

УДК 597.556.3.591.5

ВАРИАТИВНОСТЬ РОДИТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ПИНАГОРА *CYCLOPTERUS LUMPUS* (CYCLOPTERIDAE) В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

© 2023 г. Ю. А. Зуев¹, *, С. М. Русяев²

¹Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

²Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – МагаданНИРО, Магадан, Россия

*E-mail: yzuev@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.12.2021 г.

После доработки 06.04.2022 г.

Принята к публикации 06.04.2022 г.

Наиболее специфичной чертой биологии размножения пинагора *Cyclopterus lumpus* является охрана и забота о кладке оплодотворённой икры. Для раскрытия процессов охраны потомства самцом пинагора выполнена количественная оценка распределения элементов его поведения по времени в изменяющихся условиях среды. Выделены четыре типа поведения самца: забота о кладке, оборонительное поведение, локомоция и отдых. Оборонительное поведение наиболее изменчиво и зависит от характеристик агрессора. Показано, что влияние внешних условий на родительское поведение отражается не в изменении отдельных действий, а во времени, потраченном на заботу. В благоприятных условиях действия самца по уходу за кладкой икры образуют повторяющиеся циклы, суммарная длительность которых может достигать 99% всего времени. В неблагоприятных (наличие сильного течения и потенциальных хищников) – длительность циклов снижается до 55%. Описанное влияние факторов среды на поведение пинагора формализовано в алгоритме поведения, который может послужить для моделирования энергетических затрат самца пинагора в период заботы о потомстве.

Ключевые слова: пинагор *Cyclopterus lumpus*, родительское поведение, охрана кладок икры, аэрация икры, оборонительные реакции, влияние условий среды, Баренцево море.

DOI: 10.31857/S0042875223010228, **EDN:** DBCFKE

Пинагор *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae) – бореально-арктический, нестайный вид, обитающий в морях Северной Атлантики, ведущий в нагульный период батипелагический образ жизни (Андрияшев, 1954; Davenport, 1985). В период нереста пинагор образует скопления, что позволяет вести его специализированный промысел.

Однако наиболее специфичной чертой биологии размножения пинагора является родительское поведение – охрана кладки оплодотворённой икры, определяющая высокую выживаемость молоди, что, очевидно, выражается в стабильности пополнения его популяции (Eriksen et al., 2014). Сведения о поведении самцов в этот важный период ограничены (Житенев, 1970; Мочек, 1973; Goulet et al., 1986; Goulet, Green, 1988; Русяев, Зуев, 2005); обычно водолазы наблюдали пинагора *in situ* (на месте), что могло повлиять на естественное поведение рыбы.

Современные технические возможности позволяют добиваться большей объективности на-

блюдений за поведением рыб (Kane et al., 2004; Vanerjee et al., 2021). Наиболее актуальное направление исследований – поведение рыб в естественных условиях (Михеев и др., 2010; Mittelbach et al., 2014; Будаев и др., 2015) – также требует и высокого уровня детализации наблюдений.

Таким образом, недостаточная изученность поведения взрослых особей пинагора определила постановку цели исследования – описать родительское поведение самца этого вида в естественных условиях с использованием автономной видеокамеры, не влияющей на поведение объекта. Дополнительная задача – формализовать в виде алгоритма родительское поведение пинагора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июне–июле 2002 и 2003 гг. на двух участках Мурманского побережья Баренцева моря: в проливе, соединяющем

Таблица 1. Информационные показатели и характеристики условий полученных материалов

Видеозапись, №	Особь, №	Длительность записи, мин	Период от оплодотворения икры, сут	Скорость течения, м/с	Участок	Дата записи
1	1	38.2	7–9	<0.2	Пролив губы Кислая	16.06.2002 г.
2	1	58.6	7–9	>0.4	То же	То же
3	1	43.4	27–29	<0.2	»	06.07.2002 г.
4	2	43.5	4–7	<0.2	»	23.06.2003 г.
5	2	6.8	4–7	>0.4	»	То же
6	3	37.4	2–10	<0.2	Район о-ва Витте	10.07.2002 г.

губу Кислая и губу Ура (69°37'30" с.ш., 33°07'36" в.д.), и в районе о-ва Витте (68°07'54" с.ш., 39°45'24" в.д.).

Изучение поведения пинагора проводили способом непрерывной видеорегистрации с использованием телеуправляемого подводного аппарата ГНОМ (“Подводная робототехника”, Россия), который неподвижно фиксировали на металлическом шесте в 3 м от кладки икры, охраняемой самцом пинагора. Подводное изображение передавалось на монитор компьютера, установленного на берегу. Запись поведения рыбы проводили в различные периоды приливо-отливного цикла. Представление о линейных размерах объектов на дне позволило по движущимся относительно них в воде частицам на видеозаписи определять скорость течения. Суммарная длительность записи, по которой описывали поведение рыбы, составила >9 ч. По этим материалам описаны все варианты оборонительного поведения, а также дана характеристика поведения самца поминутно. Суммарная длительность оцифрованных данных составила 3 ч 31 мин (таблица).

Основную часть наблюдений за поведением самца пинагора вели в проливе, соединяющем губы Кислая и Ура. Самец охранял кладку икры на скальном участке, покрытом корковыми *Lithothamnion* sp. и частично бурыми (*Saccharina latissima*, *Laminaria digitata*, *Desmarestia aculeata*) водорослями, где в приливном цикле скорости течения достигают 0.5–1.0 м/с. У кладки икры наблюдали постоянное перемещение рыб других видов – трески *Gadus morhua* и сайды *Pollachius virens*. В поле зрения камеры регистрировали беспозвоночных животных: брюхоногих моллюсков *Buccinum* sp., *Neptunea despecta*, *Littorina* sp., иглокожих *Asterias rubens*, *Crossaster papposus*, *Echinus esculentus*, *Strongylocentrotus* sp., декаподод *Hyas araneus*, *Pagurus* sp., *Paralithodes camtschaticus*.

Запись поведения рыбы, ухаживающей за кладкой у о-ва Витте, проводили в густых зарослях бурых водорослей (в основном *Saccharina latissima*) (таблица). Заметного течения (>0.2 м/с) здесь не отмечали даже на пиках прилива и отлива. Потенциальные хищники были представлены только некрупной прибрежной треской, которая появ-

лялась всего дважды за период наблюдения. Сезонный прогрев поверхностного слоя воды на востоке Баренцева моря у о-ва Витте наступает несколько позже, чем в губе Ура. Расстояние между этими районами составляет >300 км, поэтому средняя температура поверхности воды между этими районами исследований в период наблюдений отличалась на 2–3°C.

Таким образом, сравнительный анализ поведения самца пинагора по видеозаписям опирался на ярко выраженную контрастность условий, что позволяло лучше выделить закономерности этого процесса. Объектами наблюдения являлись три самца (таблица). В поведении пинагора выделены следующие типы: забота о кладке (аэрация), оборона, отдых, локомоция. Продолжительность каждого типа определяли по хронометражу видеозаписи.

Дополнительная информация о поведении самцов пинагора была получена при визуальном наблюдении водолазов при подсчёте кладок в губе Ара и в устье Кольского залива. В Кольском заливе охраняемые самцом пинагора кладки располагались на расстоянии 1.5 км от устья р. Тулома, на камнях, обросших *Balanus* sp. В среднюю фазу прилива и отлива скорость течения в сложенном камнями канале устьевого участка достигала 2 м/с. В период отлива вода распреснялась вплоть до пресной (в некоторые фазы отлива).

Оценку достоверности различий длительности поведения рыбы в различных условиях проводили непараметрическим аналогом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) – критерием Краскела–Уоллиса (Legendre, Legendre, 2012).

Достоверность различий длительности активности двух выборок проводили непараметрическим аналогом *t*-теста Стьюдента – критерием Манна–Уитни (Legendre, Legendre, 2012). Статистический (R Core Team, 2020) и графический (Wickham, 2009) анализы были реализованы в пакете RStudio и статистическом пакете Past (вер. 4.13) (Hammer et al., 2001).

Для описания циклического поведения самца была написана программа в среде R. Программный алгоритм был создан для считывания длительности непрерывных циклов вида аэрация–

локомоция—аэрация и их составных частей. С использованием данной программы были выбраны наиболее длительные непрерывные циклы поведения и период заданного хронометража с наиболее длительным периодом аэрации в циклах.

Последовательность обычных и повторяющихся действий самца пинагора представили в виде циклического алгоритма с использованием традиционного для этого анализа метода блок-схемы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кладка пинагора с развивающимися эмбрионами во всех трёх случаях представляла собой вытянутое “пятно”, что характерно для этого вида. Самец постоянно перемещался туда-обратно вдоль кладки, поочередно аэрируя изо рта “верхнюю” и “нижнюю” части пятна (Приложение).

При приближении потенциальных хищников самец пинагора переключал внимание на них, не прекращая аэрацию. В периоды сильного течения самца во время аэрации периодически сносило от кладки на расстояние до 1 м. В таких случаях “выдуваемая” пинагором на кладку вода приходилась вне расположения икры. Такое поведение получило название “ошибочная аэрация, или смещённая активность” (Дьюсбери, 1981).

Поведение пинагора по защите кладки от хищников было более варибельным, чем при аэрации, и зависело от размера хищника и типа угрозы (Приложение). Небольших хищников размером <5 см (брюхоногие моллюски, раки отшельники, иглокожие *Buccinum* sp., *Littorina* sp., *A. rubens*, *Strongylocentrotus* sp., *Pagurus* sp.) пинагор уносил от кладки. Среднеразмерных (беспозвоночные с линейными размерами 5–15 см: *Neptunea despecta*, *C. rapposus*, *A. rubens*, *Strongylocentrotus* sp., *E. esculentus*, *H. araneus*, *Pagurus* sp., *P. camtschaticus* – и рыба *G. morhua*, *P. virens* и др.) атаковал на подходе и принуждал к отступлению. Треску и сайду, которые приближались непосредственно к кладке, атаковал всегда, а проплывающих мимо кладки атаковал с расстояния ~2 м. За несколько дней до выклева икры рыбу, проплывающую на некотором удалении от кладки, самец пинагора часто игнорировал.

От крупных хищников и объектов (*P. camtschaticus* с размахом ног >20 см, водолазы) самец прятался. Крабов иногда покусывал сзади, но никогда не атаковал фронтально (Приложение).

В присутствии водолаза активность пинагора в действиях по защите и уходу за кладкой икры значительно падала. Все перемещения он осуществлял значительно ближе к поверхности грунта. Пинагор постоянно “присаживался” у кладки на присоску, что ранее отмечалось исследователями (Житнев, 1970). В таких случаях он обращал меньше внимания на проплывающих мимо рыб.

За весь период видеонаблюдений не было зафиксировано случаев питания пинагора. Собранных им визуально отличимых на видеозаписи беспозвоночных (гастроподы и раки-отшельники) уносил от кладки.

Суммарная длительность однотипных действий на всех записях составила от 15 мин до 1.5 ч. Наибольшее время занимали: аэрация (75.2 мин), локомоция (68.7) и отдых (53.3). Минимальное время занимали активные действия рыбы по обороне кладки (13.6), так как длительность одной её атаки редко превышала 10 с. Только продолжительность покоя у рыбы достоверно отличалась от других типов её поведения (критерий Краскела–Уоллиса: $\chi^2 = 43.79$, $df = 3$, $p < 0.001$).

Продолжительность и условия видеозаписей существенно различались (таблица), поэтому предварительно проверяли вероятность ошибки, которая связана с возможным влиянием отдельных видеозаписей на различия в продолжительности типов поведения. Анализ влияния ошибок показал, что различия в длительности действий не связаны с отдельными видеозаписями (ANOVA: $F = 1.94$, $df = 5$, $Pr(>F) = 0.243$).

Выраженное наличие гидродинамического фактора (течение) на длительность аэрации кладки рыбой не влияет (критерий Манна–Уитни: $W = 4636$, $p = 0.129$). Не обнаружено достоверных различий в длительности аэрации, выполняемой самцом на оба участка кладки ($W = 5648$, $p = 0.744$); в длительности аэрации в начале и в конце ухода за кладкой ($W = 4514$, $p = 0.543$); в длительности аэрации, проводимой двумя рыбами в начале периода ухода за кладкой в сходных условиях пролива губы Кислая ($W = 2934$, $p = 0.356$). Однако достоверные отличия в длительности аэрации отмечены для рыб в кардинально различающихся условиях – в проливе губы Кислая и у о-ва Витте ($W = 6064$, $p < 0.001$).

Достоверно увеличилась длительность ошибочной аэрации ($W = 5.5$, $p = 0.024$) между начальным и завершающим периодами охраны кладки. При наличии выраженного течения достоверно увеличилась длительность отдыха ($W = 625.0$, $p = 0.036$) (рис. 1).

Средняя длительность локомоции рыбы не отличалась для различных местообитаний ($W = 2153$, $p = 0.075$) и для условий с различным течением ($W = 4401$, $p = 0.066$). С увеличением усталости рыбы длительность локомоции достоверно увеличилась ($W = 2788$, $p = 0.041$).

Действия самца пинагора по уходу за кладкой рассматривали как циклический процесс, прерывание которого происходит в момент появления хищников или в период пауз, очевидно, необходимых рыбе для отдыха. При наличии хищников и отсутствии сильного течения (>0.5 м/с) общая длительность циклов у рыбы составляла 44% все-

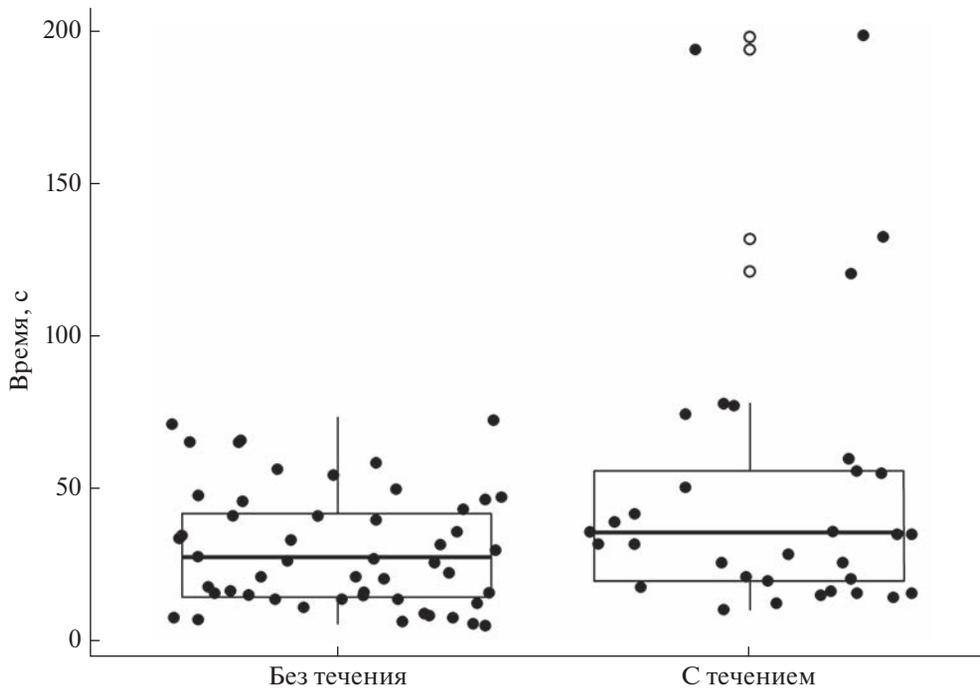


Рис. 1. Длительность отдыха самца пинагора *Cyclopterus lumpus* в период ухода за кладкой икры в разных условиях: (●) – отдельные случаи, (○) – выбросы, (I) – минимальное и максимальное значения; каждый бокс включает три горизонтальные линии, которые обозначают 25, 50 (медиана) и 75% данных.

го времени наблюдений (рис. 2а). При течении и в присутствии потенциальных хищников также достоверно увеличилось время, затрачиваемое рыбой на отдых (см. выше). В этом случае длительность циклов составляла только 29% всего времени (рис. 2б). При отсутствии хищников и течения циклы занимали до 98% всего времени, а при наличии только хищников – 61% (рис. 2в, 2г).

К концу периода заботы о потомстве отмечен даже некоторый рост (в процентном отношении) продолжительности ухаживания самца за кладкой (рис. 2г) по сравнению с такими же условиями – без течения в начале наблюдений (рис. 2а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех наблюдаемых рыб и участков мы отмечали аэрацию, производимую самцом только ртом (“puffing” – по: Goulet et al., 1986). Это визуально отличимое действие, признаком которого является мощное дыхание в момент нахождения рыбы над кладкой. Описанные в литературе способы аэрации пинагором с помощью плавников (Мочек, 1973; Goulet et al., 1986) мы не наблюдали.

Сосредоточенность пинагора на аэрации даже при появлении хищников может быть объяснена отсутствием у этой рыбы выраженного территориального поведения. Территориальность поведения животных, как правило, включает визуальный контроль пространства. Эта особенность хо-

рошо прослеживается, например, у охраняющего икру бурого терпуга (Маркевич, 2011). Однако нерестилища пинагора в основном находятся в поясе бурых водорослей. При исследовании численности нерестующего пинагора в губе Ура (Русяев, 2011) бóльшую часть (~90%) кладок икры пинагора обнаруживали в мощном поясе ламинарии. В таком однородном пространстве визуальный контроль ограничен десятками сантиметров. С этих позиций дальнейший анализ поведения пинагора мы проводили как исключительно объектный, не пространственный.

Крупных хищников самец пинагора никогда не атаковал фронтально. Он не всегда вступает в схватку с крупным или опасным противником: рыба может без сопротивления отступить при приближении водолаза (наши наблюдения) или когда крупные особи *P. camtschaticus* разоряют кладку (Mikkelsen, Pedersen, 2012). Наиболее выраженная реакция рыбы в случаях крайней опасности, отмеченная нами, – принятие угрожающей позы над кладкой, как описано и у Житенева (1970). В ряде случаев при приближении водолаза самец пинагора ретировался. Однако в устьевой части р. Кола (Кольский залив Баренцева моря) пинагор дважды (в разные сезоны) нападал на водолазов, пытаясь вытолкнуть от кладки, – упирался головой в маску (Русяев, Зуев, 2005).

Постоянное присутствие водолаза отчетливо модифицирует поведение рыбы. Возможно, по-

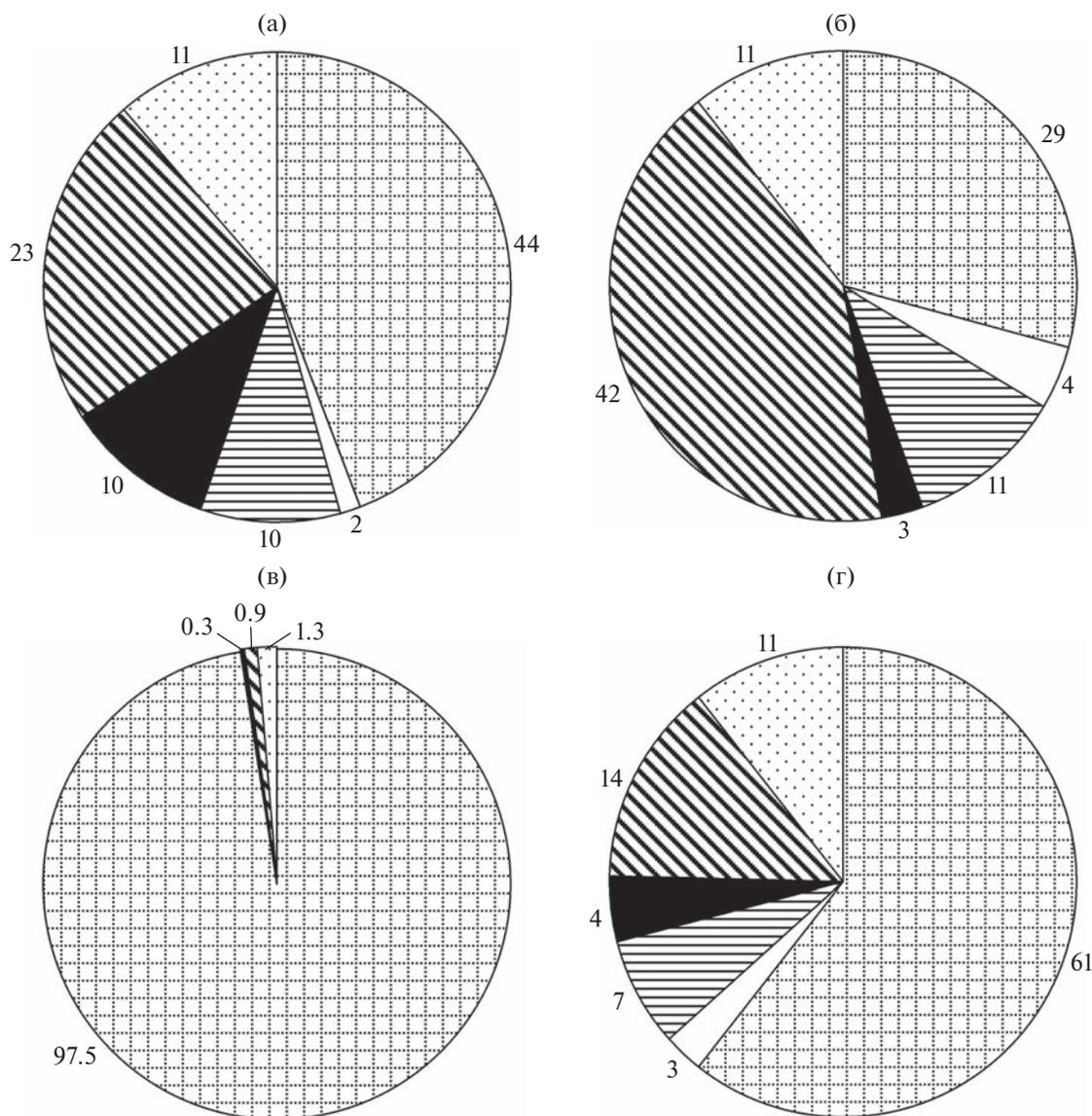


Рис. 2. Бюджеты времени самца пинагора *Cyclopterus lumpus* в период ухода за кладкой икры в различных условиях: а – без течения, б – с течением, в – без хищников и без течения; г – в конце периода ухода, без течения, %: (▨) – циклы, (□) – аэрация–движение, (▤) – единичная аэрация, (■) – атаки, (▩) – отдых, (▧) – локомоция.

этому активность самца, отмеченная в ряде исследований, была невысокой (Житенев, 1970; Goulet et al., 1986). Таким образом, наличие крупного объекта рядом с кладкой могло естественным образом сократить длительность действий по уходу, что отмечено и в работе канадских исследователей (Goulet et al., 1986). По нашим наблюдениям, в присутствии водолазов рыба пыталась быть ближе к грунту и менее активно реагировала на приближение хищников. Напротив, в их отсутствие сайду и треску, приближающихся к кладке, самец пинагора атаковал всегда, за исключением случая, когда он был истощён.

Другим объяснением наблюдаемых различий поведения самца пинагора могут быть существенные отклонения родительского поведения рыб различных частей ареала. Самцы пинагора, обитающие в Северо-Западной Атлантике, демонстрируют дополнительные элементы поведения (Goulet et al., 1986). Это может быть связано с более высоким уровнем агрессивности при нахождении в условиях с большим видовым разнообразием ихтиофауны и, соответственно, с более напряжёнными межвидовыми отношениями. Так, в прибрежных водах Ньюфаундленда зафиксировано 29 видов ихтиофауны (Le Bris, Wroblewski, 2018), а при по-

дробных исследованиях на Мурмане – только 16 (Кудрявцева, 2019).

Наши видеозаписи свидетельствуют, что пинагор в период заботы о кладке не питался. Отсутствие питания самцом пинагора отмечает и Житенев (1970). Мочек (1973), напротив, в садке наблюдал питание беломорских самцов пинагора. Наиболее предпочтительной видится гипотеза о случайном, непостоянном характере питания пинагора. Многолетние данные полевого анализа питания самцов, пойманных сетями на побережье Мурмана (Русяев, Зырянов, 2021), показывают крайне незначительное наполнение желудков самцов. Незначительное или полное отсутствие питания самца пинагора упрощает технический анализ его поведения в период заботы о потомстве и одновременно высвечивает важность учёта редукации энергетических ресурсов организма этой рыбы при изучении поведения.

Ключевые элементы поведения самца пинагора по уходу за кладкой демонстрируют его высокую устойчивость к различным внешним факторам. Очевидно, адаптация к внешнему воздействию для рыбы проявляется в отдельных действиях, в стереотипах поведения, которые, скорее всего, детерминированы наследственной программой заботы о кладке.

Исходя из этих представлений, действия по уходу за кладкой можно рассматривать как циклический процесс. Прерывание цикла у пинагора происходит в любой момент при появлении хищников или в период пауз, видимо, необходимых рыбе для отдыха. В этом случае очевидно, что при благоприятных внешних условиях больше времени тратится на заботу о кладке, а при наличии отвлекающих факторов время на этот процесс сокращается (рис. 2).

К концу периода заботы о потомстве наблюдается утомление пинагора, выражающееся в увеличении доли ошибочной аэрации и периодически наблюдаемых “обмороках” – когда измождённая рыба “теряет сознание” и даже на несколько секунд переворачивается вверх брюхом (Приложение). Предположительно физиологическим истощением можно объяснить и рост (в %) продолжительности ухаживания за кладкой (рис. 2г) по сравнению с такими же условиями – без течения в начале наблюдений (рис. 2а). В таких случаях рыбе не хватает сил на активную атаку приближающихся хищников и поэтому они просто игнорируются. Также можно предположить, что увеличение времени ухода самца за кладкой обусловлено необходимостью стабилизации энергетических затрат в том числе через снижение стрессового воздействия (регуляции воздействия на центральную нервную систему).

Максимальная длительность непрерывного цикла аэрация–локомоция–аэрация–...–аэра-

ция составила >10 мин (646 с). При этом в любых условиях (включая наблюдения в конце периода охраны кладки или в периоды, когда имелось выраженное течение) отмечены циклы длительностью ≥ 500 с. Можно предположить, что устойчивость таких циклов является доминирующим и определяющим свойством поведения во время ухода самца пинагора за кладкой.

Очевидно, для пинагора характерна высокая наследственная закреплённость (или устойчивость) рефлексов ухода за икрой. Наследственная программа по ухаживанию за кладкой икры может вступать в конфликт с инстинктом самосохранения – пинагор периодически нападает на хищников значительно крупнее себя (Мочек, 1973; Русяев, Зуев, 2005). В случае серьёзной опасности для кладки икры инстинкт самца может быть жёстко детерминирован и не гибок: кроме атак на опасных хищников в литературе описаны случаи, когда пинагор “опрыскивает” водой кладку, обсохшую на малой воде (Есипов, 1937; Житенев, 1970; Davenport, 1985). Поэтому, следуя инстинкту ухода за кладкой, рыбы достигают крайней степени измождения, преодолевают инстинкт самосохранения и даже периодически гибнут (Житенев, 1970; Русяев, Зырянов, 2021). Наши наблюдения за самцами пинагора в различных условиях позволяют предположить, что одной из причин частой гибели самцов в нерестовый период может быть их физиологическое истощение.

Резюмируя, можно утверждать о наличии четырёх типов поведения пинагора в период заботы о потомстве: непосредственно уход за кладкой (аэрация), отдых, локомоция (эти два типа выделены для работы во второстепенные действия) и оборонительное поведение. Оборонительное поведение характеризуется наибольшей вариативностью, так как зависит от характеристик агрессора. Достоверные временные изменения поведения в различных условиях мы отмечали только для второстепенных действий. Длительность отдельных действий рыбы по уходу за кладкой от внешних условий зависит очень слабо. Поэтому наличие возмущающих факторов среды, не создающих очевидной опасности для кладки икры, изменяет длительность циклов поведения по заботе о кладке самца пинагора. Подобные изменения под внешним влиянием отмечены ранее для многих других животных (Непомнящих, 2012).

Результаты алгоритмизации поведения рыбы могут быть использованы для моделирования биоэнергетического баланса особи в период ухода за потомством. Не исключено, что значительную роль в состоянии самца пинагора играет фактор постоянного стресса. Формализация элементов и факторов поведения позволит выполнить прогноз истощения энергетических ресурсов рыбы с учётом влияния факторов среды, а также рассчитать мо-

дель оптимального энергетического баланса между эффективным уходом за кладкой и выживанием голодающего самца.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0042875223010228>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П.* 1954. Рыбы северных морей СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Будаев С.В., Михеев В.Н., Павлов Д.С.* 2015. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 1. С. 26–47.
- Дьюсбери Д.* 1981. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М.: Мир, 480 с.
- Есинов В.К.* 1937. Промысловые рыбы Баренцева моря. Л.; М.: Пищепромиздат, 110 с.
- Житенев А.И.* 1970. Эколого-морфологические особенности размножения пинагора // Вопр. ихтиологии. Т. 10. № 1 (60). С. 94–102.
- Кудрявцева О.Ю.* 2019. Характеристика прибрежных сообществ рыб в губах восточного Мурмана в летне-осенний период 2018 года // Тр. КНЦ РАН. Т. 10. № 3–6. С. 22–35.
- Маркевич А.И.* 2011. Использование территории “гнездового” участка и взаимоотношения с конспецифичными особями в период заботы о потомстве у самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 543–550.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С.* 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Мочек А.Д.* 1973. Поведение пинагора *Cyclopterus lumpus* при размножении // Вопр. ихтиологии. Т. 13. № 4 (81). С. 733–736.
- Непомнящих В.А.* 2012. Увеличение изменчивости поведения животных вследствие автокорреляций // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 4. С. 243–252.
- Русяев С.М.* 2011. Оценка численности пинагора *Cyclopterus lumpus* водолазным методом // Вопр. рыболовства. Т. 12. № 3 (47). С. 605–611.
- Русяев С.М., Зуев Ю.А.* 2005. О типах поведения и оборонительных реакциях пинагора в период заботы о потомстве // Матер. докл. Междунар. конф. “Поведение рыб”. М.: АКВАРОС. С. 450–453.
- Русяев С.М., Зырянов С.В.* 2021. О факторах естественной смертности пинагора у мурманского побережья Баренцева моря // Тез. докл. Междунар. науч. конф.
- “Изучение водных и наземных экосистем: история и современность”. Севастополь: Изд-е ФИЦ ИнБЮМ. С. 313–315.
- Banerjee S., Alvey L., Brown P. et al.* 2021. An assistive computer vision tool to automatically detect changes in fish behavior in response to ambient odor // Sci. Rep. V. 11. Article 1002. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79772-3>
- Davenport J.* 1985. Synopsis of biological data on the lump-sucker *Cyclopterus lumpus* (Linnaeus, 1758) // FAO Fish. Synop. V. 147. 31 p.
- Eriksen E., Durif C.M.F., Prozorkevich D.* 2014. Lumpfish (*Cyclopterus lumpus*) in the Barents Sea: development of biomass and abundance indices, and spatial distribution // ICES J. Mar. Sci. V. 71. № 9. P. 2398–2402. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu059>
- Goulet D., Green J.M.* 1988. Reproductive success of the male lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) (Pisces: Cyclopteridae): Evidence against female mate choice // Can. J. Zool. V. 66. № 11. P. 2513–2519. <https://doi.org/10.1139/z88-373>
- Goulet D., Green J.M., Shears T.H.* 1986. Courtship, spawning and paternal care behavior of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus* L. in Newfoundland // Can. J. Zool. V. 64. P. 1320–1325. <https://doi.org/10.1139/z86-196>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. P. 9. Available: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Kane A.S., Salierno J.D., Gipson G.T. et al.* 2004. A video-based movement analysis system to quantify behavioral stress responses of fish // Water Res. V. 38. № 18. P. 3993–4001. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2004.06.028>
- Le Bris A., Wroblewski J.S.* 2018. Species composition and habitat preferences of the nearshore fish fauna of Bonne Bay, Newfoundland // Mar. Biodivers. Rec. V. 11. Article 12. <https://doi.org/10.1186/s41200-018-0145-2>
- Legendre P., Legendre L.* 2012. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier, 989 p.
- Mikkelsen N., Pedersen T.* 2012. Invasive red king crab affects lump-sucker recruitment by egg consumption // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 469. P. 87–99. <https://doi.org/10.3354/meps09917>
- Mittelbach G.G., Ballew N.G., Kjølvik M.K.* 2014. Fish behavioral types and their ecological consequences // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. № 6. P. 927–944. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. (<http://www.r-project.org/index.html>. Version 12/2021).
- Wickham H.* 2009. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. N.Y.: Springer, 216 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>