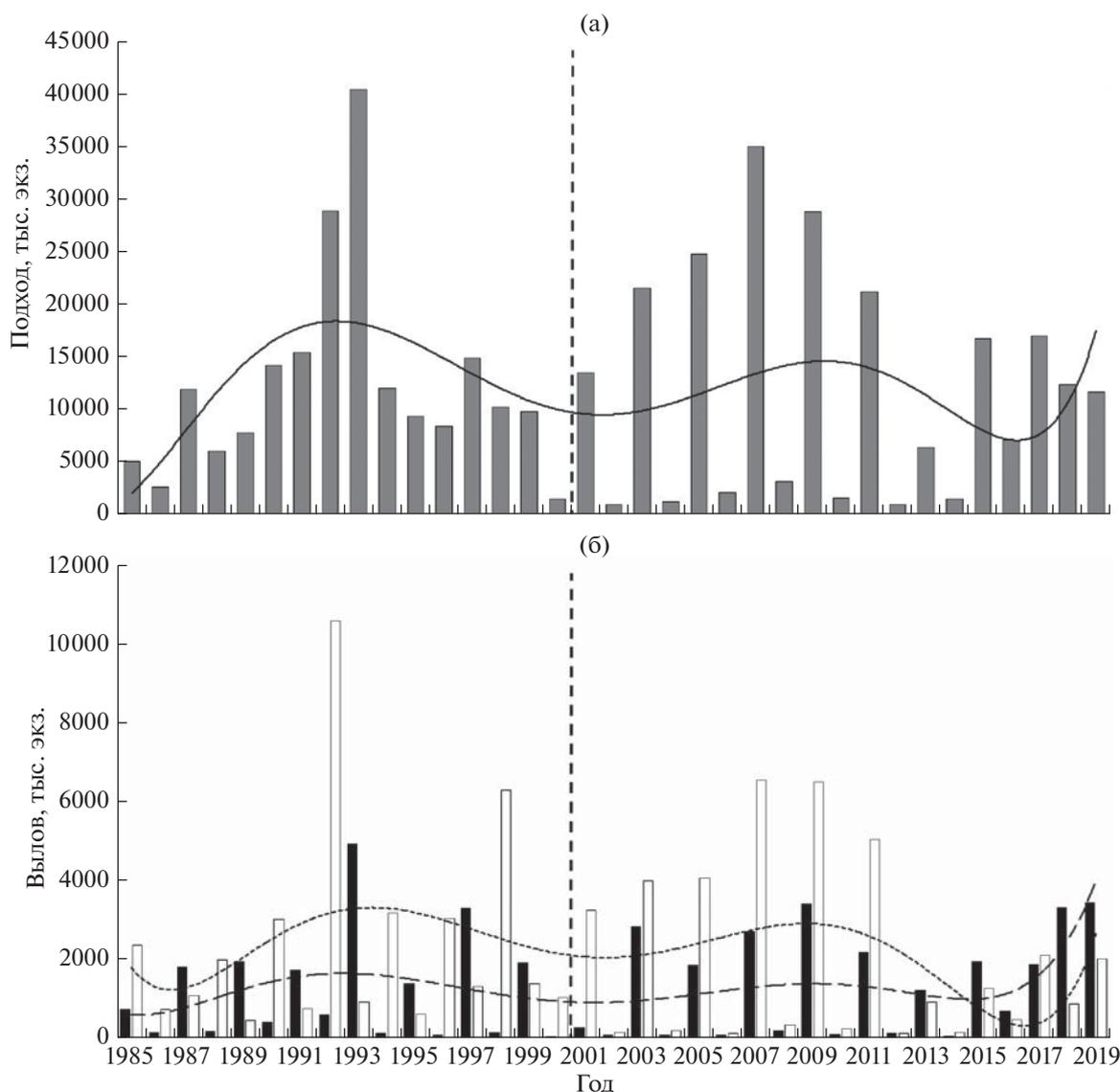


Рис. 3. Динамика подходов (а) и вылова (б) североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в конце XX–начале XXI вв., здесь и на рис. 5: (■), (—) – Магаданский регион в целом; (■), (—) – зал. Шелихова; (□), (—) – Тайская губа.

наступила депрессия запасов в обоих районах промысла, которая длилась до 2015 г. (рис. 3б). До 2000 г. уловы горбуши в Тайской губе и зал. Шелихова в соответствии с подходами колебались в противофазе: в чётные годы были выше в Тай-

ской губе, в нечётные – в зал. Шелихова; они имели сопоставимые величины. После 2000 г. в Тайской губе произошла смена доминант с чётной на нечётную линию лет; в обоих районах более высокими стали уловы уже в нечётные годы.

Таблица 2. Максимальные подходы тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*), зарегистрированные в Магаданской области в конце XX и в начале XXI вв.

Вид	Максимум XX в.		Максимум XXI в.		Доля, % максимума XX в.
	Год	Подход, тыс. экз.	Год	Подход, тыс. экз.	
Горбуша	1993	40 382	2009	28 315	69.7
Кета	1966	3463	2007	2473	71.4
Кижуч	1992	181	2014	223	123.2

До 2011 г. уловы были выше в Тауйской губе, но затем они стали нарастать в зал. Шелихова, а в Тауйской губе снизились, и она утратила своё ведущее промысловое значение.

Кета. В конце XX в. наблюдалось снижение размерно-весовых показателей кеты — с 65 см и 4.0 кг в середине 1980-х гг. до 61–62 см и 3.2 кг к 2000 г. (рис. 4а, 4б). Затем в первом 10-летии XXI в. произошло увеличение длины при довольно резком снижении массы тела кеты. К 2019 г. продолжилось устойчивое снижение длины до 63 см. В целом в рассматриваемый период более существенно изменялась масса. При сравнении среднелетних показателей (табл. 1) можно заметить, что в конце XX в. при меньшей длине кеты её масса была больше, чем в начале XXI в. (62.8 см и 3.54 кг против 64.4 см и 3.36 кг), т.е. она стала более прогонистой в начале XXI в. Плодовитость кеты снизилась в середине 1990-х гг. с 2600 до 2200 шт., в начале 2000-х гг. опять увеличилась до 2900 шт., а затем до 2019 г. устойчиво снижалась до 2400 шт. (рис. 4в). Снижение плодовитости закономерно связано с уменьшением массы кеты: высокая корреляция между этими показателями показана на примере кижуча (Марченко и др., 2013).

В начале XXI в. средний возраст кеты в возвратах увеличился на 0.21 года вследствие доминирования возрастной группы 4+, а не 3+, как это было в конце XX в. (табл. 1). По сравнению с 1970–1980 гг., когда средний возраст составлял 3.26–3.45 года (Волобуев, Марченко, 2011), в начале XXI в. этот показатель стал выше на 0.26–0.45 года. Это свидетельствует о происходящих нежелательных трансформациях биологической структуры популяций североохотоморской кеты: она стала более тугорослой и менее плодовитой, в подходах стали доминировать рыбы старшего возраста (4+ — до 52.7%) (Горохов и др., 2020). Очевидно, всё это негативно сказывается на скорости созревания и темпе формирования биомассы вида. Значительная часть кеты стала дольше задерживаться в океане для нагула, о чём свидетельствует увеличение среднего возраста до 3.71 года (табл. 1). При этом показатели длины и массы тела кеты стали ниже по сравнению с периодом, когда средний возраст составлял 3.50 года, а в подходах доминировали рыбы более молодой генерации — 3+ (табл. 1).

Средние величины подходов в сравниваемые периоды были сходными (табл. 1), хотя в целом до 1996 г. подходы кеты были выше, чем в XXI в. Максимальный подход в текущем столетии составляет 71.4% зарегистрированного в конце XX в. (табл. 2). Снижение подходов кеты на рубеже веков, как мы полагаем, было обусловлено сложной социальной обстановкой в стране в конце 1990-х гг. Как раз в эти годы резко возрос пресс браконьерского лова лососей: изъятие кеты достигало

80–90% подходов в отдельных реках. С 2013 г. наблюдается устойчивый рост подходов (рис. 5а) и уловов (рис. 5б). При этом отмечен рост уловов в зал. Шелихова и их снижение в Тауйской губе.

Кижуч. С конца 1980-х гг. наблюдается снижение размерно-весовых показателей североохотоморского кижуча (рис. 6а, 6б). Наиболее резкое снижение длины тела (с 68 до 63 см) произошло к 2007–2009 гг.; затем после небольшого подъёма она снизилась ещё более — до 61 см. В динамике массы происходило то же самое: с 4.2 кг в конце 1980-х гг. к 2008 г. она снизилась до 3.2 кг, а после небольшого увеличения опять понизилась почти до 3 кг. Надо заметить, что к 2019 г. произошло довольно резкое снижение этих показателей, особенно массы. Абсолютная плодовитость снижалась к концу XX в., затем возросла в начале первого пятилетия XXI в. и опять снизилась (рис. 6в).

Среднелетние значения длины, массы и плодовитости кижуча в начале XXI в. относительно таковых в конце XX в. снизились соответственно на 2.1 см, 0.8 кг и 540 икринок (табл. 1). Кроме того, в 1995 г. произошла смена доминирующих возрастных групп: вместо более молодой 1.1 преобладающей стала возрастная группа 2.1. То есть у кижуча, как и у кеты, произошли негативные изменения в биологической структуре подходов: отмечено снижение размерно-весовых показателей и плодовитости.

Подходы кижуча после пиковой величины в 1992 г. (180 тыс. экз.) снизились к концу XX в., оставались низкими до 2005 г. и затем значительно увеличились после 2010 г. до 180–220 тыс. экз. (рис. 7а). Максимальный подход кижуча в текущем столетии, в отличие от горбуши и кеты, превышает таковой в конце XX в. на 23.2% (табл. 2). Последние три года его подходы находятся на уровне 160–180 тыс. экз., что обеспечивает оптимум пропуска производителей на нерестилища и вылов до 200–240 т. Возможно, что измельчание кижуча и рост подходов связаны между собой.

Основные запасы кижуча сосредоточены в Тауйской губе; в зал. Шелихова (преимущественно в р. Яма) добывается всего 10–15% общего вылова кижуча в Магаданском регионе, поэтому мы считали возможным рассмотреть динамику его вылова в целом по региону. Динамика этого показателя в основном повторяет таковую его подходов: относительно небольшие уловы кижуча до 2005 г. и их устойчивый рост в последующий период (рис. 7б).

В настоящее время состояние запасов кижуча в регионе не вызывает опасений. Они находятся на подъёме, вероятной причиной роста численности подходов может быть искусственное воспроизводство. В начале 2000-х гг. Магаданская область была лидером по объёмам выпуска заводской молоди кижуча на Дальнем Востоке, кото-

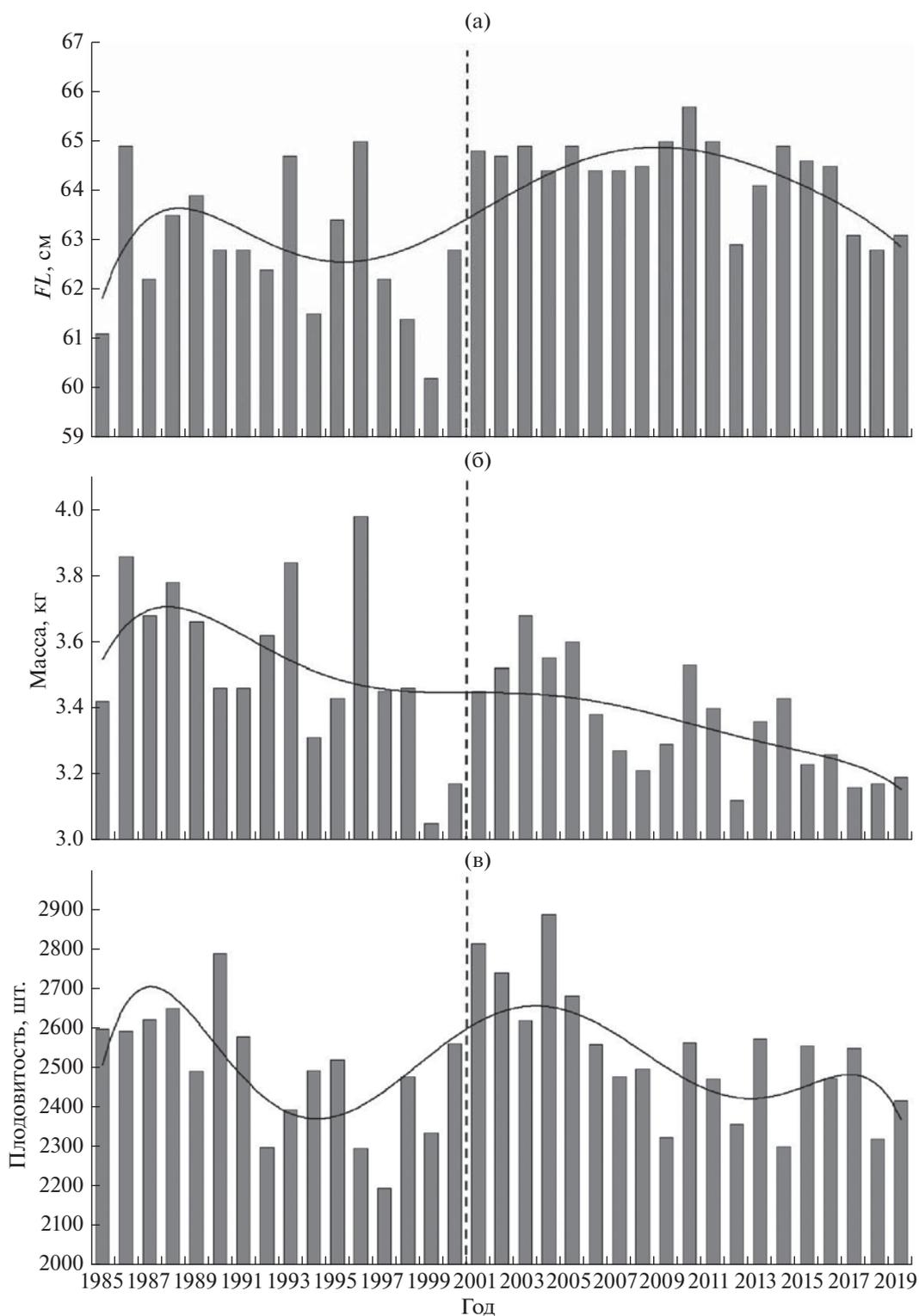


Рис. 4. Динамика биологических показателей североохотоморской кеты *Oncorhynchus keta* в конце XX–начале XXI вв.: а – длина (FL), б – масса, в – плодовитость.

рые достигали 4–5 млн экз/год. В настоящее время производители кижуча стабильно отмечаются при выполнении авиаучётных работ по оценке числен-

ности производителей на нерестилищах в реках зал. Шелихова, хотя и в небольших объёмах – до 3–5 тыс. экз. До 2000 г. производителей кижуча в

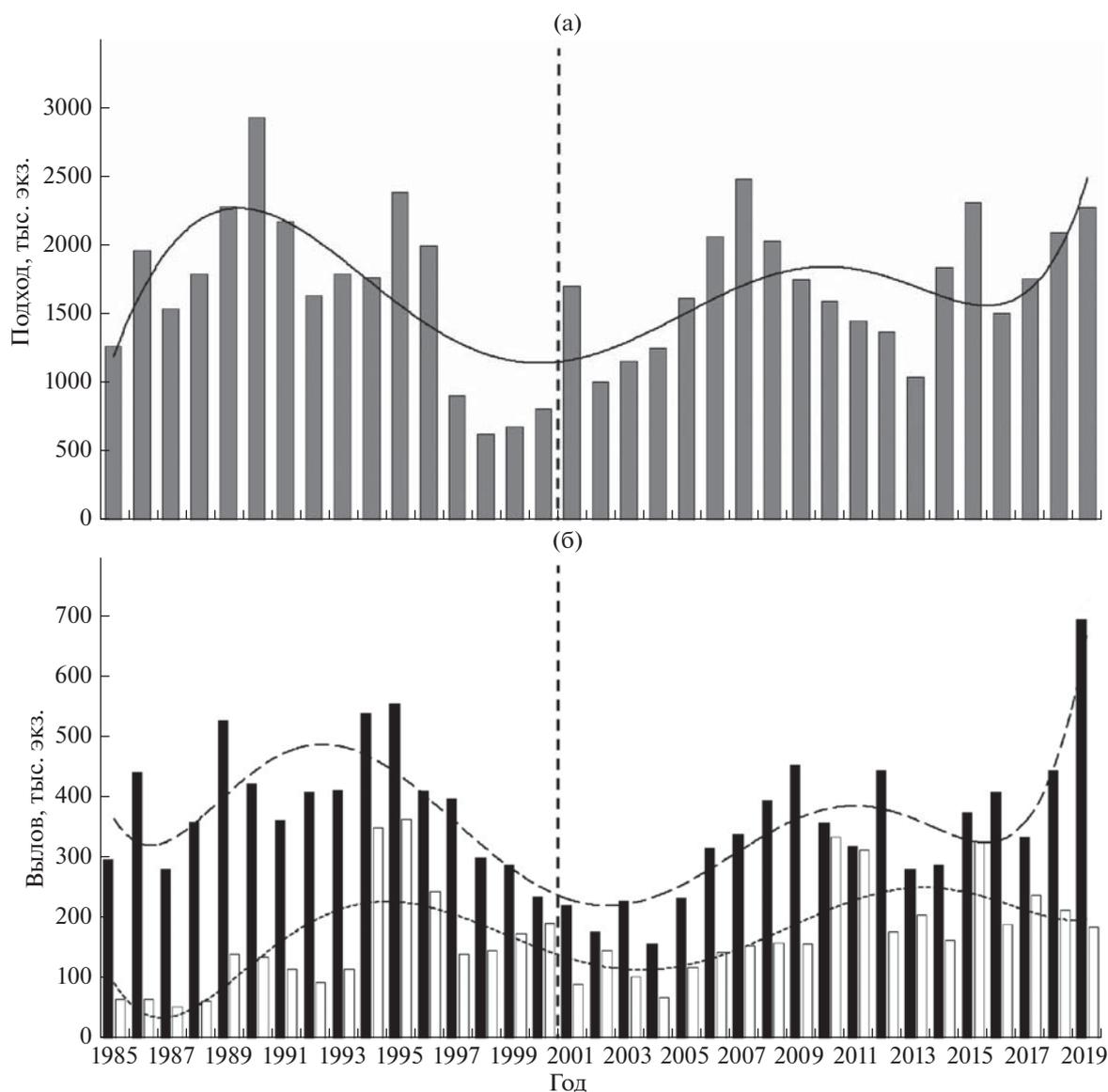


Рис. 5. Динамика подходов (а) и вылова (б) североохотоморской кеты *Oncorhynchus keta* в конце XX—начале XXI вв.

реках Гижигинской губы в таких объёмах не наблюдалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Синхронное снижение размерно-весовых показателей и плодовитости у всех трёх видов тихоокеанских лососей Магаданского региона и старение популяций кеты и кижуча на протяжении последних лет может косвенно свидетельствовать об ограниченности экологической ёмкости субарктической эпипелагиали экосистемы северо-западной части Тихого океана и напряжённости биоценологических отношений и трофических условий в местах основного нагула азиатских лососей (российских и японских). Вполне вероят-

но, что обострение пищевой конкуренции как между разными видами массовых стайных морских видов рыб, так и между видами тихоокеанских лососей может оказывать негативное влияние на темп роста и скорость формирования общей биомассы продукции тихоокеанских лососей Магаданской области.

Об этом же свидетельствуют данные других исследователей, связывающих снижение размерно-весовых показателей тихоокеанских лососей с ухудшением трофических условий нагула вследствие роста их общей численности, и кеты в частности, в том числе за счёт искусственного воспроизводства (Helle, Hoffman, 1995, 1998; Ricker, 1995; Bigler et al., 1996; Heard, 1998; Гриценко и др., 2001; Кловач, 2003). По данным Хёрда

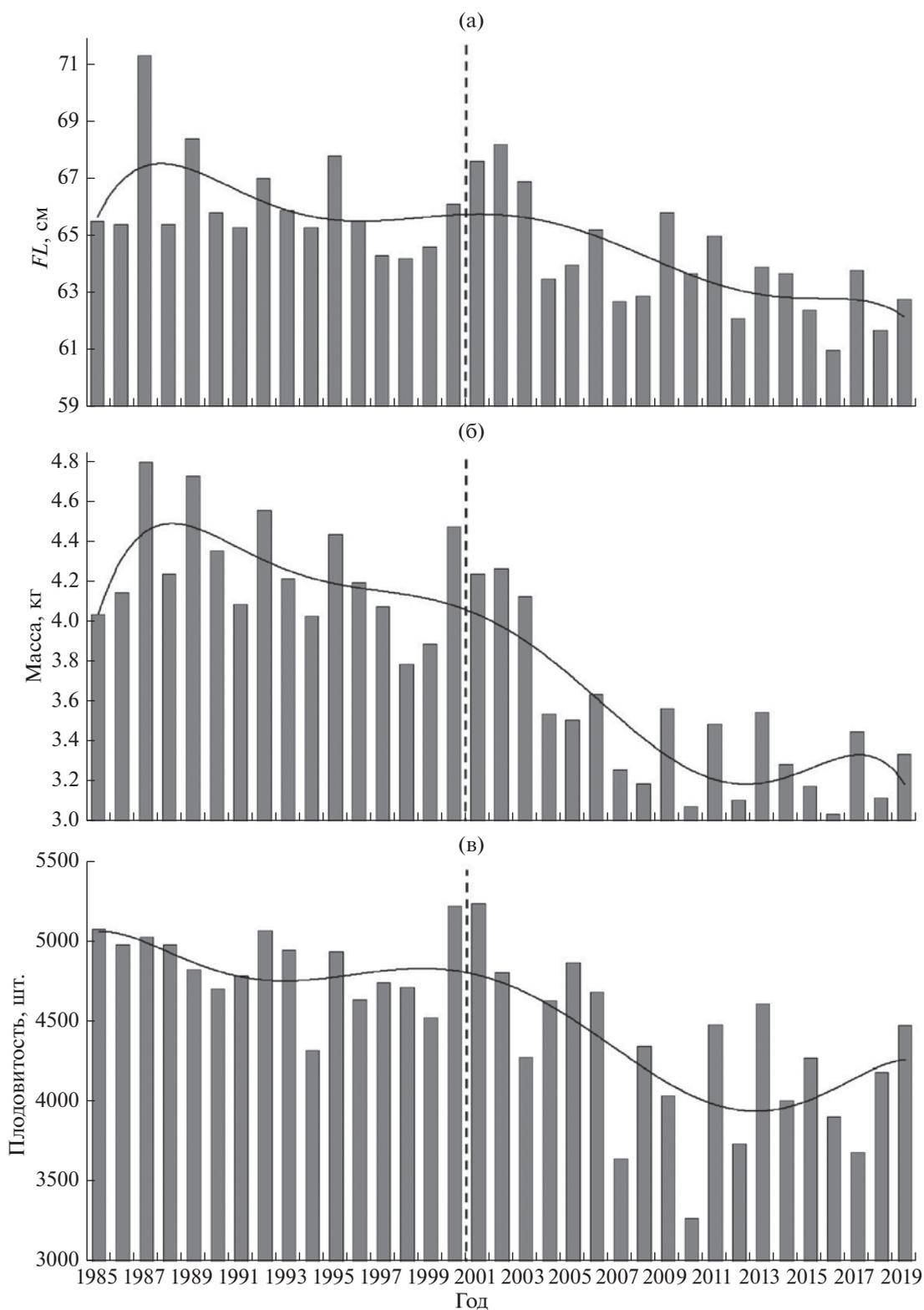


Рис. 6. Динамика биологических показателей североохотоморского кижуча *Oncorhynchus kisutch* в конце XX–начале XXI вв.: а – длина (*FL*), б – масса, в – плодовитость.

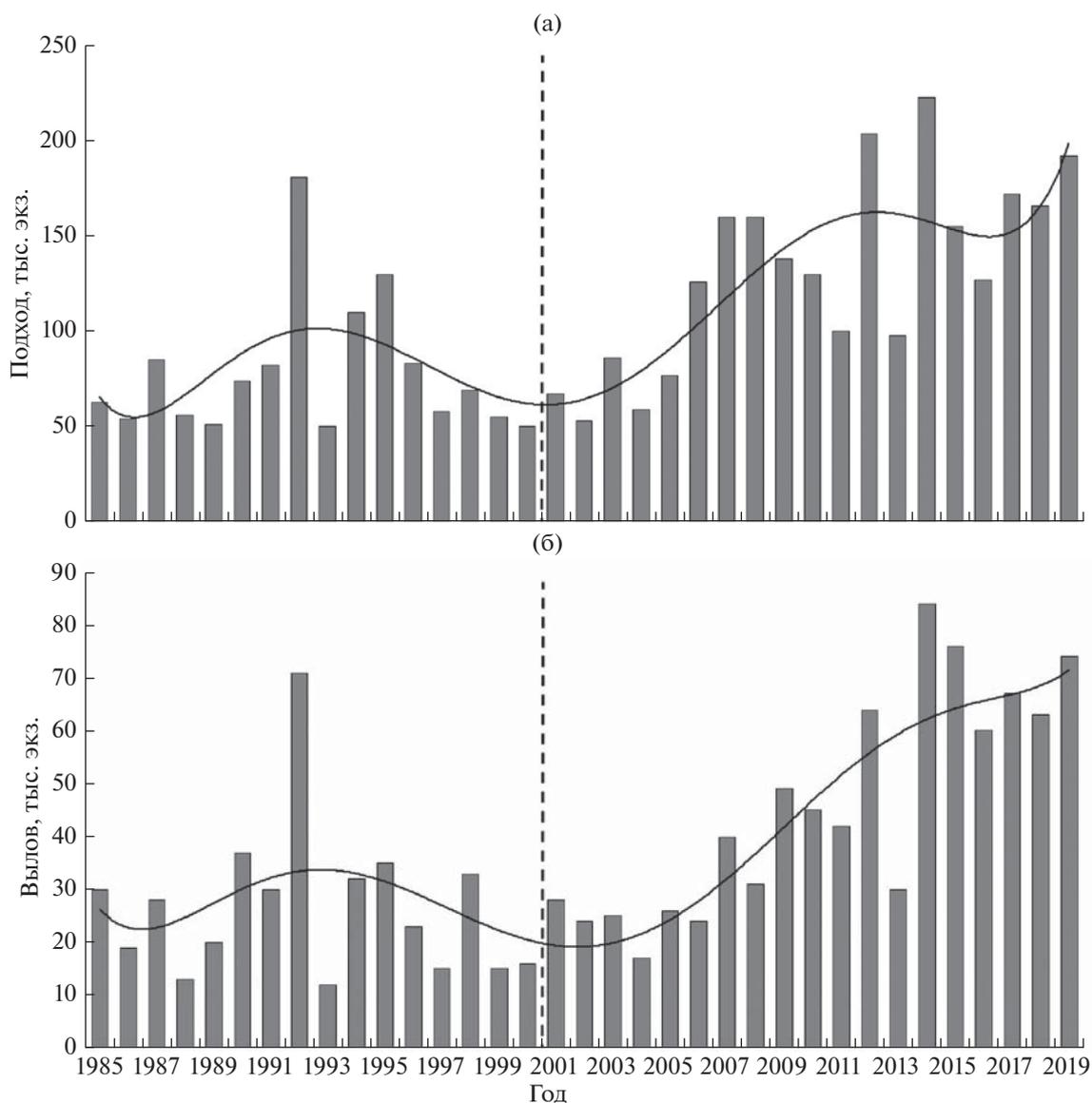


Рис. 7. Динамика подходов (а) и вылова (б) североохотоморского кижуча *Oncorhynchus kisutch* в конце XX—начале XXI вв.

(Heard, 1998), общая численность одновременно нагуливающейся неполовозрелой части азиатских и североамериканских стад лососей оценивается в 25 млрд экз., из которых до 25% (5.5–6.0 млрд экз.) составляют искусственно воспроизведённые особи. Подобных концентраций лососей природного и заводского происхождения ранее никогда не было в местах их океанического нагула. Возможно, что высокая плотность лососей в местах их совместного нагула обостряет внутри- и межвидовые конкурентные отношения, включает плотностно-зависимые механизмы регуляции, обуславливающие замедление роста, снижение размерно-весовых показателей и увеличение возраста созревания. При увеличении численности японской кеты, произошедшем в результате высокого объёма её

искусственного воспроизводства, уменьшился размер особей в возвратах, чему, по мнению Кэриямы (Kaeriyama, 1989), способствовала плотностно-зависимая связь с ростом, которая может существовать в стадах, между стадами и между видами в океане (Крогиус, 1965; Rogers, 1980; Peterman, 1984, 1991; Ogura et al., 1991).

Такой же точки зрения о влиянии плотностно-зависимых факторов на снижение качественных показателей лососей Канады и США придерживаются и североамериканские исследователи (Batten et al., 2017; Debertin et al., 2017; Jeffrey et al., 2017; Ruggerone, Irvine, 2018). Ряд авторов считают, что влияние океанического плотностно-зависимого фактора, подавляющего рост лососей российского и японского происхождения в океани-

ческий период, является одной из основных причин, определяющих снижение их размерно-весовых показателей (Ishida et al., 1993; Nagasava, 2000; Kaeriyama et al., 2009). По мнению этих авторов, рост численности японской кеты снизил темп роста российской кеты в Северной Пацифике. В настоящее время этот порядок не изменился, только в Северо-Западной Пацифике значительно увеличилась доля российских лососей природного происхождения.

Такого же мнения придерживаются и камчатские учёные. Карпенко с соавторами (2013) подчеркивают, что кета наиболее резко реагировала на возросшую численность лососей, нагуливающих в морских водах: масса её особей повсеместно снизилась. Особенно чётко это явление прослеживается в Северной Америке и Японии, где средняя масса рыб снизилась на 1.0–1.1 кг (Карпенко и др., 2013). Кроме того, в подходах горбуши в Карагинский район (северо-восток Камчатки) в 2009 г. отмечена аномально низкая средняя масса рыб (Коваль, 2009) при высокоурожайном подходе (~220 млн экз.). При этом автор отмечает снижение обеспеченности пищей горбуши в юго-западной части Берингова моря в 2009 г., что подтверждается двукратным уменьшением индекса наполнения желудков и расширением пищевого спектра. Ранее Андриевская (1966) установила, что в годы высокой численности пищевой спектр горбуши и кеты расширяется, а их средняя масса уменьшается. Это может быть связано с высокой плотностью рыб в местах нагульных скоплений и переходом на питание второстепенными малокалорийными пищевыми объектами.

Согласно представлениям других авторов, в эпипелагиали (0–200 м) Северной Пацифики среднегодовое потребление пищи nekтоном составляет 210–327 млн т, а лососи из этого объёма потребляют всего 4–8 млн т макропланктона и мелкого nekтона (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Шунтов и др., 2017). По оценкам этих авторов, в Беринговом море среднегодовое потребление пищи nekтоном составляет от 43.0 до 71.6% биомассы макропланктона в эпипелагиали в разных районах российских вод. Лососи выедают лишь от 1 до 15% общего потребления пищи nekтоном в разных районах Охотского, Берингова морей и в тихоокеанских водах (Дулепова, 2002; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011). По мнению упомянутых авторов, это является аргументом в пользу того, что пищевой фактор в районах нагула тихоокеанских лососей не играет определяющей роли при формировании их продуктивности в морских водах. На этом основывается их вывод о том, что раз суммарное потребление корма лососями от общего его выедания всем nekтоном незначительно, то и конкурентные отношения между ними несущественны.

Общая биомасса лососей, обитающих в Северной Пацифике, оценивается на уровне 4–5 млн т (Шунтов и др., 2017). Однако, если исходить из оценки их численности (25 млрд экз.), общая биомасса должна быть намного больше: 25 млрд экз. \times \times 1.5 кг¹ = 37.5 млн т (т.е. оценки различаются в несколько раз). Возможно, этого достаточно для того, чтобы между видами или между особями одного вида при их массовых скоплениях возникла пищевая конкуренция. Кроме того, несмотря на сверхобеспеченность пищей лососей (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Шунтов и др., 2017), у отдельных их видов, вероятно, может существовать узкая избирательная специализация в питании (частная пищевая ниша) теми или иными видами макропланктона, в результате чего при большой плотности лососей возможен дефицит такого корма в отдельных районах Северной Пацифики. Конкурентные отношения за пищу между лососьями, когда на их долю приходится небольшая часть в общем спектре потребления макропланктона, Карпенко с соавторами (2013) объясняют именно конкуренцией в пределах узкой экологической ниши.

Исследования трофических отношений лососей, а также их отношений с сопутствующими видами рыб и гидробионтов позволили сделать вывод о том, что основное влияние на динамику размерно-весовых показателей тихоокеанских лососей камчатских популяций в последние годы оказывает именно трофический фактор (Карпенко et al., 2007; Карпенко, Koval, 2012; Карпенко и др., 2012). По мнению этих авторов, широкий пищевой спектр лососей-планктофагов, к которым относятся горбуша и кета, в период океанического нагула обусловлен не только адаптационными способностями видов-потребителей, но и напрямую связан с общей численностью отдельных поколений, нагуливающих совместно, и обычно вызван недостатком тех или иных видов-жертв. При этом авторы отмечают, что многолетние изменения пищевого спектра лососей могли послужить причиной снижения биологических показателей взрослых рыб, а в некоторых случаях и изменения возрастного состава производителей в отдельных районах воспроизводства. Карпенко с соавторами (2013) к основным факторам, регулирующим энергообмен и рост лососей в морских и океанических экосистемах, относят освещённость, температуру воды, размер тела, рацион и его энергетическую ценность, а также пищевые конкурентные отношения.

Считаем, что более логичное объяснение наблюдаемых изменений длины, массы и плодовитости даёт точка зрения, базирующаяся на допу-

¹ Условная осреднённая масса тела лососей, нагуливающих в Северной Пацифике.

щении наличия конкурентных трофических отношений между стадами, видами лососей, а также между лососями и другими массовыми морскими видами рыб в пределах экосистемы Северо-Западной Пацифики, где происходит основной нагул видов и стад азиатских лососей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреевская Л.Д. 1966. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // *Вопр. ихтиологии*. Вып. 6. С. 84–90.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Волобуев В.В., Волобуев М.В. 2000. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. № 4. С. 516–529.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 303 с.
- Волобуев В.В., Мордовин А.И., Голованов И.С. 2012. Методы количественного учета тихоокеанских лососей, применяемые в Магаданской области // *Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею КамчатНИРО*. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 296–301.
- Глубоковский М.К., Марченко С.Л., Темных О.С., Шевляков Е.А. 2017. Методические рекомендации по исследованию тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 80 с.
- Горохов М.Н., Волобуев В.В., Смирнов А.А., Ямборко А.В. 2020. Основные элементы биологической структуры тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (Salmoniformes, Salmonidae) Магаданского региона в начале 21 в. // *Вопр. рыболовства*. Т. 21. № 2. С. 1–25.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путишкин С.В. 2001. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // *Мировой океан: использование биологических ресурсов*. Вып. 2. М.: Изд-во ВИНТИ. С. 168–174.
- Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 273 с.
- Евзеров А.В. 1970. К методике аэровизуального учета // *Изв. ТИНРО*. Т. 71. С. 199–204.
- Евзеров А.В. 1975. Оценка погрешностей аэровизуального метода учета лососей // *Тр. ВНИРО*. Т. 106. С. 82–84.
- Заволокин А.В. 2014. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 306 с.
- Карпенко В.И., Андреевская Л.Д., Коваль М.В. 2012. Роль трофического фактора в формировании продукции тихоокеанских лососей Камчатки в морских водах // *Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею КамчатНИРО*. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 165–175.
- Карпенко В.И., Андреевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 304 с.
- Кловач Н.В. 2003. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: Изд-во ВНИРО, 164 с.
- Коваль М.В. 2009. Особенности нагула и преднерестовых миграций тихоокеанских лососей в прикамчатских водах летом 2009 г. // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. Бюл. № 4. С. 150–158.
- Кондюрин В.В. 1965. Некоторые данные по аэровизуальному учету тихоокеанских лососей и обследованию нерестовых рек материкового побережья Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 59. С. 156–159.
- Крогус Ф.В. 1965. О причинах изменения темпа роста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) р. Озерной // *Вопр. ихтиологии*. Т. 5. Вып. 3. С. 504–517.
- Марченко С.Л., Волобуев В.В., Макаров Д.В. 2013. Биологическая структура кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. Вып. 29. Ч. 1. С. 70–83.
- Остроумов А.Г. 1964. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // *Лососевое хозяйство Дальнего Востока*. М.: Наука. С. 90–99.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние биоразнообразия лососёвых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mukiss* из рек западной Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. 2017. Об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // *Изв. ТИНРО*. Т. 188. С. 3–36.
- Abdul-Aziz O., Mantua N.J., Myers K.W. 2011. Potential climate change impacts on thermal habits of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and adjacent seas // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 68. P. 1660–1680.

- Azumaya T., Nagasawa T., Temnykh O.S., Khen G.V.* 2007. Regional and seasonal differences in temperature and salinity limitation of Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. № 4. P. 179–187.
- Batten S.D., Ruggerone G.T., Ortiz I.* 2017. Interannual variability in the feeding and condition of subyearling Chinook salmon off Oregon and Washington in relation to fluctuating ocean conditions // Fish. Oceanogr. V. 26. № 1. P. 1–6.
- Beamish R.J., Riddell B.E., Lange K.L. et al.* 2009. The effects of climate on Pacific salmon – a summary of published literature // NPAFC Spec. Publ. № 1. 44 p.
- Bigler B.C., Welch D.W., Helle J.H.* 1996. A review of size trends among North Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 455–465.
- Crozler L.G., Hendry A.P., Lawson P.W. et al.* 2008. Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 252–270.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00033.x>
- Debertin A.J., Irvine J.R., Holt C.A. et al.* 2017. Marine growth patterns of southern British Columbia chum salmon explained by interactions between density-dependent competition and changing climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 7. P. 1077–1087.
- Heard W.R.* 1998. Do hatchery salmon affect the North Pacific Ocean ecosystem? // NPAFC Bull. № 1. P. 405–411.
- Helle J.H., Hoffman M.S.* 1995. Size decline and older age at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western America, 1972–92. Climate change and northern fish populations // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 121. P. 245–260.
- Helle J.H., Hoffman M.S.* 1998. Changes in size and age at maturity of two North American stocks of regime shift in the North Pacific Ocean. Assessment and status Pacific Rim salmonid stocks // NPAFC Bull. № 1. P. 81–89.
- Irvine J.R., Fukuwaka T., Kaga T. et al.* 2009. Pacific salmon status and abundance trends // NPAFC Doc. № 1199. 153 p.
- Ishida Y., Kaeriyama M., McKinnel S., Nagasava K.* 1993. Recent Changes in Size of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and Possible Causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 2. P. 290–295.
- Jeffrey K.M., Cote I.M., Irvine J.R., Reynolds J.D.* 2017. Changes in body size of Canadian Pacific salmon over six decades // Ibid. V. 74. № 2. P. 191–201.
- Kaeriyama M.* 1989. Aspects of salmon ranching in Japan // Physiol. Ecol. Jpn. Spec. V. 1. P. 625–638.
- Kaeriyama M., Seo H., Kudo H.* 2009. Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. № 5. P. 293–302.
- Kaeriyama M., Seo H., Qui Y.* 2014. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese salmon // Fish. Sci. V. 80. № 2. P. 251–260.
<https://doi.org/10.1007/s12562-013-0693-7>
- Karpenko V.I., Koval M.V.* 2012. Feeding strategies and trends of pink and chum salmon growth in the marine Kamchatka waters // NPAFC Tech. Rept. № 8. P. 82–86.
- Karpenko V.I., Volkov A.F., Koval M.V.* 2007. Diets of Pacific salmon in the Sea of Okhotsk, Bering Sea, and Northwest Pacific Ocean // NPAFC Bull. № 4. P. 105–116.
- Mantua N.J., Hare S.R.* 2002. The Pacific decadal oscillation // J. Oceanogr. V. 58. P. 35–44.
- Myers K.W., Klovatch N.V., Gritsenko O.F. et al.* 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions // NPAFC Bull. № 4. P. 159–177.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al.* 2016. Pacific salmon and steelhead: lift in a changing winter ocean // Ibid. № 6. P. 113–138.
- Nagasava K.* 2000. Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Ibid. № 2. P. 21–32.
- Ogura M., Ishida Y., Ito S.* 1991. Growth variation of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the western North Pacific // Nippon Suisan Gakkaishi. № 1089. P. 1098–1093.
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N.* 2008. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions. // Prog. Oceanogr. V. 77. P. 92–102.
- Peterman R.M.* 1984. Density-dependent growth in early ocean life of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. P. 1825–1829.
- Peterman R.M.* 1991. Density-dependent marine processes in North Pacific salmonids: lessons for experimental design of large-scale manipulations of fish stocks // ICES Mar. Sci. Symp. № 192. P. 69–77.
- Ricker W.E.* 1995. Trends in the average size of Pacific salmon in Canadian catches // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 121. P. 593–602.
- Rogers D.E.* 1980. Density-dependent growth of Bristol Day sockeye salmon // Salmonid ecosystems of the North Pacific / Eds. McNeil W.J., Himsforth D.C. Corvallis: Oregon State Univ. Press. P. 267–283.
- Ruggerone G.T., Irvine J.R.* 2018. Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015 // Mar. Coast. Fish. V. 10. № 2. P. 152–168.
<https://doi.org/10.1002/mcf2.10023>
- Urawa S., Irvine J.R., Kim J.K. et al.* 2016. Forecasting Pacific salmon in a changing climate: a review of the 2011–2015 NPAFC science plan. Pacific salmon and steelhead production in a changing climate: past, present, and future // NPAFC Bull. № 6. P. 501–534.
- Volobuev V.V.* 2000. Long-term changes in the biological parameters of chum salmon of the Okhotsk Sea // Ibid. № 2. P. 175–180.
- Waples R.S., Pess G.R., Beechie T.* 2008. Evolutionary history of Pacific salmon in dynamic environments // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 189–206.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00023.x>
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Eveson J.P.* 2000. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // Fish. Oceanogr. V. 9. № 1. P. 17–32.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2000.00119.x>

УДК 597.08

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РЫБ-ИГЛ *SYNGNATHUS TYPHLE* И *S. ABASTER* ИЗ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ[#]

© 2021 г. А. С. Родригес^{1, 2, *}, А. Грау², Х. Кастро-Фернандес³, И. Кастейон³,
Х. Террадос³, Б. Моралес-Нин³, П. Аречавала-Лопес⁴

¹Университет Рей Хуан Карлос, Мадрид, Испания

²Лаборатория морских исследований и аквакультуры, Порт-д'Андракс, Балеарские острова, Испания

³Средиземноморский институт перспективных исследований, Эспорлес, Балеарские острова, Испания

⁴Центр морских наук Университета Алгарве, Фаро, Португалия

*E-mail: andreasimal@hotmail.es

Поступила в редакцию 16.09.2020 г.

После доработки 21.10.2020 г.

Принята к публикации 23.10.2020 г.

Исследована репродуктивная биология двух видов рыб-игл *Syngnathus typhle* и *S. abaster* в прибрежных водах западной части Средиземного моря на основе изучения соотношения полов, состояния зрелости гонад, а также гистологического анализа гонад, выводковых камер и эмбрионов этих малоизученных представителей семейства Syngnathidae. В общей сложности были изучены 22 экз. *S. typhle* и 13 экз. *S. abaster*, пойманные буксируемой сетью на мелководных участках с зарослями морских водорослей (*Posidonia oceanica* и *Cymodocea nodosa*) в водах Балеарских островов (Испания). Общее соотношение полов (самцы : самки) составило 1.0 : 1.2 для *S. typhle* и 1.0 : 2.7 для *S. abaster*. Яичники самок были представлены всеми стадиями зрелости, в то время как среди самцов отмечены только незрелые или вынашивающие потомство особи. Самцы с эмбрионами в выводковой камере летом были найдены у обоих видов, зрелые самки *S. typhle* отмечены летом, тогда как зрелые самки *S. abaster* обнаружены и зимой, и летом, что позволяет предположить наличие у каждого вида специфического репродуктивного цикла. Данное исследование будет способствовать получению знаний о репродуктивной биологии двух наиболее распространенных видов рыб-игл в прибрежных водах западной части Средиземного моря и может помочь в разработке стратегии восстановления и сохранения запасов.

Ключевые слова: гистология, гонады, эмбрионы, размножение, морские иглы, Средиземное море.

DOI: 10.31857/S0042875221040184

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.551.2.591.471.4.575.8

ВЕКТОР РАЗДЕЛЕНИЯ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ В ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *BARBUS* (= *LABEOBARBUS*) *INTERMEDIUS* В ОЗЁРАХ ТАНА, ЛАНГАНО И АВАСА, ЭФИОПИЯ

© 2021 г. А. Н. Мироновский^{1, 2, *}

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

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

*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.06.2020 г.

После доработки 17.11.2020 г.

Принята к публикации 26.11.2020 г.

Анализ диверсификации усачей генерализованной формы комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* в мономорфных популяциях озёр Лангано и Аваса и в полиморфной популяции озера Тана позволяет выявить параметры изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов. Большое сходство выявленных параметров в трёх изучаемых водоемах показывает, что в мономорфных популяциях структура изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов, практически совпадает с таковой в полиморфной популяции. Вводится понятие “вектора разделения пищевых ресурсов”. В полиморфной популяции этот вектор вносит основной вклад в диверсификацию особей, в мономорфных популяциях его значение второстепенно. Сделан вывод о том, что разный эволюционный потенциал полиморфной и мономорфных популяций определяется удельным весом диверсификации, обусловленной вектором разделения пищевых ресурсов. Предлагаемый подход полагается перспективным в анализе изменчивости особей не только изучаемой, но и других систематических групп.

Ключевые слова: крупные африканские усачи, комплекс *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius*, генерализованная форма, векторы изменчивости, симпатрическое формообразование.

DOI: 10.31857/S0042875221040135

В системе фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* (sensu Banister, 1973) генерализованными именуются особи без выраженных признаков специализации питания (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996a, 1996b; Лёвин, 2003; Голубцов, 2010; Levin et al., 2019). Такие особи есть в каждом водоёме, где обитают представители комплекса, тогда как практически все формы, специализированные в отношении питания, известны лишь из тех локальностей, где они были описаны. Незменность присутствия в любой популяции ареала даёт основания рассматривать генерализованных особей как близких (или тождественных) особям предковой формы, в процессе своей диверсификации давшей начало всему многообразию комплекса *B. intermedius*. В пользу гипотезы о такой близости свидетельствуют результаты многочисленных исследований (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996a, 1996b; Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2000; Levin et al., 2019), в частности, анализ изменчивости морфологических призна-

ков генерализованных особей разных популяций в сравнении с изменчивостью особей специализированных морфотипов и аллопатрических видов усачей (Мироновский, 2020). Как оказалось, векторы диверсификации генерализованной формы, обитающей в оз. Тана, весьма сходны как с одноранговыми векторами симпатричных ей танских морфотипов, так и с соответствующими векторами аллопатрических видов крупных африканских усачей. Высокая степень этого сходства даёт основания полагать, что диверсификация особей генерализованной формы из оз. Тана, диверсификация танских морфотипов и диверсификация аллопатрических видов – это последовательные этапы одного процесса, и диверсификация морфотипов и видов идёт в направлениях, заданных диверсификацией особей генерализованной формы. Это, очевидно, является веским свидетельством в пользу гипотезы о близости генерализованной формы к предковой. Вместе с тем сравнение пар одноранговых векторов диверсификации мономорфных популяций генерали-

зованных особей озёр Лангано и Аваса выявило их сходство между собой и существенные отличия от соответствующих векторов генерализованных особей в оз. Тана. Это даёт основания полагать, что в разных локальностях диверсификация усачей генерализованной формы может идти по-разному.

Цель настоящего исследования — поиск ответа на вопрос: в чём заключается та разница диверсификации генерализованных особей в полиморфной популяции оз. Тана и в мономорфных популяциях озёр Аваса и Лангано, которая обуславливает различия их эволюционного потенциала?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран в трёх озёрах Эфиопии: Тана в 1992–2010 гг., Аваса в 1997–2016 гг. и Лангано в 2007–2011 гг. (рис. 1). Рыб отлавливали жаберными и накидными сетями, брали из уловов местных рыбаков. В оз. Тана обитает полиморфная популяция крупных африканских усачей; генерализованная форма (далее GF¹) этой популяции описана как морфотип *intermedius*² (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др., 2016). В сравнении с разнообразием форм усачей в оз. Тана популяции озёр Аваса и Лангано можно рассматривать как практически мономорфные. Слабо выраженный полиморфизм по пропорциям черепа, обнаруженный у особей этих озёр, даёт основания предполагать лишь едва наметившуюся дивергенцию на две формы — эврифагов и ихтиофагов — и не сопряжён с различиями по внешним признакам (Мина и др., 2016). Численность выборки GF оз. Тана составила 119 особей стандартной длиной (*SL*) 17.0–28.7 см, оз. Аваса — 49 экз. *SL* 17.9–28.3 см, Лангано — 73 экз. *SL* 12.4–34.7 см.

У каждой особи сделано по 14 промеров черепа (рис. 2). Как показало изучение изменчивости крупных африканских усачей, данный набор признаков, обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и разными операторами, позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов (Mina et al., 1993, 1996a, 1996b, 1998; Мироновский, 2006).

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и

¹ GF — от англ. “generalized form” — генерализованная форма.

² Латинское “intermedius”, как и определение “генерализованная”, указывает на обобщённость облика особей GF — промежуточного, или усреднённого, между другими танскими морфотипами. В качестве основного диагностического признака морфотипа *intermedius* Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994, P. 3) указывают: “No extreme characters”, т.е., отсутствие экстремальных признаков, под экстремальными понимая диагностические признаки специализированных морфотипов озера.

Статистика 6. В расчётах использованы индексы — отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее при упоминании того или иного признака имеется в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений.

В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. В отличие от работ, в которых АГК используется для уменьшения числа переменных с последующим анализом распределения точек-объектов в двух- или трёхмерном пространстве первых ГК, настоящее исследование основано на анализе сходства и различия собственных векторов (СВ) корреляционных матриц, характеризующих главные направления дисперсии объектов рассматриваемых множеств (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский, 2020). Главные направления дисперсии рассматриваются как основные направления изменчивости (диверсификации, дивергенции) усачей в изучаемых водоёмах. Для оценки сходства нагрузок признаков на собственные векторы использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), достоверность r_s оценивали средствами пакета Статистика 6. Как показано в предыдущем исследовании (Мироновский, 2020), упорядоченная конструктивная изменчивость (сигнал), обуславливающая дивергенцию морфотипов и видов крупных африканских усачей, сосредоточена в двух первых собственных векторах — СВ1 и СВ2; далее (в СВ3, СВ4, СВ5 ...) преобладает шум, т.е. изменчивость стохастическая, случайная (Kaiser, 1960). Исходя из этого, анализ в настоящем исследовании ограничен СВ1 и СВ2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Чтобы сравнить дисперсию особей в изучаемых совокупностях, отложим на осях системы прямоугольных координат факторные нагрузки рассматриваемых переменных на СВ сравниваемых совокупностей. В гипотетическом случае, когда направления изменчивости в паре сопоставляемых совокупностей абсолютно одинаковы (т.е. диверсификационные процессы полностью совпадают), точки, соответствующие нагрузкам признаков, лягут на прямую, расположенную под углом 45° к осям координат, корреляция между значениями нагрузок будет равна 1. Точки на таком графике тем дальше расположены от начала координат, чем большую нагрузку в данном направлении изменчивости имеет данный признак. У начала координат окажутся точки, соответствующие переменным с наименьшими нагрузками в данном направлении изменчивости. Графики, отражающие результаты од-

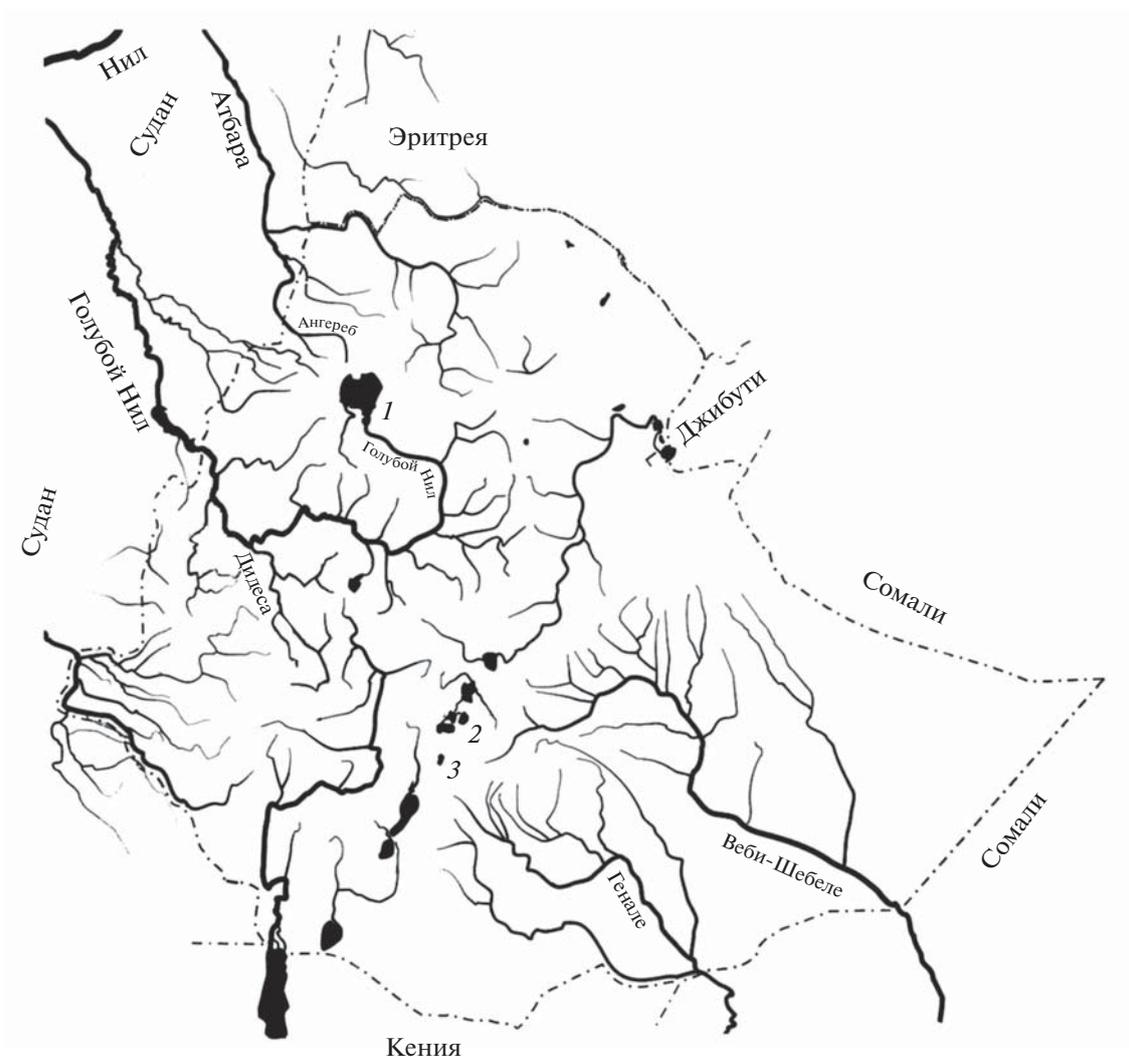


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Озёра: 1 – Тана, 2 – Лангано, 3 – Аваса.

норангового сравнения двух первых СВ дисперсии особей в каждой из трёх анализируемых совокупностей усачей (таблица) приведены на рис. 3.

В распределении нагрузок признаков на СВ1 общим для мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано является знаковая (“–” и “+”) оппозиция HS_1 и 12 других параметров: нагрузки HS_1 , почти совпадая по величине в обеих выборках, расположены в третьей четверти координатной плоскости, нагрузки других 12 параметров – в первой (рис. 3а). В популяции оз. Тана противостояния “ HS_1 против всех” нет, но есть другая оппозиция знаков: нагрузки параметров морфологии челюстей (De , Pmx и Mx) и одного из параметров жаберной крышки (Iop) расположены в третьей четверти координатной плоскости (“–”), а нагрузки других девяти признаков – в первой (“+”) (рис. 3б, 3в). Два параметра жаберной

крышки (Por и Op) находятся у начала координат, из чего следует, что их вес в дисперсии по СВ1 сравнительно невелик и основной вклад в изменчивость в этом направлении в популяции оз. Тана вносит противостояние групп De , Pmx , Mx , Iop (“–”) и B_1-B_4 , HS_1 , HS_2 , Hm (“+”). Разница оппозиций знаков и состава противостоящих групп делает распределение нагрузок параметров на СВ1 в полиморфной и мономорфных популяциях несходным, а значимость корреляции между ними свидетельствует о закономерности этого несходства.

О сходстве дисперсии генерализованных усачей в популяциях озёр Аваса и Лангано по СВ2 свидетельствует высокая статистически значимая корреляция между соответствующими СВ2 (рис. 3г). Первое, что обращает на себя внимание при анализе соответствующих распределений, это отчетливое противостояние двух групп признаков, раз-

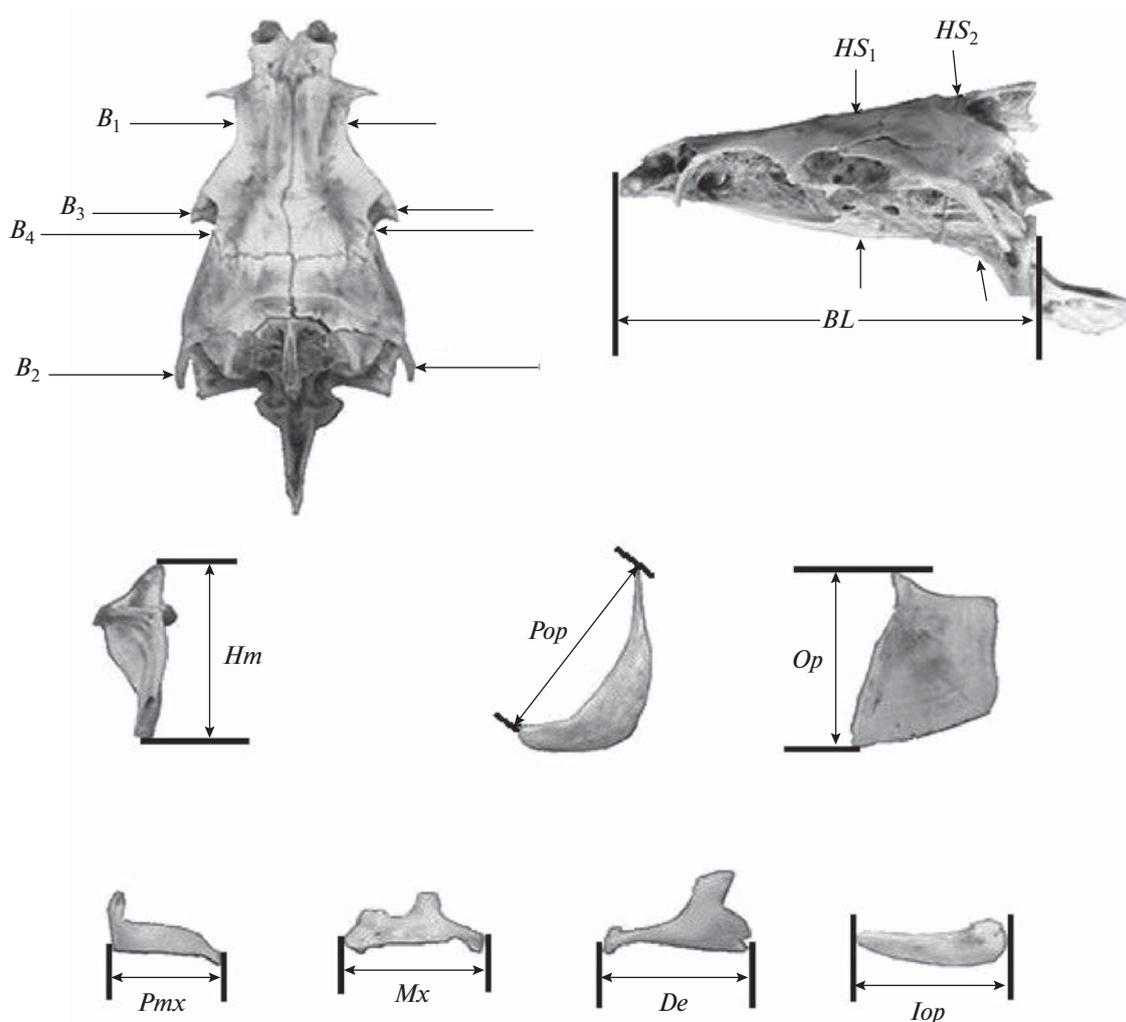


Рис. 2. Схема промеров черепа рыб комплекса *Barbus intermedius*: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина праеоперкулум, *Op* – высота передней части оперкулум; *Pmx*, *Mx*, *De* и *Iop* – длина соответственно праемаксилларе, максилларе, dentале и интероперкулум.

ных по знаку, но примерно одинаковых по абсолютной величине нагрузок на вектор. Первая группа – это *De*, *Pmx*, *Mx* и *Iop* (“–”), вторая – *B₁*–*B₄*, *HS₁*, *HS₂* и *Hm* (“+”). Высокие значения нагрузок свидетельствуют о том, что основной вклад в дисперсию особей, определяемую СВ2, вносят именно эти противостоящие одна другой группы. Два признака жаберной крышки (*Pop* и *Op*) ни в одну из групп явно не входят, они расположены у начала координат, их нагрузки на векторы близки к 0, т. е. их вклад в дисперсию объектов изучаемых совокупностей в данном направлении изменчивости сравнительно невелик.

Как видим, распределение нагрузок признаков на СВ2 в мономорфных популяциях (рис. 3г) отчётливо напоминает распределение нагрузок признаков на СВ1 в полиморфной популяции

оз. Тана (рис. 3б, 3в). Тогда как в распределении нагрузок признаков на СВ2 в выборке из оз. Тана (рис. 3д, 3е) мы видим оппозицию *HS₁* и 12 других параметров, наблюдавшуюся ранее (рис. 3а). В силу этого анализ данных рис. 3 даёт очевидные основания полагать, что направление диверсификации особей, которое в мономорфных популяциях соответствует СВ1 корреляционной матрицы (рис. 3а), в популяции полиморфной соответствует СВ2 (рис. 3д, 3е). И наоборот: направление диверсификации особей, соответствующее СВ1 корреляционной матрицы в полиморфной популяции (рис. 3б, 3в), соответствует СВ2 в популяциях мономорфных (рис. 3г).

Более наглядно это предположение иллюстрирует рис. 4, где отношения мономорфных и полиморфной популяций анализируются путём срав-

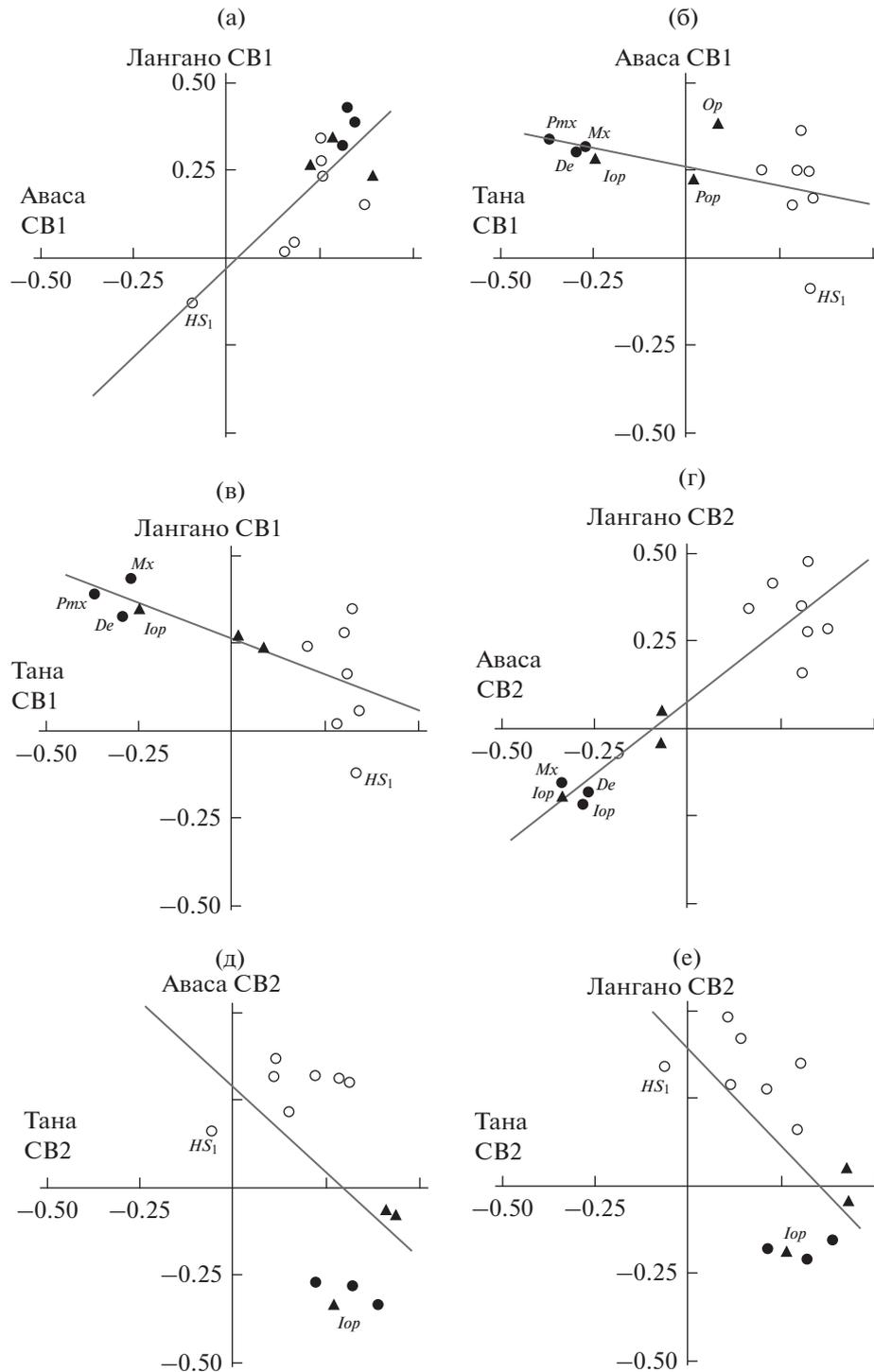


Рис. 3. Сравнение одноранговых собственных векторов – СВ1 (а–в) и СВ2 (г–е) – дисперсии особей генерализованной формы (GF) комплекса *Barbus intermedius* из озёр Тана, Аваса и Лангано: а – Аваса–Лангано, $r_s = 0.472$, $p = 0.103$; б – Тана–Аваса, $r_s = -0.566$, $p = 0.043$; в – Тана–Лангано, $r_s = -0.664$, $p = 0.013$; г – Аваса–Лангано, $r_s = 0.758$, $p = 0.003$; д – Тана–Аваса, $r_s = -0.505$, $p = 0.078$; е – Тана–Лангано, $r_s = -0.566$, $p = 0.044$. Нагрузки параметров: (●) – челюстной дуги: *Pmx*, *Mx*, *De*; (▲) – жаберной крышки: *Pop*, *Op*, *Iop*; (○) – нейрокраниума: B_1 – B_4 , HS_1 , HS_2 и Hm . (Чтобы не загромождать рисунки, параметры обозначены символами и надписями только в той мере, в какой это необходимо для понимания изложения.)

Собственные векторы (СВ1, СВ2): собственные значения и нагрузки рассматриваемых признаков в популяциях генерализованных усачей комплекса *Barbus intermedius* озёр Тана, Аваса и Лангано

Признак	Тана		Аваса		Лангано	
	СВ1	СВ2	СВ1	СВ2	СВ1	СВ2
B_3	0.300	0.113	0.255	0.377	0.282	0.292
B_2	0.203	0.292	0.257	0.308	0.240	0.163
B_1	0.320	0.213	0.250	0.323	0.349	0.280
B_4	0.309	0.144	0.369	0.224	0.160	0.422
HS_1	0.332	-0.063	-0.094	0.167	-0.126	0.347
HS_2	0.340	0.107	0.179	0.321	0.049	0.495
Hm	0.283	0.306	0.153	0.305	0.004	0.354
Pmx	-0.369	0.317	0.344	-0.276	0.392	-0.211
Pop	0.011	0.422	0.231	-0.068	0.266	0.055
Op	0.086	0.429	0.390	-0.071	0.237	-0.042
Iop	-0.246	0.264	0.288	-0.335	0.345	-0.188
Mx	-0.271	0.385	0.322	-0.338	0.437	-0.155
De	-0.296	0.213	0.308	-0.270	0.326	-0.178
Собственные значения	3.700	2.580	4.490	2.370	4.150	2.160
Объяснённая дисперсия %	28.5	19.9	34.5	18.3	31.9	16.6

Примечание. B_1, B_2, B_3 – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; HS_1, HS_2 – высота черепа на уровне изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, Hm – высота hyomandibulare; Pmx, Pop – длина праеахилларе и праеоперкулум, Op – высота передней части оперкулум; Iop, Mx, De – длина соответственно интероперкулум, махилларе и dentale.

нения векторов не одного, а разных рангов. В сравнении СВ1 полиморфной популяции оз. Тана с СВ2 каждой из мономорфных популяций (рис. 4а, 4б) нагрузки признаков весьма сходны как между собой, так и с нагрузками признаков в сравнении СВ2 двух мономорфных популяций (рис. 3г). Корреляция между СВ в трёх означенных сравнениях высокая и статистически значимая, что подтверждает закономерность их сходства. Сходны и графики, отражающие распределения нагрузок в сравнении СВ2 полиморфной популяции с СВ1 мономорфных популяций (рис. 4в, 4г), а также с графиком распределения нагрузок в сравнении СВ1 мономорфных популяций между собой (рис. 3а). В этих трёх сравнениях корреляция между СВ статистически не значима, что не позволяет рассматривать подобие векторов как достоверную закономерность. Вместе с тем разительное сходство паттернов распределения в трёх означенных сопоставлениях едва ли можно рассматривать как дело слепого случая. На каждом из трёх графиков (рис. 3а, 4в, 4г) признаки распределены только в первой и в третьей координатных плоскостях, в первой четверти координат сосредоточены 12 из 13 рассматриваемых параметров, в третьей четверти мы неизменно видим символ HS_1 (высота осевого черепа на уровне изгиба parasphenoideum). Очевидно, разделение 13 признаков в соотношении 12 : 1 так, чтобы в

трёх независимых наблюдениях (в популяциях трёх озёр) параметром, противостоящим прочим по знаку нагрузки на вектор, оказывался один и тот же параметр HS_1 , свидетельствует если не о закономерности, то об отчётливо выраженной тенденции, безусловно заслуживающей внимания и дальнейшего изучения.

Структура распределений признаков на рис. 3г, 4а и 4б почти совпадает со структурой корреляционных плеяд, выявленных при оценке корреляций этих же 13 признаков в процессе диверсификации усачей комплекса *B. intermedius* (Мироновский, 2020). По краям распределений разнесены группа из De, Pmx, Mx, Iop и группа из B_1-B_4, HS_1, HS_2, Hm ; по абсолютной величине нагрузки признаков двух данных групп на векторы примерно равны. Почти на равном расстоянии от этих групп у начала координат расположена пара Pop и Op . Подобно этому, на дендрограммах корреляций, выявивших плеяды, один кластер составили De, Pmx, Mx и Iop , второй – B_1-B_4, HS_1, HS_2, Hm (Мироновский, 2020). Признаки Pop и Op , формально входя в кластер с B_1-B_4, HS_1, HS_2, Hm , занимают в нём крайнее положение, а анализ матриц корреляций, по которым стоились дендрограммы, показывает, что эта пара признаков примерно равноудалена от обеих групп и попадание в один из кластеров определили вторые знаки

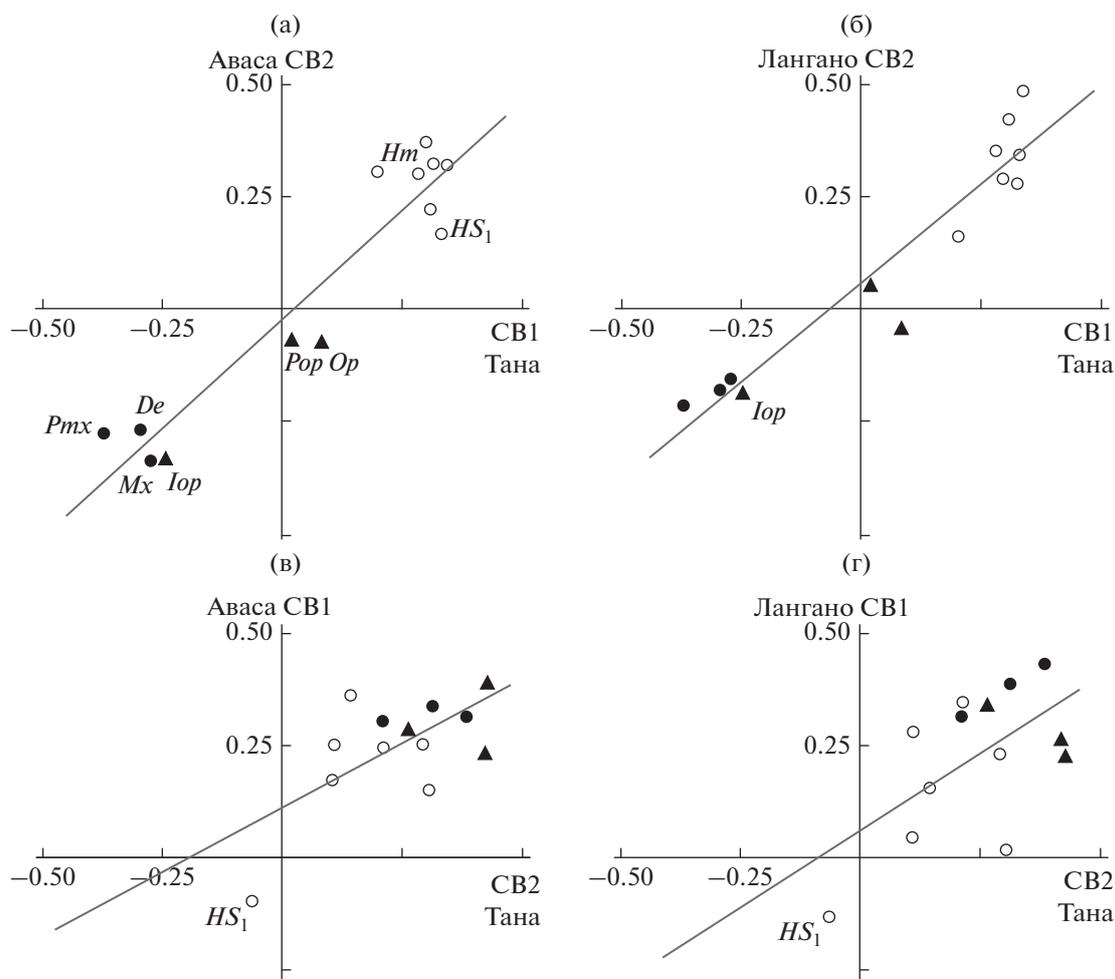


Рис. 4. Сравнение разноранговых собственных векторов (CB1–CB2) дисперсии особей GF комплекса *Barbus intermedius*: а – оз. Тана CB1–оз. Аваса CB2, $r_s = 0.786$, $p = 0.001$; б – оз. Тана CB1–оз. Лангано CB2, $r_s = 0.907$, $p = 0.001$; в – оз. Тана CB2–оз. Аваса CB1, $r_s = 0.428$, $p = 0.143$; г – оз. Тана CB2–оз. Лангано CB1, $r_s = 0.379$, $p = 0.201$; обозначения см. на рис. 3.

после запятой. Сделан вывод о том, что оппозиция выявленных плеяд, выражающаяся в значимой отрицательной корреляции между ними, присуща диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов (Мироновский, 2020). Аналогичная оппозиция по знаку нагрузок на СВ (“+” или “–”), высокое сходство паттерна распределений и тесные статистически значимые корреляции на рис. 3г, 4а и 4б позволяют рассматривать сопоставляемые СВ как разные реализации вектора разделения пищевых ресурсов в разных популяциях генерализованных особей. Именно разные реализации одного и того же вектора, общего для особей трёх изучаемых популяций, а не разные векторы в полиморфной и в мономорфных популяциях. В пользу такого предположения свидетельствует и то, что при сравнении СВ полиморфной и мономорфных популяций

(рис. 4а, 4б) r_s выше, чем при сравнении СВ мономорфных популяций между собой (рис. 3г).

Подобие СВ разного ранга, выявленное в настоящем исследовании, позволяет развить одно из положений предыдущего исследования изменчивости изучаемой группы рыб (Мироновский, 2020). Результаты однорангового сравнения СВ1 и СВ2 трактовались тогда как свидетельство существования четырёх главных векторов диверсификации крупных африканских усачей. Как представлялось, два из них определяют диверсификацию генерализованных усачей в оз. Тана. Другие два – диверсификацию усачей мономорфных популяций в озёрах Аваса и Лангано. Результаты настоящего исследования дают основания полагать, что главных направлений изменчивости не четыре, а два. Первое определяет отчётливо выраженная оппозиция двух групп признаков; основа одной из групп – это параметры

челюстной дуги (рис. 3г, 4а, 4б). Это предполагает прямую связь диверсификации с разделением пищевых ресурсов (далее это направление изменчивости будет обозначено как **рпр**-вектор, т.е. вектор разделения пищевых ресурсов). Значение оппозиции “ HS_1 против 12 прочих признаков” неочевидно, неочевидны и факторы, определяющие второе направление изменчивости (поэтому далее второй вектор диверсификации будем именовать x -вектором). Обратившись к рис. 3а, 4в и 4г, можно убедиться, что нагрузки параметров челюстной дуги высоки и здесь, давая основания полагать фактор питания весомым и во втором направлении изменчивости, хотя здесь этот фактор явно не единственный и, видимо, не главный.

В случае двух (а не четырёх) главных векторов изменчивости разница диверсификации генерализованных усачей разных совокупностей определяется тем, какой из них в данной совокупности соответствует СВ1, а какой – СВ2. В популяции оз. Тана позицию СВ1 занимает рпр-вектор (рис. 4а, 4б), тогда как позиция СВ2 – это позиция x -вектора (рис. 4в, 4г). В популяциях озёр Лангано и Аваса наоборот: позицию СВ1 занимает x -вектор (рис. 3а, 4в, 4г), а СВ2 – это позиция рпр-вектора (рис. 3г, 4а, 4б). Таким образом собственный вектор любого из двух рассматриваемых рангов (СВ1 и СВ2) в одних случаях может соответствовать диверсификации, направленной на разделение пищевых ресурсов (рпр-вектор), в других случаях – диверсификации под влиянием x -вектора неясной на данном этапе исследований направленности. Обратившись к таблице, можно убедиться, что в оз. Тана, где рпр-вектор занимает позицию СВ1, на его долю приходится 28.5% общей дисперсии, в озёрах Аваса и Лангано, где позиция рпр-вектора – это СВ2, доля определяемой им изменчивости равна соответственно 18.3 и 16.6%. Как показывает настоящее исследование, именно эта разница долей изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов, видимо, и определяет разницу интенсивности трофической радиации генерализованных особей в этих водоёмах.

Интересно, что на рисунках, где сравниваются векторы одной и той же пары популяций – Лангано и Аваса (рис. 3а, 3г), Тана и Аваса (рис. 4а, 4в), Тана и Лангано (рис. 4б, 4г), корреляции между парами рпр-векторов (рис. 3г, 4а, 4б) высокие и статистически значимые, тогда как корреляции между парами x -векторов (рис. 3а, 4в, 4г) не достоверны. Из этого следует, что в межпопуляционных сравнениях сходство диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов больше, чем сходство их диверсификации по сумме факторов неочевидной направленности (или наоборот: межпопуляционные различия в диверсификации в процессе разделения пищевых ресурсов ниже межпопуляционных различий ди-

версификации по факторам неочевидной направленности). Другими словами, диверсификация особей в отношении разделения пищевых ресурсов в полиморфной и в мономорфных популяциях генерализованных усачей идёт сходным образом и эволюционный потенциал популяции определяется рангом (СВ1 или СВ2) рпр-вектора, определяющего этот процесс, т.е. долей изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов. В пользу предположения о том, что сходство диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов не зависит от типа сравниваемых популяций, свидетельствует и то, что на рис. 4а и 4б, где сравниваются рпр-векторы мономорфных и полиморфной популяций, корреляции выше, чем на рис. 3г, где между собой сравниваются рпр-векторы двух мономорфных популяций.

В заключение отметим, что результаты настоящего исследования хорошо соответствуют представлениям Блэкета (1968) о предпочтительных направлениях и биологически значимых векторах изменчивости.

ВЫВОДЫ

1. Упорядоченная конструктивная изменчивость генерализованных усачей комплекса *B. intermedius* определяется двумя векторами, общими для мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано и полиморфной популяции оз. Тана.
2. Один из выявленных векторов соответствует диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов.
3. Роль второго вектора изменчивости не очевидна и требует дальнейшего изучения.
4. В диверсификацию генерализованных особей в оз. Тана основной вклад вносит вектор разделения пищевых ресурсов.
5. В диверсификации генерализованных особей в популяциях озёр Лангано и Аваса вклад вектора разделения пищевых ресурсов второстепенен.
6. Интенсивность формообразования, т.е. эволюционный потенциал популяций трёх изучаемых озёр, определяется той долей изменчивости, какую вектор разделения пищевых ресурсов вносит в общую изменчивость генерализованных особей в каждом исследованном водоёме.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен участникам Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции (СРЭБЭ/JERBE), принимавшим участие в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Искренняя благодарность М.В. Мине (ИБР РАН), нашему времени ознакомиться с первым вариантом рукописи и сделать ряд ценных заме-

чаний, а также неизвестным рецензентам за доброжелательную и весьма конструктивную критику.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) и ИБВВ РАН (№ 121051100104-6). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ фенотипической изменчивости географически удалённых популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 98–110.

Блэкинг Р.Э. 1968. Морфометрический анализ // Теоретическая и математическая биология. М.: Мир. С. 247–273.

Голубцов А.С. 2010. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обеднённых рыбных сообществах как особый модуль эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96–123.

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.

Лёвин Б.А. 2003. Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Матер. II Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах”. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 53–55.

Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Banister, 1973 (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 403–409.
https://doi.org/10.7868/S0042875216040081

Мироновский А.Н. 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Там же. Т. 46. № 2. С. 240–251.

Мироновский А.Н. 2020. Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особой генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана, Эфиопия // Там же. Т. 60. № 3. С. 283–294.
https://doi.org/10.31857/S0042875220030121

Banister K.E. 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 26. P. 1–148.

Kaiser H.F. 1960. The application of electronic computers to factor analysis // Educ. Psychol. Measmt. V. 20. № 1. P. 141–151.

Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. 2019. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // Freshwater Biol. V. 64. № 10. P. 1721–1736.
https://doi.org/10.1111/fwb.13364

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1993. Allometry and divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopia) // Cahiers d’Ethologie. V. 13. P. 219–222.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996a. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996b. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383–404.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu.Yu. 1998. ‘*Barbus intermedius*’ species flock in Lake Tana (Ethiopia). II. Morphological diversity of “large barbs” from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. P. 9–14.

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. P. 1–21.

Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. N.Y.: Exeter Software, 31 p.

Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2000. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 393–437.

Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. P. 217–227.

УДК 597.554.3.537.636

ОТДАЛЁННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВЛИЯНИЯ МЕДЛЕННЫХ ФЛУКТУАЦИЙ МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ЭМБРИОНЫ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE)

© 2021 г. В. В. Крылов¹, *, Ю. В. Чеботарева¹, Ю. Г. Изюмов¹

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

*E-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 30.07.2020 г.

Принята к публикации 03.08.2020 г.

Описаны отдалённые эффекты воздействия вариаций магнитного поля интенсивностью 100, 300 и 500 нТл и продолжительностью 6 ч на эмбрионы плотвы *Rutilus rutilus*. Экспозиция продолжалась со 2-го по 7-й или с 33-го по 38-й ч после оплодотворения. Воздействие исследуемых факторов привело впоследствии к изменениям размерно-массовых показателей и перераспределению позвонков между отделами позвоночника у сеголеток. Дисперсионный анализ выявил значимое влияние срока экспозиции эмбрионов и взаимодействия факторов интенсивности магнитных флуктуаций, а также разных сроков экспозиции на исследуемые показатели.

Ключевые слова: плотва *Rutilus rutilus*, эмбриогенез, морфологические признаки, магнитное поле.

DOI: 10.31857/S004287522104010X

Все живые организмы на нашей планете существуют в условиях геомагнитного поля, которому свойственны незначительные периодические изменения – геомагнитные вариации (Акасофу, Чепмен, 1975). В частности, медленные изменения индукции на несколько десятков нанотесла с периодом 24 ч называют суточной геомагнитной вариацией (Yamazaki, Maute, 2017). Антропогенные и естественные изменения магнитного фона могут оказывать влияние на биологические объекты (Бинги, 2011), включая рыб (Крылов и др., 2013). Одним из наиболее заметных естественных нарушений привычного магнитного окружения являются геомагнитные бури различной интенсивности. Биологические эффекты имитации этого фактора в эксперименте (Таликина и др., 2013; Golovanova et al., 2017; Krylov et al., 2019a) подтверждают известную со второй половины прошлого века гипотезу о том, что геомагнитная буря может воздействовать на биологические объекты за счёт нарушения регулярной структуры суточной геомагнитной вариации, используемой в качестве внешнего водителя биологических циркадных ритмов (Bliss, Heppner, 1976; Brown, Chow, 1976; Welker et al., 1983; Крылов, 2017; Голованова и др., 2019).

В природе происходят различные по силе возмущения естественного магнитного фона, причём частота возникновения геомагнитных бурь обратно пропорциональна их интенсивности.

Однако в годы максимумов солнечной активности число сильных геомагнитных бурь может быть существенным (Безродных и др., 2019). Проведённые ранее эксперименты, подразумевающие экспозицию организмов в имитации геомагнитных возмущений, не ставили задачи оценить зависимость проявления биологических эффектов от интенсивности сигнала, имитирующего геомагнитную бурю. Учитывая нелинейную зависимость биологических эффектов слабых магнитных полей от величины индукции (Леднев и др., 1996; Белова, Леднев, 2001), такие данные представляют существенный интерес.

Влияние на рыб магнитных полей, имитирующих естественные геомагнитные события, детально исследовано на примере плотвы *Rutilus rutilus*. В частности, установлено, что экспонирование эмбрионов плотвы в имитации геомагнитной бури в течение первых 24 ч развития оказывает стимулирующее действие на пролиферацию зародышевых клеток (Таликина и др., 2013). Оценка морфологических показателей у сеголеток, развившихся из экспонированных эмбрионов, показала значимое снижение размерно-массовых показателей. Кроме этого, после экспозиции эмбрионов в имитации геомагнитной бури у сеголеток наблюдали значимое перераспределение числа позвонков в отделах позвоночника и изменения в числе отверстий в каналах сейсмодатированной системы на нижнечелюстных и предкрышечных ко-

стях черепа (Krylov et al., 2019a). Следует также отметить, что воздействие этого фактора на половые продукты плотвы до оплодотворения не сказывается на оцениваемых показателях (Изыюмов и др., 2015). Однако в литературе отсутствуют сведения об эффектах влияния различных по интенсивности сигналов, имитирующих геомагнитные события, на эмбрионы *R. rutilus*.

Цель работы — изучить во время эмбриогенеза отдалённые последствия влияния различных по интенсивности сигналов, имитирующих геомагнитные события (ИГС), на размерные и морфометрические показатели сеголеток плотвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом экспозиции в магнитных флуктуациях были эмбрионы плотвы. Производителей отловили в мае 2013 г. в Рыбинском водохранилище. 13 мая в 10:45 от четырёх самок и восьми самцов были получены половые продукты. Осеменение икры проводили сухим способом. Затем 2500–3000 оплодотворенных икринок размещали на дне семи кристаллизаторов с речной водой (высота 7.5 см, диаметр 23 см). Воду в кристаллизаторах ежедневно заменяли утром и вечером. Все манипуляции с тестируемыми объектами проводили одновременно. Температура воды в кристаллизаторах при проведении экспериментов составила в среднем 18°C.

Эмбрионы подвергались воздействию магнитных флуктуаций, имитирующих главную фазу и фазу восстановления умеренной, сильной и экстремальной геомагнитной бури в диапазоне 0–0.001 Гц. Продолжительность воздействия составила 6 ч. При этом в течение 3 ч магнитная индукция линейно отклонялась от базового уровня до максимального значения, в течение последующих 3 ч возвращалась к исходному состоянию (рисунок). Продолжительность применённого воздействия соответствует длительности главной фазы типичной геомагнитной бури, а также продолжительности наиболее выраженных изменений индукции поля вследствие суточной геомагнитной вариации. Размах сигналов, имитирующих умеренную, сильную и экстремальную бурю, составил ~100, 300 и 500 нТл соответственно.

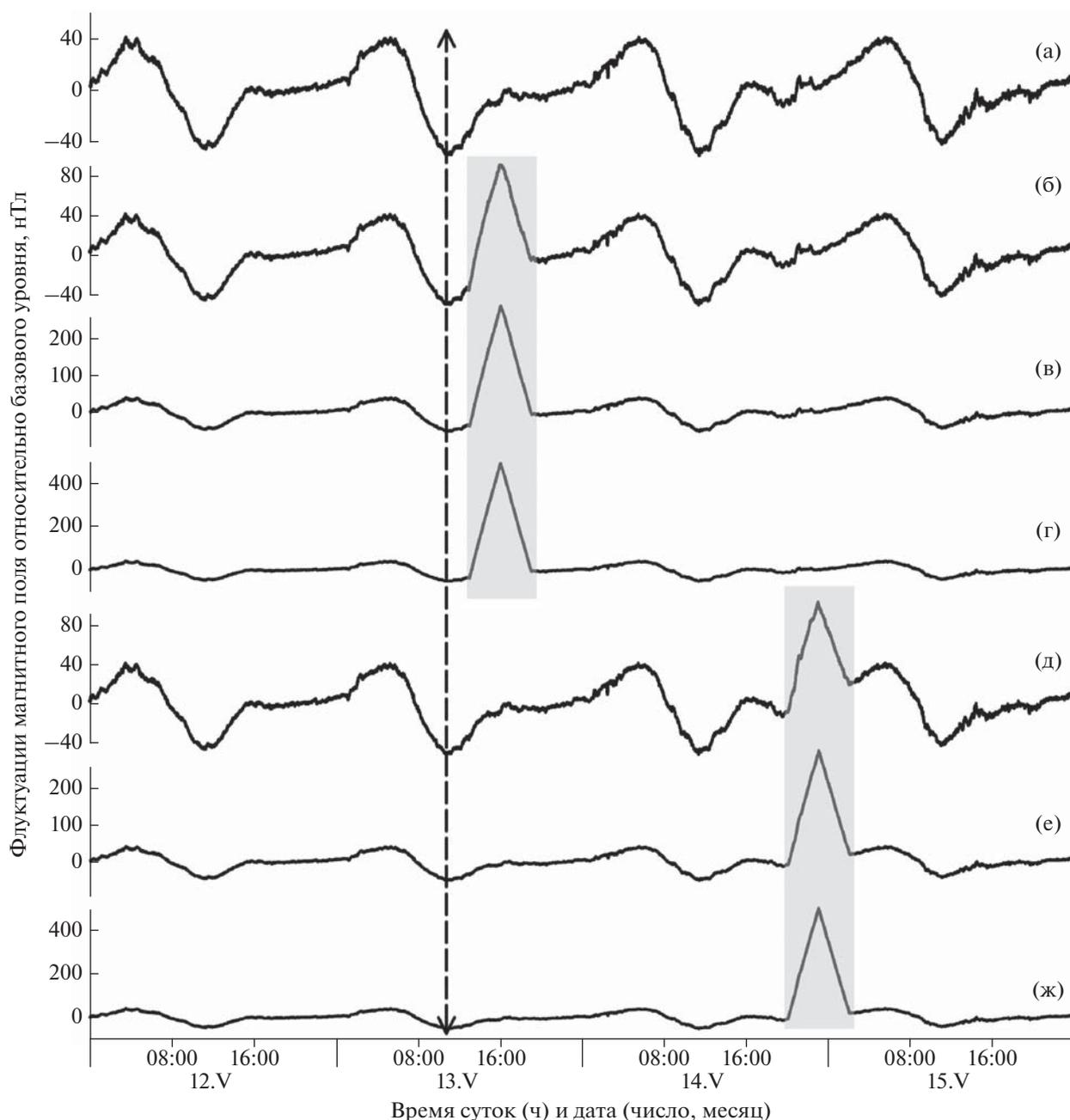
Генерация ИГС происходила в системе из трёх пар колец Гельмгольца в направлении x , y и z -компонент геомагнитного поля. Указанные выше сигналы поступали в систему через цифро-аналоговый преобразователь LTR-EU-8 (ЗАО “Л-кард”, Москва). Подробное описание экспериментальной установки, использованной в данной работе, опубликовано ранее (Крылов и др., 2011). В экспериментах исследовано шесть вариантов воздействия. Эмбрионы трёх опытных групп были экспонированы в ИГС с размахом амплитуды ко-

лебаний ~100, 300 и 500 нТл со 2-го по 7-й ч после оплодотворения включительно (2–7 ч п.о.), т. е. во время дробления (далее до гастрюляции); пик ИГС пришёлся на 16:00 ч (рисунок, б, в, г). В трёх других группах эмбрионы подвергались тем же воздействиям, но в течение 33–38-го ч п.о., т. е. в начале органогенеза (далее после гастрюляции); пик ИГС пришёлся на 23:00 ч (рисунок, д, е, ж). Контрольные эмбрионы находились в немодифицированном спокойном геомагнитном поле (рисунок, а).

Различия в выживаемости эмбрионов исследуемых вариантов были незначительны. Вылупление предличинок в контроле и опыте было синхронным. По 400 личинок из каждой группы после появления плавательного пузыря переместили в пруды прудового стационара ИБВВ РАН “Сунога” на 4 мес. К моменту вылова выживаемость плотвы в прудах составила 76–82%.

Отдалённые последствия действия ИГС на эмбрионы плотвы оценивали на основе анализа размерно-массовых и морфологических показателей 4-месячных сеголеток. Определяли длину до конца чешуйного покрова (SL) и массу тела. Подсчитывали число лучей в плавниках и число прободённых чешуй в боковой линии (ll). Скелет препарировали по методике Яковлева с соавторами (1981). Подсчитывали число позвонков в грудном ($vert.a$), переходном ($vert.i$) и хвостовом ($vert.c$) отделах, а также их сумму ($vert.$), включая Веберовы и преуральные. К позвонкам переходного отдела относили последние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами, а от хвостовых — отсутствием нижнего остистого отростка. На очищенных от мягких тканей костях черепа подсчитывали число отверстий в каналах сейсмодатчика системы на парных костях черепа — $dentale$, $frontale$, $parietale$ и $praeperculum$.

Полученные данные были протестированы на нормальность распределения (критерий Колмогорова–Смирнова или Шапиро–Уилка) и гомогенность (критерий Левена). Если условия были соблюдены (длина и масса тела, число прободённых чешуй в боковой линии, число позвонков), то значимость различий между средними значениями оценивали при помощи апостериорного критерия Даннета после проведения дисперсионного анализа. При ненормальном распределении данных использовали критерий Краскела–Уоллеса. Для определения влияния интенсивности ИГС и разных сроков экспозиции эмбрионов на изученные характеристики использовали двухфакторный дисперсионный анализ.



Флуктуации магнитного поля в направлении горизонтальной D-компоненты в контроле (а) и в вариантах опыта с имитацией геомагнитных событий (ИГС) разной интенсивности при экспозиции эмбрионов плотвы *Rutilus rutilus* в течение 2–7-го (б–г) и 33–38-го (д–ж) ч п.о.: а – в контроле заметна регулярная суточная вариация; б, д – ИГС 100 нТл; в, е – ИГС 300 нТл; г, ж – ИГС 500 нТл; (‡) – момент осеменения икры, (□) – применённые воздействия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса сеголеток, подвергавшихся действию ИГС разной интенсивности до гастрюляции (2–7 ч п.о.), были больше, чем у контрольных особей, на 1.5–16.6%, причём отличия вариантов ИГС 100 и 300 нТл от контроля были статистически значимы. Если же экспозиция эмбрионов в ИГС происходила после гастрюляции (33–38 ч п.о.),

то позднее наблюдали значимое снижение размерно-массовых показателей у молоди на 4.6–47.4% относительно контроля (табл. 1). Следует отметить, что наиболее существенное увеличение и снижение длины и массы у рыб отмечалось после воздействия ИГС с интенсивностью 100 нТл на эмбрионы соответственно до и после гастрюляции.

Дисперсионный анализ выявил значимое влияние интенсивности ИГС, срока экспозиции эм-

Таблица 1. Исследуемые показатели ($M \pm SE$) сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*, которые испытали на разных отрезках эмбриогенеза воздействие сигналов, имитирующих геомагнитные события (ИГС), разной интенсивности

Признак	Контроль (96–97)	Период воздействия, ч п.о./интенсивность ИГС, нТл (число рыб, экз.)					
		2–7			33–38		
		100 (94–96)	300 (57–59)	500 (61–64)	100 (95–97)	300 (81–98)	500 (61–64)
<i>SL</i> , мм	73.90 ± 0.42	78.99 ± 0.45*	77.16 ± 0.58*	75.00 ± 0.42	61.23 ± 0.30*	67.94 ± 0.36*	70.49 ± 0.32*
Масса, г	7.70 ± 0.11	8.98 ± 0.15*	8.71 ± 0.18*	8.02 ± 0.14	4.05 ± 0.06*	5.55 ± 0.09*	6.08 ± 0.08*
<i>ll</i>	43.24 ± 0.16	43.71 ± 0.17	42.47 ± 0.20*	42.54 ± 0.19*	42.66 ± 0.15	42.72 ± 0.18	43.83 ± 0.17
<i>P</i>	15.51 ± 0.06	15.53 ± 0.06	15.71 ± 0.08	15.55 ± 0.07	15.34 ± 0.06	15.43 ± 0.06	15.29 ± 0.07
<i>V</i>	8.01 ± 0.02	7.99 ± 0.03	8.08 ± 0.04	8.03 ± 0.03	7.96 ± 0.03	7.96 ± 0.02	7.96 ± 0.03
<i>D</i>	10.09 ± 0.04	10.11 ± 0.04	10.07 ± 0.05	10.03 ± 0.04	10.11 ± 0.04	10.18 ± 0.04	10.05 ± 0.04
<i>A</i>	10.27 ± 0.05	10.30 ± 0.05	10.08 ± 0.06	10.10 ± 0.05	10.13 ± 0.04	10.23 ± 0.05	10.18 ± 0.05
<i>vert.</i>	42.00 ± 0.13	42.82 ± 0.17*	41.68 ± 0.16	41.23 ± 0.14*	41.99 ± 0.15	41.91 ± 0.11	42.95 ± 0.15*
<i>vert.a.</i>	16.52 ± 0.09	16.41 ± 0.09	16.03 ± 0.13*	16.11 ± 0.10*	16.55 ± 0.11	16.44 ± 0.09	16.43 ± 0.11
<i>vert.i.</i>	3.35 ± 0.06	3.70 ± 0.07*	3.54 ± 0.10	3.23 ± 0.07	3.33 ± 0.07	3.23 ± 0.06	3.43 ± 0.07
<i>vert.c.</i>	15.13 ± 0.08	15.72 ± 0.09*	15.10 ± 0.12	14.89 ± 0.09	15.12 ± 0.07	15.23 ± 0.07	16.09 ± 0.09*
<i>Fr</i>	5.15 ± 0.05	5.01 ± 0.06	5.14 ± 0.08	4.88 ± 0.10	5.24 ± 0.06	5.11 ± 0.06	4.99 ± 0.08
<i>ParSo</i>	0.80 ± 0.05	0.76 ± 0.05	0.74 ± 0.06	0.78 ± 0.05	0.80 ± 0.04	0.63 ± 0.05	0.73 ± 0.05
<i>ParSt</i>	1.95 ± 0.05	1.74 ± 0.06	1.90 ± 0.07	1.95 ± 0.06	1.94 ± 0.06	2.00 ± 0.05	1.77 ± 0.07
<i>Dent</i>	3.30 ± 0.06	3.36 ± 0.06	3.32 ± 0.07	3.44 ± 0.08	3.62 ± 0.07	3.30 ± 0.07	3.42 ± 0.07
<i>Pr</i>	7.77 ± 0.08	8.09 ± 0.08	7.78 ± 0.10	8.37 ± 0.10*	7.91 ± 0.10	7.78 ± 0.09	8.05 ± 0.09

Примечание. $M \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка; *SL* – длина тела до конца чешуйного покрова, *ll* – число чешуй в боковой линии; *P*, *V*, *D*, *A* – число мягких лучей соответственно в грудном, брюшном, спинном и анальном плавниках; *vert.*, *vert.a.*, *vert.i.*, *vert.c.* – число позвонков соответственно общее (включая Веберовы и преуральные), в грудном, переходном и хвостовом отделах; число отверстий каналов сейсмочувствительной системы в костях: *Fr* – frontale; *ParSo*, *ParSt* – parietale в суб-окулярном и субтемпоральном каналах; *Dent* – dentale, *Pr* – praepreoperculum; * отличия от контроля значимы при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, критерии Даннета и Краскела–Уоллеса).

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа значений длины (*SL*) и массы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*, испытавших на разных отрезках эмбриогенеза воздействие сигналов, имитирующих геомагнитные события (ИГС), разной интенсивности

Фактор	Сумма квадратов	Степени свободы	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
<i>SL</i>					
Интенсивность ИГС [1]	744.66	2	28.11	<0.001	0.10
Срок экспонирования [2]	13016.89	1	982.89	<0.001	0.67
Взаимодействие [1] × [2]	3804.35	2	143.63	<0.001	0.37
Ошибка	6449.58	487			
Масса					
Интенсивность ИГС [1]	39.13	2	17.05	<0.001	0.07
Срок экспонирования [2]	1319.27	1	1149.73	<0.001	0.70
Взаимодействие [1] × [2]	188.78	2	82.26	<0.001	0.25
Ошибка	558.81	487			

Примечание. η^2 – сила влияния фактора, *p* – уровень значимости, *F* – критерий Фишера.

брионов и взаимодействия этих факторов на длину и массу сеголеток (табл. 2). Причём наибольшей силой обладает срок экспозиции эмбрионов, интенсивность же ИГС влияет на эти показатели в меньшей степени.

Экспозиция зародышей в ИГС разной интенсивности до гастрюляции (2–7 ч п.о.) привела к перераспределению позвонков между отделами позвоночника рыб. В вариантах 300 и 500 нТл это выразилось в значимом уменьшении относительно

контроля *vert.a.*, а в варианте 100 нТл регистрировали значимое увеличение *vert.i.* и *vert.c.* (табл. 1). Следствием этого перераспределения стали различия в общем числе позвонков: в варианте 100 нТл наблюдали значимое увеличение этого показателя, в варианте 500 нТл, напротив, снижение относительно контрольного значения. Экспонирование в ИГС эмбрионов после гастрюляции (33–38 ч п.о.) не повлияло на позвонковые фенотипы, за исключением наиболее интенсивного воздействия. В варианте 500 нТл отмечено увеличение общего числа позвонков за счёт увеличения *vert.c.*

При этом дисперсионный анализ выявил значимое влияние срока экспозиции эмбрионов на *vert.a.* ($F_{1,487} = 10.9, p < 0.01, \eta^2 = 2.2\%$) и взаимодействия факторов интенсивности ИГС и срока экспозиции на *vert.i.* ($F_{2,487} = 8.4, p < 0.001, \eta^2 = 3.3\%$) и *vert.c.* ($F_{2,487} = 53.3, p < 0.001, \eta^2 = 18.0\%$). На общее число позвонков влияла интенсивность ИГС ($F_{2,487} = 8.6, p < 0.001, \eta^2 = 3.4\%$) и взаимодействие интенсивности ИГС и срока экспозиции эмбрионов ($F_{2,487} = 36.0, p < 0.001, \eta^2 = 12.9\%$).

Только воздействие ИГС на ранних этапах эмбриогенеза (2–7 ч п.о.) приводило впоследствии к значимому увеличению у сеголеток плотвы числа отверстий сейсмодатчика системы в предкрышечных костях (вариант 500 нТл), а также к небольшому, но значимому снижению числа прободённых чешуй в боковой линии (варианты 300 и 500 нТл).

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние магнитных флуктуаций во время раннего развития на размерно-массовые показатели плотвы было описано ранее (Чеботарева и др., 2009; Голованова и др., 2013; Krylov et al., 2016, 2019a; Golovanova et al., 2017). Мы рассматриваем изменения этих показателей как отдалённый эффект магнитного воздействия, поскольку вероятность различий в кормовой базе между прудами минимальна. Отдельный анализ длины и массы сеголеток плотвы, выращенных в прудах биологического стационара “Сунога” в разные годы, не выявил зависимости между конкретными прудами и размерами рыб (Krylov et al., 2019b). Сложная цепь процессов, которая может лежать от воздействия магнитных флуктуаций на конкретную биологическую мишень во время эмбриогенеза до изменения размерно-массовых показателей сеголеток, не позволяет убедительно обсуждать механизмы этих эффектов. Однако мы можем предположить, что ИГС в раннем онтогенезе оказало влияние на пищеварительную систему плотвы. Известно, что активность пищеварительных ферментов у рыб напрямую зависит от магнитных полей (Кузьмина и др., 2015; Li et al., 2015). Изменения активности пищеварительных гликозидаз

регистрировали у сеголеток плотвы, подвергавшихся воздействию магнитных флуктуаций во время эмбрионального развития (Голованова и др., 2013; Golovanova et al., 2017).

Примечательно обнаруженное влияние разных сроков экспозиции эмбрионов в ИГС на изменения размерно-массовых показателей. Подобная зависимость была показана в экспериментах с использованием имитации геомагнитной бури (Krylov et al., 2019a). В опытах с низкочастотным магнитным полем (500 Гц, 150 мкТл) только экспозиция эмбрионов в течение первых 27 ч п.о. приводила впоследствии к снижению длины и массы сеголеток. Магнитное воздействие во время более поздних отрезков эмбриогенеза не приводило к значимым отличиям от контроля (Чеботарева и др., 2009). Полученные в рамках настоящей работы результаты подтверждают предположение о том, разные этапы эмбриогенеза плотвы различаются по чувствительности к магнитным воздействиям. Наиболее существенное изменение длины и массы рыб после воздействия ИГС с интенсивностью 100 нТл на эмбрионы, вероятно, связано с тем, что в естественной среде магнитные события с таким размахом флуктуаций встречаются чаще, чем геомагнитные бури 300–500 нТл (Loewe, Prolss, 1997; Безродных и др., 2019).

Эффекты ИГС проявлялись также в изменении числа позвонков, их перераспределении между отделами позвоночника и в снижении числа прободённых чешуй в боковой линии. Позвонки формируются напротив миосепта, которые обособляются на 5–7-м зародышевых этапах (Ланге, Дмитриева, 1981; Павлов, 2007). Кальцификация тел позвонков в позвоночнике плотвы начинается на 1-м личиночном этапе (Ванюшина, 1990). В начале малькового периода дифференцируются чешуи боковой линии (Дислер, 1960). Перераспределение позвонков и изменение числа прободённых чешуй в боковой линии у экспериментальных рыб в ответ на действие ИГС в течение 2–7-го ч п.о. может говорить о том, что эти признаки модулируются магнитным воздействием довольно рано, до момента их чёткого анатомического определения.

В одном из экспериментальных вариантов было зарегистрировано увеличение числа отверстий сейсмодатчика системы в предкрышечных костях. Этот эффект, на наш взгляд, также заслуживает внимания, поскольку ранее подобные изменения были обнаружены у сеголеток плотвы после экспозиции в низкочастотных магнитных полях и в имитации геомагнитной бури во время эмбриогенеза (Krylov et al., 2016, 2019a). Появление отверстий в каналах сейсмодатчика системы зависит от темпов развития костей черепа. По нашим наблюдениям, у молоди плотвы *SL* 2.5–3.0 см в возрасте 2 мес. в зависимости от условий разви-

тия костные сейсмодатчики на костях черепа нередко отсутствуют, незамкнуты или развиты только частично. То есть их формирование к этому времени завершается не у всех особей. Изменение числа отверстий в каналах сейсмодатчиковой системы в ответ на ИГС в раннем эмбриогенезе говорит о том, что магнитное воздействие может влиять на баланс между темпами закладки и развития периферической нервной системы и висцерального скелета рыб.

Дисперсионный анализ выявил заметное влияние срока экспозиции эмбрионов и взаимодействия факторов интенсивности ИГС, а также срока экспозиции на исследуемые показатели. Зависимость различных эффектов от того отрезка в раннем развитии, на который приходится воздействие, закономерно в связи с различиями, присущими организму на разных этапах эмбриогенеза. Обнаруженные существенные эффекты взаимодействия факторов интенсивности ИГС и срока экспозиции отражают сложную картину восприимчивости эмбрионов к воздействию исследуемых магнитных флуктуаций.

Полученные результаты подтверждают обнаруженную ранее чувствительность размерно-массовых показателей, числа позвонков в отделах позвоночника и числа отверстий сейсмодатчиковой системы в костях черепа к различным магнитным воздействиям во время раннего развития. В частности, в других наших работах перечисленные показатели у сеголеток плотвы значимо отличались от контроля после экспозиции эмбрионов в переменных магнитных полях с интенсивностью 1.5 мкТл и частотой 72.5 или 500 Гц (Krylov et al., 2016), а также в имитации геомагнитной бури (Krylov et al., 2019a). Повторяемость результатов позволяет предложить данный комплекс эффектов, включающий модификации размерно-массовых показателей, изменение числа отверстий сейсмодатчиковой системы в костях черепа и числа позвонков в отделах позвоночника, как индикатор различных магнитных воздействий на плотву во время раннего развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акасофу С.И., Чепмен С. 1975. Солнечно-земная физика. Ч. 2. М.: Мир, 512 с.

Безродных И.П., Морозова Е.И., Петрукович А.А., Кожевухов М.В. 2019. Динамика солнечной и геомагнитной активности. II. Периодические вариации солнечной и геомагнитной активности // *Вопр. электромеханики*. Тр. ВНИИЭМ. Т. 171. № 4. С. 24–38.

Белова Н.А., Леднев В.В. 2001. Влияние крайне слабых переменных магнитных полей на гравитропизм растений // *Биофизика*. Т. 46. № 1. С. 122–125.

Бинги В.Н. 2011. Принципы электромагнитной биофизики. М.: Физматлит, 592 с.

Ванюшина О.Г. 1990. Развитие осевого скелета у леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Тр. ИБВВ РАН. Т. 59 (62). С. 4–9.

Голованова И.Л., Филиппов А.А., Крылов В.В. и др. 2013. Действие магнитного поля и меди на активность гидроролитических ферментов у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 2. С. 227–232. <https://doi.org/10.7868/S0042875213020045>

Голованова И.Л., Филиппов А.А., Чеботарева Ю.В. и др. 2019. Влияние смещения суточной геомагнитной вариации на активность пищеварительных гликозидаз молоди плотвы и их чувствительность к тяжелым металлам // *Геофиз. процессы и биосфера*. Т. 18. № 4. С. 49–55. <https://doi.org/10.21455/GPB2019.4-5>

Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 312 с.

Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г., Крылов В.В. 2015. Митоз бластомеров, вылупление, выживаемость и размерные характеристики предличинок плотвы *Rutilus rutilus* после действия главной фазы сильной магнитной бури на икру и спермию // *Вопр. ихтиологии*. Т. 55. № 1. С. 95–100. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010087>

Крылов В.В. 2018. Биологические эффекты геомагнитной активности: наблюдения, эксперименты и возможные механизмы // Тр. ИБВВ РАН. Т. 84(87). С. 7–38. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10016>

Крылов В.В., Зотов О.Д., Клайн Б.И. 2011. Устройство для генерации магнитных полей и компенсации локального низкочастотного магнитного поля: А.с. RU 108 640 U1 (Россия). № 2011119410/28 // *Изобретения, полезные модели*. 2011. № 26.

Крылов В.В., Изюмов Ю.Г., Извеков Е.И., Непомнящих В.А. 2013. Магнитные поля и поведение рыб // *Журн. общ. биологии*. Т. 74. № 5. С. 354–365.

Кузьмина В.В., Ушакова Н.В., Крылов В.В. 2015. Влияние магнитных полей на активность протеиназ и гликозидаз кишечника карася *Carassius carassius* // *Изв. РАН. Сер. биол.* № 1. С. 70–76. <https://doi.org/10.7868/S0002332915010087>

Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. 1981. Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб // *Исследование размножения и развития рыб*. М.: Наука. С. 67–88.

Леднев В.В., Сребницкая Л.К., Ильасова Е.Н. и др. 1996. Магнитный параметрический резонанс в биосистемах: экспериментальная проверка предсказаний теории с использованием регенерирующих планарий *Dugesia tigrina* в качестве тест-системы // *Биофизика*. Т. 41. № 4. С. 815–825.

Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 246 с.

Таликина М.Г., Крылов В.В., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В. 2013. Влияние типичной магнитной бури на митоз зародышевых клеток и размерно-массовые показатели предличинок плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // *Биология внутр. вод*. № 1. С. 56–60. <https://doi.org/10.7868/S032096521203014X>

- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. 2009. Влияние переменного электромагнитного поля на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Вopr. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 422–428.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.
- Bliss V.L., Heppner F.H. 1976. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field // Nature. V. 261. P. 411–412.
<https://doi.org/10.1038/261411a0>
- Brown F.A., Chow C.S. 1976. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // Physiol. Zool. V. 49. № 3. P. 263–285.
- Golovanova I.L., Filippov A.A., Chebotareva Y.V. et al. 2017. Delayed effect of geomagnetic storm simulation on size, mass and activity of digestive glycosidases in roach (*Rutilus rutilus* Linnaeus 1758) underyearlings // J. Appl. Ichthyol. V. 33. № 2. P. 291–299.
<https://doi.org/10.1111/jai.13290>
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Y.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>
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Y.G. 2019a. Delayed consequences of the influence of simulated geomagnetic storms on roach *Rutilus rutilus* embryos // Ibid. V. 95. № 6. P. 1422–1429.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14150>
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Y.G. 2019b. The sizes of roach *Rutilus rutilus* L. underyearlings from different ponds at the “Sunoga” pond station from 2003 to 2015 // Trans. IBIW RAS. V. 87 (90). P. 7–11.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10014>
- Li Y., Ru B., Miao W. et al. 2015. Effects of extremely low frequency alternating-current magnetic fields on the growth performance and digestive enzyme activity of tilapia *Oreochromis niloticus* // Environ. Biol. Fish. V. 98. P. 337–343.
<https://doi.org/10.1007/s10641-014-0263-6>
- Loewe C.A., Prolss G.W. 1997. Classification and mean behavior of magnetic storms // J. Geophys. Res. Space Phys. V. 102. P. 14209–14213.
<https://doi.org/10.1029/96JA04020>
- Welker H.A., Semm P., Willig R.P. et al. 1983. Effects of an artificial magnetic field on serotonin-nacetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // Exp. Brain Res. V. 50. P. 426–432.
<https://doi.org/10.1007/BF00239209>
- Yamazaki Y., Maute A. 2017. Sq and EEJ – a review on the daily variation of the geomagnetic field caused by ionospheric dynamo currents // Space Sci. Rev. V. 206. P. 299–405.
<https://doi.org/10.1007/s11214-016-0282-z>

УДК 639.2/.3

НАЗЕМНЫЕ ИСТОЧНИКИ ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ ДЛЯ АКВАКУЛЬТУРЫ

© 2021 г. М. И. Гладышев^{1, 2, *}

¹Институт биофизики Сибирского отделения РАН – ИБФ СО РАН, Красноярск, Россия

²Сибирский федеральный университет – СФУ, Красноярск, Россия

*E-mail: glad@ibp.ru

Поступила в редакцию 06.04.2020 г.

После доработки 20.04.2020 г.

Принята к публикации 21.04.2020 г.

В обзоре рассматриваются вероятные способы преодоления дефицита эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в рационе человека путём рационального развития аквакультуры. В настоящее время аквакультура является не производителем, а потребителем полиненасыщенных жирных кислот, поскольку базируется на кормах, основными компонентами которых служат рыбная мука и рыбий жир, добываемые из промысловых уловов. Предлагается превратить выращиваемую рыбу из потребителя этих полиненасыщенных жирных кислот в их производителя. Источником производства эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислоты в аквакультуре может служить их синтез рыбами из короткоцепочечной α -линоленовой кислоты, содержащейся в масле наземных сельскохозяйственных растений. Приведены расчёты пороговой величины содержания эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в корме для лососёвых рыб (*Salmonidae*) при частичной замене рыбьего жира растительным маслом. Другим возможным способом превращения аквакультуры в производителя полиненасыщенных жирных кислот является частичная замена рыбной муки в кормах мук из наземных беспозвоночных. Рассматриваются некоторые виды насекомых и червей, перспективных в качестве объектов производства кормовой муки для аквакультуры.

Ключевые слова: эйкозапентаеновая кислота, докозагексаеновая кислота, рыбий жир, рыбная мука.

DOI: 10.31857/S0042875221030048

Аквакультура рассматривается в качестве источника снабжения человека биологически активными веществами, отсутствующими в наземных сельскохозяйственных животных и растениях. Одними из самых значимых биологически активных веществ, производителем которых может служить аквакультура, являются длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты семейства омега-3 (ПНЖК), а именно эйкозапентаеновая (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой (22:6n-3, ДГК) кислоты. В последние десятилетия получен огромный массив доказательств особой роли ЭПК и ДГК в нормальном функционировании организма человека и многих животных (Simopoulos, 2000; Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2009; Casula et al., 2013; Calder et al., 2018; Gladyshev, Sushchik, 2019). ЭПК совместно с арахидоновой кислотой (20:4n-6, АРК), относящейся к семейству омега-6, является предшественником синтеза эндогормонов – эйкозаноидов (тромбоксаны, простагландины и лейкотриены) (SanGiovanni, Chew, 2005). Эйкозаноиды омега-6 и омега-3 являются контрегуляторами: производные АРК вызывают у людей сужение сосудов,

усиливают агрегацию тромбоцитов (т.е. вызывают образование тромбов и повышают артериальное давление), запускают воспалительную и аллергическую реакции, индуцируют боль; тогда как производные ЭПК снижают артериальное давление, обладают противовоспалительным и антиаллергическим действием (Broughton et al., 1997; Simopoulos, 2000; Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; SanGiovanni, Chew, 2005; Wall et al., 2010). ДГК ингибирует синтез омега-6-эйкозаноидов (Adkins, Kelley, 2010; Norris, Dennis, 2012) и, кроме того, является основным компонентом фосфолипидов мембран нервных клеток, включая клетки коры головного мозга и сетчатки глаза (SanGiovanni, Chew, 2005; McNamara, Carlson, 2006). Таким образом, для нормального функционирования организма человека необходим баланс соотношения омега-6/омега-3 (n-3/n-6) ПНЖК.

Для большинства исследованных групп людей, в основном жителей Европы, Северной Азии и Северной Америки, оптимальным является соотношение n-3/n-6-ПНЖК в пропорции 1 : 1 (Simopoulos, 2000). Важно отметить, что синтез длинноцепочечных ПНЖК в организме упомя-

нутых групп людей происходит неэффективно и способен обеспечить лишь ~ 5% физиологических потребностей организма (Davis, Kris-Etherton, 2003; Wall et al., 2010). Таким образом, человек должен получать омега-3-ЭПК и ДГК так же, как и омега-6- АРК, с пищей, причём в пище эти кислоты должны содержаться в соотношении 1 : 1 (Simopoulos, 2000). Однако это соотношение стало резко меняться со второй половины XX в. в связи с индустриализацией сельского хозяйства и преобладанием в рационе мясной продукции, выращиваемой на кормах, богатых зерном с высоким содержанием омега-6- кислот. В настоящее время в индустриально развитых странах с диетой “западного типа” соотношение n-3/n-6-ПНЖК в пище составляет 20 : 1 (Simopoulos, 2000; Wall et al., 2010). Глобальное соотношение n-3/n-6-ПНЖК в потребляемом человеком масле и жире составляет 24 : 1 (Tocher, 2015).

Рост доли омега-6-ПНЖК в рационе человека сопровождался резким увеличением числа сердечно-сосудистых заболеваний, и одной из основных причин этого роста явился дисбаланс синтеза эндогормонов – омега-6 и омега-3-эйкозаноидов (Simopoulos, 2000). Результаты эпидемиологических и клинических исследований, проведённых в США и Западной Европе, убедительно доказали, что повышенное потребление ЭПК и ДГК снижает риск сердечно-сосудистых заболеваний почти в 10 раз, смертность заболевших – на 35% (Harris et al., 2009). Как отмечалось выше, механизм действия ЭПК состоит в увеличении синтеза эйкозаноидов, расширяющих сосуды, снижающих тромбообразование и артериальное давление, а ДГК ингибирует избыточный синтез омега-6-эйкозаноидов, обеспечивает эффективное проведение сигналов в нервных клетках, препятствующих аритмии и спазмам сердца и сосудов (SanGiovanni, Chew, 2005; Plourde, Cunnane, 2007; Phang et al., 2011). Всемирной организацией здравоохранения и многими национальными медицинскими организациями для предотвращения сердечно-сосудистых заболеваний рекомендовано персональное потребление ЭПК+ДГК 0.5–1.0 г/сут (Harris et al., 2009; Kris-Etherton et al., 2009; Adkins, Kelley, 2010; Nagasaka et al., 2014; Tocher et al., 2019).

Цель обзора – анализ вероятных способов преодоления глобального дефицита ЭПК и ДГК в рационе человека путём развития аквакультуры.

РЫБА КАК ОСНОВНОЙ ИСТОЧНИК ОМЕГА-3-ПНЖК ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

Водные экосистемы как основной производитель ЭПК и ДГК в биосфере

Сосудистые растения не способны синтезировать ЭПК и ДГК, они производят лишь коротко-

цепочечную α -линоленовую кислоту (18:3n-3, АЛК), являющуюся основным компонентом фотосинтетических мембран хлоропластов (Sayanova, Napier, 2004; Ward, Singh, 2005; Sayanova et al., 2006; Ruiz-Lopez et al., 2012). Травоядные позвоночные животные и человек для обеспечения своих физиологических потребностей способны синтезировать ЭПК и ДГК из растительной АЛК, получаемой с пищей (синтез происходит в основном в печени) (Wood et al., 2008; Kang et al., 2010; Kouba, Mourrot, 2011). Некоторые почвенные беспозвоночные, в частности Nematoda, способны к синтезу ЭПК *de novo* (Menzel et al., 2018, 2019). Почвенные малошетинковые черви (*Oligochaeta*) *Lumbricus terrestris* и *Eisenia fetida* также могут содержать в своей биомассе значимое количество ЭПК, которая предположительно синтезируется их кишечной микрофлорой (Sampedro et al., 2006; Gladyshev, Sushchik, 2019). Однако в глобальном масштабе основными производителями ЭПК и ДГК в биосфере являются водоросли Bacillariophyceae (Diatomea), Dinophyceae (Peridinea), Cryptophyceae и некоторые другие, но не Chlorophyceae (Gladyshev et al., 2013).

ПНЖК, производимые микроводорослями, передаются по пищевой сети к организмам высших трофических уровней: беспозвоночным и рыбам (Gladyshev et al., 2009, 2011). Таким образом, водные экосистемы являются основным поставщиком ЭПК и ДГК для многих животных, включая некоторых всеядных и хищных обитателей наземных экосистем и человека (Gladyshev et al., 2009, 2013). Главным источником ЭПК и ДГК для человека является рыба (Robert, 2006; Bell, Tocher, 2009; Gladyshev et al., 2009, 2013; Adkins, Kelley, 2010; Tacon, Metian, 2013; Cladis et al., 2014; Tocher et al., 2019). С мировыми уловами человек ежегодно получает 180×10^6 кг ЭПК+ДГК (Gladyshev et al., 2009). Второй по значимости пищевой источник ПНЖК – печень сельскохозяйственных животных (коров, свиней и кур) – даёт человеку лишь $\sim 4 \times 10^6$ кг ЭПК+ДГК в год, при этом доля омега-6- кислот в печени перечисленных животных намного выше, чем в рыбе (Gladyshev et al., 2015).

Среднее глобальное потребление ЭПК и ДГК человеком оценивается на уровне 0.10–0.16 г/сут (Gladyshev et al., 2009; Tocher et al., 2019). Однако норма потребления этих ПНЖК, необходимая для сбалансированного синтеза эндогормонов и, следовательно, профилактики сердечно-сосудистых и некоторых других заболеваний, составляет 0.5–1.0 г/сут (Harris et al., 2009; Kris-Etherton et al., 2009; Adkins, Kelley, 2010; Nagasaka et al., 2014; Fayet-Moore et al., 2015; Tocher et al., 2019). Отсюда вытекает неутешительный вывод: человечество испытывает острый дефицит ЭПК и ДГК в рационе (Gladyshev et al., 2009, 2013; Tocher, 2015). Сле-

довательно, важной научно-практической задачей является поиск путей увеличения ЭПК и ДГК в рационе человека.

Аквакультура как потенциальный источник ПНЖК

Мировые уловы достигли максимума (~100 млн т/год) и не могут быть существенно увеличены (Pauly et al., 2002; Qian et al., 2020). На первый взгляд, очевидным способом увеличения потребления рыбы человеком при ограниченных уловах является развитие её искусственного производства, т.е. аквакультуры. Действительно, в последние десятилетия объём производства рыбы и беспозвоночных в аквакультуре рос, продолжает расти быстрыми темпами и уже превысил 70 млн т/год, т.е. приблизился к объёму мировых уловов (De Silva, 2012). Потребление человеком в пищу рыбы, выращиваемой в аквакультуре, сравнялось с потреблением дикой рыбы и даже слегка превысило его (Iaconisi et al., 2018; Fawole et al., 2020).

Однако существует принципиальное ограничение, сдерживающее развитие аквакультуры как дополнительного источника ПНЖК для питания человека. Дело в том, что рыбе, как и всем позвоночным животным, для роста и развития необходимо значительное количество ЭПК и особенно ДГК, получаемое в основном из корма (Sargent et al., 1999; Tocher, 2003; Vizcaino-Ochoa et al., 2010; Zakeri et al., 2011; Trushenski et al., 2012; Wang et al., 2020). Основными компонентами кормов для аквакультуры, содержащими ЭПК и ДГК, являются рыбная мука и рыбий жир, получаемые из промысловых уловов рыб (Turchini et al., 2009; Shepherd, Jackson, 2013; Betancor et al., 2015; Tocher, 2015; Qian et al., 2020), которые не могут быть существенно увеличены. В настоящее время 21 млн т добываемой рыбы не используется непосредственно для питания человека, из них 76% идёт на производство рыбной муки и рыбьего жира для аквакультуры (Iaconisi et al., 2018). Ежегодное извлечение рыбьего жира составляет >1 млн т, 70–75% этого количества используется на производство кормов (в основном для лососёвых (Salmonidae)), и лишь ~20% непосредственно потребляется человеком (Sijtsma, de Swaaf, 2004; Shepherd, Jackson, 2013; Tocher, 2015).

Таким образом, аквакультура не является дополнительным источником (производителем) ЭПК и ДГК для человека (Turchini et al., 2011; Gladyshev et al., 2013). Более того, в аквакультуре происходят существенные потери (рассеивание) ПНЖК. Это означает, что с выращиваемой биомассой рыб из аквакультуры извлекается меньше ЭПК+ДГК, чем добавляется с кормом (Teoh et al.,

2011; Turchini et al., 2011; Gladyshev et al., 2018b). Эффективность включения жирных кислот (ЖК) из корма в выращиваемую биомассу рыб, или ЖК-продуктивность в съедобной биомассе (филе) (FFAPV – fillet fatty acid productive value) рассчитывается как отношение увеличения ЖК в биомассе (мг или г) к массе ЖК, потреблённой с кормом (Thanuthong et al., 2011a). Например, для радужной форели *Oncorhynchus (=Parasalmo) mykiss* величины FFAPV для ЭПК и ДГК составляют соответственно 17.3 и 44.4% (Thanuthong et al., 2011a); для мальков серебристого горбыля *Argyrosomus regius* – 17.9–31.3 и 37.5–56.1% (Carvalho et al., 2018). По данным Турчини с соавторами (Turchini et al., 2011), в аквакультуре лососёвых рыб на производство 1 г ПНЖК в филе расходуется 5 г кормовых ПНЖК. Следовательно, в глобальном масштабе аквакультура, теряя ПНЖК, не снижает, а увеличивает их дефицит.

Содержание ПНЖК в рыбе как индикатор питательной ценности

Для человека суточная норма потребления суммы ЭПК и ДГК составляет 0.5–1.0 г; согласно стандартам, принятым в диетологии и токсикологии, средняя порция рыбы, употребляемая за один присест, составляет 200 г (Ruffle et al., 1994). Следовательно, имеющая высокую питательную ценность рыба должна содержать ЭПК+ДГК не менее 2.5 мг/г (Gladyshev et al., 2018b).

Продолжая рассуждения о питательной ценности, важно отметить, что содержание суммы ЭПК и ДГК в биомассе рыбы из природных местообитаний в значительной мере определяется её таксономической принадлежностью (генотипом) (Leaver et al., 2011; Henriques et al., 2014; Gladyshev et al., 2018a) и варьирует в широких пределах: от 36.0 мг/г у сайры *Cololabis saira* (Cheung et al., 2016) до 0.12 мг/г у ската-бабочки *Gymnura* sp. (Aziz et al., 2013). Различия в содержании ЭПК+ДГК в биомассе рыбы, выращенной в аквакультуре, весьма велики: 43.6 мг/г у атлантического лосося *Salmo salar* (Ansorena et al., 2010) против 0.08 мг/г у тилапии *Oreochromis* sp. (Teoh, Ng, 2016). Легко подсчитать, что для получения рекомендованной суточной нормы ЭПК+ДГК человеку необходимо съесть 12.5 кг такой тилапии. Очевидно, что критериям реального источника ЭПК и ДГК для человека соответствуют далеко не все объекты промысла и аквакультуры: представители отрядов карпообразных (Cypriniformes) и окунеобразных (Perciformes) имеют сравнительно низкие медианные значения содержания ЭПК и ДГК, тогда как лососеобразные (Salmoniformes) отличаются высоким содержанием этих кислот (рис. 1).

Необходимо отметить, что в данной работе понятие высокой и низкой пищевой ценности рыбы

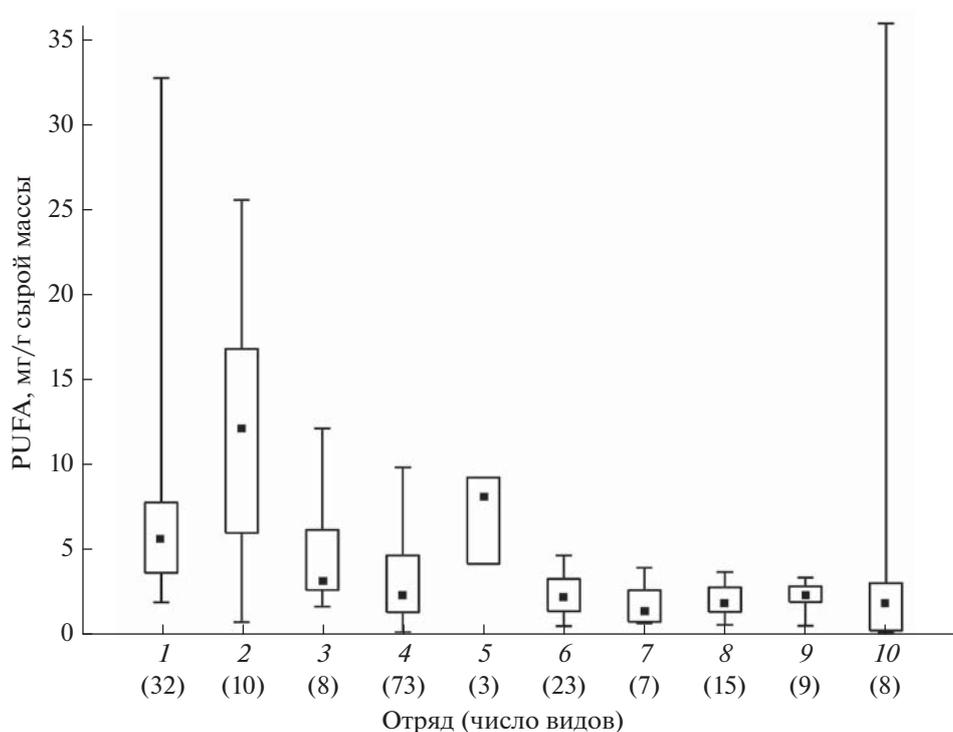


Рис. 1. Содержание суммы эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (PUFA) в рыбах разных отрядов: 1 – Salmoniformes, 2 – Clupeiformes, 3 – Scorpaeniformes, 4 – Perciformes, 5 – Osmeriformes, 6 – Cypriniformes, 7 – Siluriformes, 8 – Pleuronectiformes, 9 – Gadiformes, 10 – Anguilliformes, Beloniformes, Beryciformes, Esociformes, Ceratodontiformes, Mugiliformes и Myliobatiformes; (I) – пределы варьирования, (□) – 25–75% данных, (■) – медианы (Cheung et al., 2016; Taipale et al., 2016; Gladyshev et al., 2017, 2018a, 2018b; Sushchik et al., 2017, 2018, 2020; Khalili Tilami et al., 2018; Artamonova et al., 2020).

относится исключительно к содержанию в ней ЭПК и ДГК. Рыба, являющаяся малоценным источником этих веществ для человека, может быть полезным продуктом в отношении, например, белков и микроэлементов. Тем не менее уникальность рыбы как пищевого продукта определяется не содержанием в ней белков, имеющихся также в мясе наземных животных и в растительной пище, а именно наличием ЭПК и ДГК, практически отсутствующих в большинстве других продуктов питания. Действительно, рыбный белок составляет всего лишь ~6% суммарного количества животного и растительного белка, потребляемого человеком (Tacon, Metian, 2013), тогда как доля ЭПК+ДГК, получаемых из рыбы, составляет в рационе человека >97% (Gladyshev et al., 2015).

Таким образом, для преодоления глобального дефицита ЭПК и ДГК в рационе человека необходимо решить задачу превращения аквакультуры в дополнительный источник ПНЖК. В общем виде данную задачу можно решить путём частичной замены рыбьего жира и рыбной муки, добываемой из промысловой рыбы, иными компонентами.

ЗАМЕНА В КОРМАХ АКВАКУЛЬТУРЫ РЫБЬЕГО ЖИРА РАСТИТЕЛЬНЫМ МАСЛОМ

Синтез ЭПК и ДГК рыбами из растительной АЛК

Замена рыбьего жира в кормах для аквакультуры маслом наземных сельскохозяйственных маслических растений или животными жирами является чрезвычайно актуальной научной и практической задачей (Turchini et al., 2009; Shepherd, Jackson, 2013; Betancor et al., 2015, 2016; Salini et al., 2015; Gregory et al., 2016; Sprague et al., 2016; Monteiro et al., 2018; Campos et al., 2019; Mock et al., 2019; Pereira et al., 2019; Qian et al., 2020). Масло семян наземных растений не содержит ЭПК и ДГК, но некоторые виды богаты незаменимой 18-атомной АЛК. Незаменимость в данном контексте означает, что рыбы, как и все позвоночные животные, не имеют десатуразы $\Delta 12\text{Fad}$ и не способны *de novo* синтезировать АЛК – исходную ЖК семейства омега-3 (Bell, Tocher, 2009). Таким образом, рыбы получают АЛК исключительно с пищей. Основная часть усвоенной АЛК катаболизируется, т.е. служит для обеспечения энергетических потребностей организма, а сравнительно небольшая доля, составляющая в среднем

~5%, может быть использована рыбами для собственного синтеза ЭПК и ДГК (Bell, Tocher, 2009; Chen et al., 2018).

В природе доля синтезируемых ЭПК и ДГК значительно варьирует у разных видов рыб и на разных этапах онтогенеза и зависит от их трофического уровня и условий обитания (Thanuthong et al., 2011b; Tocher, 2015; You et al., 2017). Собственный синтез ЭПК и ДГК из пищевой АЛК наземного происхождения, т.е. содержащейся в растительном масле, которое добавляется в корм вместо рыбьего жира, потенциально может рассматриваться как дополнительный источник длинноцепочечных ПНЖК в аквакультуре (Qian et al., 2020). Важно отметить, что способность к синтезу ЭПК и ДГК из АЛК является относительно высокой у пресноводных рыб и лососеобразных, тогда как морские рыбы, особенно ихтиофаги, почти не синтезируют эти ПНЖК и обеспечивают свои потребности в них исключительно из пищи (Turchini et al., 2009; Tocher, 2015; Chen et al., 2017). Кроме того, у некоторых видов рыб, например у японского угря *Anguilla japonica*, наивысшая активность синтеза ЭПК и ДГК из АЛК проявляется в мозгу, глазах и печени, но не в мышцах (Wang et al., 2014), так как далеко не всем рыбам в связи с их образом жизни необходим высокий уровень ПНЖК в мышечной ткани (Gladyshev et al., 2018a).

Интенсивность синтеза ЭПК и ДГК из АЛК зависит от рациона рыб: ферменты синтеза длинноцепочечных ПНЖК, десатуразы и элонгазы, активируются при недостатке ЭПК и ДГК и ингибируются при их избытке (Olsen et al., 1990; Thanuthong et al., 2011b; Betancor et al., 2016; Carvalho et al., 2018; Lima et al., 2019). Кроме того, синтез длинноцепочечных ПНЖК является субстратзависимым: при увеличении количества субстрата – пищевой АЛК – валовая продукция ЭПК и ДГК в биомассе рыбы возрастает, хотя по мере насыщения относительная активность одного из ключевых ферментов, десатуразы $\Delta 6\text{Fad}$, участвующего в двух стадиях метаболического пути синтеза ПНЖК, уменьшается (Thanuthong et al., 2011b; Chen et al., 2018; Mock et al., 2019). Экспрессия генов *FADS2a*($\Delta 6$), *ELOVL5* и *ELOVL2*, кодирующих соответствующие десатуразы и элонгазы, которые обеспечивают синтез длинноцепочечных ПНЖК у рыб (на примере молоди радужной форели), увеличивается при высоком содержании АЛК в пище, но ингибируется пищевой ДГК (Gregory et al., 2016). Аналогично экспрессия генов *FADS2* и *ELOVL5* у мальков серебристого горбыля была наивысшей при минимальном содержании ЭПК и ДГК в корме (Carvalho et al., 2018). Трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, обладающая более высокой копийностью гена *FADS2*, имеет более высокую выживаемость на корме, лишённом ДГК, по сравнению с родственным

видом *G. nipponicus* (Ishikawa et al., 2019). Естественно, виды (формы) с более высокой копийностью *FADS2* имеют более высокое содержание ДГК в биомассе при одинаково низком содержании этой ПНЖК в корме (Ishikawa et al., 2019). Таким образом, интенсивность синтеза ЭПК и ДГК рыбами может регулироваться путём изменения ЖК состава корма.

Изменение ЖК состава корма, а именно замена рыбьего жира маслом наземных сельскохозяйственных культур, является широко распространённой практикой в последнее десятилетие (Turchini et al., 2009; Betancor et al., 2015, 2016; Sprague et al., 2016; Lima et al., 2019; Tocher et al., 2019). Замена рыбьего жира, содержащего ЭПК и ДГК, растительным маслом, содержащим только АЛК, стимулирует собственный синтез ЭПК и ДГК рыбами путём десатурации и элонгации АЛК, повышая экспрессию соответствующих генов и активность ферментов – десатураз и элонгаз (Betancor et al., 2015, 2016; Gregory et al., 2016; Chen et al., 2018; Xie et al., 2018; Lima et al., 2019; Mock et al., 2019). Хотя собственный синтез рыбами в аквакультуре ЭПК и ДГК из АЛК наземных растений является очевидным дополнительным источником этих длинноцепочечных ПНЖК для человека, он почти не учитывается в настоящее время (Turchini et al., 2011). Основной причиной подобного пренебрежения является тот факт, что собственный синтез ЭПК и ДГК из АЛК рыбами, питающимися кормом на основе растительного масла, не способен поддерживать их содержание в биомассе на столь же высоком уровне, как у рыб, питающихся кормом на основе рыбьего жира (Tocher, 2015; Betancor et al., 2016). То есть рыбы, выращенные на корме без рыбьего жира, имеют относительно низкое содержание ЭПК и ДГК (Turchini et al., 2011; Shepherd, Jackson, 2013; Mock et al., 2019; Pereira et al., 2019).

Фактически собственный синтез ЭПК и ДГК направлен лишь на поддержание сравнительно небольших нормальных физиологических потребностей и эволюционно не приспособлен для обеспечения запасов этих ПНЖК в резервных липидах, таких как триацилглицериды (ТАГ) (Tocher, 2015). Следовательно, возникает вопрос, можно ли одновременно решить две задачи: 1) превратить аквакультуру из потребителя ЭПК и ДГК в источник этих ЖК, т.е. получать с продукцией аквакультуры больше ПНЖК, чем внесено с кормом; 2) при этом производить продукцию, обладающую реальной питательной ценностью, т.е. содержащую ЭПК+ДГК не менее 2.5 мг/г? Для ответа на данный вопрос необходимо сделать некоторые предварительные количественные оценки.

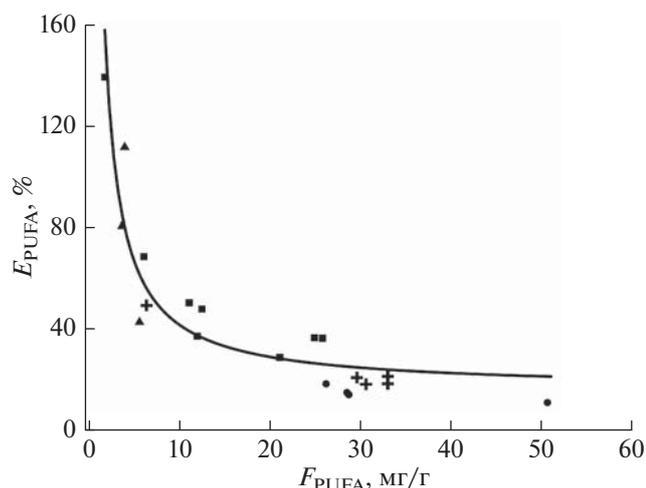


Рис. 2. Зависимость эффективности прироста суммы эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (E_{PUFA}) от их содержания в корме (F_{PUFA}) при выращивании радужной форели *Onychorhynchus mykiss* (+, ●, ■) и атлантического лосося *Salmo salar* (▲): (+) – Stone et al., 2011, (●) – Codabaccus et al., 2012, (■) – Emery et al., 2016, (▲) – Mock et al., 2019, (—) – аппроксимация уравнением $E_{\text{PUFA}} = 245.7 \times 1/F_{\text{PUFA}} + 16.3$.

Оценка эффективности использования ПНЖК в аквакультуре

Количественная оценка прироста ПНЖК в аквакультуре, т.е. увеличение (уменьшение) количества ПНЖК, получаемого с биомассой выращиваемых рыб по сравнению с количеством ПНЖК, потреблённого с кормом, может быть получена на основе расчётов общей эффективности питания (использования корма на рост) и содержания ПНЖК в корме и биомассе. В аквакультуре в качестве показателя эффективности использования корма на рост обычно используется коэффициент конвертации пищи (feed conversion ratio), равный отношению потреблённой сухой массы корма к приросту сырой массы рыб (Turchini et al., 2011; Gregory et al., 2016; Monteiro et al., 2018). Однако можно использовать и обратную величину – эффективность питания (feed efficiency ratio, FER), рассчитываемую как отношение прироста общей массы рыб (total weight gain, TWG), выраженной в единицах сырой массы к количеству потреблённого сухого (экструдированного) корма (feed consumption, FC) (Codabaccus et al., 2012; Betancor et al., 2016; Chen et al., 2018; Perez-Velazquez et al., 2019):

$$\text{FER} = \text{TWG}/\text{FC}. \quad (1)$$

Очевидно, что FER аналогичен коэффициенту Ивлева K_1 , хотя коэффициент Ивлева рассчитывается в энергетических единицах (Ивлев, 1939; Warren, Davis, 1967).

Прирост ПНЖК (суммы ЭПК+ДГК) с товарной биомассой (G_{PUFA} , мг) может быть рассчитан с использованием их содержания в биомассе (B_{PUFA} , мг/г). При условии, что $B_{\text{PUFA}} \approx \text{const}$ в исходной и конечной биомассе и/или TWG намного больше исходной биомассы, прирост ПНЖК может быть рассчитан следующим образом:

$$G_{\text{PUFA}} = \text{TWG} \times B_{\text{PUFA}}. \quad (2)$$

Количество ПНЖК, потреблённого с кормом (C_{PUFA} , мг), может быть рассчитано с использованием их содержания в корме (F_{PUFA} , мг/г):

$$C_{\text{PUFA}} = \text{FC} \times F_{\text{PUFA}}. \quad (3)$$

Тогда эффективность прироста ПНЖК в аквакультуре, коэффициент E_{PUFA} (%), может быть рассчитан как:

$$E_{\text{PUFA}} = G_{\text{PUFA}}/C_{\text{PUFA}} \times 100. \quad (4)$$

С использованием формул 1–3, формула 4 может быть преобразована следующим образом:

$$E_{\text{PUFA}} = \text{FER} (B_{\text{PUFA}}/F_{\text{PUFA}}) \times 100. \quad (5)$$

Результаты расчётов зависимости эффективности прироста ПНЖК (E_{PUFA}) от их содержания в корме (F_{PUFA}) при выращивании лососёвых рыб, выполненные на основе данных из работ, содержащих всю необходимую информацию (Stone et al., 2011; Codabaccus et al., 2012; Emery et al., 2016; Mock et al., 2019), представлены на рис. 2. Примечательно, что значения, полученные в четырёх разных экспериментах, которые проведены на двух разных видах рыб (*S. salar* и *O. mykiss*), хорошо аппроксимируются ($p < 0.001$) одним уравнением регрессии (6):

$$E_{\text{PUFA}} = 245.7 \times 1/F_{\text{PUFA}} + 16.3. \quad (6)$$

Из уравнения (6) следует, что $E_{\text{PUFA}} = 100\%$ при $F_{\text{PUFA}} = 2.9$ мг/г. Таким образом, при $F_{\text{PUFA}} > 2.9$ мг/г аквакультура является потребителем ПНЖК, поскольку человек получает с товарной продукцией меньше этих веществ, чем вносит с кормом, а при $F_{\text{PUFA}} < 2.9$ мг/г аквакультура превращается в производителя ПНЖК, которые синтезируются. Близкие к нашим теоретическим расчётам значения были эмпирически получены Куиан с соавторами (Qian et al., 2020). В этой работе интервалы концентраций значительно превышали те, которые были использованы при аппроксимации в уравнении (6), поэтому пороговый уровень содержания ЭПК+ДГК в корме молоди *S. salar* был определён как лежащий между 3 и 7 мг/г. Ниже этого порога ингибировалась скорость роста, а выше пороговой величины снижалась усвояемость ПНЖК рыбой.

Применение предложенных формул для анализа данных литературы позволило определить не оцениваемую ранее эффективность прироста

ПНЖК в аквакультуре. Например, рассчитанные по формуле (5) данные по результатам выращивания молоди атлантического лосося (Codabaccus et al., 2012) показали, что при использовании корма, содержащего рыбий жир, значения E_{PUFA} ниже, чем при использовании корма, в котором 50% рыбьего жира заменены маслом рапса (11 против 18%). Показано также, что частичная замена рыбьего жира в корме радужной форели смесью говяжьего сала, льняного и подсолнечного масел способна повысить эффективность включения ЭПК и ДГК из корма в выращиваемую биомассу (FFAPV) с 17.3 и 44.4% до 32.8 и 98.5% соответственно (Thanuthong et al., 2011a).

Турчини с соавторами (Turchini et al., 2011) в приведённые выше формулы дополнительно ввели соотношение съедобной массы (филе) к общей массе и использовали обратное соотношение (F_{PUFA}/B_{PUFA}), показывающее, сколько грамм ПНЖК-корма используется для производства 1 г ЭПК+ДГК в филе. У радужной форели, потреблявшей корм на основе рыбьего жира, величина F_{PUFA}/B_{PUFA} составила 4.68, а у рыб, питавшихся кормом, содержащим смесь рыбьего жира и льняного масла, — 0.50. То есть аквакультура форели, питающейся кормом на основе льняного масла с добавлением некоторого количества рыбьего жира, является не потребителем, а производителем ЭПК и ДГК. При этом содержание ЭПК и ДГК в биомассе форели, выращенной на льняном масле, было ниже, чем у форели, выращенной на рыбьем жире (5.6 против 18.6 и мг/г) (Turchini et al., 2011), но значительно превышало пороговое значение питательной ценности 2.5 мг/г.

По данным Мока с соавторами (Mock et al., 2019), при замене рыбьего жира маслом рыжика посевного *Camelina sativa* (Brassicaceae) содержание ЭПК+ДГК в корме (F_{PUFA}) снижается с 9.7 до 2.6 мг/г; снижается также содержание ЭПК+ДГК (B_{PUFA}) в филе выращиваемого атлантического лосося (с 5.6 до 4.0 мг/г) и скорость роста. Однако эффективность прироста ПНЖК (E_{PUFA}) возросла с 43 до 112%, т.е. аквакультура лосося стала производителем ПНЖК. При этом выращиваемая рыба по-прежнему осталась реальным пищевым источником ЭПК и ДГК для человека ($B_{PUFA} > 2.5$ мг/г), способным обеспечить суточную норму этих протекторов сердечно-сосудистых заболеваний.

Все приведённые выше данные касались аквакультуры лососеобразных рыб. Представители других отрядов имеют генетически обусловленное относительно низкое содержание ЭПК и ДГК, поэтому применение в корме растительного масла вместо рыбьего жира лишь снижает их питательную ценность, хотя и формально превращает культуру таких рыб в источник ЭПК и ДГК. Например, гибриды тилапий *Oreochromis* sp. и

O. niloticus (Perciformes), выращиваемые на кормах, не содержащих ЭПК и ДГК, за счёт их синтеза из пищевой АЛК имели в своей биомассе B_{PUFA} соответственно 0.96 и 1.27 мг/г (Teoh et al., 2011). Для получения рекомендованной суточной дозы ПНЖК человеку необходимо потребить в пищу 1.04 и 0.79 кг такой рыбы. По данным, приведённым в работе малайзийских исследователей (Teoh, Ng, 2016), можно рассчитать собственный синтез ЭПК+ДГК *Oreochromis* sp., выращиваемой на растительных маслах с разным содержанием АЛК — масле периллы *Perilla frutescens* (высокое), рапсовом (среднее), подсолнечном и пальмовом (следы). По расчётам, этот синтез составляет соответственно 0.28, 0.54, 0.09 и 0.11 мг/г в сутки. Однако даже при самом эффективном синтезе, наблюдаемом на рапсовом масле, содержание ЭПК+ДГК в выращиваемой биомассе тилапии составило всего лишь 0.42 мг/г (Teoh, Ng, 2016), т.е. для получения рекомендованной суточной дозы ПНЖК человеку необходимо съесть 2.38 кг такой рыбы. В других экспериментах в биомассе тилапии *O. niloticus*, выращиваемой исключительно на растительном масле, по мере увеличения содержания АЛК в корме до 2.04% происходило линейное увеличение содержания ЭПК+ДГК до 1.4 мг/г (Chen et al., 2018), что соответствует суточной порции рыбы 0.71 кг.

Следовательно, поставленная выше задача увеличения собственного синтеза ЭПК и ДГК в аквакультуре при сохранении высокой питательной ценности рыбы (ЭПК+ДГК > 2.5 мг/г) может быть решена в основном в аквакультуре лососёвых рыб. Например, при увеличении доли растительного масла в корме атлантического лосося до ~30% содержание ЭПК и ДГК в товарной биомассе снижается с 27.4 до 13.6 мг/г (Sprague et al., 2016). Однако очевидно, что пищевая ценность такой рыбы значительно выше порогового значения и она продолжает оставаться ценным источником ПНЖК для человека. Следует отметить, что в последние годы появляются обнадеживающие данные и по другим видам рыб. Например, даже при полной замене рыбьего жира на животный при выращивании лаврака *Dicentrarchus labrax* содержание ЭПК+ДГК в мышцах было 2.7 мг/г, тогда как при кормлении стандартным кормом оно составляло 4.8 мг/г (Monteiro et al., 2018). Тем не менее необходимо подчеркнуть, что в большинстве экспериментов с заменой рыбьего жира и рыбной муки рыбу не дорастивали до товарных размеров, поэтому окончательные выводы о возможности использования конкретных сортов растительного масла и их пропорций для тех или иных видов рыб следует делать с осторожностью (Pettersson et al., 2010).

Важно напомнить, что способность к синтезу и накоплению ЭПК и ДГК в мышцах (филе) является генетически детерминированным насле-

дваемым признаком (Henriques et al., 2014). Следовательно, внутри одного вида путём направленной селекции могут быть выведены породы рыб с максимальной способностью к синтезу и накоплению ЭПК и ДГК при питании растительным маслом (Bell et al., 2010; Turchini et al., 2011; Shepherd, Jackson, 2013). Однако вряд ли возможно преодолеть генетические различия между крупными таксонами (рис. 1), т.е. путём селекции или за счёт специальной диеты вырастить, например, тилапию или карпа *Cyprinus carpio* с содержанием ПНЖК как у лосося.

Влияние замены рыбьего жира в корме на скорость роста рыб

Наряду с рассматриваемым качеством производимой в аквакультуре биомассы весьма важным для товарного производства является и количественный параметр, а именно скорость роста рыб. По данным большого числа экспериментов, замена рыбьего жира растительными маслами и животными жирами в кормах аквакультуры практически не сказывается на скорости роста и выживаемости пресноводных и анадромных рыб: радужной форели (Stone et al., 2011; Turchini et al., 2011; Gregory et al., 2016; Turchini et al., 2018; Lima et al., 2019), арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Pettersson et al., 2010), бурого паку *Colossoma macropomum* (Characiformes) (Paulino et al., 2018), а также солоноватоводного баррамунди (латеса) *Lates calcarifer* (Perciformes) (Salini et al., 2015).

Морские рыбы, в отличие от пресноводных, не обладают способностью к синтезу ЭПК и ДГК из АЛК, поэтому замена в их корме рыбьего жира на растительное масло или животный жир вызывает дефицит этих ПНЖК, негативно влияющий на рост и развитие. Например, при выращивании желтопёрого морского леща *Acanthopagrus latus* (Perciformes) замена рыбьего жира подсолнечным маслом ведёт к резкому снижению плодовитости и выживаемости рыб (Zakeri et al., 2011). У желтохвостой сериолы *Seriola dorsalis* (Carangiformes) применение соевого масла снижает скорость роста и выживаемость (Rombenso et al., 2016). У оранжевопятнистого групера *Epinephelus coioides* (Perciformes) при замене рыбьего жира маслом периллы значительно снижается скорость роста (Chen et al., 2017). Полная замена рыбьего жира животными жирами ингибирует темп роста лаврака *D. labrax* (Monteiro et al., 2018), но использование жира домашней птицы даже при полной замене рыбьего жира не приводит к изменению скорости роста лаврака (Campos et al., 2019). В то же время морская растительноядная рыба сиганорамин *Siganus canaliculatus* (Perciformes) одинаково хорошо растёт на корме, содержащем и рыбий жир, и растительное масло, эффективно синтезируя ДГК из АЛК (Xie et al., 2018). У морского

языка *Solea senegalensis* (Pleuronectiformes) замена рыбьего жира на растительное масло снижает скорость роста молоди, но не отражается на конечной товарной массе рыб, хотя содержание ЭПК+ДГК в мышечной ткани снижается с 2.6 до 0.9 мг/г (Pereira et al., 2019).

Что касается атлантического лосося, то имеются данные как об отсутствии влияния добавления растительного масла в корм на скорость роста (Torstensen et al., 2004; Betancor et al., 2016; Sprague et al., 2016), так и о её снижении (Mock et al., 2019). Таким образом, даже для морских рыб, не говоря уж об анадромных и пресноводных, оказывается возможным подобрать условия, при которых в аквакультуре при замене рыбьего жира растительным маслом не произойдет снижения не только качественных (содержания ЭПК и ДГК), но и количественных характеристик, а именно скорости роста (выхода товарной продукции).

ЗАМЕНА РЫБНОЙ МУКИ В КОРМАХ АКВАКУЛЬТУРЫ

Рыбная мука в кормах аквакультуры, в отличие от рыбьего жира как основного источника липидов, прежде всего является источником белка (аминокислот), содержание которого составляет в ней 60–70%, но в её составе также присутствует и некоторое количество липидов (5–10%), в том числе ЭПК и ДГК (Robert, 2006; Shepherd, Jackson, 2013). Производство рыбной муки так же, как и производство рыбьего жира, ограничено верхним пределом мировых уловов и составляет около 6 млн т в год, причём её основная доля приходится на один вид – перуанский анчоус *Engraulis ringens* (Clupeiformes), добываемый Перу и Чили (Shepherd, Jackson, 2013). Если в 1960-е гг. >90% производимой рыбной муки использовалось в птицеводстве и свиноводстве, то к 2010 г. основным её потребителем (> 70%) стала аквакультура (Shepherd, Jackson, 2013). Очевидно, что для дальнейшего развития аквакультуры, как и в случае рыбьего жира, требуется замена рыбной муки на компоненты наземного происхождения.

В качестве альтернативных источников белка для аквакультуры используется растительная мука, отходы животноводства и беспозвоночные. Однако корм на основе растительного сырья не может полностью заменить рыбную муку, прежде всего, из-за различий в аминокислотном составе растительных и животных белков (Barroso et al., 2014; Fawole et al., 2020). Что касается продуктов животноводства, более подходящих по составу аминокислот, то большинство из них запрещено использовать для изготовления рыбных кормов из соображений пищевой безопасности (Barroso et al., 2014). В последние годы в качестве альтернативного источника белка в кормах аквакультуры всё чаще рассматриваются наземные насекомые, которые,

как известно, составляют значительную часть рациона многих пресноводных рыб в природных местообитаниях и имеют состав аминокислот, почти совпадающий с таковым рыб (Barroso et al., 2014; Ушакова и др., 2020; Fawole et al., 2020; Zarantoniello et al., 2020).

Необходимо отметить, что ни сельскохозяйственные растения, ни насекомые, культивируемые в промышленных масштабах на органических отходах растениеводства и животноводства, практически не содержат ЭПК и ДГК и, соответственно, не могут служить источником этих ПНЖК для аквакультуры (Barroso et al., 2014; Zarantoniello et al., 2020). Например, полная замена рыбной муки в продукционном корме атлантического лосося на муку из личинок мухи чёрной львинки *Hermetia illucens* (Stratiomyidae, Diptera) не привела к снижению скорости роста и конечной массы рыб (Belghit et al., 2019). Однако в этот корм добавляли рыбий жир для компенсации недостатка омега-3-ПНЖК, а также лизин и метионин (Belghit et al., 2019).

Тем не менее существует возможность повысить содержание ПНЖК в биомассе насекомых при выращивании их на кормах, богатых этими жирными кислотами. Например, когда личинок чёрной львинки выращивали на отходах производства кофе с добавлением промышленной культуры морских одноклеточных микроорганизмов (траустохитриды рода *Schizochytrium*) с высоким содержанием ДГК, то частичная (75%) замена рыбной муки на биомассу личинок львинки в корме для *Danio rerio* (Cypriniformes) увеличила скорость роста и не вызвала снижение уровня ДГК в мышечной ткани выращиваемых рыб (Zarantoniello et al., 2020). Таким образом, выращивание личинок насекомых на специальных субстратах, обеспечивающих приемлемые уровни омега-3-ПНЖК (включая АЛК) в их биомассе, можно рассматривать как перспективное направление в производстве кормов для аквакультуры (Belghit et al., 2019).

В отличие от наземных насекомых, не содержащих омега-3-ПНЖК, некоторые представители почвенных червей (Nematoda и Annelida) могут иметь в своей биомассе значимые количества этих ПНЖК (Sampedro et al., 2006; Menzel et al., 2018, 2019; Gladyshev, Sushchik, 2019). Например, кольчатый навозный червь *Eisenia fetida* (Nematoda) имеет достаточно высокий уровень ЭПК — >8% суммы ЖК (Kumlu et al., 2018), или 0.37 мг/г сырой массы (Gladyshev, Sushchik, 2019). Однако этот вид практически не содержит ДГК, поэтому его использование в качестве альтернативы рыбной муке и рыбьему жиру вызывает большие сомнения (Kumlu et al., 2018). Нематода укрусная угрица *Turbatrix acetii* (Rhabditida) способна синтезировать ЭПК *de novo* и имеет достаточно высокий уровень этой кислоты — >18% суммы ЖК (Hundt et al., 2015).

Однако *T. acetii* в качестве единственного живого корма для личинок сига *Coregonus maraena* из-за трудно перевариваемой кутикулы не смогла обеспечить высокую выживаемость и скорость роста по сравнению с науплиями *Artemia* sp., хотя и содержащими намного меньше ЭПК (Hundt et al., 2015).

Из всех видов червей, которые потенциально могут использоваться в качестве компонента корма для рыб, в настоящее время возрождается интерес к белому (горшечному) червю *Enchytraeus albidus* (Oligochaeta, Annelida). Это вид массово выращивали в СССР в качестве живого корма для рыб, и его среднесуточная продукция могла достигать 2800 г/м² (Ивлев, Протасов, 1947; Ивлева, 1969). Уровень ЭПК в биомассе *E. albidus* составляет до 17%, что, по приблизительной оценке, соответствует 19 мг/г сухой массы (Fairchild et al., 2017). Хотя *E. albidus*, питающиеся, например, отходами зерна, имеют, как и все перечисленные выше наземные беспозвоночные, слишком высокое содержание омега-6-ПНЖК, доля омега-3-ПНЖК в их биомассе, вероятно, может быть увеличена при переходе на другие растительные корма, богатые АЛК (Fairchild et al., 2017). Таким образом, имеются перспективы использования биомассы наземных беспозвоночных в качестве частичной или даже полной замены рыбной муки не только как источника белка, но и как источника длинноцепочечных полиненасыщенных омега-3-ПНЖК.

ДРУГИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ИСТОЧНИКИ ПНЖК ДЛЯ АКВАКУЛЬТУРЫ

Альтернативным коммерчески приемлемым способом производства ПНЖК для аквакультуры потенциально могли бы стать генетически модифицированные масличные растения с внедрёнными в них генами микроводорослей и других микроорганизмов, способных синтезировать ЭПК и ДГК (Robert, 2006; Damude, Kinney, 2007; Bell, Tocher, 2009; Sprague et al., 2016; Tocher et al., 2019). Например, масло трансгенного рыжика посевного *C. sativa*, содержащее >20% ЭПК от общей суммы ЖК, успешно использовалось в экспериментах по выращиванию *S. salar* (Betancor et al., 2015, 2016). Однако общественное мнение настроено против генетически модифицированных сельскохозяйственных культур (Turchini et al., 2009; Shepherd, Jackson, 2013), и в России их использование в сельском хозяйстве запрещено законодательно. Тем не менее некоторые авторы рассматривают генетически модифицированные масличные растения как единственный способ увеличения продукции аквакультуры, обеспечивающей возрастающие потребности человека в ПНЖК (Bell, Tocher, 2009).

Ещё одним источником ПНЖК для аквакультуры является масло, получаемое из промышленных культур одноклеточных организмов (Sijtsma, de Swaaf, 2004). Например, корм из культивируемых одноклеточных микроорганизмов цианопрокариот *Arthrospira* sp. (прежнее название *Spirulina*) и траустохитриды *Schizochytrium limacinum* успешно использовали для примерно 50%-ной замены рыбной муки и рыбьего жира при выращивании гибрида *Morone chrysops* × *M. saxatilis* без снижения скорости роста и уровня ДГК выращиваемых рыб (Perez-Velazquez et al., 2019).

Однако промышленное культивирование микроводорослей, которое тоже может быть условно отнесено к наземным источникам ЭПК и ДГК, имеет существенные ограничения по урожайности и, как следствие, высокую стоимость, препятствующую их коммерческому использованию (Sijtsma, de Swaaf, 2004; Damude, Kinney, 2007). Дело в том, что даже в самых технологически продвинутых биореакторах из-за принципиально не решаемых проблем, таких как самозатенение и накопление кислорода, невозможно достигнуть достаточно высокой плотности культуры микроводорослей, после которой производство стало бы экономически рентабельным (Sijtsma, de Swaaf, 2004; Ward, Singh, 2005; Mendes et al., 2009). В связи с высокой стоимостью промышленные культуры микроводорослей (*Chaetoceros*, *Isochrysis*, *Nannochloropsis*, *Pavlova* и *Phaeodactylum*) используются в основном только как живой корм для зоопланктона и личинок рыб (Khozin-Goldberg et al., 2011).

Действительно, согласно теоретическим расчётам, при использовании плоских биореакторов в промышленном масштабе (площадь 100 га, общий объём 57 700 м³) в стране с большим количеством тёплых и солнечных дней (Испания) при годовой продуктивности 12170 т сухой массы микроводорослей на 100 га с содержанием в них ЭПК и ДГК 6% от сухой массы стоимость 1 кг ЭПК+ДГК может составить 19.5 \$ США (Chauton et al., 2015). В стране с менее благоприятным климатом (Нидерланды) стоимость 1 кг ПНЖК составит уже 73.9 \$ США (Chauton et al., 2015). Очевидно, что для большей части территории России рентабельность промышленного культивирования микроводорослей будет еще ниже. По самым оптимистическим расчётам, если станет возможным создать высокопродуктивные штаммы и далее оптимизировать технологии их культивирования и сбора, используя благоприятный климат и сточные воды, стоимость может быть снижена до 11 \$ США, что будет всё равно выше самой высокой цены на ЭПК+ДГК в рыбьем жире, составляющей 8 \$ США за 1 кг (Chauton et al., 2015).

Производственный потенциал гетеротрофных микроорганизмов, таких как раустохитриды *Schi-*

zochytrium sp. и другие, существенно выше, чем автотрофных микроводорослей. Однако производимые ими в биореакторах ПНЖК (преимущественно ДГК) также имеют слишком высокую стоимость и в основном используются в качестве добавок в молочные смеси для грудных детей (Sijtsma, de Swaaf, 2004). Таким образом, в глобальном масштабе получение ПНЖК из промышленных культур микроводорослей и гетеротрофных микроорганизмов не сможет удовлетворить потребности в них аквакультуры и, соответственно, человека (Turchini et al., 2009, 2011; Tocher, 2015).

ВЫВОДЫ

1. Для преодоления глобального дефицита ЭПК и ДГК в рационе человека за счёт развития аквакультуры необходимо превратить выращиваемую рыбу из потребителя этих ПНЖК, получаемых из достигших верхнего предела промысловых уловов, в их производителя.

2. Превращение аквакультуры из потребителя в производителя ЭПК и ДГК может быть достигнуто путём частичной замены рыбьего жира в кормах аквакультуры на растительное масло, содержащее АЛК, из которой рыба будет синтезировать длинноцепочечные ПНЖК.

3. Аквакультура должна производить рыбу, обладающую высокой питательной ценностью для человека, т.е. способную реально обеспечить необходимую суточную дозу 0.5–1.0 г ЭПК+ДГК, рекомендованную Всемирной организацией здравоохранения. Данному критерию отвечает рыба, содержащая в мышцах не менее 2.5 мг ЭПК+ДГК/г сырой массы, что характерно в основном для лососёвых.

4. По предварительным расчётам, при уровне ЭПК+ДГК > 2.9 мг/г в корме радужной форели и атлантического лосося товарная продукция содержит меньше этих веществ, чем расходуется на её производство.

5. Частичная замена рыбьего жира маслом наземных сельскохозяйственных растений в кормах аквакультуры потенциально позволяет обеспечить как высокий уровень ПНЖК в товарной рыбе, так и высокую скорость роста рыб.

6. Наряду с заменой рыбьего жира растительным маслом возможным способом превращения аквакультуры в производителя ПНЖК является частичная замена рыбной муки в кормах мукой из наземных беспозвоночных, содержащих ЭПК. По имеющимся данным, одним из наиболее перспективных объектов для производства кормовой муки для аквакультуры может служить малощетинковый червь *E. albidus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) за замечания и рекомендации, способствовавшие улучшению рукописи, и А.Г. Дегерменджи (ИБФ СО РАН) за советы по расчёту эффективности использования ПНЖК в аквакультуре.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, темы № 51.1.1 и FSRZ-2020-0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ивлев В.С. 1939. Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. Т. 18. № 2. С. 315–326.

Ивлев В.С., Протасов А.А. 1947. Получение живого корма для массового рыборазведения // Рыб. хоз-во. № 4. С. 41–42.

Ивлева И.В. 1969. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. М.: Наука, 171 с.

Ушакова Н.А., Пономарев С.В., Федоровых Ю.В. и др. 2020. Физиологические основы питательной ценности концентрата личинок *Hermetia illucens* в рационе рыб // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 293–300.

Adkins Y., Kelley D.S. 2010. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids // J. Nutr. Biochem. V. 21. P. 781–792. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2009.12.004>

Ansorena D., Guembe A., Mendizabal T., Astiasaran I. 2010. Effect of fish and oil nature on frying process and nutritional product quality // J. Food Sci. V. 75. P. H62–H67. <https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2009.01472.x>

Artamonova V.S., Makhrov A.A., Gladyshev M.I. et al. 2020. Polyunsaturated fatty acid content in muscle tissue is associated with the duration of embryo development in salmonoid fishes (Salmonoidei) // Dokl. Biochem. Biophys. V. 491. P. 113–116. <https://doi.org/10.1134/S1607672920020039>

Aziz N.A., Azlan A., Ismail A. et al. 2013. Quantitative determination of fatty acids in marine fish and shellfish from warm water of straits of Malacca for nutraceutical purposes // BioMed Res. Int. Article ID 284329, 12 p. <https://doi.org/10.1155/2013/284329>

Barroso F.G., de Haro C., Sanchez-Muros M.-J. et al. 2014. The potential of various insect species for use as food for fish // Aquaculture. V. 422–423. P. 193–201. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.12.024>

Belghit I., Liland N.S., Gjesdal P. et al. 2019. Black soldier fly larvae meal can replace fish meal in diets of sea-water phase Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Ibid. V. 503. P. 609–619. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.12.032>

Bell J.G., Pratoomyot J., Strachan F. et al. 2010. Growth, flesh adiposity and fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) families with contrasting flesh adiposity: effects of replacement of dietary fish oil with vegetable oils // Ibid. V. 306. P. 225–232. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.05.021>

Bell M.V., Tocher D.R. 2009. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N. Y.: Springer. P. 211–236.

Betancor M.B., Sprague M., Sayanova O. et al. 2015. Evaluation of a high-EPA oil from transgenic *Camelina sativa* in feeds for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): effects on tissue fatty acid composition, histology and gene expression // Aquaculture. V. 444. P. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.03.020>

Betancor M.B., Sprague M., Sayanova O. et al. 2016. Nutritional evaluation of an EPA-DHA oil from transgenic *Camelina sativa* in feeds for post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // PLoS ONE. V. 11. № 7. Article e0159934. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159934>

Broughton K.S., Johnson C.S., Pace B.K. et al. 1997. Reduced asthma symptoms with n-3 fatty acid ingestion are related to 5-series leukotriene production // Amer. J. Clin. Nutr. V. 65. P. 1011–1017.

Calder P.C. 2018. Very long-chain n-3 fatty acids and human health: fact, fiction and the future // Proc. Nutr. Soc. V. 77. P. 52–72. <https://doi.org/10.1017/S0029665117003950>

Campos I., Matos E., Maia M.R.G. et al. 2019. Partial and total replacement of fish oil by poultry fat in diets for European seabass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles: effects on nutrient utilization, growth performance, tissue composition and lipid metabolism // Aquaculture. V. 502. P. 107–120.

Carvalho M., Peres H., Saleh R. et al. 2018. Dietary requirement for n-3 long-chain polyunsaturated fatty acids for fast growth of meagre (*Argyrosomus regius*, Asso 1801) fingerlings // Ibid. V. 488. P. 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.12.004>

Casula M., Soranna D., Catapano A.L., Corrao G. 2013. Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes: a meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials // Atheroscler. Suppl. V. 14. P. 243–251.

Chauton M.S., Reitana K.I., Norsker N.H. et al. 2015. A techno-economic analysis of industrial production of marine microalgae as a source of EPA and DHA-rich raw material for aquafeed: research challenges and possibilities // Aquaculture. V. 436. P. 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.038>

Chen C., Chen J., Wang S. et al. 2017. Effects of different dietary ratios of linolenic to linoleic acids or docosahexaenoic to eicosapentaenoic acids on the growth and immune indices in grouper, *Epinephelus coioides* // Ibid. V. 473. P. 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.02.010>

Chen C., Guan W., Xie Q. et al. 2018. n-3 essential fatty acids in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: bioconverting LNA to DHA is relatively efficient and the LC-PUFA biosynthetic pathway is substrate limited in juvenile fish // Ibid. V. 495. P. 513–522. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.06.023>

Cheung L.K.Y., Tomita H., Takemori T. 2016. Mechanisms of docosahexaenoic and eicosapentaenoic acid loss from Pacific saury and comparison of their retention rates after various cooking methods // J. Food Sci. V. 81. P. C1899–C1907. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.13367>

- Cladis D.P., Kleiner A.C., Freiser H.H., Santerre C.R.* 2014. Fatty acid profiles of commercially available finfish fillets in the United States // *Lipids*. V. 49. P. 1005–1018. <https://doi.org/10.1007/s11745-014-3932-5>
- Codabaccus B.M., Carter C.G., Bridle A.R., Nichols P.D.* 2012. The “n-3 LC-PUFA sparing effect” of modified dietary n-3 LC-PUFA content and DHA to EPA ratio in Atlantic salmon smolt // *Aquaculture*. V. 356–357. P. 135–140. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.05.024>
- Damude H.G., Kinney A.J.* 2007. Engineering oilseed plants for a sustainable, land-based source of long chain polyunsaturated fatty acids // *Lipids*. V. 42. P. 179–185. <https://doi.org/10.1007/s11745-007-3049-1>
- Davis B.C., Kris-Etherton P.M.* 2003. Achieving optimal essential fatty acid status in vegetarians: current knowledge and practical implications // *Amer. J. Clin. Nutr.* V. 78. Suppl. P. 640S–646S.
- De Silva S.S.* 2012. Aquaculture: a newly emergent food production sector—and perspectives of its impacts on biodiversity and conservation // *Biodivers. Conserv.* V. 21. P. 3187–3220. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0360-9>
- Emery A.F., Norambuena F., Trushenski J., Turchini G.M.* 2016. Uncoupling of EPA and DHA in fish nutrition: dietary demand is limited in Atlantic salmon and effectively met by DHA alone // *Lipids*. V. 51. P. 399–412. <https://doi.org/10.1007/s11745-016-4136-y>
- Fairchild E.A., Bergman A.M., Trushenski J.T.* 2017. Production and nutritional composition of white worms *Enchytraeus albidus* fed different low-cost feeds // *Aquaculture*. V. 481. P. 16–24. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.08.019>
- Fawole F.J., Adeoye A.A., Tihamiyu L.O. et al.* 2020. Substituting fishmeal with *Hermetia illucens* in the diets of African catfish (*Clarias gariepinus*): effects on growth, nutrient utilization, haematophysiological response, and oxidative stress biomarker // *Ibid.* V. 518. 734849. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734849>
- Fayet-Moore F., Baghurst K., Meyer B.J.* 2015. Four models including fish, seafood, red meat and enriched foods to achieve Australian dietary recommendations for n-3 LCP-PUFA for all life-stages // *Nutrients*. V. 7. № 10. P. 8602–8614.
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N.* 2019. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // *Biomolecules*. V. 9. P. 485. <https://doi.org/10.3390/biom9090485>
- Gladyshev M.I., Arts M.T., Sushchik N.N.* 2009. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // *Lipids in aquatic ecosystems* / Eds. Arts M.T. et al. N.Y.: Springer. P. 179–209.
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V. et al.* 2011. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // *Oecologia*. V. 165. P. 521–531. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1843-6>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N.* 2013. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins Other Lipid Mediat.* V. 107. P. 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.prostaglandins.2013.03.002>
- Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Gubanenko G.A. et al.* 2015. Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: An alternative to fish? // *Eur. J. Lipid. Sci. Tech.* V. 117. P. 1417–1421. <https://doi.org/10.1002/ejlt.201400449>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. et al.* 2017. Fatty acid composition and contents of seven commercial fish species of genus *Coregonus* from Russian Subarctic water bodies // *Lipids*. V. 52. P. 1033–1044. <https://doi.org/10.1007/s11745-017-4304-8>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Tolomeev A.P., Dgebuadze Y.Y.* 2018a. Meta-analysis of factors associated with omega-3 fatty acid contents of wild fish // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 28. P. 277–299. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9511-0>
- Gladyshev M.I., Glushchenko L.A., Makhutova O.N. et al.* 2018b. Comparative analysis of content of omega-3 polyunsaturated fatty acids in food and muscle tissue of fish from aquaculture and natural habitats // *Contemp. Probl. Ecol.* V. 11. P.297–308. <https://doi.org/10.1134/S199542551803006X>
- Gregory M.K., Collins R.O., Tocher D.R. et al.* 2016. Nutritional regulation of long-chain PUFA biosynthetic genes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Brit. J. Nutr.* V. 115. P. 1721–1729. <https://doi.org/10.1017/S0007114516000830>
- Harris W.S., Mozaffarian D., Lefevre M. et al.* 2009. Towards establishing dietary reference intakes for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids // *J. Nutr.* V. 139. P. 804S–819S.
- Henriques J., Dick J.R., Tocher D.R., Bell J.G.* 2014. Nutritional quality of salmon products available from major retailers in the UK: content and composition of n-3 long-chain PUFA // *Brit. J. Nutr.* V. 112. P. 964–975. <https://doi.org/10.3945/jn.108.101329>
- Hundt M., Bruggemann J., Grote B. et al.* 2015. Fatty acid composition of *Turbatrix acetii* and its use in feeding regimes of *Coregonus maraena* (Bloch, 1779): is it really a suitable alternative to *Artemia* nauplii? // *J. Appl. Ichthyol.* V. 31. P. 343–348. <https://doi.org/10.1111/jai.12668>
- Iaconisi V., Bonelli A., Pupino R. et al.* 2018. Mealworm as dietary protein source for rainbow trout: Body and fillet quality traits // *Aquaculture*. V. 484. P. 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.11.034>
- Ishikawa A., Kabeya N., Ikeya K. et al.* 2019. A key metabolic gene for recurrent freshwater colonization and radiation in fishes // *Science*. V. 364. P. 886–889.
- Kang X., Bai Y., Sun G. et al.* 2010. Molecular cloning, characterization, and expression analysis of chicken Δ -6 desaturase // *Asian-Austral. J. Anim. Sci.* V. 23. P. 116–121.
- Khalili Tilami S., Sampels S., Zajic T. et al.* 2018. Nutritional value of several commercially important river fish species from the Czech Republic // *PeerJ*. V. 6. Article e5729. <https://doi.org/10.7717/peerj.5729>
- Khozin-Goldberg I., Iskandarov U., Cohen Z.* 2011. LC-PUFA from photosynthetic microalgae: occurrence, biosynthesis, and prospects in biotechnology // *Appl. Microbiol.*

- Biotechn. V. 91. P. 905–915.
<https://doi.org/10.1007/s00253-011-3441-x>
- Kouba M., Mouroi J.* 2011. A review of nutritional effects on fat composition of animal products with special emphasis on n-3 polyunsaturated fatty acids // *Biochimie*. V. 93. P. 13–17.
<https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2008.03.029>
- Kris-Etherton P.M., Harris W.S., Appel L.J.* 2002. Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease // *Circulation*. V. 106. P. 2747–2757.
<https://doi.org/10.1161/01.CIR.0000038493.65177.94>
- Kris-Etherton P.M., Grieger J.A., Etherton T.D.* 2009. Dietary reference intakes for DHA and EPA // *Prostaglandins Leukot. Essent. Fat. Acids*. V. 81. P. 99–104.
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2009.05.011>
- Kumlu M., Beksari A., Eroldogan O.T. et al.* 2018. DHA enrichment of the red earthworm *Eisenia fetida* for improving its potential as dietary source for aquaculture // *Aquaculture*. V. 496. P. 10–18.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.005>
- Lauritzen L., Hansen H.S., Jorgensen M.H., Michaelsen K.F.* 2001. The essentiality of long chain n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // *Prog. Lipid Res.* V. 40. P. 1–94.
- Leaver M.J., Taggart J.B., Villeneuve L. et al.* 2011. Heritability and mechanisms of n-3 long chain polyunsaturated fatty acid deposition in the flesh of Atlantic salmon // *Comp. Biochem. Phys.* V. 6D. P. 62–69.
<https://doi.org/10.1016/j.cbd.2010.04.002>
- Lima B.T.M., Takahashi N.S., Tabata Y.A. et al.* 2019. Balanced omega-3 and -6 vegetable oil of Amazonian sacha inchi act as LC-PUFA precursors in rainbow trout juveniles: Effects on growth and fatty acid biosynthesis // *Aquaculture*. V. 509. P. 236–245.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.05.004>
- McNamara R.K., Carlson S.E.* 2006. Role of omega-3 fatty acids in brain development and function: potential implications for the pathogenesis and prevention of psychopathology // *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids*. V. 75. P. 329–349.
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2006.07.010>
- Mendes A., Reis A., Vasconcelos R. et al.* 2009. *Cryptocodinium cohnii* with emphasis on DHA production: a review // *J. Appl. Phycol.* V. 21. P. 199–214.
<https://doi.org/10.1007/s10811-008-9351-3>
- Menzel R., Geweiler D., Sass A. et al.* 2018. Nematodes as important source for omega-3 long-chain fatty acids in the soil food web and the impact in nutrition for higher trophic levels // *Front. Ecol. Evol.* V. 6. P. 96.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00096>
- Menzel R., von Chrzanowski H., Tonat T. et al.* 2019. Presence or absence? Primary structure, regioselectivity and evolution of $\Delta 12/\omega 3$ fatty acid desaturases in nematodes // *Biochim. Biophys. Acta Mol. Cell Biol. Lipids*. V. 1864. № 9. P. 1194–1205.
<https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2019.05.001>
- Mock T.S., Francis D.S., Jago M.K. et al.* 2019. Altered levels of shorter vs long-chain omega-3 fatty acids in commercial diets for market-sized Atlantic salmon reared in seawater – effects on fatty acid composition, metabolism and product quality // *Aquaculture*. V. 499. P. 167–177.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.09.020>
- Monteiro M., Matos E., Ramos R. et al.* 2018. A blend of land animal fats can replace up to 75% fish oil without affecting growth and nutrient utilization of European seabass // *Ibid.* V. 487. P. 22–31.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.12.043>
- Nagasaka R., Gagnon C., Swist E. et al.* 2014. EPA and DHA status of South Asian and white Canadians living in the National Capital Region of Canada // *Lipids*. V. 49. P. 1057–1069.
<https://doi.org/10.1007/s11745-014-3942-3>
- Norris P.C., Dennis E.A.* 2012. Omega-3 fatty acids cause dramatic changes in TLR4 and purinergic eicosanoid signaling // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 109. P. 8517–8522.
- Olsen R.E., Henderson R.J., McAndrew B.J.* 1990. The conversion of linoleic acid and linolenic acid to longer chain polyunsaturated fatty acids by *Tilapia (Oreochromis nilotica) in vivo* // *Fish Physiol. Biochem.* V. 8. P. 261–270.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1200189109>
- Paulino R.R., Pereira R.T., Fontes T.V. et al.* 2018. Optimal dietary linoleic acid to linolenic acid ratio improved fatty acid profile of the juvenile tambaqui (*Colossoma macropomum*) // *Aquaculture*. V. 488. P. 9–16.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.01.014>
- Pauly D., Christensen V., Guenette S. et al.* 2002. Towards sustainability in world fisheries // *Nature*. V. 418. P. 689–695.
<https://doi.org/10.1038/nature01017>
- Pereira R., Basto A., Conde-Sieira M. et al.* 2019. Growth performance and nutrient utilisation of Senegalese sole fed vegetable oils in plant protein-rich diets from juvenile to market size // *Aquaculture*. V. 511. 734229.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734229>
- Perez-Velazquez M., Gatlin III D.M., Gonzalez-Felix M.L. et al.* 2019. Effect of fishmeal and fish oil replacement by algal meals on biological performance and fatty acid profile of hybrid striped bass (*Morone chrysops* ♀ × *M. saxatilis* ♂) // *Ibid.* V. 507. P. 83–90.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.04.011>
- Pettersson A., Pickova J., Brannas E.* 2010. Swimming performance at different temperatures and fatty acid composition of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) fed palm and rapeseed oils // *Ibid.* V. 300. P. 176–181.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.01.017>
- Phang M., Lazarus S., Wood L.G., Garg M.* 2011. Diet and thrombosis risk: nutrients for prevention of thrombotic disease // *Semin. Thromb. Hemost.* V. 37. P. 199–208.
- Plourde M., Cunnane S.C.* 2007. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: implications for their dietary essentiality and use as supplements // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* V. 32. P. 619–634.
<https://doi.org/10.1055/s-0031-1273084>
- Qian C., Hart B., Colombo S.M.* 2020. Re-evaluating the dietary requirement of EPA and DHA for Atlantic salmon in freshwater // *Aquaculture*. V. 518. Article 734870.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734870>
- Robert S.S.* 2006. Production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition // *Mar. Biotechnol.* V. 8. P. 103–109.
<https://doi.org/10.1007/s10126-005-5142-x>
- Rombenso A.N., Trushenski J.T., Jirsa D., Drawbridge M.* 2016. Docosahexaenoic acid (DHA) and arachidonic acid (ARA) are essential to meet LC-PUFA requirements of ju-

- venile California yellowtail (*Seriola dorsalis*) // *Aquaculture*. V. 463. P. 123–134.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.05.004>
- Ruffle B., Burmaster D.E., Anderson P.D., Gordon H.D. 1994. Lognormal distributions for fish consumption by the general U.S. population // *Risk Anal*. V. 14. P. 395–404.
- Ruiz-Lopez N., Sayanova O., Napier J.A., Haslam R.P. 2012. Metabolic engineering of the omega-3 long chain polyunsaturated fatty acid biosynthetic pathway into transgenic plants // *J. Exp. Bot*. V. 63. P. 2397–2410.
<https://doi.org/10.1093/jxb/err454>
- Salini M., Irvin S., Bourne N. et al. 2015. Marginal efficiencies of long chain-polyunsaturated fatty acid use by barramundi (*Lates calcarifer*) when fed diets with varying blends of fish oil and poultry fat // *Aquaculture*. V. 449. P. 48–57.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.02.027>
- Sampedro L., Jeannotte R., Whalen J.K. 2006. Trophic transfer of fatty acids from gut microbiota to the earthworm *Lumbricus terrestris* L. // *Soil Biol. Biochem*. V. 38. P. 2188–2198.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.02.001>
- SanGiovanni J.P., Chew E.Y. 2005. The role of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in health and disease of the retina // *Prog. Retin. Eye Res*. V. 24. P. 87–138.
- Sargent J., Bell G., McEvoy L. et al. 1999. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture*. V. 177. P. 191–199.
<https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2004.06.002>
- Sayanova O.V., Napier J.A. 2004. Eicosapentaenoic acid: biosynthetic routes and the potential for synthesis in transgenic plants // *Phytochemistry*. V. 65. P. 147–158. .
- Sayanova O., Haslam R., Guschina I. et al. 2006. A bifunctional $\Delta 12$, $\Delta 15$ -desaturase from *Acanthamoeba castellanii* directs the synthesis of highly unusual n-1 series unsaturated fatty acids // *J. Biol. Chem*. V. 281. P. 36533–36541.
- Shepherd C.J., Jackson A.J. 2013. Global fishmeal and fish-oil supply: inputs, outputs and markets // *J. Fish Biol*. V. 83. P. 1046–1066.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12224>
- Sijtsma L., de Swaaf M.E. 2004. Biotechnological production and applications of the ω -3 polyunsaturated fatty acid docosahexaenoic acid // *Appl. Microbiol. Biotechnol*. V. 64. P. 146–153.
<https://doi.org/10.1007/s00253-003-1525-y>
- Simopoulos A.P. 2000. Human requirement for n-3 polyunsaturated fatty acids // *Poultry Sci*. V. 79. P. 961–970.
- Sprague M., Dick J.R., Tocher D.R. 2016. Impact of sustainable feeds on omega-3 long-chain fatty acid levels in farmed Atlantic salmon, 2006–2015 // *Sci. Rept*. V. 6. 21892.
<https://doi.org/10.1038/srep21892>
- Stone D.A.J., Oliveira A.C.M., Plante S. et al. 2011. Enhancing highly unsaturated omega-3 fatty acids in phase-fed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using Alaskan fish oils // *Aquacult. Nutr*. V. 17. P. E501–E510.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2010.00790.x>
- Sushchik N.N., Rudchenko A.E., Gladyshev M.I. 2017. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fish. Res*. V. 187. P. 178–187.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.11.016>
- Sushchik N.N., Zuev I.V., Kalachova G.S. et al. 2018. Content of highly unsaturated fatty acids in fish from rivers of contrasting temperature // *River Res. Appl*. V. 34. P. 565–574.
<https://doi.org/10.1002/rra.3286>
- Sushchik N.N., Makhutova O.N., Rudchenko A.E. et al. 2020. Comparison of fatty acid contents in major lipid classes of seven salmonid species from Siberian Arctic lakes // *Biomolecules*. V. 10. P. 419.
<https://doi.org/10.3390/biom10030419>
- Tacon A.G.J., Metian M. 2013. Fish matters: importance of aquatic foods in human nutrition and global food supply // *Rev. Fish. Sci*. V. 21. P. 22–38.
<https://doi.org/10.1080/10641262.2012.753405>
- Taipale S.J., Vuorioc K., Strandberg U. et al. 2016. Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption // *Environ. Int*. V. 96. P. 156–166.
<https://doi.org/10.1016/j.envint.2016.08.018>
- Teoh C.Y., Ng W.K. 2016. The implications of substituting dietary fish oil with vegetable oils on the growth performance, fillet fatty acid profile and modulation of the fatty acid elongase, desaturase and oxidation activities of red hybrid tilapia, *Oreochromis* sp. // *Aquaculture*. V. 465. P. 311–322.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.09.023>
- Teoh C.Y., Turchini G.M., Ng W.K. 2011. Genetically improved farmed Nile tilapia and red hybrid tilapia showed differences in fatty acid metabolism when fed diets with added fish oil or a vegetable oil blend // *Ibid*. V. 312. P. 126–136.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.12.018>
- Thanuthong T., Francis D.S., Senadheera S.D. et al. 2011a. Fish oil replacement in rainbow trout diets and total dietary PUFA content: I. Effects on feed efficiency, fat deposition and the efficiency of a finishing strategy // *Ibid*. V. 320. P. 82–90.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.08.007>
- Thanuthong T., Francis D.S., Manickam E. et al. 2011b. Fish oil replacement in rainbow trout diets and total dietary PUFA content: II. Effects on fatty acid metabolism and *in vivo* fatty acid bioconversion // *Ibid*. V. 322–323. P. 99–108.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.09.026>
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Rev. Fish. Sci*. V. 11. P. 107–184.
- Tocher D.R. 2015. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective // *Aquaculture*. V. 449. P. 94–107.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.01.010>
- Tocher D.R., Betancor M.B., Sprague M. et al. 2019. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids, EPA and DHA: bridging the gap between supply and demand // *Nutrients*. V. 11. P. 89.
<https://doi.org/10.3390/nu11010089>
- Torstensen B.E., Froyland L., Ornsrud R., Lie O. 2004. Tailoring of a cardioprotective muscle fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed vegetable oils // *Food Chem*. V. 87. P. 567–580.
<https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.01.009>
- Trushenski J., Schwarz M., Bergman A. et al. 2012. DHA is essential, EPA appears largely expendable, in meeting the n-3 long-chain polyunsaturated fatty acid requirements of juvenile coho *Rachycentron canadum* // *Aquaculture*. V. 326–329. P. 81–89.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.11.033>

- Turchini G.M., Torstensen B.E., Ng W.K.* 2009. Fish oil replacement in finfish nutrition // *Rev. Aquacult.* V. 1. P. 10–57. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2008.01001.x>
- Turchini G.M., Francis D.S., Keast R.S.J., Sinclair A.J.* 2011. Transforming salmonid aquaculture from a consumer to a producer of long chain omega-3 fatty acids // *Food Chem.* V. 124. P. 609–614. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.06.083>
- Turchini G.M., Hermon K.M., Francis D.S.* 2018. Fatty acids and beyond: fillet nutritional characterisation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed different dietary oil sources // *Aquaculture.* V. 491. P. 391–397. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.11.056>
- Vizcaino-Ochoa V., Lazo J.P., Baron-Sevilla B., Drawbridge M.A.* 2010. The effect of dietary docosahexaenoic acid (DHA) on growth, survival and pigmentation of California halibut *Paralichthys californicus* larvae (Ayres, 1810) // *Ibid.* V. 302. P. 228–234. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.02.022>
- Wall R., Ross R.P., Fitzgerald G.F., Stanton C.* 2010. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // *Nutr. Rev.* V. 68. P. 280–289. <https://doi.org/10.1111/j.1753-4887.2010.00287.x>
- Wang C.-C., Liu W.-B., Huang Y.-Y. et al.* 2020. Dietary DHA affects muscle fiber development by activating AMPK/Sirt1 pathway in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) // *Aquaculture.* V. 518. 734835. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734835>
- Wang S., Monroig O., Tang G. et al.* 2014. Investigating long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in teleost fish: functional characterization of fatty acyl desaturase (Fads2) and Elovl5 elongase in the catadromous species, Japanese eel *Anguilla japonica* // *Ibid.* V. 434. P. 57–65. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.07.016>
- Ward O.P., Singh A.* 2005. Omega-3/6 fatty acids: alternative sources of production // *Process Biochem.* V. 40. P. 3627–3652. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2005.02.020>
- Warren C.E., Davis G.E.* 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish // *The biological basis of freshwater fish production* / Ed. Gerking S.D. London: Blackwell. P. 175–214.
- Wood J.D., Enser M., Fisher A.V. et al.* 2008. Fat deposition, fatty acid composition and meat quality: a review // *Meat Sci.* V. 78. P. 343–358. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2007.07.019>
- Xie D., Liu X., Wang S. et al.* 2018. Effects of dietary LNA/LA ratios on growth performance, fatty acid composition and expression levels of *elov15*, $\Delta 4$ *fad* and $\Delta 6/\Delta 5$ *fad* in the marine teleost *Siganus canaliculatus* // *Aquaculture.* V. 484. P. 309–316. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.08.039>
- You C., Miao S., Lin S. et al.* 2017. Expression of long-chain polyunsaturated fatty acids (LC-PUFA) biosynthesis genes and utilization of fatty acids during early development in rabbitfish *Siganus canaliculatus* // *Ibid.* V. 479. P. 774–779. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.07.028>
- Zakeri M., Kochanian P., Marammazi J.G. et al.* 2011. Effects of dietary n-3 HUFA concentrations on spawning performance and fatty acids composition of broodstock, eggs and larvae in yellowfin sea bream, *Acanthopagrus latus* // *Ibid.* V. 310. 388–394. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.11.009>
- Zarantoniello M., Zimbelli A., Randazzo B. et al.* 2020. Black soldier fly (*Hermetia illucens*) reared on roasted coffee by-product and *Schizochytrium* sp. as a sustainable terrestrial ingredient for aquafeeds production // *Ibid.* V. 518. 734659. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734659>

УДК 597.554.3.591.5

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УКЛЕЙКИ *ALBURNUS ALBURNUS* (CYPRINIDAE) ИЗ ВОДОЁМА-ОХЛАДИТЕЛЯ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ПЕЧОРА

© 2021 г. Р. Р. Рафиков¹, *, Э. И. Бознак¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН – ИБ КомиНЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

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

Поступила в редакцию 06.05.2020 г.

После доработки 07.09.2020 г.

Принята к публикации 08.09.2020 г.

Приведены меристические признаки, данные по линейному росту и питанию уклейки *Alburnus alburnus*, обнаруженной в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС. Выявленные особенности свидетельствуют о формировании новой популяции и подтверждают недавнее проникновение уклейки в бассейн р. Печора.

Ключевые слова: уклейка *Alburnus alburnus*, интродуцент, меристические признаки, рост, питание, бассейн р. Печора.

DOI: 10.31857/S0042875221030115

На сегодняшний день ихтиофауна европейского северо-востока России хорошо описана (Зверева, 1969; Соловкина, 1975; Новоселов, 2000; Биологическое разнообразие ..., 2012; Сидоров, Решетников, 2014), однако её видовой состав продолжает расширяться за счёт новых видов, проникающих на данную территорию в результате саморасселения по гидротехническим сооружениям, целенаправленной или случайной интродукции (Захаров, Бознак, 2011). Одним из таких видов, активно расширяющих свой ареал, является обыкновенная уклейка *Alburnus alburnus*. Её нативный ареал охватывает водоёмы европейской части континента к северу от Альп и Пиренейского п-ова на восток до Уральских гор. На территории России уклейка широко распространена в бассейнах Балтийского, Белого, Каспийского и Чёрного морей (Атлас ..., 2003). В водоёмы Западной Сибири (Обь, Иртыш, Томь) она проникла недавно в результате непреднамеренной интродукции (Бабкина и др., 2013; Интересова, Хакимов, 2015; Интересова, 2016).

Ранее распространение уклейки на европейском северо-востоке России ограничивалось бассейнами рек Северная Двина и Мезень (Берг, 1949; Остроумов, 1954; Атлас ..., 2003). Однако в 2008 г. она была обнаружена в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС, расположенном на правом берегу р. Печора (Бознак, Рафиков, 2018). Надо отметить, что р. Печора не связана гидротехническими сооружениями с бассейнами других рек, что делает невозможным саморасселение рыб из

них. В указанном водохранилище в 1986–1998 гг. выращивали в садках карпа *Cyprinus carpio*, радужную форель *Parasalmo mykiss* и бестера (*Huso huso* × *Acipenser ruthenus*).

Специфический температурный и гидрохимический режим, рыбохозяйственная деятельность человека и общая несбалансированность структуры населения подобных техногенных водоёмов создают предпосылки для появления и натурализации здесь чужеродных видов рыб (Алимов и др., 2004). В результате аварий или нарушений технологии работы рыбоводного хозяйства население водоёма-охладителя Печорской ГРЭС стало пополняться ранее не обитавшими там видами рыб, а благоприятный температурный режим и наличие нерестово-выростных угодий привели к формированию самовоспроизводящейся популяции карпа. Стабильную популяцию образовала и уклейка, появившаяся здесь в результате непреднамеренной интродукции (Бознак, Захаров, 2009; Рафиков 2016). В практике пастбищного и садкового товарного рыбоводства подобные случаи являются обычным явлением (Слынько и др., 2010; Zieba et al., 2010).

Появление новых видов может приводить к интенсификации сукцессий, знание которых необходимо для прогнозирования возможных изменений ихтиофауны отдельных водоёмов и целых речных бассейнов. Исследование особенностей биологии популяций таких интродуцентов позволяет составить представление об адаптации вида к новым условиям обитания.

Цель работы – охарактеризовать морфологические особенности, питание и рост уклейки в популяции, возникшей за пределами её нативного ареала в бассейне Печоры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Водоём-охладитель Печорской ГРЭС был создан в 1984 г. Это мелководное водохранилище наливного типа площадью 574 га; его объём составляет ~30 млн м³. Береговая линия водоёма слабо изрезана, южный берег укреплен бетонными плитами. Температура воды на водосбросе и прилегающей к нему акватории достигает 30–35°C летом и 12–15°C зимой; льдом покрывается не более 30% площади. Период со средней температурой воды выше 10°C длится с середины апреля до конца октября, что на 2 мес. больше, чем в естественных водоёмах данного района.

Выборку уклейки в возрасте 3+ (85 экз., из них для морфометрического анализа и изучения питания использовали 58 экз.) из водоёма-охладителя (65°06'58" с.ш. 57°21'13" в.д.), собрали в июле 2009 г. Для сравнительного анализа в июле 2017 г. взяли выборку уклейки того же возраста (35 экз.) в магистральном русле среднего течения р. Вычегда (61°47'45" с.ш. 51°49'24" в.д., бассейн р. Северная Двина, нативный ареал). Рыб отлавливали поплавочной удочкой и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида.

Обработку материала проводили в лабораторных условиях по стандартным методикам (Правдин, 1966). Из-за отсутствия полового диморфизма по всем исследованным меристическим признакам выборка представлена смешанным по половому составу материалом. При определении числа лучей в плавниках и числа тычинок на 1-й жаберной дуге эти структуры предварительно окрашивали ализариновым красным (Якубовский, 1970). Возраст рыб определяли по чешуе. За годовое кольцо принимали участок прерывистых склеритов, которые просматриваются по всему периметру чешуйки (Дгебуадзе, Чернова, 2009). Ретроспективный анализ роста рыб выполнен методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001).

Статистическая обработка данных проведена с использованием программного пакета PAST 3.25; проверка типа распределения – с помощью критерия Шапиро–Уилка; достоверность различий средних значений признаков в выборках рыб – с помощью критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Величина и диапазон изменчивости меристических признаков уклейки из бассейнов рек Пе-

чора и Вычегда соответствуют её видовым стандартам (Берг, 1949; Атлас ..., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007) (таблица). Рыбы, отловленные в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС, отличаются от особей из р. Вычегда меньшим числом лучей в грудных плавниках, позвонков и чешуй в боковой линии. Число жаберных тычинок и лучей в анальном плавнике у рыб данного водоёма заметно увеличивается.

Число элементов в некоторых скелетных структурах рыб тесно связано с температурой окружающей среды, при которой проходит ранний онтогенез (Ершов, 2003; Павлов, 2007). Возможно, специфический гидрохимический и температурный режим водоёма-охладителя также мог сказаться на наблюдаемом снижении числа элементов в структурах, связанных с метамерией тела. Однако у другого представителя Cyprinidae – обыкновенной верховки *Leucaspius delineatus*, также недавно обнаруженной в охладителе, такого уменьшения числа метамерных элементов не отмечено (Рафиков, 2018).

С другой стороны, среднее число позвонков в популяции отражает наследственную норму реакции, сформировавшуюся в процессе адаптации вида к условиям конкретной локальной ландшафтно-географической зоны. Линейная положительная зависимость числа позвонков от широты местности, отмеченная для многих видов карповых рыб, может быть связана с длительной генетической ассимиляцией фенотипических изменений его ареала (Кожара и др., 1996). Снижение числа элементов в метамерных структурах, отмеченное у особей из водоёма-охладителя Печорской ГРЭС, свидетельствует о формировании здесь локальной популяции уклейки, что, учитывая её ограниченное распространение, говорит о недавнем проникновении вида в бассейн Печоры.

Уклейка в охладителе Печорской ГРЭС существенно опережает по темпу роста рыб из р. Вычегда (часть нативного ареала). Стандартная длина (*SL*) 4-летних особей (3+) в водохранилище варьировала в пределах 87–127 (в среднем 109.4) мм ($n = 85$), в Вычегде – 89–112 (100.4) мм ($n = 35$). Рассчитанная по формуле Леа длина уклейки в водоёме-охладителе превышает таковую в Вычегде к концу 1-го года жизни на 29% (49 против 38 мм), к концу 2-го года – на 24% (77 против 72 мм), к концу 3-го года – на 16% (103 против 89 мм). Описанное увеличение темпа роста может быть результатом более длительного периода нагула рыб в данном водоёме. Однако дисперсия значений длины особей в возрасте 3+ из водоёма-охладителя оказалась в 3.8 раза выше, чем из среднего течения Вычегды (288.6 против 75.5). Такое повышение дисперсии связано с возрастанием в выборке доли быстрорастущих особей, что в свою

Меристические признаки уклеи *Alburnus alburnus* исследованных водоёмов

Признак	Номинативная форма (Атлас ..., 2003)	Водоём-охладитель ГРЭС (бассейн Печоры) (<i>n</i> = 58)	Вычегда (бассейн Северной Двины) (<i>n</i> = 35)	Сравнение выборок из бассейнов Печоры и Вычегды (<i>t_{st}</i>)
<i>ll</i>	42–55	47.8 ± 0.2 44–52	50.7 ± 0.3 48–54	7.8 <i>p</i> < 0.001
<i>D</i>	7–9	7.9 ± 0.1 7–9	7.9 ± 0.1 7–9	Недостаточно
<i>A</i>	14–21	18.5 ± 0.1 16–21	17.4 ± 0.2 15–21	5.2 <i>p</i> < 0.001
<i>V</i>		7.8 ± 0.1 6–9	7.9 ± 0.1 7–8	Недостаточно
<i>P</i>		14.4 ± 0.1 13–16	15.2 ± 0.1 14–17	4.5 <i>p</i> < 0.001
<i>sp.br.</i>	17–22 (25)	21.2 ± 0.2 18–25	19.9 ± 0.3 17–25	3.5 <i>p</i> < 0.001
<i>vert.</i>		42.0 ± 0.1 39–43	42.8 ± 0.1 41–44	4.6 <i>p</i> < 0.001

Примечание. *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *V*, *P* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, брюшном и грудном плавниках; *sp.br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков; над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования признака; *t_{st}* – критерий Стьюдента.

очередь сказывается на увеличении средних показателей, характеризующих темп линейного роста уклеи исследованного водоёма.

В желудочно-кишечных трактах уклеи из водохранилища наиболее часто встречались растительные остатки (100%), ракообразные (63%), имаго двукрылых (63%) и личинки хириноид (50%). Более крупные представители бентоса в питании отсутствовали, за исключением мелких личинок подёнок, отмеченных в кишечнике лишь одной особи. Таким образом, питание уклеи в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС соответствует её пищевой специализации: в большинстве водоёмов основу её рациона составляют планктонные организмы, воздушные насекомые и их водные личинки (Атлас ..., 2003).

На сегодняшний день изучаемый вид в бассейне Печоры отмечен не только в водоёме-охладителе Печорской ГРЭС: 1 экз. уклеи был отловлен в канале, через который происходит сброс излишков воды из водохранилища в магистральное русло реки. Факт её находки здесь свидетельствует о возможности проникновения этого вида в русло Печоры. Спрогнозировать вероятность распространения уклеи в бассейне этой реки за пределами техногенного водоёма сложно. Однако это экологически пластичный вид рыб, который, попав в новые водоёмы, расселился не только по юго-западу Европы (Welcomme, 1988; Vinyoles et al., 2007; Lanzoni et al., 2017) и северу Африки (Kara,

2011), но и активно осваивает реки Западной Сибири (Куликов, 2007; Бабкина и др., 2013; Интересова, 2016).

Таким образом, находка уклеи в водоёмах среднего течения Печоры позволяет расширить её ареал на территории европейского северо-востока России. Проникнув в водоём-охладитель Печорской ГРЭС в конце XX в., этот вид успешно натурализовался и сформировал устойчивую самоподдерживающуюся популяцию. Учитывая высокую пластичность, быстрый рост и разнообразное питание уклеи, нельзя исключить её дальнейшего расселения в другие водоёмы бассейна Печоры.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таёжных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России” № АААА-А17-117112850235-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 436 с.

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 379 с.
- Бабкина И.Б., Петлина А.П., Шестакова А.С. 2013. Морфо-экологические особенности уклейки (*Alburnus alburnus* (L.)) Нижней Томи // Вестн. ТГПУ. Т. 8 (136). С. 61–69.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–925.
- Биологическое разнообразие Республики Коми. 2012 / Под ред. Пономарева В.И., Татарина А.Г. Сыктывкар: Изд-во ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 266 с.
- Бознак Э.И., Захаров А.Б. 2009. Рыбное население индустриального водоема в условиях многофакторного антропогенного воздействия // Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. “Современные проблемы водохранилищ и их водосборов”. Пермь: Изд-во ПермГУ. С. 220–224.
- Бознак Э.И., Рафиков Р.Р. 2018. Фенотипическое разнообразие инвазивной популяции уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) из бассейна р. Печора // Матер. IV Всерос. науч. конф. “Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана”. Вологда: Изд-во ВологГУ. С. 15–20.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности роста рыб. М.: Наука, 279 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 315 с.
- Ершов Н.П. 2003. О географической изменчивости меристических признаков у бельдюги *Zoarces viviparus* (L.) и керчака *Muhocephalus scorpius* (L.) // Вестн. СПГУ. Сер. 3. Биология. № 4. С. 64–72.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2011. Современные изменения рыбного населения крупных рек европейского северо-востока России // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 4. № 1. С. 23–33.
- Зверева О.С. 1969. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 279 с.
- Интересова Е.А. 2016. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 9. № 1. С. 83–100.
- Интересова Е.А., Хакимов Р.М. 2015. К биологии уклейки реки Иня (юг западной Сибири) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 225–227. .
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020101>
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1996. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Там же. Т. 36. № 2. С. 179–194.
- Куликов Е.В. 2007. Возможные последствия для рыбного хозяйства на Иртыше от увеличения забора воды в КНР // Изв. ЧелябинНЦ. Вып. 4. С. 55–58.
- Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 50 с.
- Остроумов Н.А. 1954. Рыбы реки Мезени // Изв. Коми филиала Всесоюз. географ. о-ва. № 2. С. 3–41.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 264 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рафиков Р.Р. 2016. Формирование рыбного населения искусственных водоемов на территории Республики Коми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар.: ИБ КНЦ УрО РАН, 20 с.
- Рафиков Р.Р. 2018. Фенетическое разнообразие популяций верховки обыкновенной *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) крупных речных систем европейского северо-востока России // Вестн. ИБ Коми НЦ УрО РАН. № 1 (203). С. 30–33.
[https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.1\(203\).7](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.1(203).7)
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. 2010. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 3. № 4. С. 74–89.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 168 с.
- Чугунова М.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Якубовский М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Kara H.M. 2011. Freshwater fish diversity in Algeria with emphasis on alien species // Europ. J. Wildlife Res. V. 58. № 1. P. 243–253.
<https://doi.org/10.1007/s10344-011-0570-6>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Publ. Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Lanzoni M., Aschonitis V., Merighi M. et al. 2017. Rinvenimento di una specie alloctona nelle acque interne della Provincia di Ferrara, l'alborella europea *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) // Italian J. Freshwat. Ichthyol. № 4. P. 200–205.
- Vinyoles D., Robalo J.I., de Sostoa A. et al. 2007. Spread of the alien bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Cyprinidae) in the Iberian Peninsula: the role of reservoirs // Graellsia. № 63. P. 101–110.
<https://doi.org/10.3989/GRAELLSIA.2007>
- Welcomme R.L. 1988. International introduction of inland aquatic species // FAO Fish. Tech. Pap. № 294. 318 p.
- Zieba G., Copp G.H., Davies G.D. et al. 2010. Recent releases and dispersal of non-native fishes in England and Wales, with emphasis on sunbleak *Leucaspis delineates* // Aquat. Invasions. V. 5. № 2. P. 155–161.
<https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.2.04>

УДК 597.08

**НИКОГДА НЕ ОТКУСЫВАЙ БОЛЬШЕ,
ЧЕМ МОЖЕШЬ ПРОЖЕВАТЬ: СООБЩЕНИЕ ОБ АМФИХТЕ,
ПОДАВИВШЕМСЯ МОРСКИМ СОМОМ МАДАМАНГО[#]**

© 2021 г. Р. Менезес^{1, *}, Дж. М. Фигейредо-Фильё¹, М. А. Кунья-Нето², Р. С. Роса^{1, 3}

¹Федеральный университет Параиба, Жуан-Песоа, Бразилия

²Федеральный сельский университет полусасушливого региона, Мосоро, Бразилия

³Центр точных наук и природы Федерального университета Параиба, Жуан-Песоа, Бразилия

*E-mail: rafaelmenez@gmail.com

Поступила в редакцию 28.09.2020 г.

После доработки 10.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

Сообщается о смерти от удушья амфихта *Amphichthys cryptocentrus* с участием морского сома Мадаманго *Cathorops spixii*. Морской сом обнаружен в ротовой полости амфихта и, возможно, стал причиной гибели хищника от удушья. Это первое сообщение о том, как амфиخت пытался охотиться за морским сомом и подавился, однако неизвестно, было ли это хищничество случайным или целенаправленным.

Ключевые слова: амфиخت *Amphichthys cryptocentrus*, *Cathorops spixii*, неудачное хищничество, Юго-Западная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875221040111

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ПАМЯТИ АРКАДИЯ ВЛАДИМИРОВИЧА БАЛУШКИНА (14.01.1948–11.02.2021)

DOI: 10.31857/S0042875221040147



В феврале 2021 г. в возрасте 73 лет скоропостижно скончался Аркадий Владимирович Балушкин, учёный с мировым именем, член-корреспондент РАЕН, доктор биологических наук, заведующий лабораторией ихтиологии Зоологического института РАН, член редколлегии журнала “Вопросы ихтиологии”.

А.В. Балушкин родился 14 января 1948 г. в Москве. В детстве с родителями переехал в Пермь, где закончил школу и поступил в Пермский государственный университет. В 1971 г. после окончания биологического факультета ПГУ Аркадий Владимирович поступил в аспирантуру ЗИН РАН. Здесь его научным руководителем на долгие годы стал выдающийся учёный, один из первых в мире исследователей антарктических рыб член-корреспондент АН СССР Анатолий Петрович Андрияшев. В 1975–1977 гг. Аркадий Владимирович работал в лаборатории селекции рыб ГосНИОРХа, а затем вернулся в ЗИН, где в 1978 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему “Морфологические основы систематики и филогении нототений (*Notothenia* Richardson и близкие роды)”. Опубликованная в 1984 г. в России монография по расширенному материалу диссертации принесла А.В. Балушкину международную известность и в 1989–1990 гг. была издана на английском языке в США, Индии и Нидерландах.

Продолжая исследования антарктических рыб, в 1983–1984 гг. Аркадий Владимирович принял участие в экспедиции в Западную Антарктику на научно-поисковом судне “Гижига”. Работа по обобщению полученных в экспедиции, а также накопленных ранее сведений увенчалась написанием им в 1992 г. программной статьи “Классификация, родственные связи и происхождение семейств подотряда нототениоидных рыб (*Notothenioidei*, *Perciformes*)”, опубликованной в журнале “Вопросы ихтиологии”. В 1997 г. Аркадий Владимирович с блеском защитил докторскую диссертацию на тему “Морфология, классификация и эволюция нототениоидных рыб Южного океана”. Обе работы утвердили его высокий статус в международном ихтиологическом сообществе и до настоящего времени не утратили своей актуальности. В 1998 г. Аркадий Владимирович становится заведующим лаборатории ихтиологии ЗИН.

Расширяя область научных интересов, в 1990-е г. Аркадий Владимирович совместно с известным исследователем дальневосточных морей В.В. Фёдоровым работал наблюдателем в трёх рейсах японского промыслового судна “Тора-Мару 58”. Результатом изучения им дальневосточных рыб стала серия статей, посвящённых находкам новых для науки видов и родов липаровых, бельдюговых, глубоководных удильщиков и других групп рыб. В то же время Аркадий Владимирович совместно с сотрудниками лаборатории продолжил исследования антарктических нототениевидных рыб, наиболее значимыми из которых стали описание нового рода *Halaphrites* из семейства *Pseudaphritidae*, работы по систематике и распространению представителей семейств антарктических плосконосовых, антарктических бородатковых и белокровных рыб. В 2011 г. была опубликована его монография “Антарктические плосконосовые”, посвящённая закономерностям морфологической эволюции, филогении, распространения и систематики рыб этого семейства. Помимо этих исследований, он активно занимался разработкой проблем систематики и зоогеографии других представителей антарктической и субантарктической ихтиофауны из семейств глубоководных удильщиков, липарид, муренолипод, конгиоподид и бельдюговых. Он опи-

сал новое семейство Bathylutichthyidae для нового рода *Bathylutichthys*. В последнее время Аркадий Владимирович создал серию Каталогов рыб фондового хранилища лаборатории ихтиологии ЗИН, включающих сведения по коллекциям рыб отрядов Aulopiformes, Mucrophiformes, Esociformes, Percopsiformes, Ophidiiformes, Batrachoidiformes, Lophiiformes и семейств Zoarcidae, Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae.

Научные интересы А.В. Балускина были связаны с изучением проблем сравнительной и эволюционной морфологии, систематики и исторической биогеографии рыб. Он был ведущим в мире экспертом по ихтиофауне Антарктики и специалистом по систематике и биогеографии многих групп рыб Мирового океана. В результате многолетних исследований рыб Южного океана им были заложены основы современной классификации, изучены закономерности эволюционного и исторического становления подотряда нототениевидных рыб. В 2020 г. выдающиеся заслуги А.В. Балускина в области систематики и зоогеографии рыб были отмечены престижной наградой РАН — золотой медалью имени Л.С. Берга.

А.В. Балускин — автор и соавтор четырёх монографий и пяти каталогов, в списке его научных работ свыше 160 статей. Как признание его вклада в ихтиологическую науку и международное сотрудничество учёные разных стран мира назвали в его честь семь новых для науки видов ныне живущих и ископаемых рыб.

Аркадий Владимирович был членом редколлегий журналов “Вопросы ихтиологии”, “Рыболовство и рыбоводство”, “Труды Зоологического института”, “Вестник Пермского университета”. Он участвовал в работе Научного совета РАН по ихтиологии и гидробиологии, был членом учёного и диссертационного советов ЗИН РАН, научного совета “Ихтиологическая комиссия”.

В лице Аркадия Владимировича Балускина современная ихтиология понесла невосполнимую утрату. Яркий, остроумный, жизнерадостный человек, он всегда привлекал к себе и зрелых, и молодых учёных. Именно им, молодым ихтиологам, он уделял в последнее время основное внимание, заботясь о будущем лаборатории. Его жизнь оборвалась внезапно, и он не успел выполнить многое из задуманного. Мы всегда будем помнить его молодым и устремлённым вперёд. Светлая ему память!

О.С. Воскобойникова (ЗИН РАН),

Н.В. Чернова (ЗИН РАН)

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ

А.В. БАЛУШКИНА

1976. Обзор группы видов “*larseni*” рода *Notothenia* Rich. // *Вопр. ихтиологии*. Т. 16. Вып. 1. С. 3–15.

Обзор группы видов “*tesselata*” рода *Notothenia* с описанием нового подвида *N. canina occidentalis* // *Зоогеография и систематика рыб*. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 113–117.

Краткая ревизия нототений (*Notothenia* Richardson и близкие роды) из сем. *Nototheniidae* // Там же. С. 118–134.

1978. Морфологические основы систематики и филогении нототений (*Notothenia* Richardson и близкие роды): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 23 с.

О некоторых закономерностях развития сейсмочувствительной системы и чешуйного покрова в онто- и филогенезе нототений (*Nototheniidae*) // *Морфология, систематика и эволюция животных*. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 45–46.

1979. *Lindbergichthys* (*Nototheniidae*) — новое родовое название для *Lindbergia* Balushkin, 1976 non Riedel, 1959 // *Вопр. ихтиологии*. Т. 19. Вып. 5. С. 930–931.

Об особенностях висцерального скелета нототениевых рыб // *Биология моря*. № 5. С. 70–77 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

1980. Новый вид черной рыбы *Dallia admirabilis* Chereshev sp. n. (*Umbridae*, *Esociformes*) из бассейна реки Амгуэма (Арктическая Чукотка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 20. Вып. 6 (125). С. 800–805 (соавтор: Черешнев И.А.).

1981. О нахождении глубоководных удильщиков (*Melanocetus rossii* sp. n. и *Oneirodes notius*) в море Росса, Антарктика // *Биология моря*. № 2. С. 79–82 (соавтор: Федоров В.В.).

1982. О нахождении представителя рода *Patagonotothen* (*Nototheniidae*) у скал Шаг близ острова Южная Георгия, Антарктика // *Вопр. ихтиологии*. Т. 22. Вып. 4. С. 543–547 (соавтор: Пермитин Ю.Е.).

Систематика рода *Dallia* (*Umbridae*, *Esociformes*) // *Тр. ЗИН АН СССР*. Т. 114. С. 36–56 (соавтор: Черешнев И.А.).

1983. Первое нахождение в водах Антарктики представителя семейства *Cetomimidae* — *Gyrinomiis notius* sp.n. (*Osteichthyes*, *Cetomimiformes*) // *Зоол. журн*. Т. 62. Вып. 5. С. 737–747 (соавтор: Федоров В.В.).

1984. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 142 с.

1985. *Caulophryne pietschi* sp. nov. — новый вид мохнатых удильщиков (сем. *Caulophrynidae*) из нотальных вод юго-западной части Тихого океана //

Вопр. ихтиологии. Т.25. Вып.6. С. 1035–1037 (соавтор В.В. Федоров).

1986. Морфометрическая характеристика зеленой нототении *Gobionotothen gibberifrons* (Lonnberg, 1905) из различных районов Западной Антарктики // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 153. С. 72–75.

Новый вид двулучевых глубоководных удильщиков *Diceratias trilobus* sp.n. (сем. Diceratiidae, Ceratioidei) от Японии // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 5. С. 855–857 (соавтор: Федоров В.В.).

О нахождении чешуеглазки Кемпа *Lepidonotothen kempi* (Norman) (сем. Nototheniidae) у острова Буве (Антарктика) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 153. С. 76–79.

1987. О таксономическом статусе *Gobionotothen angustifrons sandwichensis* (Nybelin, 1947) (Nototheniidae) // Там же. Т. 162. С. 100–107 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

О циркумконтинентальном распространении большеусой бородачки *Pogonophryne macropogon* Eakin (Arte-didraconidae) в Антарктике // Там же. Т. 162. С. 141–144.

Новый вид *Gyiniomimus andriashevi* sp.n. (Osteichthyes: Cetomimidae) из моря Лазарева (Антарктика) // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 1. С. 12–18 (соавторы: Федоров В.В., Трунов И.А.).

О таксономическом статусе *Pseudotrematomus centronotus* (Regan, 1913) (Trematominae, Nototheniidae) // Там же. Т. 27. Вып. 3. С. 355–361 (соавтор: Тараканов Е.А.).

Систематика глубоководных удильщиков рода *Ceratias* // Биология моря. № 5. С. 32–39 (соавтор: Тараканов Е.А.).

1988. О нахождении пяти боковых линий у антарктической рыбы *Psilodraco bieviceps* // Там же. № 6. С. 47–52 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

Новый вид смоляного удильщика *Linophryne digitopogon* sp. n. из юго-восточной Атлантики // Там же. № 6. С. 62–65 (соавтор: Трунов И.А.).

Новый вид жабовидной бородачки *Pogonophryne curtilemma* sp.n. (Artedidraconidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 2. С. 319–322.

О новой находке многошипого ската *Bathyraja multispinis* (Norman) (Condriichthyes, Rajidae) в юго-западной Атлантике // Тр. ЗИН РАН. Т. 181. С. 114–117 (соавтор: Гушин А.В.).

Suborder Notothenioidei. A working list of fishes the world / Ed. D.E. McAllister. Ottawa: National Mus. Canada. P. 1118–1126 (в сокращении: Amer. Zool. 1991. V. 31. P. 96–97).

1989. *Gvozdarus svetovidovi* gen. et sp. n. (Pisces, Nototheniidae) из моря Росса (Антарктика) // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 1. С. 83–88.

Notocetichthys trunovi gen. et sp.n. (Cetomimidae) из моря Лазарева, Антарктика // Вопр. ихтиологии.

Т. 29. Вып. 1. С. 155–157 (соавторы: Федоров В.В., Пэкстон Дж.Р.).

Морфологическое обоснование подсемейства плугаревых рыб (Gymnodraconinae, Bathydraconidae) // Там же. Т. 29. Вып. 4. С. 515–523 (соавторы: Андрияшев А.П., Воскобойникова О.С.).

Morphological bases of the systematics and phylogeny of the nototheniid fishes / Ed. Kothekar V.S. New Delhi-Calcutta: Oxonian Press Pvt. Ltd, 153 p.

Morphological bases of the systematics and phylogeny of the nototheniid fishes. Springfield: Div. Polar Program. US Nat. Sci. Foundation, 153 p.

1990. Morphological bases of the systematics and phylogeny of the nototheniid fishes. Rotterdam: A.A. Balkema Press, 153 p.

Новое семейство коттоидных рыб Bathylutichthyidae fam. n. (Cottoidei, Scorpaeniformes) для глубоководной рыбы *Bathylutichthys taranetzi* gen. et sp. nov. от острова Южная Георгия (Антарктика) // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 185–191 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

Обзор синих нототений рода *Paranotothenia* Balushkin (сем. Nototheniidae) с описанием нового вида // Там же. Т. 30. Вып. 5. С. 752–763.

1991. Обзор зеленых нототений рода *Gobionotothen* Balushkin (сем. Nototheniidae) Антарктики и Субантарктики // Там же. Т. 31. Вып. 4. С. 531–542.

Топография непарных плавников и сходство плосконосых рыб семейства Bathydraconidae (Notothenioidei, Perciformes) // Там же. Т. 31. Вып. 5. С. 1006–1010 (соавтор: Лобанов А.Л.).

Число позвонков у трематомовых рыб (Trematominae, Nototheniidae, Pisces) и правило плеомеризма // Инф. бюл. сов. антаркт. экспедиции. Т. 116. С. 75–85.

1992. Классификация, родственные связи и происхождение семейств нототениоидных рыб подотряда (Notothenioidei, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 2. С. 3–19.

1993. Results of the research cruises of FRV “Walther Herwig” to South America. LXXI. A first record of the Antarctic fish *Lindbergichthys nudifrons* (Lonnberg, 1905) from the Beagle Canal, Tierra del Fuego (Pisces, Perciformes, Nototheniidae) // Archiv für Fischereiwissenschaft. V. 41. № 3. P. 203–210 (coauthor: Stehmann M.F.W.).

Results of the research cruises of FRV “Walther Herwig” to South America. LXXII. *Patagonotothen krefftii* sp. n., a new patagonian notothen from Burdwood Bank, western South Atlantic (Pisces, Perciformes, Nototheniidae) // Ibid. V. 41. № 3. P. 211–221 (coauthor: Stehmann M.F.W.).

Patagonotothen thompsoni sp. n., a new Patagonian notothen from the Strait of Magellan, South America (Pisces, Perciformes, Nototheniidae) // Ibid. V. 41. № 3. P. 223–229.

1994. Ископаемая нототениоидная, а не трескообразная рыба *Proeleginops grandedastmanorum* gen. et sp. nov. (Perciformes, Notothenioidei, Eleginorpsidae) из позднего эоцена острова Симор (Антарктика) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 3. С. 298–307.

1995. Система и филогения антарктических плосконосых рыб семейства Bathydraconidae (Notothenioidei, Perciformes) // Там же. Т. 35. № 2. С. 147–155 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

1996. Сходство белокровных рыб сем. Channichthyidae (Notothenioidei, Perciformes) с замечаниями о видовом составе семейства и описанием нового вида от островов Кергелен // Там же. Т. 36. № 1. С. 5–14.

Новые род и вид липаровой рыбы *Palmoliparis beckeri* (Scorpaeniformes, Liparidae) от северных Курильских островов с замечаниями о филогении семейства // Там же. Т. 36. № 3. С. 293–299.

Строение и эволюция туловищных боковых линий нототениоидных рыб (Notothenioidei, Perciformes) // Там же. Т. 36. № 4. С. 437–447.

Переисследование типовых экземпляров *Notothenia ramsayi* Regan, 1913 (Nototheniidae; Perciformes) и разделение их на два вида: *Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913) и *P. krefftii* (Balushkin et Stehmann, 1993) // Там же. Т. 36 № 4. С. 543–545 (соавтор: Мерретт Н.Р.).

1997. Морфология, классификация и эволюция нототениоидных рыб Южного океана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 52 с.

Topography of unpaired fins with respect to the vertebrae and similarities among icefishes of the family Channichthyidae // Comp. Biochem. Physiol. V. 118A. P. 1079–1081.

1998. Новый вид жабовидной бородатки *Pogonophryne fusca* sp. nova (Arteidraconidae; Notothenioidei) с замечаниями о видовом составе и группах видов рода *Pogonophryne* Regan // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 598–603 (соавтор: Eakin R.).

Морфологическая характеристика и распространение антарктического плосконоса Жанны, *Bathydraco joannae* (Bathydraconidae, Notothenioidei) с описанием молоди от о-ва Кергелен // Там же. Т. 38. № 5. С. 697–700 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

Особенности строения пищеварительного тракта у четырех родов нототениевых рыб (Nototheniidae) // Там же. Т. 38. № 6. С. 810–817 (соавтор: Воронина Е.П.).

Новый вид жабовидной бородатки *Pogonophryne orangeiensis* sp. nova (Arteidraconidae, Notothenioidei) из моря Уэдделла (Антарктика) // Там же. Т. 38. № 6. С. 830–833 (соавтор: Eakin R.).

1999. *Pogonophryne eakini* sp. nova (Arteidraconidae, Notothenioidei, Perciformes) — новый вид

жабовидной бородатки из Антарктики // Там же. Т. 39. № 6. С. 837–840.

2000. Вторая находка перчаточника Беккера *Palmoliparis beckeri* (Liparidae) у северных Курильских островов // Там же. Т. 40. № 1. С. 97–99 (соавтор: Природина В.П.).

Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes) // J. Ichthyol. Suppl. 1. V. 40. P. S74–S109.

A new species of *Pogonophryne* (Pisces: Perciformes: Arteidraconidae) from East Antarctica // Proc. Biol. Soc. Washington. V. 113. № 1. P. 264–268 (coauthor: Eakin R.).

2002. Современные исследования фауны рыб Южного океана // Изв. ЗИН РАН. № 4, 34 с (соавтор: Федоров В.В.).

Дополнения к систематическому списку рыб Южного океана // Там же. № 4. С. 5–22 (соавтор: Федоров В.В.).

Переописание меланоцета Росса *Melanocetus rossi* Balushkin et Fedorov (семейство Melanocetidae) из моря Росса // Там же. № 4. С. 22–30 (соавтор: Федоров В.В.).

Морфологические исследования нототениоидных рыб Южного океана // Там же. № 5, 32 с. (соавторы: Богодист О.Е., Скура К.Э., Терещук О.Ю.).

Общее сходство и особенности эволюции бычковвидных нототений рода *Gobionotothen* Balushkin (Nototheniidae) Южного океана // Там же. № 5. С. 9–17 (соавтор Скура К.Е.).

Halaphritis platycephala (Notothenioidei: Bovichtidae): a new genus and species of temperate icefish from southeastern Australia // Copeia. № 2. P. 433–440 (coauthors: Last P.R., Hutchins J.B.).

2005. Новый вид паркетника *Muraenolepis andriashevi* sp. nova (Muraenolepididae) от южного побережья Африки с замечаниями о таксономическом ранге семейства в системе отряда // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 441–447 (соавтор: Природина В.П.).

Новый вид рода *Cataetux* (Ophidiformes: Bythitidae) с банок Геракла (Южно-Тихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 45. № 4. С. 554–558 (соавтор: Прокофьев А.М.).

Новый вид паркетниковых *Muraenolepis trunovi* sp. nova (Muraenolepididae) из моря Лазарева с переписанием лектотипов *Muraenolepis marmorata* Günther, 1880 и *M. microps* Lönnberg, 1905 // Там же. Т. 45. № 6. С. 725–731 (соавтор: Природина В.П.).

Polyphyly of Scorpaeniformes and Perciformes: new evidence from the study of notothenioid's mitochondrial and nuclear rDNA sequence data // J. Ichthyol. Suppl. 1. V. 45. P. S171–S182 (coauthors: Stan-kovic A., Spalik K., Golik P. et al.).

2006. New records of the rare deep sea anglerfish *Diceratias trilobus* Balushkin and Fedorov (Lophiiformes: Ceratioidei: Diceratiidae) from the Western Pacific and Eastern Indian oceans // *Ibid.* V. 46. Suppl. 1. P. S97–S100 (coauthors: Pietsch T.W., Fedorov V.V.).

2007. Новый вид паркетниковых *Muraenolepis pacifica* sp. nova (Muraenolepididae) с хребта Геракл (южно-тихоокеанское поднятие) // *Вопр. ихтиологии.* Т. 47. № 2. С. 133–138 (соавтор: Природина В.П.).

Новый вид паркетниковых *Muraenolepis kuder-skii* sp. nova (Muraenolepididae) от острова Южная Георгия (море Скотия) // *Там же.* Т. 47. № 6. С. 725–732 (соавтор: Природина В.П.).

2008. Ревизия рода *Genioliparis* Andriashev et Neelov (Liparidae, Scorpaeniformes) с описанием нового вида *G. kafanovi* sp. n. из моря Росса (Антарктика) // *Там же.* Т. 48. № 2. С. 149–157 (соавтор: Воскобойникова О.С.).

Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс Костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Трескообразные (Gadiformes). (Исследования фауны морей. Т. 62 (70)). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 170 с. (соавтор: Природина В.П.).

Diversity, relative abundance, new locality records and population structure of Antarctic demersal fishes from the northern Scotia Arc islands and Bouvetøya // *Polar Biol.* V. 31. № 12. P. 1481–1497 (coauthors: Jones C.D., Anderson M.E., Duhamel G., Eakin R.R.).

2009. О первой находке трёхусого налима *Gaidropsarus pakhorukovi* Shcherbachev (Gaidropsarini, Lotinae, Gadidae) и видовой диагностике *G. pakhorukovi* и *G. parini* Svetovidov // *Вопр. ихтиологии.* Т. 49. № 6. С. 745–751.

2010. *Pogonophryne brevibarbata* sp.n. (Arteidraconidae; Notothenioidei; Perciformes) – новый вид жабовидной бородатки из моря Росса, Антарктика // *Тр. ЗИН РАН.* Т. 314. № 4. С. 381–386 (соавторы: Петров А.Ф., Прутько В.Г.).

Notomuraenobathys microcephala – новый вид паркетниковых (Muraenolepididae: Gadiformes) Южного океана // *Вопр. ихтиологии.* Т. 50. № 2. С. 154–158 (соавтор: Природина В.П.).

Новый вид паркетниковых *Muraenolepis evseenkoi* sp. nova (Muraenolepididae: Gadiformes) из континентальных морей Антарктиды // *Там же.* Т. 50. № 4. С. 437–444 (соавтор: Природина В.П.).

Находки паркетниковой рыбы *Muraenolepis andriashevi* Balushkin et Prirodina, 2005 (Gadiformes: Muraenolepididae) на подводной возвышенности Дискавери (Южная Атлантика) // *Биология моря.* Т. 36. № 2. С. 132–137 (соавтор: Природина В.П.).

2011. Антарктические плосконосые рыбы (Bathdraconidae). (Исследования фауны морей. Т. 65 (73)). СПб.: Наука, 221 с. (соавтор: Воскобойникова О.С.).

Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae // *J. Ichthyol.* V. 51. № 10. P. 950–1034 (coauthors: Sheiko B.A., Fedorov V.V.).

2012. *Volodichthys* gen.nov. – новый род примитивных липаровых рыб (Liparidae: Scorpaeniformes) южного полушария, с описанием нового вида – *V. solovjevae* sp.nov. из моря Содружества (Антарктика) // *Вопр. ихтиологии.* Т. 52. № 1. С. 5–14.

Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei, семейства: Bathymasteridae, Zoarcidae, Cryptacanthodidae, Ptilichthyidae и Zaproridae. Подотряд Icosteioidei, семейство Icosteidae. (Исследования фауны морей. Т. 71 (79)). СПб.: ЗИН РАН, 194 с. (соавторы Б.А. Шейко, В.П. Природина).

Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei, семейства: Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae и Anarhichthyidae. (Исследования фауны морей. Т. 72 (80)). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 135 с. (соавторы: Шейко Б.А., Природина В.П.).

2013. Карликовая бородатка *Pogonophryne minor* sp. n. (Arteidraconidae; Notothenioidei; Perciformes) – новый и один из самых мелких видов автохтонной ихтиофауны окраинных морей Антарктиды // *Вопр. ихтиологии.* Т. 53. № 1. С. 16–21 (соавтор: Сподарева В.В.).

Первые находки малоголового паркетника *Notomuraenobathys microcephalus* (Muraenolepididae: Gadiformes) в Магеллановой Субантарктике с замечаниями об эволюционной истории семейства // *Там же.* Т. 53. № 2. С. 172–180 (соавтор: Природина В.П.).

Новый вид жабовидной бородатки *Pogonophryne favosa* sp. n. (Arteidraconidae; Notothenioidei; Perciformes) из моря Космонавтов (Антарктика) с описанием у бородатковых рыб необычных анатомических структур – надпазушных вздутий (convexitas superaxillaris) // *Там же.* Т. 53. № 5. С. 563–576 (соавтор: Королькова Е.Д.).

Новый вид бородатки рода *Pogonophryne* (Arteidraconidae; Notothenioidei; Perciformes) из глубин моря Росса, Антарктика // *Тр. ЗИН РАН.* Т. 317. № 2. С. 119–124.

Pogonophryne sarmentifera sp. nov. (Arteidraconidae; Notothenioidei; Perciformes) – глубоководный вид антарктических бородаток из моря Росса (Южный океан) // *Там же.* Т. 317. № 3. С. 275–281 (соавтор: Сподарева В.В.).

Pogonophryne skorai sp. n. (Perciformes: Arteidraconidae) – новый вид жабовидной бородатки из пролива Брансфилд и побережья Южных Шет-

ландских островов (Антарктика) // Биология моря. Т. 39. № 3. С. 196–201 (соавтор: Сподарева В.В.).

2014. Описание нового вида жабовидной бородачки рода *Pogonophryne* (Perciformes: Artedidraconidae) из пролива Брансфилд (Антарктика) с ключом для определения видов группы “marmorata” // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 3–8 (соавтор: Сподарева В.В.).

Таксономический статус бычковидных нототений рода *Gobionotothen* Balushkin (Nototheniidae) Кергеленского плато (Южный океан) и правило Джордена // Там же. Т. 54. № 6. С. 627–631.

2015. Мутация “*Dolichobranchiata*” у антарктических рыб семейств бородачковых (Artedidraconidae) и белокровных (Channichthyidae) (Notothenioidei) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 11–17 (соавтор: Николаева Е.А.).

Морфологическая характеристика длиннопёрой бородачки Долло *Dolloidraco longedorsalis* (Artedidraconidae, Notothenioidei) из окраинных морей Антарктиды // Там же. Т. 55. № 5. С. 499–508 (соавтор: Сподарева В.В.).

Новый вид жабовидной бородачки группы “albiripinna” рода *Pogonophryne* (Artedidraconidae) из моря Росса, Антарктика // Там же. Т. 55. № 6. С. 627–635 (соавтор: Сподарева В.В.).

Первая находка *Muraenolepis evseenkoi* Balushkin et Prirodina в море Уэдделла и ключ для определения паркетниковых рыб (Muraenolepididae: Gadiformes) континентальных морей Антарктиды // Там же. Т. 55. № 6. С. 650–654 (соавтор: Природина В.П.).

2016. Систематика антарктических шекорогов рода *Bovichtus* (Perciformes: Bovichtidae) подводных возвышенностей Новозеландской котловины // Там же. Т. 56. № 5. С. 499–507.

Политипия рода *Zanclorhynchus* (Zanclorhynchinae: Congiopodidae): описание нового вида *Z. chereshevi* sp. n. из индоокеанского сектора Антарктики // Там же. Т. 56. № 6. С. 627–634 (соавтор: Жуков М.Ю.).

2017. Новый вид пелагической бельдюги рода *Melanostigma* (Zoarcidae) из Западной Антарктики // Там же. Т. 57. № 2. С. 131–136 (соавтор: Моганова М.В.).

Находки серебряной маяк-рыбы *Phosichthys argenteus* (Phosichthyidae) на подводном хребте Пулковские высоты (южно-центральная Пацифика) // Там же. Т. 57. № 6. С. 627–634.

О целесообразном характере окраски антарктической рыбы *Dolloidraco longedorsalis* (Artedidraconidae; Notothenioidei; Perciformes), живущей там, куда не проникает видимый солнечный свет // Вестн. ПермГУ. Сер. биол. Вып. 4. С. 410–415.

2018. Описание нового подвида *Zanclorhynchus spinifer heracleus* subsp. nov. (Zanclorhynchinae: Congiopodidae) с хребта Геракл (Антарктическо-Юж-

нотихоокеанское поднятие). // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 98–106 (соавтор: Жуков М.Ю.).

Melanostigma kharini sp. nov. (Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 58. № 2. С. 136–143 (соавтор: Моганова М.В.).

2019. *Melanostigma meteori* sp. n. (zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с банки метеор (юго-восточная атлантика) с замечаниями о полимеризации боковых линий тела у бельдюговых рыб // Там же. Т. 59. № 2. С. 127–136 (соавтор: Орловская М.В.).

Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma japonicum* sp. nova (Zoarcidae) от тихоокеанского побережья юга Японии с ключом для определения видов рода из Тихого океана и сопредельных акваторий Индийского и Южного океанов // Там же. Т. 59. № 3. С. 251–256.

Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma thalassium* sp. nova (Zoarcidae) с Китового хребта (юго-восточная Атлантика) и ключ для определения видов рода из Атлантического океана // Там же. Т. 59. № 5. С. 499–506 (соавтор: Орловская М.В.).

Морфологическая характеристика парусной белокровки *Channichthys velifer* (Channichthyidae) островов Кергелен (Южный океан) // Там же. Т. 59. № 6. С. 630–638 (соавтор: Николаева Е.А.).

Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Actinopteri). Надотряд Protacanthopterigii (Esociformes) и надотряд Paracanthopterigii (Percopsiformes, Ophidiiformes, Batrachoidiformes и Lophiiformes). (Исследования фауны морей. Т. 77 (85)). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 76 с. (соавтор: Природина В.П.).

2020. Находки безруких камбал семейства Achirosettidae на подводном хребте Пулковские высоты (Южная Пацифика) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 166–171.

Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma lazarevi* sp. nova (Zoarcidae) из моря Дюрвиля (Южный океан) // Там же. Т. 60. № 5. С. 507–514 (соавтор: Орловская М.В.).

Меланостигма Беллинсгаузена *Melanostigma bellingshauseni* sp. nova. (сем. Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с больших глубин центральной части Кергеленского плато (Южный океан) // Там же. Т. 60. № 6. С. 698–706 (соавтор: Орловская М.В.).

Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Actinopteri). Отряд Аулопообразные (Aulopiformes) и отряд Миктофообразные (Mystophiformes). (Исследования фауны морей. Т. 79 (87)). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 93 с. (соавтор: Природина В.П.).