

ISSN 0042-8752

Том 64, Номер 4

Июль–Август 2024



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



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



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 64, Номер 4, 2024

Scopeloberyx shakhovskoyi — новый вид семейства Melamphaidae из Атлантического океана

А. Н. Котляр

385

Сравнительный анализ популяционных показателей ряпушки *Coregonus albula* (Salmonidae: Coregoninae) Сямозера в разных условиях обитания

О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст, Л. В. Аникиева

391

Распределение, размерный состав и питание кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* (Liparidae) в российской зоне Японского моря

С. Ф. Соломатов, О. И. Пущина, Н. Л. Асеева

401

Сезонное распределение рыб в прибрежных зарослях донной растительности с преобладанием *Zostera marina* и *Ulva fenestrata* в проливе Старка (залив Петра Великого, Японское море)

А. И. Маркевич

412

Распределение рыб семейств Pangasiidae, Polynemidae, Sciaenidae в дельте реки Меконг (Южный Вьетнам) и роль эстуариев в их жизненном цикле

И. П. Малина, Ку Нгуен Динь, Чьонг Ба Хай, Ле Куанг Ман, Зьонг Тхи Ким Чи

425

Распределение, температурные условия обитания и размерный состав белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* (Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря в июле—сентябре 2010 г.

Ю. К. Курбанов, Е. О. Басюк

433

Избираемая европейским горчаком *Rhodeus amarus* (Acheilognathidae) температура и его двигательная активность в термоградиентном поле

В. В. Зданович

442

Влияние высоконапорной Братской ГЭС на рыбное население Братского водохранилища

Ю. В. Герасимов, Д. Д. Павлов, А. П. Стрельникова, И. В. Шляпкин, Э. С. Борисенко

449

Влияние освещённости на перемещение в потоке сеголеток радужной форели *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss* (Salmonidae) и на уровень тиреоидных гормонов и кортизола в их крови

В. В. Костин, Е. Д. Павлов, Е. В. Ганжа, Д. С. Павлов

465

Половое созревание скумбрии *Scomber colias* (Scombridae) в Центрально-Восточной Атлантике

А. И. Никитенко, Д. В. Артеменков, А. М. Орлов, А. Н. Строганов, В. А. Беляев

471

Репродуктивные показатели и ультраструктура половых клеток *Parupeneus heptacanthus* (Mullidae) прибрежной зоны г. Нячанг (Вьетнам)

Н. Г. Емельянова, Д. А. Павлов, Дин Тхи Хай Йен

480

Оценка эффективности пищевых и химических аттрактантов для сазана *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) в условиях природного водоёма

А. О. Касумян, К. В. Кузищин, М. А. Груздева

491

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Первый случай поимки серебряного карася *Carassius gibelio* (Cyprinidae) в Авачинской губе, Камчатка

С. С. Григорьев, Н. А. Седова

509

О первом случае поимки особи-лейкиста чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) в водах у Северо-Восточного Сахалина (Охотское море)

Ю. Н. Полтев, А. В. Лученков

515

УДК 597.5

SCOPELOBERYX SHAKHOVSKOYI – НОВЫЙ ВИД СЕМЕЙСТВА MELAMPHAIDAE ИЗ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

© 2024 г. А. Н. Котляр¹, *

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: kotlyar@ocean.ru

Поступила в редакцию 20.10.2023 г.

После доработки 01.11.2023 г.

Принята к публикации 01.11.2023 г.

Из центральной части Атлантического океана описан новый вид семейства Melamphaidae – *Scopeloberyx shakhovskoyi*. Вид относится к малотычинковым скопелобериксам (15–18 тычинок на 1-й жаберной дуге, пектоцентрально-пектодоральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края грудного плавника и начала брюшного плавника менее 5% стандартной длины тела). Рыбы пойманы в диапазоне глубин 700–0 м. Синонимом нового вида признан *Scopeloberyx nigrescens* sensu Keene.

Ключевые слова: меламфаевые, Melamphaidae, *Scopeloberyx shakhovskoyi*, новый вид, Атлантический океан.

DOI: 10.31857/S0042875224040012 **EDN:** EYJNJJ

Меламфаевые рыбы рода *Scopeloberyx* к настоящему времени насчитывают десять валидных видов, обитающих в тропических, субтропических и умеренных водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов: *S. bannikovi* Kotlyar, 2004, *S. malayanus* (Weber, 1913), *S. maxillaris* (Garman, 1899), *S. microlepis* (Norman, 1937), *S. opercularis* Zugmayer, 1911, *S. opisthopterus* (Parr, 1933), *S. pequenoi* Kotlyar, 2004, *S. robustus* (Günther, 1887), *S. rossicus* Kotlyar, 2004, *S. rubriventer* (Koefoed, 1953) (Котляр, 2004а, 2004б, 2005; данные Кина¹). Ещё два вида (*S. americanus*, *S. convergens*) из Атлантического океана описал в своей диссертации Кин¹. К сожалению, эта работа не была опубликована и описания вышеуказанных двух видов в соответствии с “Международным кодексом зоологической номенклатуры” (2004) не считаются действительными (валидными). Они ждут своего нового описания.

По пектодоральному расстоянию (по горизонтали между вертикалями нижнего края грудного плавника и начала брюшного плавника) внутри рода *Scopeloberyx* различаются две группы видов: группа “*S. robustus*” (это расстояние обычно < 5% стандартной длины *SL*) и группа

“*S. opisthopterus*” (это расстояние > 5% *SL*, всего два вида: *S. opisthopterus* и *S. microlepis*). В свою очередь, виды группы “*S. robustus*” подразделяются на виды многотычинковые (19–25 тычинок на 1-й жаберной дуге; все относительно крупные рыбы, так, для *S. robustus* отмечена *SL* 220 мм) и малотычинковые (15–18 тычинок на 1-й жаберной дуге, мелкие рыбы – *SL* не более 30 мм) (Котляр, 2004а, 2004б).

В экспедиции на научно-исследовательском судне (НИС) “Профессор Логачёв” (рейс 39, 2018 г.) над тропической частью Срединно-Атлантического хребта (Кобылянский и др., 2021) были пойманы 2 экз. рода *Scopeloberyx*, которых по сочетанию признаков нельзя отнести к уже известным видам. По определительной таблице видов этого рода (Котляр, 2005) они более всего близки к индо-западнотихоокеанскому виду *S. malayanus*. По морфологическим признакам особи относятся к малотычинковым видам группы “*S. robustus*”. Настоящая статья посвящена описанию этого нового вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные особи выловлены разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА), оснащённым двойным мешком длиной 25 м и площадью устья 6 м².

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

Оба экземпляра хранятся в Зоологическом музее Московского государственного университета (ЗММУ № P-24611).

В работе использованы следующие обозначения морфометрических признаков: *SL* — стандартная длина тела рыбы, *s* — длина головы, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *po* — заглазничное расстояние, *ch* — высота головы, *io* — ширина межглазничного промежутка, *hf* — высота лба, *l_{mx}* — длина верхней челюсти, *l_{md}* — длина нижней челюсти, *H* — наибольшая высота тела, *h* — высота хвостового стебля, *l_{pc}* — длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* — соответственно антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; *PV₁* — пектоцентрально-вентральное расстояние по прямой между нижним краем грудного плавника и началом брюшного плавника, *PV₂* — пектоцентрально-вентральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края грудного плавника и начала брюшного плавника, *VA* — вентроанальное расстояние; *ID*, *IA* — длины оснований спинного и анального плавников; *IP*, *IV* — длина соответственно грудного и брюшного плавников; *l_{sp.br.}* — длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге; *pD₁*, *pA₁* — соответственно постдорсальное и постанальное расстояния от начала *D* и *A* до начала хвостового плавника; *pD₂*, *pA₂* — постдорсальное и постанальное расстояния от конца *D* и *A* до начала хвостового плавника; *D*, *A*, *P*, *V* — число лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *sp.br.* — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (верхняя половина + угловая тычинка + нижняя половина), *sp.br.₄* — число жаберных тычинок на 4-й жаберной дуге (верхняя половина + нижняя половина), *squ₁* — число поперечных рядов чешуй от затылка до начала хвостового плавника, *squ₂* — число поперечных рядов чешуй от заднего края задневисочной кости (*posttemporale*) до начала хвостового плавника, *s* — число чешуй в косом ряду от начала *D* в направлении *A*, *pr.sq.* — число преддорсальных чешуй, *vert.* — число позвонков с уростилем (туловищные + хвостовые), *pc* — число пилорических придатков. При подсчёте жаберных тычинок подсчитывали все тычинки, включая рудиментарные. Чешуя у видов рода *Scopeloberyx* легко опадающая и обычно отсутствует (подсчитывают чешуйные карманы).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Scopeloberyx shakhovskoyi Kotlyar, species nova — скопелоберикс Шаховского

Scopeloberyx nigrescens (non Brauer, 1906): диссертация Кина¹. Р. 118–126 (синонимия, описание, распространение в Атлантическом океане, вертикальное распределение).

Материал. ЗММУ № P-24611–2 экз. *SL* 18.0 мм (голотип, самец) и *SL* 13.8 мм (паратип, самка), НИС “Профессор Логачёв”, рейс 39, 07.03.2018 г., станция 39L213RT, 14°42′ с.ш., 44°56′ з.д., РТАКСА, время траления 21:51–23:00, глубина места 3031 м, глубина траления 700–0 м, коллектор С.Г. Кобылянский.

Сохранность. Голотип в относительно хорошем состоянии. Чешуя утеряна. Оборваны концы лучей спинного, анального и брюшного плавников. Имеются повреждения на правой стороне головы. У паратипа утрачен анальный плавник и отсутствуют чешуйные карманы на хвостовом стебле.

Диагноз. Вид с 18 тычинками на 1-й жаберной дуге, *D* III 11, *PV₂* < 5% *SL*, высотой тела 25.4–26.4% *SL*, длиной головы 37.5–40.2% *SL*, длиной верхней челюсти 55.6–59.5% *s*; грудным плавником, протягивающимся до вертикали середины анального плавника.

Описание (в скобках данные для паратипа). *D* III 11 (III 11), *A* I 8 (—), *P* 14 (14), *V* I 8 (I 8), *sp.br.* 4 + 1 + 13 = 18 (4 + 1 + 13 = 18), *sp.br.₄* 5 + 8 = 13 (4 + 10 = 14), *squ₁* 32 (—), *squ₂* 27 (—), *s* 10 (—), *pr.sq.* 8 (—), *vert.* 10 + 15 = 25 (10 + 15 = 25), *pc* — (7).

Тело умеренно высокое, его наибольшая высота укладывается 3.8–3.9 раза в *SL*. Длина хвостового стебля 3.8–3.9 раза в *SL*, его высота содержится 2.4–2.7 раза в его длине. Начало брюшного плавника расположено слегка за вертикалью заднего края основания грудного плавника (голотип) или непосредственно под ней (паратип). Начало анального плавника под вертикалью 4-го луча *D* от конца плавника. Грудные плавники протягиваются до середины основания анального плавника.

Голова большая, 2.5–2.6 раза в *SL*, её высота укладывается 1.4–1.5 раза в её длине. Глаза маленькие, 7.4–9.6 раза в длине головы. Заглазничное расстояние 1.4–1.7 раза в длине головы. Челюсти длинные, заходят за вертикаль заднего края глаза, соответственно верхняя и нижняя содержатся 1.7–1.8 и 1.4–1.7 в длине головы. Челюстные зубы мелкие щетинковидные, на обеих челюстях рас-

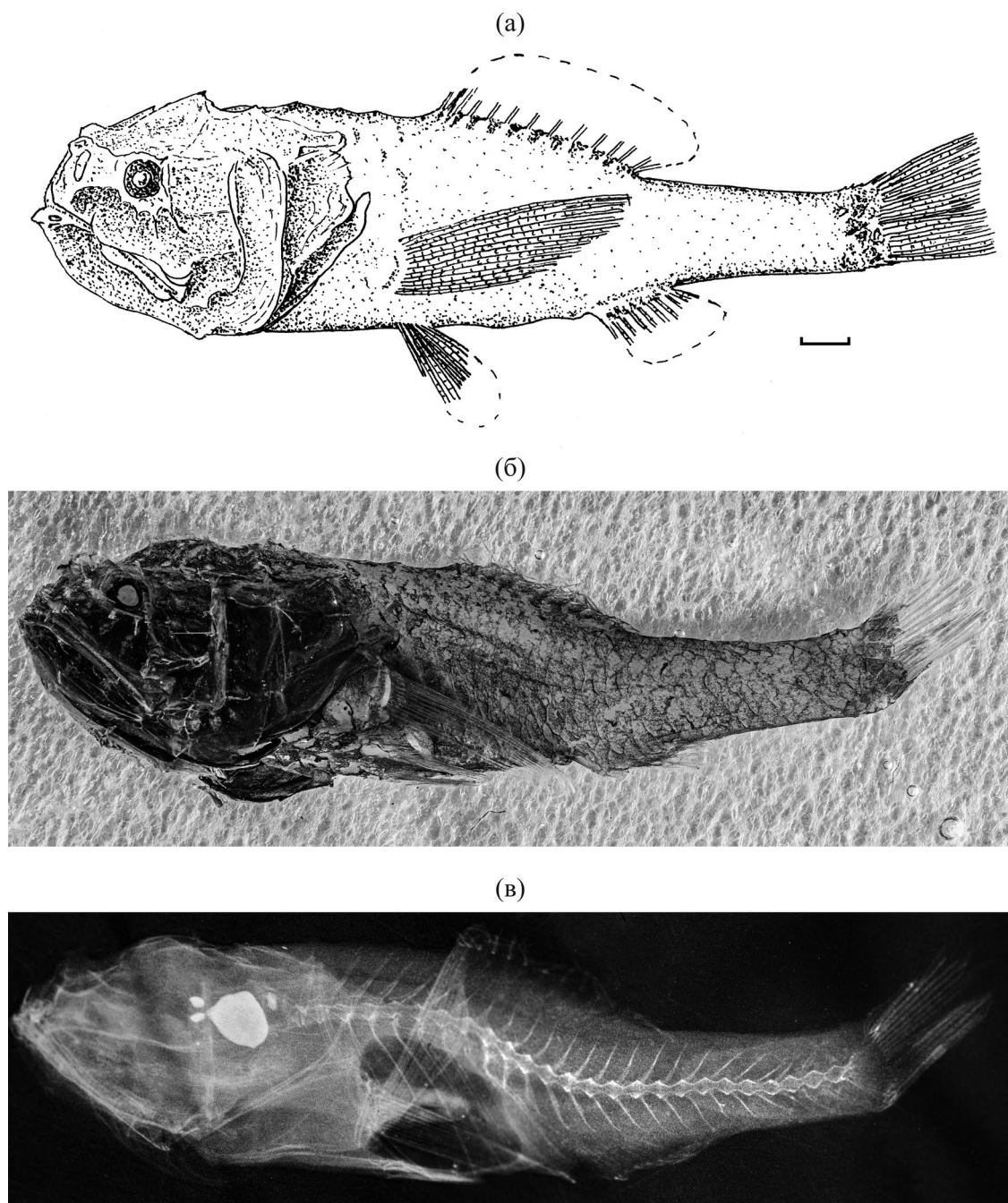


Рис. 1. Голотип *Scopeloberyx shakhovskoyi* SL 18.0 мм: а — рисунок (масштаб: 1 мм), б — фото, в — рентгенограмма.

положены в два–три ряда. Верхний задний край крышки округлый с небольшим ошиплением. Жаберные тычинки на 1-й жаберной дуге умеренной длины, угловая тычинка содержится 5.6–5.8 раза в длине головы. Жаберный лепесток, расположенный напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 3.4–9.0 раза в её длине.

Измерения. В % SL: с 37.5 (40.2), ао 10.6 (10.1), о 3.8 (5.4), ро 27.2 (23.6), ch 27.8 (26.4), io 15.3 (14.5), hf 5.6 (5.8), lmx 20.8 (23.9), lmd 25.6

(29.0), l sp.br. 6.7 (6.5), H 26.4 (25.4), h 10.8 (10.9), lpc 26.4 (29.9), aD 48.3 (48.9), aP 42.8 (45.3), aV 45.6 (48.9), aA 66.7 (61.6), PV₁ 3.3 (4.3), PV₂ 0.7 (0), VA 22.2 (—), lD 23.9 (22.5), lP 30.5 (30.8), lV 12.2+ (9.8+), lA 8.3 (—), pD₁ 52.8 (47.1), pD₂ 30.6 (23.6), pA₁ 36.1 (—), pA₂ 26.1 (—). В % с: ао 28.1 (25.2), о 10.4 (13.5), ро 72.6 (58.6), ch 74.1 (65.8), io 40.7 (36.0), hf 14.8 (14.4), lmx 55.6 (59.5), lmd 68.1 (72.1), l sp.br. 17.8 (16.2).

Окраска фиксированных рыб коричневая, голова заметно темнее остального тела, плавники светлые.

Замечания. Согласно таблице для определения видов рода *Scopeloberyx* (Котляр, 2005), новый вид наиболее близок к индо-западнотихоокеанскому виду *S. malayanus*. В моём распоряжении имеется большой сравнительный материал по *S. malayanus* (53 экз. SL 11.5–30.0 мм), который разделяется на два подвида (Котляр, 2004б). *S. m. malayanus* обитает в тропической и субтропической частях Индийского и западной части Тихого океанов, а *S. m. balushkini* Kotlyar, 2004 – в Большом Австралийском заливе и Тасмановом море. У рыб этих подвидов грудной плавник обычно не протягивается до начала анального плавника, хотя и может достигать его у более мелких экземпляров. Этот плавник у *S. shakhovskoyi* достигает середины основания анального плавника. При прямом сравнении нового вида с экземплярами *S. malayanus* хорошо видно, что у него заметно короче пектоцентрально-анальное расстояние (PV_2 0–0.7% SL), в то время как у обоих подвидов *S. malayanus* оно варьирует от 0.5 до 5.9% SL . Средние значения PV_2 варьируют у *S. m. malayanus* в зависимости от района поимки от 2.8 до 3.5% SL , а у *S. m. balushkini* – от 2.9 до 4.3% SL . Есть разница и по другим пластическим признакам, хотя их значения частично перекрываются. Так, у нового вида несколько длиннее верхняя (20.8–23.9% SL) и нижняя (25.6–29.0% SL) челюсти. Длина верхней челюсти у *S. m. malayanus* составляет 15.5–21.7% SL (средние значения из разных районов – от 18.1 до 18.9% SL), у *S. m. balushkini* – 13.7–19.4% SL (в среднем 16.2% SL). Нижняя челюсть у *S. m. malayanus* – 18.9–27.8% SL (средние значения от 22.1 до 23.4% SL), у *S. m. balushkini* – 17.4–25.2% SL (средние значения от 20.5 до 25.2% SL). У *S. shakhovskoyi* немного длиннее хвостовой стебель (26.4–29.9% SL) против 19.1–27.5% SL (средние значения от 23.3 до 23.9% SL) у *S. m. malayanus* и 16.5–24.7% SL (средние значения от 16.6 до 22.2% SL) у *S. m. balushkini*. Также у нового вида немного меньше антеанальное расстояние (61.6–66.7% SL) против 63.3–75.7% SL (средние значения от 68.5 до 69.5% SL) у *S. m. malayanus* и 61.5–76.7% SL (средние значения от 65.5 до 76.7% SL) у *S. m. balushkini*. Перекрывается у обоих видов число тычинок на 4-й жаберной дуге, но в целом их больше у *S. shakhovskoyi* (13–14) против 8–14 у *S. malayanus* (средние значения у обоих подвидов от 10.3 до 11.5).

По моему мнению, вид, описываемый в настоящей статье, в диссертации Кина¹ был обозначен как *S. nigrescens*.

Брауэр (Brauer, 1906) описал *Melamphaes nigrescens* по экземплярам рыб, собранным в экспедиции на пароходе “Valdivia” на 16 станциях, в том числе на пяти в Восточной Атлантике (от Гвинейского залива до юго-западного побережья Африки) и 11 в нескольких районах Индийского океана. В публикации отмечено, что в его распоряжении были 25 экз. рыб, из которых наибольший имел длину 4.25 см. В тексте не сказано, на какой станции и сколько поймано экземпляров рыб и не указаны их размеры. Фактически описание было выполнено по наиболее крупному экземпляру (приведены его рисунок и некоторые промеры). Остальные рыбы в описании каким-либо образом не использованы. В более поздних публикациях было показано, что вид *M. nigrescens* должен относиться к роду *Scopeloberyx* (Ebeling, 1962; Ebeling, Weed, 1973).

Норман (Norman, 1929) предположил, что некоторые экземпляры, описанные как *M. nigrescens*, относятся к виду *M. robustus* Günther, 1887 (ныне также в роде *Scopeloberyx*). Пэпп (Parr, 1933) высказал мнение, что *M. nigrescens*, вероятно, синоним *M. robustus*. Впоследствии с ним согласился Норман (Norman, 1939). Затем и другие исследователи придерживались этого мнения (Ebeling, 1962; Ebeling, Weed, 1973).

К настоящему времени известно о местах хранения восьми синтипов в музеях Германии (Catalog ..., 1998). Часть из них, по сведениям Кина¹, плохо сохранились.

Доктор Петер Барч (Университет Гумбольта, Музей естественной истории (ZMB), Берлин) по моей просьбе просмотрел три синтипа, посчитал у них тычинки на 1-й жаберной дуге и прислал мне их рентгеноснимки.

ZMB 17666. Атлантический океан, Гвинейский залив, станция 50, 0°26'03" с.ш., 6°32' з.д., SL 21.5 мм, $sp.br.$ 3 + 12 = 15. На этикетке Эбелинг идентифицировал его как *Melamphaes simus* Ebeling, 1962 (05.05.1970 г.); Кин¹ выбрал этот экземпляр в качестве лектотипа *Scopeloberyx nigrescens* (август 1984 г.).

ZMB 17668. Индийский океан, между Сейшельскими о-вами и Занзибаром, станция 235, 4°34'08" ю.ш., 53°42'08" в.д., у экземпляра повреждён хвостовой стебель, $sp.br.$ 3 + 12 = 15. На этикетке Эбелинг идентифицировал его как *M. simus* (05.05.1970 г.).

ZMB 22390. Индийский океан, Бенгальский залив, станция 214, 7°43'02" с.ш., 88°44'09" в.д., *SL* ~23.8 мм, *sp.br.* 4 + 12 = 16. На этикетке указан *Scopeloberyx* sp. (вероятно, пометка Кина¹). Судя по рентгенограмме, пропорциям тела и возможным по рентгено снимку подсчётам я пришёл к выводу, что этот экземпляр следует отнести к *S. m. malayanus* (Котляр, 2004б). Кин¹ предположил, что этот экземпляр или неописанный вид, или *S. malayanus*.

Из всего перечисленного видно, что в первоописании *M. nigrescens* использован смешанный материал. Вид был описан по наиболее крупному экземпляру (4.25 см), который, исходя из его размеров, приведённого рисунка и описания, должен относиться к многотычинковым видам рода *Scopeloberyx*. К сожалению, местонахождение этого экземпляра неизвестно и какие-либо сомнения в целесообразности внесения этого названия в синонимику *S. robustus* могут быть устранены только после его находки. Вид, переописанный Кином¹ как *S. nigrescens*, относится к малотычинковым скопелобериксам. Так как мелкие экземпляры не использованы при первоописании *M. nigrescens* (Brauer, 1906), обозначение Кином¹ экземпляра ZMB 17666 как лектотип неоправданно.

Кин¹ переописывал *S. nigrescens* по 16 экз. *SL* 15–24 мм из Атлантического океана. Некоторые признаки: *D* 11–12, *A* I 8, *P* 14, *VI* 8; *sp.br.* 16–20,

обычно 17–19; *s* 10; *vert.* (9–10) + 15 = 24–25, обычно 10 + 15 = 25; *pc* 7, грудной плавник протягивается за начало анального плавника, наибольшая известная длина 25 мм. Эти признаки хорошо согласуются с описанием *S. shakhovskoyi*.

Также к малотычинковым скопелобериксам относятся *S. pequenoi* (обитает в тропическо-субтропической зоне восточной части Тихого океана) и *S. bannikovi* (экваториальная западная часть Атлантического океана). У этих видов заметно меньше, чем у *S. shakhovskoyi*, диаметр глаза (4.0–5.6% *c* у *S. pequenoi* и 3.0–3.3% *c* у *S. bannikovi*), больше преддорсальных чешуй (соответственно 11 и 12), меньше тычинок на 1-й жаберной дуге (15–16). Кроме того, у *S. bannikovi* верхний задний край крышки с глубокими вырезками (признак, не отмеченный у всех остальных представителей рода *Scopeloberyx*).

Этимология. Вид назван в честь моего коллеги по Лаборатории океанической ихтиофауны ИО РАН Ильи Борисовича Шаховского, большого знатока летучих рыб Мирового океана, с которым меня связывает многолетняя совместная работа.

Распространение (рис. 2). Вид обитает в тропических и субтропических водах Атлантического океана примерно между 20° с.ш. и 40° ю.ш. Типовые экземпляры пойманы в ночное

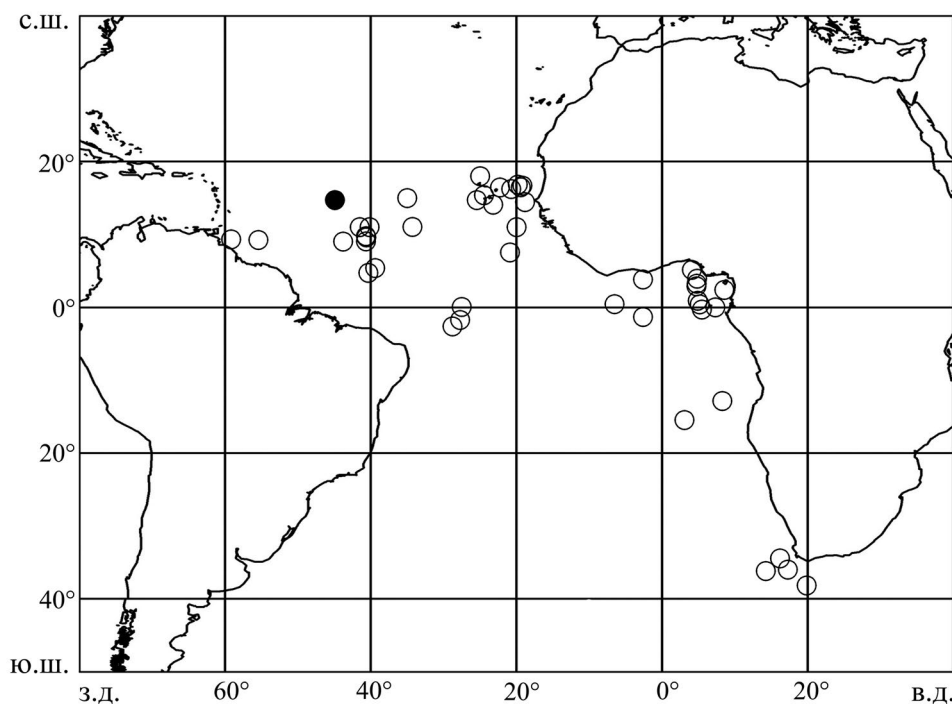


Рис. 2. Места поимок типовых экземпляров *Scopeloberyx shakhovskoyi* (●) и *S. nigrescens* (○) (данные Кина¹).

время над Срединно-Атлантическим хребтом (южнее разлома Зелёного мыса) в толще воды, в горизонте 700–0 м.

Кин¹ проанализировал вертикальные миграции скопелоберикса, отнесённого им к *S. nigrescens*. Большинство ловов этих рыб проведены замыкающим орудием лова. В целом рыбы встречались на глубинах от 100–200 м до 1000–1250 м. В ночное время постличинки (*SL* 10–14 мм) и ювенильные особи (*SL* 15–17 мм) встречались на глубинах от 100–200 до 900–1000 м, полувзрослые (*SL* 18–21 мм) и взрослые рыбы (*SL* 20–25 мм) – от 500–600 до 1000–1250 м. В дневное время рыбы мигрировали на большие глубины: постличинки и ювенильные экземпляры отмечались от 400–500 до 900–1000 м, а полувзрослые и взрослые рыбы – от 700–800 до 900–1000 м.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарен своим коллегам из ИО РАН: С.Г. Кобылянскому и А.В. Мишину за собранные в экспедиции и переданные мне для исследования экземпляры рыб, за их рентгеносъёмку и фотографии; Петеру Барчу (Университет Гумбольта, Музей естественной истории (ZMB), Берлин) за рентгено снимки синтипов *S. nigrescens* и подсчёт у них жаберных тычинок.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы государственного задания ИО РАН (FMWE-2024-0022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кобылянский С.Г., Мишин А.В., Большакова Я.Ю., Котляр А.Н. 2021. Обзор состава и пространственного распределения сообществ глубоководных пелагических рыб в водах над тропической частью Срединно-Атлантического хребта в зоне российского разведочно-

го района // *Вопр. ихтиологии*. Т. 61. № 3. С. 287–312. <https://doi.org/10.31857/S004287522103005X>

Котляр А.Н. 2004а. Ревизия рода *Scopeloberyx* (Melamphaidae). Часть 1. Многотычинковые виды группы *S. robustus* // Там же. Т. 44. № 5. С. 581–598.

Котляр А.Н. 2004б. Ревизия рода *Scopeloberyx* (Melamphaidae). Часть 2. Малотычинковые виды группы *S. robustus* // Там же. Т. 44. № 6. С. 725–737.

Котляр А.Н. 2005. Ревизия рода *Scopeloberyx* (Melamphaidae). Часть 3. Виды группы *S. opisthopterus* // Там же. Т. 45. № 1. С. 21–32.

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

Brauer A. 1906. Die Tiefsee-Fische. I. Systematischer Teil // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer “Valdivia” 1898–1899. V. 15. Jena: Gustav Fisher Verlag, 432 p.

Catalog of Fishes. 1998. V. 1–3. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 2905 p.

Ebeling A.W. 1962. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther // Dana Rept. № 58. P. 1–164.

Ebeling A.W., Weed W.H. 1973. Order Xenoberycyces (Stephanoberyciformes) // Fishes of the Western North Atlantic. Pt. 6. New Haven: Yale Univ. P. 397–478. <https://doi.org/10.2307/j.ctvbcd0bn.8>

Norman J.R. 1929. A preliminary revision of the berycoid fishes of the genus *Melamphaes* // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 10. V. 4. № 20. P. 153–168. <https://doi.org/10.1080/00222932908673038>

Norman J.R. 1939. The Fishes. The John Murray expedition 1933–34 // Sci. Repts. John Murray Exped. V. 7. № 1. P. 1–116.

Parr A.E. 1933. Deepsea Berycomorphi and Percomorphi from the waters around the Bahama and Bermuda Islands // Bull. Bingham Oceanogr. Collect. V. 3. Article 6 (https://elischolar.library.yale.edu/bulletin_yale_bingham_oceanographic_collection/20. Version 10/2023).

SCOPELOBERYX SHAKHOVSKOYI, A NEW SPECIES OF MELAMPHAIDAE FAMILY FROM THE ATLANTIC OCEAN

A. N. Kotlyar¹, *

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

**E-mail: kotlyar@ocean.ru*

A new species of family Melamphaidae is described from the central section of the Atlantic: *Scopeloberyx shakhovskoyi*. The species belongs to the oligorakered *Scopeloberyx* fishes (15–18 rakers on the first gill arch and pectoventral horizontal distance between the vertical lines of lower edge of the pectoral fin and the origin of pelvic fin is less than 5% *SL*). The fish were caught at depths in a range of 700–0 m. *Scopeloberyx nigrescens* sensu Keene is proposed as synonymous to the new species.

Keywords: ridgeheads, Melamphaidae, *Scopeloberyx shakhovskoyi*, new species, Atlantic Ocean.

УДК 597.553.2.574.3

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* (SALMONIDAE: COREGONINAE) СЯМОЗЕРА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

© 2024 г. О. П. Стерлигова¹, Н. В. Ильмаст¹, *, Л. В. Аникиева¹

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

*E-mail: ilmast@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2023 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Представлены результаты многолетних исследований динамики популяционных показателей европейской ряпушки *Coregonus albula* оз. Сямозеро в периоды с разными условиями обитания. Ряпушка – самый многочисленный вид рыб водоёма – на протяжении 39 лет (1932–1970) являлась здесь основным объектом промысла (60% общего вылова рыбы). С 1971 по 2000 г. в водоём существенно увеличился приток биогенов, вызванный усилением хозяйственной деятельности человека на водосборе. Это привело к изменению гидрохимического и гидробиологического режима озера. В результате сложились благоприятные условия для нагула ряпушки. Биомасса зоопланктона, её основного корма, с 1950 по 2000 г. увеличилась в пять раз (с 0.4 до 2.1 г/м³). Однако значительно ухудшились условия воспроизводства ряпушки вследствие заиливания нерестилищ, это приводило к гибели икры при длительном периоде её эмбриогенеза (6–7 мес.). Снижению численности ряпушки в 1971–2000 гг. способствовало также случайное проникновение в водоём нового вида – европейской корюшки *Osmerus eperlanus*. На протяжении длительного времени (около 15 лет) ряпушка не встречалась ни в уловах, ни в питании хищных видов рыб озера. В последние годы с уменьшением влияния деятельности человека на озеро и исчезновением в 2015 г. корюшки вследствие её заражения паразитом ряпушка начала восстанавливать свою численность.

Ключевые слова: ряпушка *Coregonus albula*, жизненный цикл, мониторинг, эвтрофирование, биологическая инвазия, Сямозеро.

DOI: 10.31857/S0042875224040023 EDN: EYIWTX

Среди основных проблем лимнологии центральное место занимают вопросы эвтрофирования многих озёр. Изучение реакции водных сообществ на этот процесс является одной из актуальных задач современных экологических исследований (Одум, 1975; Россолимо, 1977; Решетников и др., 1982, 2020; Amundsen et al., 1999; Дгебуадзе, 2000, 2014; Inderjit et al., 2005; Криксунов и др., 2010; Алимов и др., 2013; Фрумин, Гильдеева, 2013). Изменения в пресноводных экосистемах происходят как под влиянием климата (температура, водность), так и при активной деятельности человека. Обычно эвтрофирование водоёмов начинается с увеличения притока биогенов (азот, фосфор). Затем наблюдается снижение прозрачности воды, отмечается дефицит кислорода, происходит усиленное образование детрита и заиливание грунтов. Всё это влияет на состояние всей экосистемы, где отмечаются су-

щественные изменения численности и биомассы, начиная с первых звеньев трофической цепи (фито- и зоопланктон, зообентос) и заканчивая рыбным населением (Решетников и др., 1982; Алимов, 1989; Чекрыжева, 1990; Бушман и др., 1991; Стерлигова и др., 2002; Павловский, 2014; Кучко, Савосин, 2020). В целом эвтрофирование приводит к неблагоприятным последствиям водопользования и водопотребления.

В отношении оз. Сямозеро за длительный период наблюдений (> 80 лет) проанализирована динамика популяционных показателей европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.), самой многочисленной рыбы водоёма. Необходимо отметить, что столь длительные наблюдения за состоянием рыбного населения пресноводных экосистем проводили и проводят лишь на немногих водоёмах Карелии и России в целом.

Сведения о образе жизни ряпушки содержатся в многочисленных научных работах (Смирнов, 1939; Труды ..., 1959, 1962; Сямозеро и перспективы ..., 1977; Решетников др., 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016). Имеется незначительное число обобщающих работ по изучению состояния рыбного населения озёрных экосистем в изменяющихся условиях обитания и этот пробел необходимо восполнить.

Цель нашей работы — на основе результатов мониторинговых исследований проанализировать состояние популяции ряпушки Сямозера в естественном состоянии экосистемы и при антропогенном эвтрофировании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сямозеро принадлежит к бассейну Балтийского моря. Площадь водоёма составляет 256 км², максимальная глубина 24.0 м, средняя — 6.0 м; грунты представлены илом, глиной, песком и рудой (рис. 1, 2; табл. 1).

По генезису озёрной котловины водоём относится к тектонико-ледниковому типу, по термическому режиму — к умеренному типу (Литинский, 1959; Озера Карелии, 2013). По цветности воды Сямозеро (41 мг платины/л) ближе к ме-

зогуозному классу, по содержанию фосфора — к мезотрофному типу (Китаев, 2007).

Сбор ихтиологического материала в Сямозере проводили с 1932 г., авторами — с 1970 г. (с незначительными перерывами). Рыб для анализа отбирали из уловов мерёж, ставных и тягловых неводов до 2000 г. (в период существования промыслового лова). Опытные (контрольные) ловы с 2001 г. осуществляли однотипным набором сетей (с ячейей от 14 до 60 мм), устанавливаемых на разных участках и глубинах. Камеральную обработку материала проводили по общепринятым методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Дгебуадзе, Чернова, 2009). Анализировали следующие показатели: длина рыбы по Смитту (*FL*), масса тела, пол, стадия зрелости гонад, плодовитость. Возраст ряпушки определяли по чешуе. Для изучения питания фиксировали желудочно-кишечные тракты 4%-ным формалином, содержимое которых исследовали согласно методическому пособию (Методическое пособие ..., 1974). Общий объём собранного и обработанного материала составил 12390 экз. ряпушки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ряпушку Сямозера относят к мелкой форме (Потапова, 1978). Её популяция характеризуется коротким жизненным циклом, насчитываю-

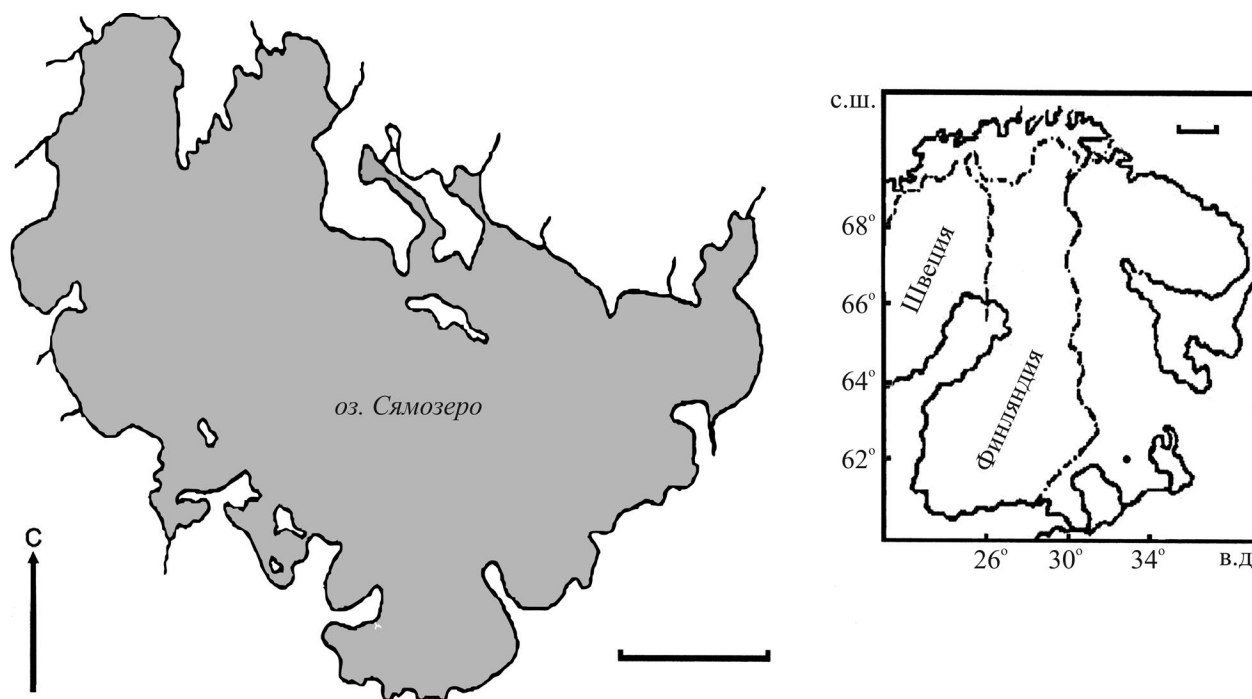


Рис. 1. Карта-схема оз. Сямозеро (•). Масштаб, км: основная карта — 200, выноска — 5.

Таблица 1. Лимнологические показатели оз. Сямозеро (61°55' с.ш., 33°11' в.д.) в разные годы

Показатель	1950-е ^а	1970-е ^б	1990–2000 ^в	2015–2020 ^г
Площадь водосбора, км ²	1610			
Площадь озера, км ²	266	256	256	256
Наибольшая длина, км	24.6			
Наибольшая ширина, км	15.1			
Максимальная глубина, м	24.5	24.0	24.0	24.0
Средняя глубина, м	6.7	6.0	6.0	6.0
Прозрачность, м	2.6–4.6	0.7–3.0	0.5–3.5	0.7–3.0
Цветность, мг платины/л	32	30	41	34
рН	6.2–7.4	6.0–7.0	6.4–7.3	6.4–7.4
Содержание О ₂ (поверхность/дно), мг/л	9.7/6.3	8.4/4.0	8.5/4.0	9.0/3.8
Свободный СО ₂ (поверхность/дно), мг/л	1.3/4.4	1.5/8.5	1.4/7.0	1.3/4.8
Суммарный азот, мг/л	0.07–0.28	0.40–0.86	0.20–0.72	0.08–0.42
Минеральный фосфор, мг/л:	Следы	0.004	0.002 (0.14)*	0.002 (0.09)*
Биомасса фитопланктона, г/м ³		2.8	3.8	2.8
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0.4	1.7–2.4	1.6–2.1	1.5–2.0
Биомасса бентоса, г/м ²	2.1	2.0–3.8	1.0–4.0	1.2–3.5
Общий вылов рыбы, кг/га	4.2	7.5	5.2	—

Примечание. *В скобках приведено значение показателя в заливах озера, “—” — нет данных. Источники информации: ^а Труды ..., 1959; ^б Решетников и др., 1982; ^в Современное состояние ..., 1998; ^г наши данные.

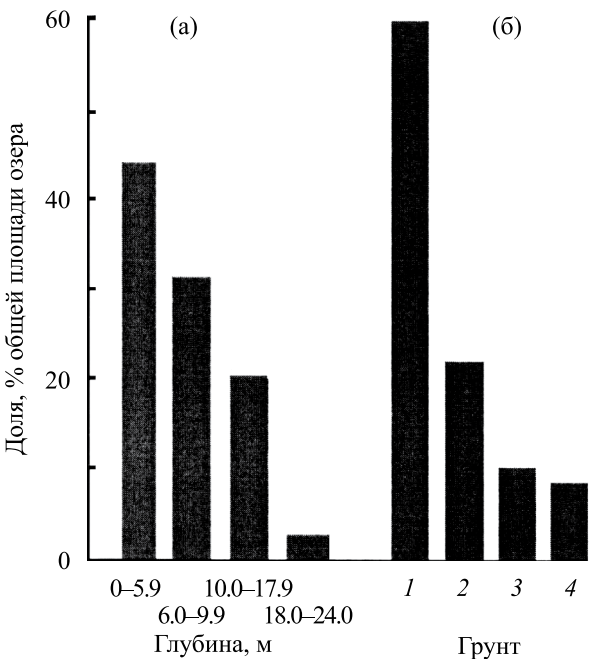


Рис. 2. Распределение площадей озера по глубинам (а) и по типу грунта (б): 1 — ил, 2 — руда, 3 — глина, 4 — глина и песок.

щим восемь возрастных групп, с преобладанием двухлеток (1+) и трёхлеток (2+). На протяжении многих лет ряпушка была основным промысловым видом рыб водоёма. Наибольший её промысловый вылов (105 т) был отмечен в 1970 г. С 1971 г. численность вида значительно снизилась, следовательно уменьшился и его вылов (рис. 3). При падении численности ряпушки увеличивались её средние размер и масса. В периоды высокой своей численности и низкой биомассы зоопланктона (0.3–0.5 мг/м³) в 1932–1936, 1954–1962 и 1969–1972 гг. ряпушка была мелче; при малой своей численности и богатой кормовой базе (биомасса зоопланктона 2.4 мг/м³) в 1973–1975 и 1984–1986 гг. — крупнее (табл. 2).

Нерестится ряпушка в Сямозере во второй половине октября при температуре воды 2.5°С на глубинах 2–6 м, на песчаных, песчано-каменистых грунтах. Эмбриональный период продолжается 6–7 мес. при температуре воды близкой к 0°С. Вылупление личинок по срокам

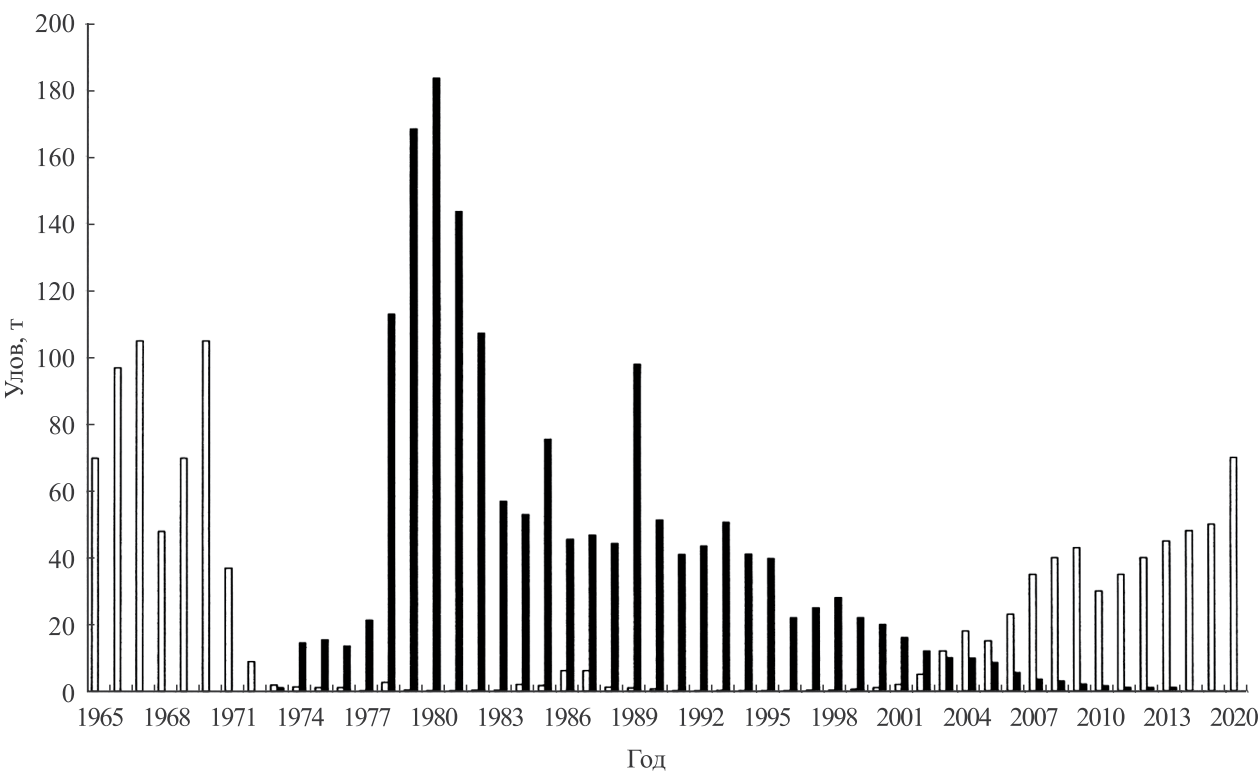


Рис. 3. Динамика годовых уловов при промысле ряпушки *Coregonus albula* (□) и корюшки *Osmerus eperlanus* (■) в оз. Сямозеро.

Таблица 2. Длина и масса ряпушки *Coregonus albula* оз. Сямозеро в разные годы

Годы	Возраст, лет							Число рыб, экз.
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
FL, см								
1932–1936 ^a	8.0	11.0	12.0	13.0	15.0	17.0		520
1954–1962 ^б	8.6	12.2	13.8	15.4	16.7	17.0	18.1	900
1969–1972 ^в	10.1	13.0	14.6	16.2	17.6	19.0		610
1973–1975 ^в	9.4	15.0	17.3	18.8	19.5	20.5	21.5	150
1984–1986 ^г	11.1	15.4	17.2	19.4	21.6	22.0	22.5	60
2015–2022 ^г	9.0	13.2	15.8	16.5	17.3	18.8	20.5	560
Масса, г								
1932–1936 ^a	8	10	14	22	32	45		520
1954–1962 ^б	9	19	27	38	46	48		900
1969–1972 ^в	10	24	37	46	58			610
1973–1975 ^в	9	12	34	56	80	95	110	150
1984–1986 ^г	11	38	56	80	100	120	120	60
2015–2020 ^г	10	24	40	52	60		300	560

Примечание. Источники информации: ^а Смирнов, 1939; ^б Вебер и др., 1962; ^в Титова, Стерлигова, 1977; ^г наши данные. Здесь и в табл. 3: FL – длина тела по Смитту.

Таблица 3. Плодовитость ряпушки *Coregonus albula* оз. Сямозеро в разные годы

Возраст, лет	Плодовитость		FL, см*	Масса, г*	Число рыб, экз.
	абсолютная, шт.	относительная, шт/г массы тела			
1954 ^а					
1+	2500	113	12.3	20	25
2+	3280	108	13.5	28	20
3+	4100	102	14.7	40	10
1973–1975 ^б					
4+	13350	153	19.3	88	20
5+	16360	146	20.5	110	43
6+	17300	144	21.5	120	10
7+	20000	142	22.6	130	3
1984–1986 ^в					
1+	7100	178	15.2	40	10
2+	9600	148	17.0	65	15
3+	12700	144	19.0	88	13
4+	13500	137	21.0	97	6
2015–2020 ^в					
1+	3100	130	13.7	24	36
2+	4600	124	16.0	37	24
3+	6800	117	17.6	58	6

Примечание. * Приведены средние значения. Источники информации: ^а Вебер и др., 1962; ^б Титова, Стерлигова, 1977; ^в наши данные.

совпадает со временем распада льда. Личиночная стадия продолжается 40–42 сут (Стерлигова и др., 2002).

Как самцы, так и самки в массе созревали в возрасте 1+. Исключение составляли 1959, 1979 и 1988–1989 гг., когда в нерестовом стаде ряпушки были отмечены половозрелые самцы в возрасте 0+. Это явление объяснимо высоким темпом роста сеголеток в указанные годы (Титова, Стерлигова, 1977; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002). Среди самок такие особи не встречались. Сходную картину отмечали и ранее у ряпушки из оз. Белое и Рыбинского водохранилища (Носков, 1956).

Средняя абсолютная плодовитость ряпушки зависит в большей степени от массы тела, чем от возраста (табл. 3). В 1950-х гг. абсолютная плодовитость особей самых многочисленных первых возрастных групп (1+, 2+ и 3+) составляла соответственно 2500, 3280 и 4100 икринок. В 1973–1975 и 1984–1989 гг. при значительном увеличении среднего размера и массы особей

(вероятно, вселённая крупная ряпушка) плодовитость возросла в 2.5 раза.

За длительный период исследований питание ряпушки Сямозера существенных изменений не претерпело. Основным видом корма ряпушки являлся зоопланктон, преобладающими видами *Bosmina coregoni*, *Holopedium gibberum*, *Eudiaptomus gracilis*. При этом ряпушка активно выбирает и таких крупных рачков, как *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes cederstroemii*, и лишь в короткие периоды вылета насекомых ряпушка переходит на питание ими (Смирнов, 1939; Соколова, Филимонова, 1962; Бушман, 1982; Кучко, Ильмаст, 2018).

Личинки на первых этапах смешанного питания питаются коловратками, молодью ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих (Copepoda) ракообразных. В мае молодь начинает интенсивно питаться. Основу пищи летом и осенью на втором и третьем году жизни ряпушки составляют ветвистоусые ракообразные, из которых в желудках преобладают *B. coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *B. longimanus*, *L. kindtii*. Летние температуры воды и почти круглосуточное

питание в условиях северного лета создают наилучшие условия для откорма ряпушки. Отметим, что практически все три первые возрастные группы ряпушки питались исключительно планктонными организмами. В течение всего вегетационного периода ряпушка наиболее активно питалась при сравнительно низкой температуре воды: 16–17°C, с прогревом же поверхностного слоя воды до 22°C отмечалось снижение потребления пищи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно стабильной экосистема Сямозера была с 1932 (первые данные) по 1970 г. (табл. 1). С 1971 г. в водоём существенно увеличился приток биогенов (азот и фосфор), вызванный интенсификацией сельскохозяйственных работ, осушением болот и заболоченных лесов на водосборе, рубкой лесов, использованием береговой зоны под базы отдыха, садоводческие кооперативы и развитием рыбоводства (выращиванием радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в садках). Это всё привело к ухудшению кислородного режима, возрастанию в воде концентраций углекислого газа, сероводорода, аммиака, закисного железа и сокращению видового разнообразия гидробионтов.

На этом фоне в Сямозере повышалась продукция организмов первых звеньев трофической цепи. Значительно увеличилась с 1971 по 2000 г. биомасса фитопланктона (с 2.8 до 3.8 мг/л), зоопланктона (с 1.7 до 2.1 г/м³) и бентоса (с 2.0 до 4.0 г/м²). В составе зоопланктона появились коловратки (Rotifera) – *Synchaeta stylata*, *S. pectinata*, *Polyarthra luminosa*, принадлежащие к группе индикаторов повышенной трофности. В структуре зоопланктона произошла замена длинноцикловых и крупных форм на короткоцикловые и мелкие (Бушман и др., 1991; Стерлигова и др., 2002; Кучко, Ильмаст, 2018).

Незначительное увеличение биомассы бентоса в озере происходило за счёт хирономид (Chironomidae), олигохет (Oligochaeta), моллюсков (Mollusca), менее чувствительных к антропогенному воздействию (Павловский, 2014). Трофический статус озера с 1970-х гг. приближается к мезотрофному типу, некоторые заливы оказались уже близки к эвтрофному типу (Сямозеро и перспективы ..., 1977; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016; Китаев, 2007).

Изменения в экосистеме озера отразились и на состоянии рыбного населения, которое до 1960-х гг. было представлено 21 видом рыб (Смирнов, 1939; Вебер и др., 1962). В 1970-х гг. оно пополнилось ещё тремя видами, которые появились в озере в результате рыбоводных работ (пелядь *Coregonus peled*, угорь *Anguilla anguilla*) и при случайном заносе (корюшка *Osmerus eperlanus*) (Осипова, 1972; Стерлигова, 1979). В настоящее время в озере обитает 19 видов рыб, не отмечены рыбы-вселенцы (пелядь, угорь и корюшка), а также обитавшие ранее голавль *Squalius* (= *Leuciscus*) *cephalus* и обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (Стерлигова и др., 2016).

Одной из причин депрессии популяции ряпушки явилось ухудшение условий нереста из-за значительного заиления её нерестилищ вследствие эвтрофирования водоёма. Слой осадконакопления достигал 11 мм ежегодно, это приводило к гибели икры при длительном периоде её эмбриогенеза (6–7 мес.). Также опытным путём было доказано выедание икры ряпушки ершом *Gymnocephalus cernua* и беспозвоночными (Стерлигова, Павловский, 1984).

Несомненно, сильное влияние оказал и случайный занос в водоём европейской корюшки (1968 г.). В озере корюшка прижилась, заняла экологическую нишу ряпушки, сформировав промысловую численность благодаря богатой кормовой базе (биомасса зоопланктона > 2.0 г/м³), а также значительным площадям для нагула и нереста. Известно, что при инвазиях важную роль приобретает фактор времени, определяющий конкретный момент вселения или проникновения нового вида в экосистему (Криксунов и др., 2010). После вселения нового вида экосистема проходит ряд фаз, и, по мнению Решетникова (2020. С. 301): "... сама может справиться с пришельцем".

Уловы корюшки значительно выросли с 0.02 т в 1970 г. до 182 т в 1980 г. (ранее такой объём составлял годовой вылов всех видов рыб на озере), а ряпушки уменьшились (рис. 3). Изучая питание корюшки в летний период, мы обнаруживали до 40 личинок ряпушки в одном её желудке. Подтверждено мнение многих учёных о том, что новые виды, вступая в контакты с аборигенными, могут значительно преобразовывать структуру биоценов, и их появление имеет экологические и экономические последствия (Одум, 1975; Правдин, 1977; Николаев

1979; Решетников и др., 1982; Williamson, 1996; Дгебуадзе, 2014).

Таким образом, выедание молоди на ранних стадиях развития и низкий уровень воспроизводства не позволили ряпушке увеличить свою численность несмотря на рыбоводные работы, проводимые на озере с 1976 по 1989 г. За этот период в водоём было выпущено 176 млн экз. личинок крупной ряпушки. При этом с 1984 по 1986 г. она лишь изредка попадала в сети летом. Затем на протяжении 15 лет (с 1987 по 2002 г.) ряпушка в уловах и в питании хищных рыб не встречалась.

С 1981 и по 1988 г. происходило снижение численности и падение уловов корюшки, что, вероятно, было связано с заражением особей вида микроспоридией *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1921 (Малахова, Иешко, 1977). В 1980 г. (через 12 лет после появления корюшки в озере) паразит был выявлен только у одной из 200 обследованных рыб. На следующий год с мая по октябрь этот паразит дал резкий подъём экстенсивности заражения вида — с 60 до 90%. В 1982 г. экстенсивность заражения составила 100% (Иешко, Малахова, 1982). В начальный период эпизоотии было обнаружено поражение внутренних органов — почек, стенок желудка и кишечника. Но особенно уязвимым органом для поражения оказались гонады, причём заражённость самок корюшки была в 2.5 раза выше, чем самцов (индекс обилия 19.7 против 7.8 экз.).

Наши наблюдения показали, что если масса гонад составляла 210 мг, то масса цист — 240 мг. Число цист на гонадах самок варьировало от 1 до 1000 экз., т.е. самым поражаемым являются репродуктивные органы самок корюшки, это повлекло за собой паразитарную кастрацию рыб. Заражение микроспоридией явилось причиной массовой гибели корюшки и привело к снижению её численности и уловов. С 1989 по 2002 г. заражённость корюшки снизилась и уловы стабилизировались на уровне 50 т в год. Однако с 2002 и по 2009 г. в водоёме вновь было зафиксировано 100%-ное заражение корюшки этим же паразитом. Подтвердилось мнение паразитологов, которые предупреждали, что повторение заражения корюшки очень опасно для популяции в целом (Иешко и др., 2000; Аникиева и др., 2021), что и произошло в Сямозере. В эти годы резко сократилась её численность, что привело к падению уловов до 0.5 т в год. В 2013–2014 гг. корюшка как в водоёме, так и в питании хищных рыб (1.0%) отмечалась

крайне редко. С 2015 г. и по настоящее время корюшка в водоёме не зафиксирована (рис. 3).

Микроспоридия *G. hertwigi* была отмечена и у корюшки Великих Американских озёр и других водоёмов Канады и Северной Америки. Наиболее массовое заражение было зарегистрировано в озёрах Эри и Онтарио (Colby et al., 1972). Через 10 лет после появления корюшки в этих водоёмах она исчезла, и причина была та же самая — заражение рыб микроспоридией.

Практически одновременно с исчезновением из водоёма корюшки на водосборе оз. Сямозеро значительно сократились масштабы деятельности человека (прекращены мелиоративные и сельскохозяйственные работы), в результате уменьшилось количество поступающих в озеро биогенов, а нерестилища ряпушки заиливались в меньших объёмах. С 2003 г. ряпушку вновь стали отлавливать сетями, в 2005 г. её вылов составил более 10 т, в 2009 г. — 42 т, в 2015 г. — 50 т, в 2020 г. — 70 т (рис. 3).

Сама ряпушка является важным объектом питания всех хищных рыб водоёма. В Сямозере до 1970 г. как в самом водоёме, так и в пище хищных рыб доминировала ряпушка, в 1980–1990-е гг. — корюшка. Работами ряда авторов показано, что при снижении численности основного кормового объекта хищники легко переключаются на другой более доступный объект, что и было отмечено в озере (Балагурова, 1963; Попова, 1979, 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016). С 2010 г. значительную долю в пище хищников стала составлять ряпушка, это свидетельствует об увеличении её численности. На рис. 4 представлены спектры питания хищных видов рыб. По судаку *Sander lucioperca*, налиму *Lota lota* и окуню *Perca fluviatilis* в связи с их максимальным пищевым сходством данные по питанию объединены. У щуки *Esox lucius*, предпочитающей в основном прибрежные зарослевые участки озера, спектр питания существенно отличается.

В водоёме произошли существенные перестройки в структуре сообщества гидробионтов, соответственно и в трофических связях рыб, в которых основной поток вещества и энергии шёл по планктонному пути. Но если в 1940–1970-е гг. большая доля рыбопродукции приходилась на ряпушку, то 1980–1990-е гг. — на корюшку. С 2015 г. основной поток веществ и энергии в водоёме был направлен также по планктонному пути, но теперь, как и прежде (до появления корюшки в водоёме), с доминированием ряпушки.

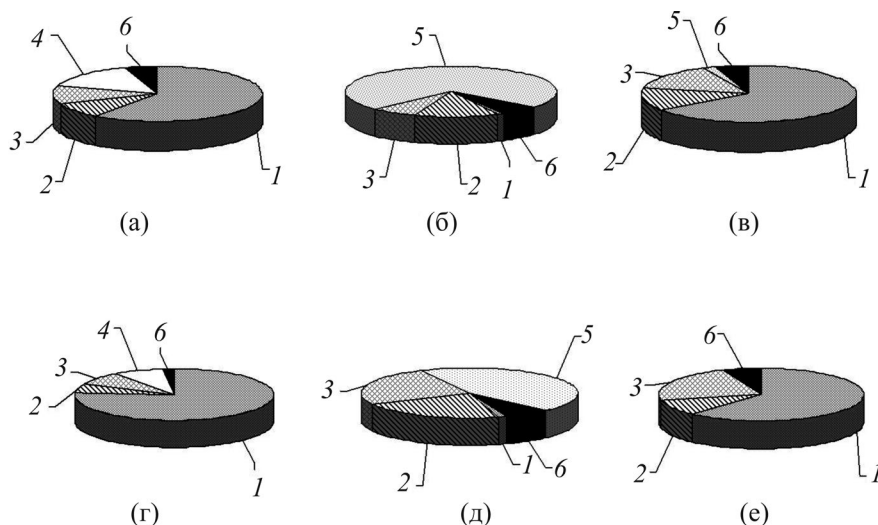


Рис. 4. Спектр питания (%) судака *Sander lucioperca*, окуня *Perca fluviatilis*, налима *Lota lota* и щуки *Esox lucius* в оз. Сямозеро в 1954–1956 (а, г), 1976–1980 (б, д) и 2015–2020 (в, е) гг.: а–в – объединённые данные по судаку, окуню и налиму; г–е – щука. Кормовые объекты: 1 – ряпушка *Coregonus albula*, 2 – ёрш *Gymnocephalus cernua*, 3 – окунь, 4 – плотва *Rutilus rutilus*, 5 – корюшка *Osmerus eperlanus*, 6 – прочее. Источники информации: 1960–е гг. – Балагурова, 1963; 1980–е гг. – Попова, 1982; 2015–2020 гг. – наши данные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования экосистемы оз. Сямозеро позволили детально проанализировать её состояние: практически в естественных условиях (1932–1970 гг.), при значительном антропогенном воздействии (1971–2005 гг.) и последующем его снижении (с 2010 г. по настоящее время). На биологические показатели ряпушки Сямозера значительно повлияли изменения в экосистеме и случайное проникновение в водоём корюшки. В озере для нагула ряпушки сложились благоприятные условия с высокими показателями численности зоопланктона (более 2.0 г/м³) и плохие условия для её нереста в результате заиления её нерестилищ. Последнее, учитывая длительный период эмбрионального развития (6–7 мес.), привело к снижению численности вида.

В 1940–1950-е гг. водоём соответствовал олиготрофному типу. В 1960-е гг. были отмечены незначительные признаки его эвтрофирования. С 1970-х гг. и по настоящее время Сямозеро оказалось ближе к мезотрофному типу, а некоторые его заливы – к эвтрофному. Наши исследования ещё раз подтвердили постулат о том, что естественное эвтрофирование водоёмов протекает за тысячу лет и более, однако антропогенное эвтрофирование может происходить во много раз быстрее.

В настоящее время в связи со снижением процессов антропогенного эвтрофирования намечился незначительный возврат экосистемы

Сямозера в прежнее состояние. Этот процесс Решетников (2004) назвал реолиготрофированием. Ряпушка, с более коротким жизненным циклом и ранним созреванием (на первом–втором году жизни), быстрее начала восстанавливать утраченную численность.

Исследования за состоянием водоёма и его обитателей целесообразно продолжить. Приоритетными являются наблюдения, направленные на сохранение водных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 151с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 343 с.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П., Решетников Ю.С. 2021. Биологические инвазии: европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и микроспоридия *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1911 // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 14. № 4. С. 2–14. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-2-14>
- Балагурова М.В. 1963. Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства на Сямозерской группе озёр Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 88 с.
- Бушман Л.Г. 1982. Изменения в структуре и продукции зоопланктона // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 34–62.

- Бушман Л.Г., Павловский С.А., Стерлигова О.П. 1991. Реакция гидробиоценозов на усиление антропогенной нагрузки на Сямозеро // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 46–60.
- Вебер Д.Г., Кожина Е.С., Потапова О.И., Титова В.Ф. 1962. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера // Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 82–113.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2000. Экология инвазий и популяционных контактов животных // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 315 с.
- Иешко Е.П., Малахова Р.П. 1982. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 161–176.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. Т. 34. Вып. 2. С. 118–124.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 395 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. 2010. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Журн. общ. биол. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Кучко Я.А., Ильмаст Н.В., Кучко Т.Ю. 2018. Характеристика зоопланктона Сямозера (Южная Карелия) по результатам многолетнего мониторинга // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 557–564. <https://doi.org/10.1134/S0002332918050090>
- Кучко Я.А., Савосин Е.С. 2020. Оценка состояния сообществ зоопланктона и макрозообентоса экосистемы Маслозера в зоне размещения форелевого хозяйства // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 5 (172). С. 10–19.
- Литинский Ю.Б. 1959. Геоморфология Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 1. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 74–95.
- Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1977. Изменение паразитофауны Сямозера за последние 20 лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. С. 185–198.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Николаев И.И. 1979. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 76–93.
- Носков Е.Д. 1956. Ряпушка Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир, 740 с.
- Озера Карелии. Справочник. 2013. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 464 с.
- Осинова В.К. 1972. Материалы по биологии корюшки Сямозера // Матер. отчет. сессии СевНИИРХ за 1971 г. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 84–85.
- Павловский С.А. 2014. Сравнительная характеристика и многолетняя динамика макрозообентоса и основных биотопов озера Сямозеро // Тр. КарНЦ РАН. № 2. С. 140–146.
- Попова О.А. 1979. Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 13–47.
- Попова О.А. 1982. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 106–145.
- Потапова О.И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula*. Л.: Наука, 132 с.
- Правдин А.М. 1977. Опыт экономической оценки мероприятий по рациональному использованию запасов Сямозера // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. С. 208–232.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 376 с.
- Решетников Ю.С. 2004. Проблема ре-олиготрофирования водоемов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5. С. 709–711.
- Решетников Ю.С. 2020. О фазах вселения нового вида в пресноводные экосистемы // Успехи соврем. биологии. Т. 140. № 3. С. 294–305. <https://doi.org/10.31857/S0042132420030084>
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 248 с.
- Решетников Ю.С., Стерлигова О.П., Аникиева Л.В., Королева И.М. 2020. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 352–363. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030182>
- Россолимо Л.Л. 1977. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. Л.: Наука, 143 с.
- Смирнов А.Ф. 1939. Рыболовство на Сямозере // Тр. КГПИ. Т. 1. С. 127–168.
- Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. 1998. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 188 с.

- Соколова В.А., Филимонова З.И. 1962. Кормовые ресурсы бентоса Сямозера // Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 37–55.
- Стерлигова О.П. 1979. Корюшка *Osmerus eperlanus* и ее роль в ихтиофауне Сямозера // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 5. С. 793–800.
- Стерлигова О.П., Павловский С.А. 1984. Экспериментальное изучение выедания икры сиговых ершом и донными беспозвоночными // Там же. Т. 24. Вып. 6. С. 1036–1039.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 198 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 224 с.
- Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. 1977. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 267 с.
- Титова В.Ф., Стерлигова О.П. 1977. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. С. 199–206.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. 1959. Т. 1. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 270 с.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. 1962. Т. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 238 с.
- Фрумин Г.Т., Гильдеева И.М. 2013. Эвтрофирование водоемов — глобальная экологическая проблема // Экол. химия. Т. 22. № 4. С. 191–197.
- Чекрыжева Т.А. 1990. Видовой состав фитоперифитона некоторых озер и рек Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 39 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Наука, 162 с.
- Amundsen P.-A., Staldivik F.J., Reshetnikov Yu.S. et al. 1999. Invasion of vendace *Coregonus albula* in a subarctic watercourse // Biol. Conserv. № 88. № 3. P. 405–413.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00110-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00110-4)
- Colby P.J., Spangler G.R., Hurley D.A., McCombie A.M. 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. № 6. P. 975–983.
<https://doi.org/10.1139/f72-141>
- Inderjit T.V., Cadotte M.W., Colautti R.I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future // Invasive plants: ecological and agricultural aspects. Basel: Birkhäuser Verlag. P. 19–43.
https://doi.org/10.1007/3-7643-7380-6_2
- Williamson M. 1996. Biological invasions. London: Chapman and Hall, 220 p.

COMPARATIVE ANALYSIS OF POPULATION PARAMETERS OF THE VENDACE *COREGONUS ALBULA* (SALMONIDAE, COREGONINAE) IN LAKE SAMOZERO IN DIFFERENT HABITAT CONDITIONS

O. P. Sterligova¹, N. V. Ilmast^{1, *}, and L. V. Anikieva¹

¹Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*E-mail: ilmast@mail.ru

The results of long-term studies of the dynamics of population parameters of the vendace *Coregonus albula* in Lake Syamozero in periods with different habitat conditions are presented. The vendace is the most abundant fish species in the lake and was the main object of commercial fishing for 39 years (1932–1970) (60% of the total catch). From 1971 until 2000, the input of nutrients into the lake increased significantly due to high human economic activity in the catchment area. This led to a change in the hydrochemical and hydrobiological regimes of the lake. As a result, favorable conditions were created for vendace feeding. The biomass of zooplankton which is the main component of its diet, increased fivefold from 1950 to 2000 (from 0.4 to 2.1 g/m³). However, the conditions of reproduction of vendace significantly worsened due to siltation of spawning grounds, which led to the mortality of eggs during a long period of its embryogenesis (6–7 months). The decrease in the vendace abundance in 1971–2000 was also caused by the accidental penetration of a new species, the European smelt *Osmerus eperlanus* into the lake. For a long time (about 15 years) vendace was not found either in catches or in the diet of predatory fish species of the lake. In recent years, as a result of a decrease in the impact of human activity on the lake and the disappearance of the smelt in 2015 due to its infection with the parasite, the vendace population has begun to recover.

Keywords: vendace *Coregonus albula*, life cycle, monitoring, eutrophication, biological invasion, Syamozero.

УДК 597.58.591.9.591.53

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ И ПИТАНИЕ КРИСТАЛЛИНОВОГО ЛИПАРИСА *CRYSTALLIAS MATSUSHIMAE* (LIPARIDAE) В РОССИЙСКОЙ ЗОНЕ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2024 г. С. Ф. Соломатов^{1, *}, О. И. Пущина², Н. Л. Асеева²

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

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

*E-mail: solosf@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.06.2023 г.

После доработки 18.07.2023 г.

Принята к публикации 31.07.2023 г.

Приведены результаты изучения батиметрического и пространственного распределения кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* по данным донных траловых съёмок в российских водах Японского моря. Вид не образует плотных скоплений, хотя и не так редок, как считалось ранее: в уловах донного трала на материковом склоне частота его встречаемости составляет около 30%. Основными местами скоплений вида являются западная часть зал. Петра Великого и глубоководный участок Татарского пролива между материком и о-вом Сахалин. Несмотря на относительно широкий диапазон температуры воды и глубин, при которых в уловах встречался кристаллиновый липарис, предпочтительными для него являются довольно узкие термические и батиметрические границы: 0.6–1.5°C и 200–500 м. В рационе питания преобладают мизиды, амфиподы и декаподы.

Ключевые слова: кристаллиновый липарис *Crystallias matsushimae*, Liparidae, распределение, биомасса, питание, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875224040039 **EDN:** EYFJCE

Кристаллиновый липарис *Crystallias matsushimae* Jordan et Snyder 1902 является обычным представителем семейства липаровых (Liparidae) и единственным представителем рода *Crystallias*, встречающимся в Японском море. Иногда род *Crystallias* Jordan et Snyder, 1902 относят к младшему синониму рода *Crystallichthys* Jordan et Gilbert, 1898 (Chernova et al., 2004), однако, по современным представлениям, он является валидным (Парин и др., 2014; Fricke et al., 2023).

Вид широко распространён в Японском море, вокруг Японского архипелага и Курильских о-вов, в южной части Охотского моря (Сон Ён Хо, 1986; Питрук, 1990; Борец, 1997, 2000; Федоров, Парин, 1998; Федоров, 2000; Новиков и др., 2002; Nakabo, 2002; Kim et al., 2005; Соколовский и др., 2007, 2011). Некоторые авторы указывают поимку вида в южной части Берингова моря, что существенно расширяет границы его обитания (Линдберг, Красюкова, 1987; Парин и др., 2014). Сведений о биологии кристаллинового липари-

са немного и они фрагментарны как для Японского моря, так и для остальной части ареала.

От других представителей семейства вид отличается наличием на теле удлинённых вертикальных полос и большими усиками на нижней челюсти и рыле. Характерные вытянутые кольцеобразные пятна отчётливо прослеживаются даже у мелкоразмерных (длиной от 17.8 мм) рыб (Matsuzaki et al., 2022), чего в Японском море не отмечается у других липаровых. Благодаря сравнительно лёгкой в отношении липаровых рыб видовой идентификации мы имели возможность использовать большой массив данных по биологии этого вида, не опасаясь путаницы с другими видами семейства.

Цель работы – изучить батиметрическое и пространственное распределение кристаллинового липариса в северо-западной части Японского моря, оценить влияние температуры придонного слоя воды на особенности его распределения, выяснить размерный состав, рацион питания и дать количественные оценки вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные донных траловых съёмок на шельфе и материковом склоне северной части Японского моря в рейсах научно-исследовательских судов ТИНРО в 1978–2018 гг. Акватория была подразделена на четыре района: зал. Петра Великого (ЗПВ) – от р. Туманная до м. Поворотный, Северное Приморье (СП) – от м. Поворотный до м. Золотой, воды у материкового побережья Татарского пролива (ТП) – от м. Золотой до прол. Невельского и Западный Сахалин (ЗС) – у островного побережья Татарского пролива от прол. Невельского до м. Крильон (рис. 1). Обследованы глубины 20–750 м (в зал. Петра Великого – от 2 м). При анализе сезонного распределения проводили деление на гидрологические сезоны по классификации Зуенко (1994): зимний период включает январь и февраль, весенний – март и апрель, летний – июнь–сентябрь, осенний – ноябрь и декабрь. Май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Май мы отнесли к весеннему сезону, октябрь – к осеннему.

Для работ использовали суда различного класса и разные типы тралов с мелкочейной вставкой (10 мм) в кутце. Преимущественно использовали донный трал ДТ/ТВ 27.1. Для сравнимости результатов все уловы пересчитали на час траления (кг/ч траления). Для построения карт пространственного распределения уловы осредняли по квадратам со стороной 10 географических минут. Биомассу рыб определяли площадным методом (Аксютин, 1968) с коэффициентом уловистости 0.5 (Гаврилов и др., 1988). Всего в работе использованы данные 50 съёмок (ЗПВ – 23, СП – 13, ТП – 12, ЗС – 2). Общее число обработанных траловых станций составило 14839 (табл. 1), из них кристалиновый липарис был отмечен в 1643. У рыб из уловов измеряли общую длину тела (*TL*). Промерено 1256 экз., из них со взвешиванием 610 экз.

Материал по питанию липариса (76 желудков) собран в водах Северного Приморья (на глубинах 60–450 м) в апреле–мае. Пробы обрабатывали в соответствии с Методическим пособием (1974). Величину суточного рациона рыб оценивали методом Новиковой (1949) в модификации Чучукало и Напазакова (1999) путём определе-

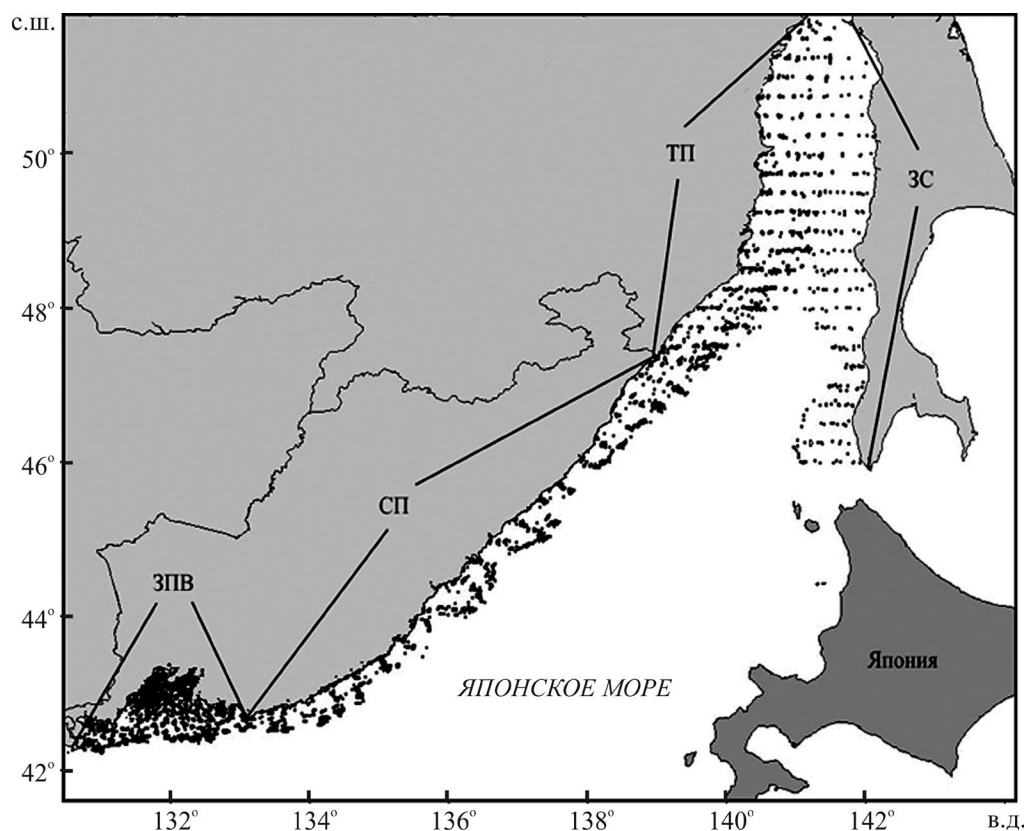


Рис. 1. Карта-схема района работ в Японском море в 1978–2018 гг.: (•) – траловые станции, ЗПВ – зал. Петра Великого, СП – Северное Приморье, ТП – Татарский пролив, ЗС – Западный Сахалин.

Таблица 1. Общее число тралений, выполненных в российских водах Японского моря в разные сезоны 1978–2018 гг., и частота встречаемости (ЧВ) кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* по глубинам

Глубины, м	Весна	Лето	Осень	Зима	Всего	ЧВ, %
1–5	3	80	23	0	106	0
6–20	76	1193	211	2	1482	0
21–50	715	2030	361	52	3158	0.2
51–100	1086	1823	419	189	3517	4.2
101–200	1103	665	316	257	2341	12.1
201–300	818	328	275	166	1587	29.6
301–400	614	167	164	121	1066	32.6
401–500	468	103	130	104	805	30.7
501–700	329	124	218	18	689	20.3
701–1000	69	1	18	0	88	4.5
Итого	5281	6514	2135	909	14839	

ния продолжительности переваривания исходной (восстановленной) массы пищевых объектов в зависимости от температуры придонного слоя воды. Среднее значение рациона и соотношение в нём пищевых компонентов вычислены с учётом биомасс исследованных размерных групп и их вклада в общее потребление.

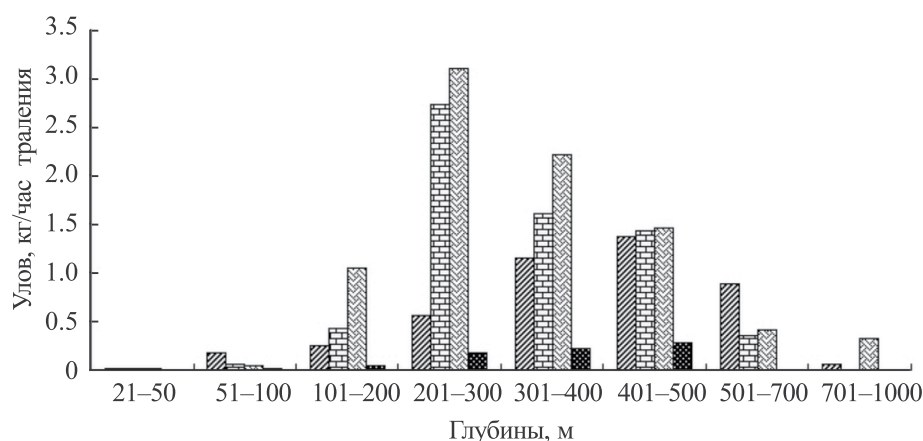
РЕЗУЛЬТАТЫ

Батиметрическое распределение. Глубины обитания кристаллинового липариса располагались в сравнительно широком диапазоне – 30–749 м. Предпочитаемыми глубинами для него являлись 201–500 м – верхний отдел материкового склона (рис. 2). Летом и осенью его скопления были приурочены к границе шельфовой зоны с глубинами 201–300 м, в зимне-ве-

сенний период отмечены на больших глубинах – 401–500 м. Кристаллиновый липарис является типичным представителем мезобентального биотопа.

По частоте встречаемости кристаллиновый липарис относится к обычным видам на материковом и островном склонах, на глубинах 201–500 м он встречался примерно в трети уловов (табл. 1). В меньшей степени он отмечался на глубинах 501–700 м (20.3%) и в пределах шельфовой зоны.

Пространственное распределение. Кристаллиновый липарис встречался во всех обследованных районах российской зоны Японского моря. Он не образовывал концентрированных скоплений, максимальный улов составил 66 кг/ч траления.

**Рис. 2.** Распределение уловов кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* в российских водах Японского моря по глубинам в разные сезоны 1978–2018 гг.: (▨) – весна, (▤) – лето, (▥) – осень, (▧) – зима.

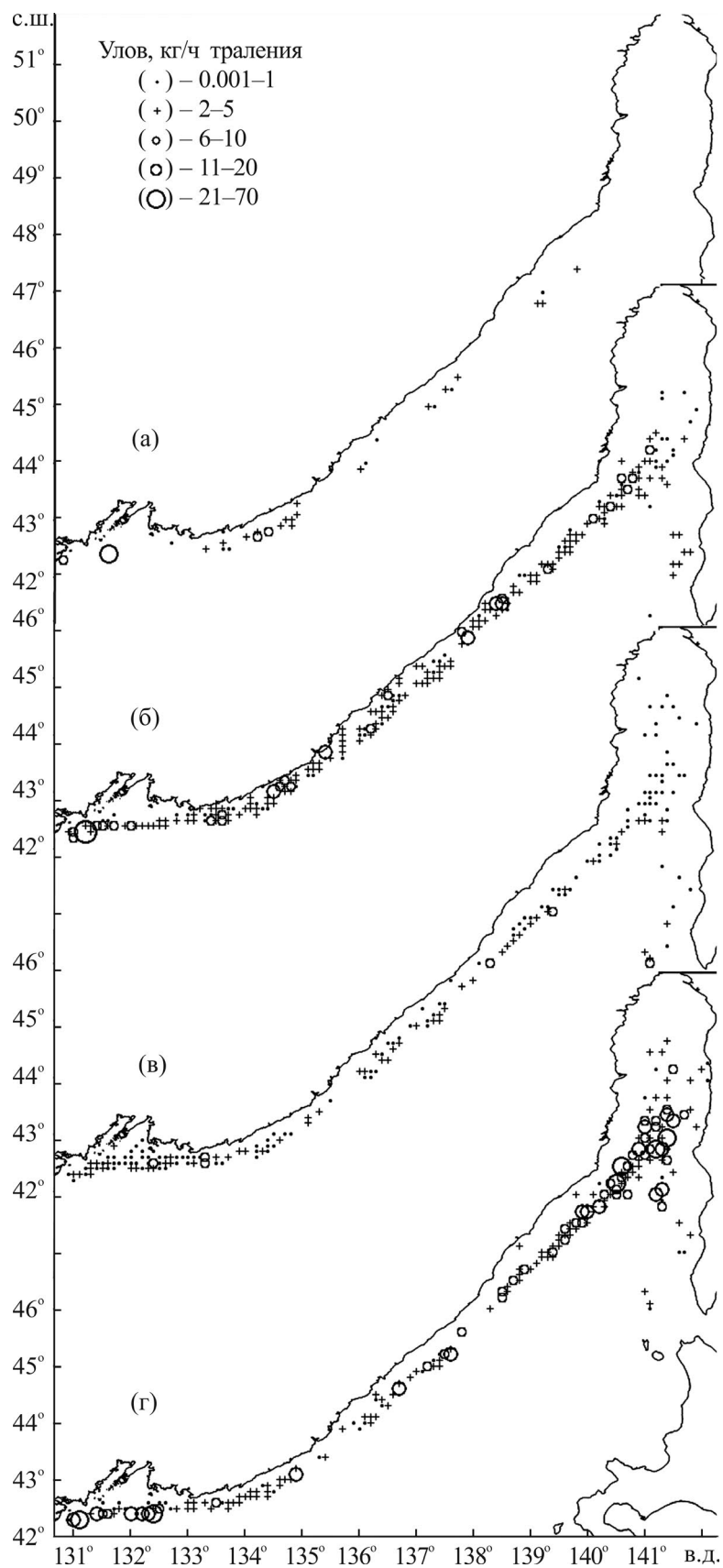


Рис. 3. Распределение уловов кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* в российских водах Японского моря в разные сезоны 1978–2018 гг.: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень.

На зимний период приходилось наименьшее число тралений, поэтому картина распределения в это время года не охватывает значительную часть исследуемой акватории (рис. 3а). Вид встречался во всей акватории Северного Приморья, но высокие уловы отмечались в западной части зал. Петра Великого. Татарский пролив как с материковой, так и с островной стороны не был охвачен тралениями зимой.

Весной кристаллиновый липарис избегал шельфовых зон (рис. 3б). В зал. Петра Великого он держался вдоль материкового склона, образуя скопления в западной части залива в координатах 42°20' с.ш. 131°20' в.д. — в районе так называемых Гамовских свалов. В Северном Приморье, где шельфовая зона не развита, этот вид встречался в уловах практически от самой береговой черты. Распределение носило довольно равномерный характер. При продвижении на север, с расширением шельфа, заметно смещение уловов на глубины в сторону свала глубин между материком и Сахалином. В мелководной части Татарского пролива, севернее 50° с.ш., кристаллиновый липарис весной не встречался. Вдоль островного побережья Сахалина вид был немногочислен и также избегал шельфовых зон.

Летом кристаллиновый липарис выходил на шельфовые участки (рис. 3в). Особенно это хорошо прослеживалось в зал. Петра Великого, где он попадал в уловы в открытой части и даже заходил в заливы второго порядка (Уссурийский зал.). В верхней части Татарского пролива (севернее 50° с.ш.) также неоднократно присутствовал в уловах донного трала. Однако в целом продолжал держаться предпочтительно на материковом склоне, не образуя больших скоплений.

Осенью кристаллиновый липарис образовывал скопления с повышенными концентрациями вдоль материкового склона зал. Петра Великого и глубоководной части Татарского пролива между материком и Сахалином (рис. 3г). В Северном Приморье относительно высокие уловы вида отмечались также в узкой полосе вдоль материкового склона. При этом в северной, мелководной, части Татарского пролива всё ещё продолжали фиксироваться поимки в тех же местах, что и в летний период.

В целом в течение года в распределении кристаллинового липариса в северной части Японского моря есть определённые закономерности. В зал. Петра Великого вид редко заходит в заливы второго порядка, предпочитая держаться у внешней кромки шельфа. Здесь он образует довольно плотные скопления в западной и восточной частях залива, где находятся участки дна с крутым свалом глубин. В Северном Приморье, как правило, не выделяли участки скоплений, уловы были рассредоточены по всему району. По мере продвижения на север и с расширением шельфа поимки вида смещались к центральной части Татарского пролива, где и отмечали максимальные концентрации. Вдоль сахалинского побережья кристаллиновый липарис встречался эпизодически, отсутствуя на участках с широким шельфом, а его повышенные концентрации отмечали лишь на свале глубин с островной стороны.

Зависимость распределения от температуры придонного слоя воды. Кристаллиновый липарис является stenothermным видом. Отдельные его поимки были зафиксированы при температуре воды от -0.8°C в феврале на шельфе зал. Петра Великого до 5.4°C в водах Северного Приморья. Однако

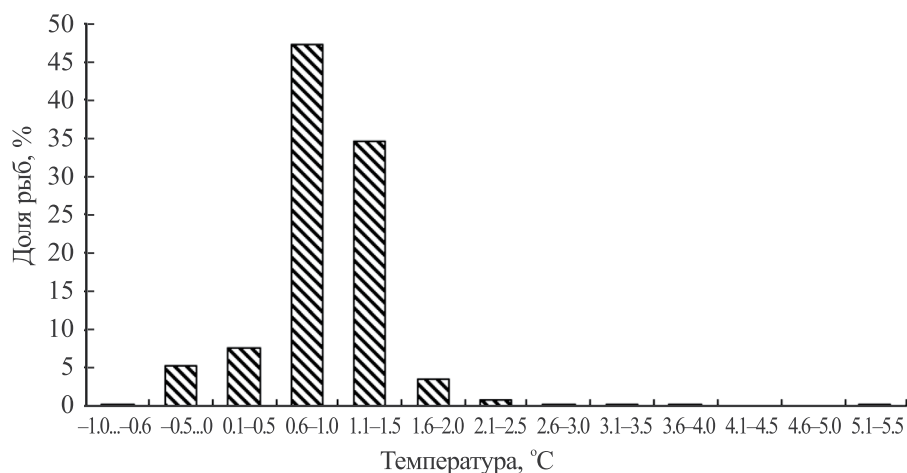


Рис. 4. Распределение кристаллинового липариса *Crystallias matushimae* в российских водах Японского моря в 1978–2018 гг. в зависимости от температуры придонного слоя воды.

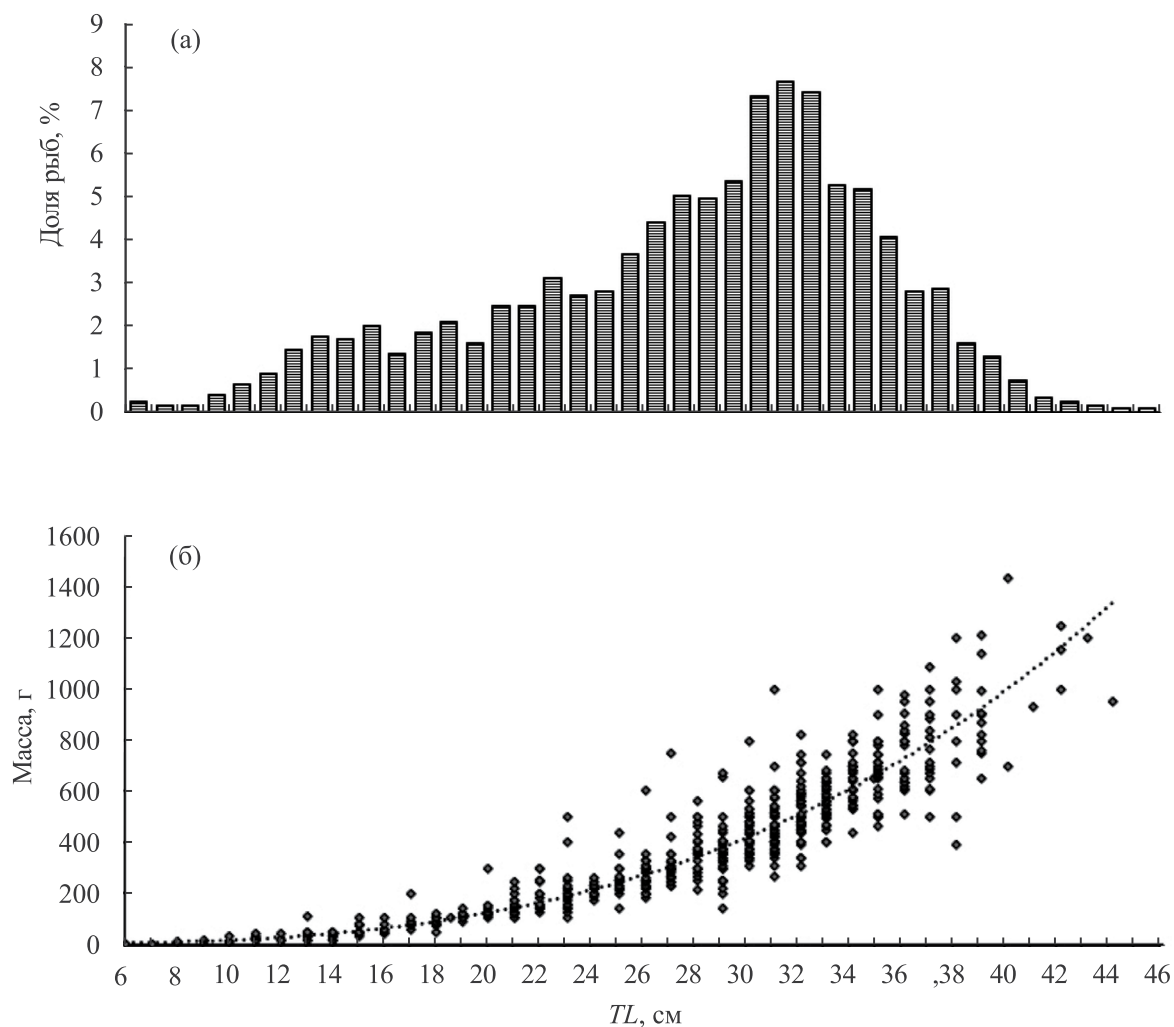


Рис. 5. Размерный состав (а) и зависимость массы тела от общей длины (TL) (б) кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* из траловых уловов в северо-западной части Японского моря в 1978–2018 гг.

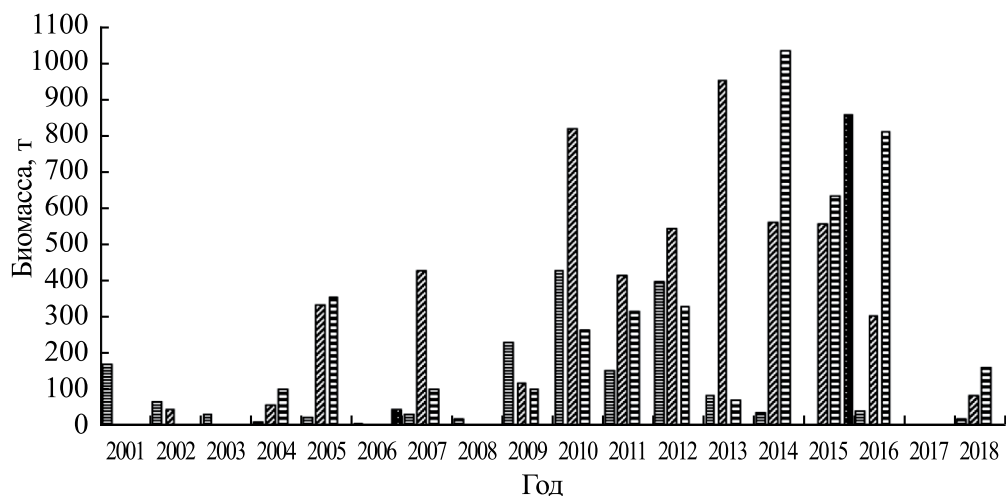


Рис. 6. Многолетняя динамика биомассы кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* в разных районах северо-западной части Японского моря по данным донных траловых съёмок: (□) – зал. Петра Великого, (▨) – Северное Приморье, (▤) – Татарский пролив, (■) – Западный Сахалин.

в основном он держался в узком диапазоне температур, более 80% его поимок находилось в границах одного градуса – от 0.6 до 1.5°C (рис. 4).

Размерный состав. В уловах донного трала встречались особи кристаллинового липариса *TL* 6–45 см. Модальную группу составляли рыбы *TL* 30–32 см (рис. 5а). Зависимость длина–масса у этого вида из вод Японского моря описывалась уравнением: $W = 0.0141 TL^{3.0292}$ ($R^2 = 0.937$), где W – масса рыбы, г; TL – общая длина, см (рис. 5б).

Многолетняя динамика биомассы. Средняя биомасса кристаллинового липариса в разных районах с начала 2000-х гг. находилась примерно на одинаковом уровне – 350–450 т. Максимальные оценки запасов в Северном Приморье и у Западного Сахалина превышали 800 т, а в 2014 г. вдоль материкового побережья Татарского пролива достигали 1033 т (рис. 6). В зал. Петра Великого и среднее, и максимальное значения оценки запасов были гораздо ниже – соответственно 108 и 426 т. С начала 2000-х гг. наблюдалось увеличение биомассы кристаллинового липариса в северной части Японского моря, в зал. Петра Великого пик приходился на 2010–2012 гг., в остальных районах – на 2013–2016 гг.

Питание. По нашим данным, кристаллиновый липарис является нектобентофагом, формирующим свой рацион в основном за счёт двух групп кормовых организмов – амфипод (*Amphipoda*) и мизид (*Mysida*) (в сумме 85.6%) (табл. 2).

Среди второстепенных компонентов его пищи наиболее существенную долю занимали десятиногие раки (*Decapoda*) и многощетинковые черви (*Polychaeta*). Молодь липариса *TL* 11–20 см отдавала предпочтение донным беспозвоночным: амфиподам (преимущественно рода *Syrrhoe*) и полихетам семейства *Polynoidae*. По мере роста липариса роль бентоса (особенно полихет) в питании заметно снижалась, но возрастала роль нектобентоса, главным образом, мизид *Inusitatomysis insolita* и декапод (в основном креветок рода *Spirontocaris* и шримса *Mesocrangon intermedia*).

Кроме того, в пище особей *TL* 21–40 см в небольшом количестве встречались эвфаузииды рода *Thysanoessa*, а также молодь рогатковых (*Cottidae*) и бельдюговых (*Zoarcidae*) рыб.

Наряду с размерно-возрастной, у кристаллинового липариса хорошо выражена батиметрическая изменчивость питания. На шельфе в его рационе доминировали мизиды (58.8% массы), но вследствие значительного роста потребления

амфипод по мере увеличения глубины доля мизид, как и доля второстепенных компонентов, сокращалась, в результате чего на материковом склоне амфиподы и мизиды приобретали практически равное значение (соответственно 48.4 и 44.2%) (рис. 7). Выявленные различия, вероятно, связаны с батиметрическими изменениями структуры кормовой базы липариса, однако из-за слабой изученности этого вопроса судить об этом более определённо не представляется возможным.

По нашим расчётам, средняя величина суточного рациона особей кристаллинового липариса *TL* 11–40 см в весенний период составляла 1.7% массы тела и по мере роста снижалась с 2.5 до 1.4% (табл. 2). Интенсивность питания этого вида на материковом склоне (2.1%) выше, чем на шельфе (1.2%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ряд авторов (Соколовский и др., 2011; Парин и др., 2014) относят кристаллинового липариса к редким видам. По всей видимости, это связано с тем, что в расчёт брались результаты работ на малых глубинах. По материалам нашего исследования, этот вид на глубинах до 51 м встречался лишь в 0.2% уловов, а в диапазоне 51–100 м – в 4.2%. Но если рассматривать рыб мезобентального биотопа, то здесь кристаллиновый липарис является обычным видом, встречаясь практически в каждом третьем улове донного трала.

Для кристаллинового липариса, по нашим данным, характерен оседлый образ жизни – он не совершает продолжительных миграций ни в широтном, ни в батиметрическом направлении. Несмотря на широкий диапазон глубин, на которых были зафиксированы его поимки, в основном он предпочитал верхний отдел материкового склона (201–500 м). По всей видимости, для него характерно откочёвывание в зимний период на большие глубины. Для зимнего и весеннего периодов отмечены его значительные концентрации в диапазоне 401–500 м, а также высокие уловы на глубинах 501–700 м. Савин (2014) для Южных Курил причисляет кристаллинового липариса к массовым видам в диапазоне 300–400 м в весенний период. Вероятно, отличающиеся гидрологические условия и обилие глубоководных видов рыб (в первую очередь, отсутствующих в Японском море макруросов) приводят к тому, что здесь для кристаллинового липариса характерен более

Таблица 2. Состав пищи кристаллинового липариса *Crystallias matsushimae* разного размера в водах Северного Приморья (апрель–май), % массы

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см			В среднем
	11–20	21–30	31–40	
Polychaeta	29.2	1.9	1.4	2.4
Polynoidae gen. spp.	29.2	0.9	1.4	1.8
Polychaeta varia		1.0		0.6
Isopoda	2.9	1.2	+	0.8
Amphipoda	64.6	47.3	20.1	36.0
<i>Rhachotropis aculeata</i>		1.2	9.2	4.6
<i>Rh. oculata</i>	5.8	20.9	3.2	12.8
<i>Stegocephalus inflatus</i>			2.1	0.9
<i>Metopa majuscula</i>		0.2	1.1	0.8
<i>Syrrhoe crenulata</i>	4.6	0.2	0.1	0.3
<i>Syrrhoe</i> sp.	44.2	23.3	2.2	14.8
<i>Caprella</i> sp.	10.0	0.9	0.5	0.9
Amphipoda varia		0.6	1.7	0.9
Mysida	3.3	45.4	57.6	49.6
<i>Inusitatomysis insolita</i>		37.9	47.4	41.0
<i>Pseudomma</i> sp.	3.3	6.6	10.2	8.1
Mysida varia		0.9		0.5
Euphausiacea		0.6	2.6	1.4
Decapoda		2.5	14.0	7.4
<i>Spirontocaris arcuata</i>			1.8	0.8
<i>S. brevidigitata</i>		0.3	2.1	1.0
<i>S. phipp sii</i>		0.2	1.9	0.9
<i>Mesocrangon intermedia</i>		1.5	5.5	3.2
<i>Pagurus</i> sp.			2.7	1.2
Decapoda varia		0.5		0.3
Pisces		1.1	3.7	2.2
Прочие		+	0.6	0.2
Средний суточный рацион, % массы тела	2.5	2.0	1.4	1.7
Число желудков, шт.	5	48	23	76
Доля пустых желудков, %		2.1	17.4	6.6

Примечание. “+” — доля компонента < 0.1%.

узкий вертикальный диапазон обитания, а зимует он на меньших глубинах, чем в япономорской зоне.

В летний и осенний периоды кристаллиновый липарис предпочитает глубины 201–300 м. В это время он рассредоточен и не образует плотных скоплений, в осенний период его концентрации повышаются, так что именно осенью отмечены наиболее высокие уловы этого вида в течение года (рис. 3).

Для кристаллинового липариса характерны крупная икра (диаметром 4–5 мм) и отсутствие

пелагической стадии у личинок, что также приводит к сужению зоны расселения (Tohkairin et al., 2015). Эти авторы выдвигают предположение о том, что такой оседлый образ жизни при отсутствии географических барьеров привёл к возникновению в Японском море двух морф кристаллинового липариса — жёлтой и красной. Российская зона Японского моря входит в сегмент, где обитает только красная морфа; в экспедициях, в которых принимали участие авторы настоящей работы, не отмечено ни одной поимки особей жёлтой морфы.

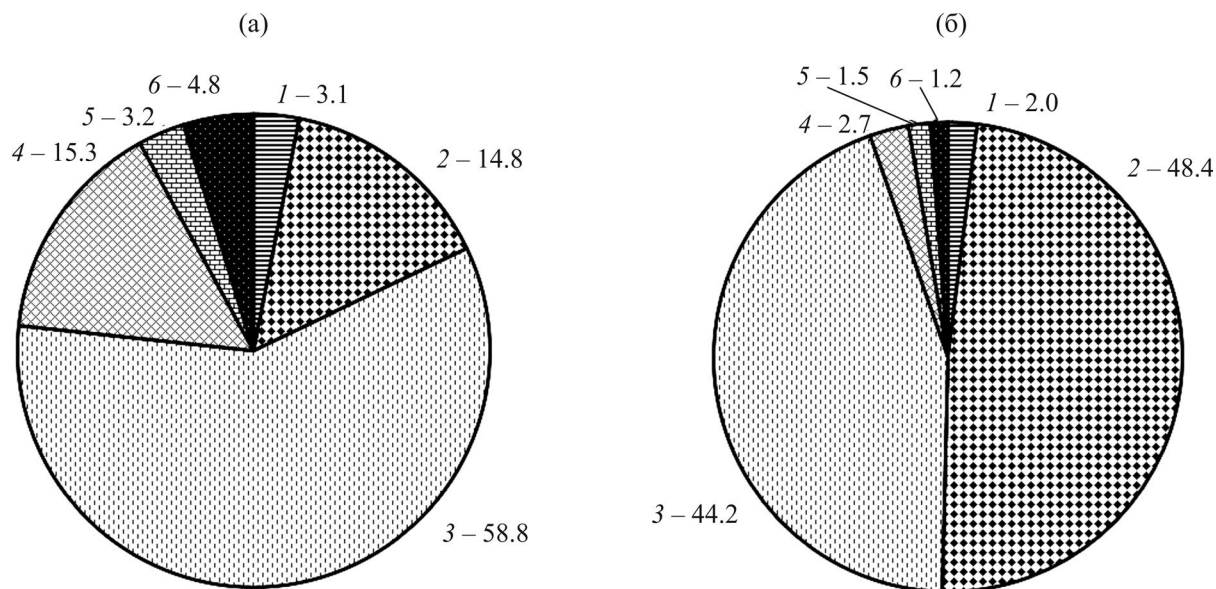


Рис. 7. Состав пищи (% массы) кристаллинового липариса *Crystallias matushimae* на шельфе (а) и материковом склоне (б) Северного Приморья в апреле–мае: 1 – Polychaeta, 2 – Amphipoda, 3 – Mysida, 4 – Decapoda, 5 – Pisces, 6 – прочие.

В Северном Приморье поимки кристаллинового липариса зарегистрированы вблизи береговой линии в отличие от других районов северной части моря. По всей видимости, здесь причина такая же, как и для некоторых других видов, обитающих преимущественно на материковом склоне, например, японской лисички *Percis japonica* (Pallas, 1769) (Соломатов, Антоненко, 2023). Отсутствие широкой шельфовой зоны в этой части Японского моря позволяет не совершать протяжённые миграции, чтобы выйти на минимальные глубины обитания.

В уловах донного трала преобладали взрослые особи кристаллинового липариса, модальной размерной группы 30–32 см. Связано это может быть с разными причинами. Во-первых, с селективностью донного трала: рыбы малых размеров элементарно не улавливаются и проходят через ячейку крыльев трала. Во-вторых, благодаря своей присоске, которая у мелких особей относительно более крупная (Линдберг, Красюкова, 1987), липаровые могут закрепляться на грунте и не улавливаться тралом (Панченко, Пушина, 2022).

По характеру питания большинство исследованных видов липаровых рыб относят к бенто- или нектобентофагам (Токранов, 2000; Чучукало, 2006; Токранов, Орлов, 2014). Имея относительно большинства рыб мезобентального биотопа сравнительно невысокий средний суточный рацион и биомассу, кристаллиновый липарис занимает незначительную долю в вы-

едании различных гидробионтов на материковом склоне Японского моря. По составу пищевого рациона среди массовых и обычных видов рыб шельфа и материкового склона Северного Приморья кристаллиновый липарис имеет наибольшее сходство с охотским липарисом *Liparis ochotensis* Schmidt, 1904, пёстрым полчешуйником *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks, 1904 и навагой *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) (Пушина, Соломатов, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кристаллиновый липарис является обычным видом в северной части Японского моря, где частота его встречаемости составляет ~30%. При этом биомасса его лишь в отдельные годы превышает 800 т в разных исследованных районах, обычно находясь на уровне 350–450 т. Основными местами скоплений кристаллинового липариса в Японском море являются материковый склон зал. Петра Великого и центральная часть Татарского пролива.

В водах Северного Приморья кристаллиновый липарис является нектобентофагом, формирующим свой рацион в основном за счёт двух групп беспозвоночных – амфипод (36.0%) и мизид (49.6%). По мере роста липариса роль бентоса (амфипод, полихет) в его пище сокращается и возрастает роль нектобентоса (преимущественно мизид и декапод). В весенний период средняя величина суточного рациона составляет

1.7% массы тела, при этом интенсивность питания вида на материковом склоне выше, чем на шельфе (соответственно 2.1 и 1.2%).

Несмотря на относительно широкий диапазон температуры воды и глубин, при которых в уловах встречался кристаллиновый липарис, предпочтительными для него являются довольно узкие термические и батиметрические границы: 0.6–1.5°C и 200–500 м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин А.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф., Стрельцов М.С. 1988. Состав и биомасса донных и придонных рыб экономической зоны СССР Японского моря // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 37–55.
- Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20–39.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Новикова Н.С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. № 9. С. 107–111.
- Панченко В.В., Пуцина О.И. 2022. Распределение, размерный состав и питание охотского липариса *Liparis ochotensis* (Liparidae) в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 1. С. 69–78.
<https://doi.org/10.31857/S004287522201012X>
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Питрук Д.Л. 1990. Предварительный список видового состава и распространение рыб семейства Liparidae в Охотском море // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 213. С. 35–45.
- Пуцина О.И., Соломатов С.Ф. 2018. Структура потребления пищевых ресурсов демерсальными рыбами на шельфе Северного Приморья (Японское море) в ранневесенний период // Матер. IX Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КГТУ. С. 79–83.
- Савин А.Б. 2014. Батиметрические группировки демерсальных рыб на склоне и внешнем крае шельфа с океанской стороны южных Курильских островов в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 177. С. 167–181.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-177-167-181>
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.
- Соломатов С.Ф., Антоненко Д.В. 2023. Распределение японской лисички *Percis japonica* (Agonidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 2. С. 144–151.
<https://doi.org/10.31857/S004287522302025X>
- Сон Ён Хо. 1986. О распределении рыб в прибрежных водах Восточного моря // Тр. Вонсан. ин-та рыб. хозяйства Восточного моря. № 1. С. 132–150.
- Токранов А.М. 2000. Питание липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 530–536.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2014. Особенности распределения, экология и динамика уловов щелеглазого липариса *Crystallichthys mirabilis* (Liparidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Там же. Т. 54. № 3. С. 323–331.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214030151>
- Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В.В., Парин Н.В. 1998. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны). М.: Изд-во ВНИРО, 154 с.

- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 483 с.
- Чучукало В.И., Напазиков В.В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Chernova N.V., Stein D.L., Andriashev A.P. 2004. Family Liparidae Scopoli 1777 – snailfishes // Annotated Checklists of Fishes. № 31. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 72 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 05/2023).
- Kim I.S., Choi Y., Lee C.L. et al. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Seoul: Kyo-Hak Publ., 615 p.
- Matsuzaki K., Mori T., Kai Y. et al. 2022. Morphological development of laboratory-reared *Crystallichthys matsushimae* (Cottoidei: Liparidae) // Ichthyol. Res. V. 69. № 4. P. 505–512. <https://doi.org/10.1007/s10228-021-00853-y>
- Nakabo T. 2002. Fishes of Japan with pictorial keys and species. V. I–II. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1749 p.
- Tohkairin A., Kai Y., Ueda Y. et al. 2015. Morphological divergence between two color morphotypes of *Crystallichthys matsushimae* (Cottoidei: Liparidae) // Ichthyol. Res. P. 145–155. V. 62. № 2. <https://doi.org/10.1007/s10228-014-0414-y>

DISTRIBUTION, SIZE COMPOSITION AND FEEDING OF THE BARRED SNAILFISH *CRYSTALLIAS MATSUSHIMAE* (LIPARIDAE) IN THE RUSSIAN ZONE OF THE SEA OF JAPAN

S. F. Solomatov^{1,*}, O. I. Pushchina², and N. L. Aseeva²

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

²*Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Vladivostok, Russia*

*E-mail: solosf@yandex.ru

The results of studying the bathymetric and spatial distribution of the barred snailfish *Crystallias matsushimae* are presented according to bottom trawl surveys in the Russian waters of the Sea of Japan. The species does not form dense aggregations, although it is not as rare as was previously thought: in bottom trawl catches on the continental slope, the frequency of its occurrence is about 30%. The main areas of the species aggregations are the western part of the Peter the Great Gulf and the deep-water section of the Tatar Strait between the mainland and Sakhalin Island. Despite the relatively wide range of water temperature and depths at which the snailfish was found in catches, the species prefers rather narrow thermal and bathymetric ranges: 0.6–1.5°C and 200–500 m. Mysids, amphipods and decapods dominate in the diet.

Keywords: barred snailfish *Crystallias matsushimae*, Liparidae, distribution, biomass, feeding, Sea of Japan.

УДК 597.5.574.5

СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В ПРИБРЕЖНЫХ ЗАРОСЛЯХ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ПРЕОБЛАДАНИЕМ *ZOSTERA MARINA* И *ULVA FENESTRATA* В ПРОЛИВЕ СТАРКА (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. А. И. Маркевич^{1, *}

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

*E-mail: alexmarkfish@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2023 г.

После доработки 27.10.2023 г.

Принята к публикации 31.10.2023 г.

С помощью метода визуальных водолазных учётов приведены результаты оценки видового состава, плотности и особенностей распределения рыб в прибрежных зарослях донной растительности с преобладанием zostеры *Zostera marina* и ульвы *Ulva fenestrata* в мае–сентябре и ноябре 2021 г. Всего зарегистрировано 23 вида рыб, видовое богатство которых увеличивалось с 8–13 видов в мае до максимума (17–18) в конце июня, незначительно снижалось в июле–сентябре и достигало минимума (2–5) в ноябре. Изменения сходной направленности отмечены и в значениях плотности распределения рыб. Разнообразие рыб в зарослях zostеры было выше, чем в зарослях ульвы. Сходство видового состава рыб между двумя исследованными типами зарослей было невысоким (индекс Сёренсена–Чекановского варьировал от 0.32 до 0.44). В целом плотность распределения рыб, за исключением молоди *Opisthocentrus* spp. и *Gymnogobius heptacanthus*, была низка (от 2.4 в зарослях ульвы в ноябре до 112.4 экз/50 м² среди zostеры в июле). Аномально высокая температура воды у дна (> 26°C) в конце июля–начале августа привела к временному избеганию рыбами (кроме *G. heptacanthus*) мелководий с зарослями и уходу их на глубину 3.5–4.5 м, где температура была ниже на 4.0–5.7°C.

Ключевые слова: прибрежное сообщество рыб, сезонное распределение рыб, плотность распределения рыб, *Zostera marina*, *Ulva fenestrata*, температура воды, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875224040047 EDN: EYENOR

Прибрежное мелководье (верхняя часть сублиторали) — одна из самых богатых по разнообразию рыб зона морей умеренных широт. Часть аборигенных видов проводит здесь всю свою жизнь, другие подходят для размножения или откорма, сюда оседают мальки ряда донных и придонных рыб из планктона. Таким образом, мелководье играет довольно важную роль в функционировании прибрежного сообщества рыб.

Распределение рыб в прибрежье исследовали в разных районах Мирового океана. Особенно большое внимание было уделено функционированию сообщества рыб в зарослях морских трав zostер *Zostera* spp. Подробно изучали видовой состав, заселение молодью, трофические отношения и другие аспекты экологии рыб (Hatanaka, Iizuka, 1962a, 1962b; Hattory et al., 1971; Orth, Heck, 1980; Kimura et al., 1983; Hanekom, Baird, 1984; Bell, Pollard, 1989; Ferrell, Bell, 1991; Perry et al.,

2018). Сходные исследования проводили и в зарослях бурых водорослей (Bodkin, 1986; Lubbers et al., 1990; Carr, 1991). Выяснено, что биотопы зарослей весьма богаты и разнообразны по сравнению с монотонными песчаными субстратами, обеспечивают многих рыб, особенно их молодь, большим количеством пищи и убежищ.

В заливе Петра Великого Японского моря эта зона изучена недостаточно подробно, особенно слабо исследовано распределение рыб в водорослях, а также его годовая динамика. Проведённые в заливе визуальные водолазные учёты дали только общее представление о видовом составе и плотности распределения рыб в мелководье, в том числе в зарослях zostеры и водорослей-макрофитов (Маркевич, 2002; Баланов и др., 2010; Гусарова и др., 2012; Маркевич, 2015, 2018). Но все эти работы были ограничены только летним гидрологическим периодом (август–сентябрь).

Более подробно и в разные сезоны года исследована фауна рыб в прибрежье на севере Приморья — в бухтах Киевка (Измятинский, Свиридов, 2000; Измятинский, Басюк, 2005) и Русская (Колпаков, 2004, 2005). Но состав прибрежной ихтиофауны Северного Приморья несколько отличается от такового зал. Петра Великого, кроме того, сбор материала для вышеупомянутых работ проводили сетными орудиями лова, а не с помощью визуальных водолазных учётов, поэтому результаты работ в зал. Петра Великого и на севере Приморья различаются.

Цель настоящей работы — изучить динамику видового состава, плотность и особенности распределения рыб в зарослях донной растительности с преобладанием морской травы zostеры *Z. marina* и зелёной водоросли ульвы *Ulva fenestrata* в северо-западной части зал. Петра Великого в мае–ноябре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в мае–сентябре и ноябре 2021 г. в сублиторали прол. Старка (у о-ва Попова, зал. Петра Великого Японского моря). Количественный учёт рыб и наблюдения за ними проводили методом визуальных водолазных разрезов (трансект), широко применяемым для получения информации без изъятия рыб (Мочек, 1987). В качестве трансекты использовали 30-метровую пластиковую рулетку, которую укладывали на дно при проведении учётов. Последние вели на двух трансектах, проложенных параллельно берегу: в прибрежных зарослях zostеры (1) и ульвы (2).

Трансекта 1 (42°58'14.72" с.ш., 131°44'38.02" в.д.) располагалась в кутовой части небольшой полузакрытой бухты, открытой в северо-восточном направлении. Глубина на трансекте была 1.7–2.5 м, грунт — слабо заиленный песок с примесью гравия, мелких камней и ракуши. Проективное покрытие zostерой дна (здесь и далее — по визуальной оценке) варьировало от 50 до 80% с плотностью произрастания растений 0.4–5.0 экз/м². К сентябрю часть растений погибла: частично отмерла естественным образом, частично была повреждена морскими ежами *Strongylocentrotus intermedius* и *Mesocentrotus nudus* (личные наблюдения автора), поэтому покрытие уменьшилось до 30%. В мае–июне на открытых участках трансекты встречались куртины водорослей десмарестии *Desmarestia viridis* и ульвы, покрывая до 10% площади дна, в июле они исчезли, здесь было также несколько экземпляров *Palmaria stenogona*.

Трансекта 2 (42°58'21.71" с.ш., 131°44'40.13" в.д.) располагалась у берега, открытого к северу и востоку, глубина здесь составляла 1.3–1.8 м, грунт — камни и гравий, глубже — песок. Проективное покрытие ульвой варьировало от 60 до 90%, к ноябрю оно уменьшилось до 20%. В мае и июне на трансекте встречались куртины *D. viridis* и отдельные растения zostеры, *Chorda asiatica*, *Botryocladia wrightii*, *P. stenogona* и *Neorhodomela aculeata*; они покрывали до 15% площади дна, к августу все они исчезли. Общая площадь дна с зарослями была небольшой: zostеры — 5–6 м шириной и 30 м длиной, ульвы — соответственно 3 × 40 м.

Учёт рыб вели в дневное время (11:00–15:00). Наблюдатель в водолажном снаряжении, медленно проплывая над мерной лентой, отмечал на пластиковом планшете видовую принадлежность, число и общую длину (*TL*) всех рыб на трансекте длиной 25.0, шириной 2.0 (50 м²) и высотой толщ воды над дном 1.0 м, а также регистрировал особенности распределения рыб. Прозрачность воды (оценивали визуально) в зарослях zostеры составляла 3–6 м, среди ульвы — 4–10 м, что позволяло уверенно визуально идентифицировать мелких рыб (*TL* < 10 см) с расстояния 0.5–1.0 м.

Молодь опистоцентров *Opisthocentrus* spp. и камбаловых *Pleuronectidae* gen. spp. не разделяли по видам. При учётах регистрировали температуру воды у дна поверженным дайв-компьютером. Все учёты вели по схеме “туда и обратно” в 10-кратной повторности, равномерно в течение календарного месяца. Общее число учётов — 128. После каждого учёта проводили визуальный обзор полосы прилегающего к трансектам дна (до глубины 4.5 м) и учёт там рыб.

Плотность распределения рыб представлена в виде среднего арифметического значения числа экземпляров, вычисленного по всем учётам в течение месяца, на площади дна каждой трансекты (далее в тексте указано только число рыб без приведения учётной площади 50 м²). Для некоторых видов рыб плотность указана отдельно для взрослых и молоди, это вызвано необходимостью показать разницу в значениях. Для оценки сходства видового состава рыб между трансектами были вычислены коэффициенты Сёренсена–Чекановского (K_s) по формуле: $K_s = 2a/(2a + b + c)$, где $2a$ — число общих видов на двух трансектах, b и c — число видов, зарегистрированных соответственно на первой и второй трансектах (Василевич, 1969).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура воды у дна на трансекте 1 в мае составляла 11–13°C (рис. 1). Видовой состав и численность рыб на трансектах за редким исключением были довольно низкими. Так, в зарослях zostеры в мае зарегистрировано 13 видов рыб со средним общим числом 27.5 экз. (рис. 2, табл. 1). Самыми многочисленными были взрослые особи ($TL \geq 60$ мм) большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus* (в среднем 10.4 экз.), которые встречались поодиночке и малыми группами на полянах среди zostеры. У них в мае начался процесс ухаживания перед размножением, часть рыб была ярко окрашена. Вторыми по численности были опистоцен-

тры – взрослые глазчатый *O. ocellatus* и опоясанный *O. zonope*, а также небольшие смешанные группы их молоди TL 35–45 мм (рис. 3а). Все они держались вплотную к кустам zostеры, питаясь у её листьев, но молодь чаще концентрировалась у куртин десмарестии. Иглу-рыбу *Syngnathus schlegeli* (рис. 3б) и бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* регистрировали постоянно, но единично, встречались они как вблизи кустов zostеры и водорослей, так и на открытом грунте. Молодь снежного *Myoxocephalus brandtii* и дальневосточного *M. stelleri* керчаков придерживалась исключительно песчаного грунта, как и молодь камбал. Элегантный *Bero elegans* и серебристый *Argyrocottus zanderi* (рис. 3в) керчаки, толстошипый маслюк *Pholis crassispina* и борода-

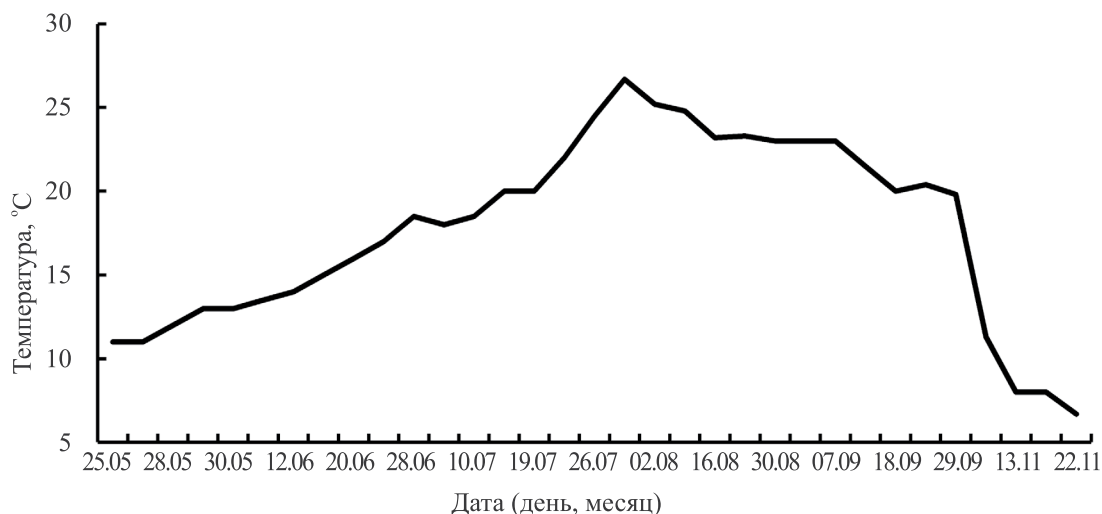


Рис. 1. Температура воды у дна на трансекте в зарослях *Zostera marina* в мае–сентябре и ноябре 2021 г.

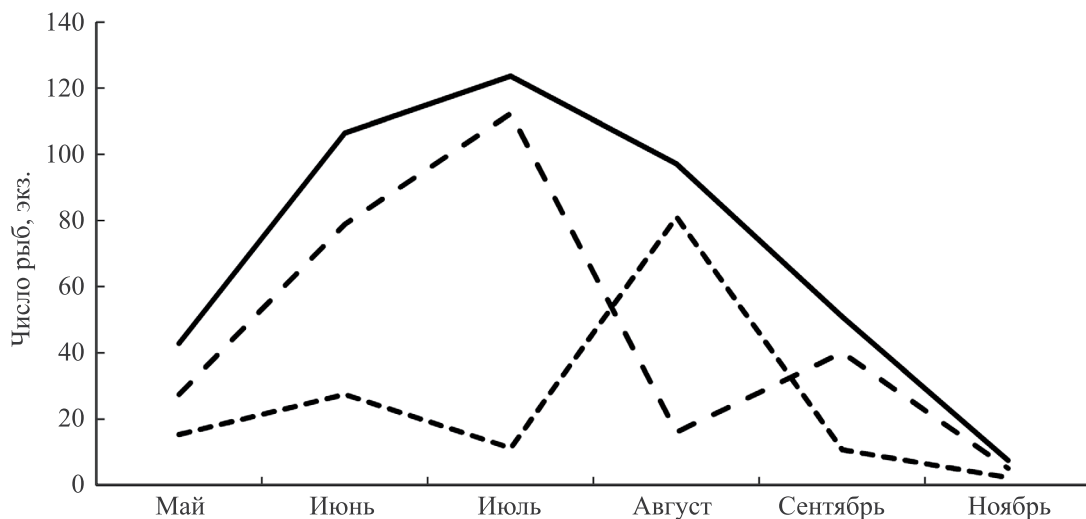


Рис. 2. Сезонное изменение числа рыб на трансектах в 2021 г. в зарослях: (---) – *Zostera marina*, (···) – *Ulva fenestrata*; (—) – суммарно на двух трансектах.

Таблица 1. Видовой состав и плотность распределения рыб на трансектах у о-ва Попова (зал. Петра Великого Японского моря) в зарослях донной растительности с преобладанием *Zostera marina* (1) и *Ulva fenestrata* (2) в мае—сентябре и ноябре 2021 г., экз/50 м²

Семейство, вид	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Ноябрь	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Osmeridae												
<i>Hypomesus japonicus</i>									32.3			
Hypoptychidae												
<i>Hypoptychus dybowskii</i>		4.0	0.2	0.8		0.8*						
Syngnathidae												
<i>Syngnathus schlegeli</i>	1.6		3.8	0.8	1.1	0.3	0.2		0.1	0.2		
Hexagrammidae												
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	1.3	0.9	1.9	2.1	0.8	1.6	0.3	0.1	0.2	0.2		
<i>Pleurogrammus azonus*</i>			0.1	0.2								
Psychrolutidae												
<i>Radulinopsis derjavini</i>			0.8	0.5	0.1	0.2			0.1			
<i>Gymnocanthus intermedius</i>			1.3	0.6							0.8	0.2
<i>Myoxocephalus stelleri*</i>	0.3		0.3						0.1		0.9	
<i>M. brandtii*</i>	0.4		0.1		0.1				0.1		0.3	
<i>Porocottus allisi</i>		0.3		0.2								
<i>Argyrocottus zanderi</i>	0.6		0.2					0.1	0.1	0.2		
<i>Bero elegans</i>	0.6		0.3	0.1	0.1			0.1	0.2			
Agonidae												
<i>Pallasina barbata</i>	0.8	0.4	0.3	0.1	0.1	0.1*						
Neozoarcidae												
<i>Neozoarces pulcher*</i>				0.3					0.3			
Stichaeidae												
<i>Chirolophis saitonis</i>				0.3		0.2		0.1		0.2		
Opisthocentridae												
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	2.6	1.5	2.8	1.3	1.4	1.1		0.3	0.1	0.1		
<i>O. zonope</i>	2.4	1.6	1.8	8.0	0.9	1.3		0.2	0.1			
<i>O. tenuis</i>		0.5	0.8	0.5	0.2	0.5			0.1			
<i>Opisthocentrus</i> spp.*	5.4		11.0	8.2	1.1	1.3						
<i>Pholidapus dybowskii</i>						0.3						
Pholidae												
<i>Pholis crassispina</i>	0.4		0.3		0.1		0.3	0.1	0.4	0.3		
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>								0.2		0.1		
Gobiidae												
<i>Gymnogobius heptacanthus</i>	10.4	6.2	11.3	3.2	5.3	1.9			5.7	5.5	2.9	2.2
<i>G. heptacanthus*</i>			40.4		100.7	1.6	15.3	79.9		4.0		
Pleuronectidae gen. spp.	0.7		1.3	0.3	0.4	0.1			0.2		0.3	
Всего	27.5	15.4	79.0	27.5	112.4	11.3	16.1	81.1	40.1	10.8	5.2	2.4

Примечание. * Ювенильные особи, все остальные — половозрелые.

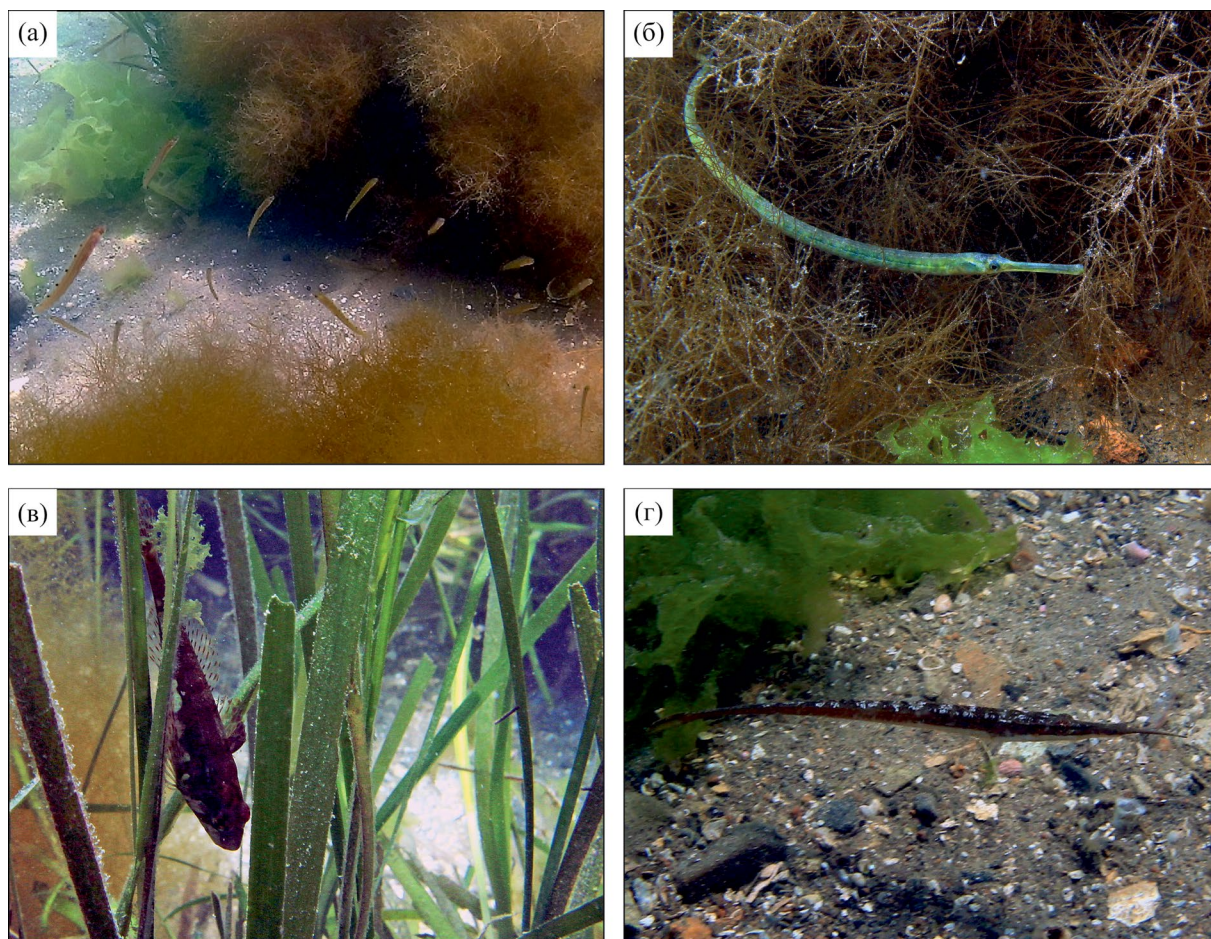


Рис. 3. Рыбы на трансекте в зарослях *Zostera marina*: а — смешанная группа молоди и взрослых *Opisthocentrus* spp., б — *Syngnathus schlegelii*, в — *Argyrocottus zanderi*, г — *Pallasina barbata*. Фото: А.И. Маркевич.

тая лисичка *Pallasina barbata* (рис. 3г) встречались как среди zostеры, так и у отдельных водорослей. Всех этих рыб регистрировали единично и нерегулярно.

Видовой состав рыб на трансекте 2 в мае более беден, зарегистрировано восемь видов (табл. 1). Температура воды здесь постоянно на 0.2–0.4°C ниже, чем в зарослях zostеры. Наиболее часто на этой трансекте встречались взрослые большеглазый бычок (в среднем 6.2 экз.), опоясанный, глазчатый и белоносый *O. tenuis* опистоцентры. Но распределение и поведение этих рыб отличалось от такового на трансекте 1. Бычки не оставались постоянно на каком-либо участке, а плавали, задерживаясь у *Ch. asiatica*. Опистоцентры также перемещались чаще и на большие расстояния, чем на трансекте 1, задерживаясь у десмареи. На трансекте 2 постоянно находился один самец короткопёрой песчанки *Hypoptychus dybowskii*, охраняя потенциально пригодный субстрат для нереста — растение zostеры. При при-

ближении небольших групп беременных самок песчанки и появлении других самцов нередко возникали драки за эту нерестовую территорию. На трансекте также эпизодически появлялись бурый терпуг, бородатая лисичка и бахромчатый керчак Эллиса *Porocottus allisi*, они укрывались в ульве и других водорослях. Общее число рыб на трансекте в среднем составило 15.4 экз. (рис. 2). Сходство видового состава рыб между трансектами в мае было невысоким, индекс Сёрнсена–Чекановского составил 0.32.

В июне численность и разнообразие рыб на трансектах увеличились, в зарослях zostеры зарегистрировано 18 видов, среди ульвы — 17. Температура воды в течение месяца выросла с 13 до 18.5°C (рис. 1). На трансекте 1 наиболее многочисленными были большеглазый бычок (молодь *TL* 20–30 мм и взрослые особи) и молодь опистоцентров — в среднем соответственно 40.4 и 11.3 экз. (табл. 1). Большеглазые бычки в это время нерестились, часто наблюдались драки.

Начали встречаться на песчаных полянах среди zostеры бычок Державина *Radulinopsis derjavini*, промежуточный шлемоносец *Gymnocanthus intermedius*, молодь южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus*, изредка встречались короткопёрая песчанка, белоносый опистоцентр. Увеличилось количество рыб-игл, часто они встречались парами. Помимо взрослых появилась молодь (TL 60–80 мм) бородатой лисички. Другие рыбы сохранили своё присутствие и низкую численность. Большая часть рыб держалась вблизи глубокого края полосы zostеры. Общее число рыб на трансекте с мая увеличилось почти втрое, в среднем до 79.0 экз. (рис. 2).

В зарослях ульвы в июне наиболее многочисленными были взрослые особи опоясанного опистоцентра (в среднем 8.0 экз.) и группы молоди опистоцентров (всего в среднем 8.2 экз.) (табл. 1). Большеглазого бычка было значительно меньше, чем среди zostеры, но встречался он постоянно. Единично начали регистрировать иглу-рыбу, бычка Державина, элегантного и серебристого керчаков, бахромчатого керчака Эллиса, промежуточного шлемоносца, мохнатоголовую собачку Сайто *Chirolophis saitonis*, глазчатого опистоцентра, молодь красивого широкопота *Neozoarces pulcher* и камбал TL ≤ 40 мм. Короткопёрая песчанка, бурый терпуг, белоносый опистоцентр и другие рыбы, обитавшие в ульве в мае, также остались на трансекте; 09 июня при температуре 16.1°C отмечена откладка икры короткопёрой песчанки на zostере, которую охранял самец. Глубже ульвы, на песчаном грунте до 4.5 м, видовое разнообразие и количество рыб были не ниже, чем на трансекте. Например, у каждой куртины десмарестии размером 0.3 × 0.3 м встречалось от 2 до 12 экз. молоди и 1–3 экз. взрослых опистоцентров. Другие рыбы на открытом песчаном дне встречались редко. Общее число рыб на трансекте с мая увеличилось почти в два раза — в среднем до 27.5 экз. (рис. 2). K_s видового состава между трансектами в июне составил 0.42.

В июле температура воды на трансекте 1 с начала месяца плавно росла с 18.0 до 22°C, а в начале четвёртой недели быстро увеличилась до 24.5–26.7°C (рис. 1). Видовой состав рыб в первой половине месяца и в конце очень сильно различался. В зарослях zostеры зарегистрировано 13 видов. В начале июля появилось много групп молоди большеглазого бычка (всего в среднем 100.7 экз.), но резко снизилось число молоди опистоцентров (табл. 1). Молодь

керчаков и камбал встречалась единично. Большеглазые бычки были самыми многочисленными (5.3 экз.) из взрослых рыб; отмечены бурый терпуг, игла-рыба, опистоцентры, толстошипый маслюк. Исчезли короткопёрая песчанка, молодь однопёрого терпуга и промежуточный шлемоносец. С начала четвёртой недели месяца разнообразие рыб резко снизилось. На трансекте 1 остался только большеглазый бычок (взрослые и молодь), другие рыбы не встречались. Бурый терпуг, опистоцентры, игла-рыба перекочевали на глубину 3.5–4.5 м, температура воды у дна здесь составляла 21–22°C по сравнению с 26.0–26.7°C на трансекте. Однако в среднем за месяц число рыб на трансекте увеличилось с 79.0 до 112.4 экз. (рис. 2).

Характер распределения рыб среди ульвы в июле сходен с таковым в зарослях zostеры, хотя температура воды здесь немного ниже благодаря тому, что часто наблюдалось небольшое волнение и перемешивание вод было больше, чем среди zostеры. Здесь тоже зарегистрировано 13 видов рыб. Исчезла молодь южного однопёрого терпуга. Ушли взрослые песчанки и бородатая лисичка, появилась их молодь. Другие рыбы остались в единичном количестве. Изредка встречался безногий опистоцентр *Pholidapus dybowskii* (табл. 1). Как и на трансекте 1, в последнюю неделю июля все рыбы, кроме одиноких большеглазых бычков, сместились на глубину 3.0–4.5 м, на трансекте 2 температура воды повысилась до 26.2°C. В июле началось разрушение пояса зарослей ульвы из-за естественного отмирания и частого прибойного волнения, начали исчезать другие водоросли. Общее число рыб снизилось в среднем до 11.3 экз. (рис. 2). K_s между видовыми составами рыб на трансектах увеличился до 0.44.

Первую неделю августа температура воды держалась около 25–26°C, затем постепенно снизилась к концу месяца до 23.0°C (рис. 1). Разнообразие рыб немного возросло по сравнению с концом июля, на трансекте 1 зарегистрировано четыре вида. Самой многочисленной осталась молодь большеглазого бычка, но её численность упала в среднем до 15.3 экз. (табл. 1), взрослых рыб на трансекте не было. Отмечены редкие встречи иглы-рыбы, бурого терпуга и толстошипного маслюка. На трансекте 2 разнообразие рыб было значительно больше — девять видов. Наиболее многочисленна здесь тоже была молодь большеглазого бычка — 79.9 экз., взрослые особи не встречались. Эпизодически реги-

стрировали взрослых глазчатого и опоясанного опистоцентров, бурого терпуга, серебристого и элегантного керчаков, толстошипного маслюка, мохнатоголовую собачку Сайто. Впервые встречен длиннотелый маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster*. Заросли ульвы и другие водоросли очень сильно поредели. Число рыб в зарослях зостеры сильно упало — до 16.1 экз., в ульве, наоборот, резко увеличилось до 81.1 экз. (рис. 2) за счёт групп молоди большеглазого бычка. K_s видового состава рыб между трансектами в августе снизился до 0.32.

В сентябре температура воды плавно снижалась с 23.0 до 19.8°C (рис. 1). Разнообразие рыб на трансекте 1 увеличилось до 15 видов, несмотря на то что заросли зостеры исчезли наполовину. Снова появились три вида опистоцентров, игла-рыба, бурый терпуг, керчаки, маслюк, молодь камбал, но все они встречались единично и нерегулярно. Постоянно держались на трансекте большеглазые бычки (5.7 экз.), иногда проплывали группы морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (всего в среднем 32.3 экз.) (табл. 1). На трансекте 2 отмечено восемь видов рыб, из которых глазчатый опистоцентр, бурый терпуг, маслюки, серебристый керчак и собачка Сайто встречались одиночно и эпизодически. Как и на трансекте 1, больше всех было большеглазых бычков (5.5 экз.) и их молоди (4.0 экз.), причём появилась молодь TL 20 мм. Покрытие дна ульвой уменьшилось на $\frac{1}{2}$ за счёт того, что края талломов растений сильно обтрепались волнами. Число рыб среди зостеры снова стало больше (40.1 экз.), чем в ульве (10.8) (рис. 2). Коэффициент Сёренсена–Чекановского составил 0.33.

В ноябре температура воды продолжила снижаться на трансекте 1 — с 11.3 до 6.7°C (рис. 1). От зарослей зостеры остались только корневища. Разнообразие рыб упало до пяти видов. Появилась малочисленная молодь камбал, снежного и дальневосточного керчаков, промежуточный шлемоносец — все встречались непостоянно и единично. Немногим больше было большеглазых бычков (2.9 экз.), которые активно использовали норы в песке, уходя от опасности. В ульве, от которой остался десяток сильно повреждённых растений, встречались два вида рыб — проплывающие большеглазые бычки (2.2 экз.) и (редко) промежуточный шлемоносец. Общее среднее число рыб упало до минимума: 5.2 экз. в зарослях зостеры, 2.4 — среди ульвы (рис. 2, табл. 1). K_s между ихтиофаунами трансект составил 0.36. Видовой состав и плотность

распределения рыб на трансектах с растениями и прилегающей полосе песчаного дна стали практически одинаковыми.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые исследования показали, что видовой состав рыб на мелководье прол. Старка у о-ва Попова насчитывает 23 вида (табл. 1). Это число меньше видового богатства рыб в более разнообразных биотопах у о-ва Фуругельма (34 вида), зафиксированных водолазными учётами летом (Маркевич, 2002), и в бух. Средняя (30) (Баланов и др., 2010). Относительная бедность состава рыб на изученных в настоящей работе трансектах вполне объяснима их мелководностью и отсутствием поблизости объёмного каменистого субстрата, который предпочитают, например, взрослые морские окуни рода *Sebastes* (Маркевич, 2002). Молодь окуней удаляется на небольшие расстояния от мест обитания взрослых, обычно заселяя заросли макрофитов (Bodkin, 1986; Carr, 1991) и морских трав (Маркевич, 2019), поэтому их нет на трансектах в прол. Старка. Восточный *S. taczanowskii*, тёмный *S. schlegelii* морские окуни, как и батимастер Дерюгина *Bathymaster derjugini* зарегистрированы, например, на трансектах с каменистым грунтом о-вов Рейнеке (Гусарова и др., 2012) и Попова (Маркевич, 2015) (табл. 2).

В 2012 г. видовое богатство рыб у о-ва Фуругельма тоже снизилось до 23 видов, в 2014 г. — до 17 видов, а у южной части о-ва Попова в 2015 г. на двух трансектах с преобладанием зостеры (Маркевич, 2015) и у юго-западного побережья зал. Петра Великого в 2014 г. на трансекте с зостерой (Маркевич, 2018) ещё значительно — соответственно до 14, 11 и 8 видов (табл. 2). В более разнообразных растительных биотопах у о-ва Рейнеке отмечено близкое число видов — 15 (Гусарова и др., 2012). Немногим большее число учтённых видов рыб в настоящем исследовании объяснимо именно широким периодом (с мая по ноябрь) учётов. Наибольшее видовое богатство рыб побережья зарегистрировано в период максимального обычного прогрева вод, со второй половины июля до второй половины сентября, в прол. Старка оно достигло 15 видов. Этот эффект для бореальных рыб описан ранее и отмечен неоднократно (Hattory et al., 1971; Orth, Heck, 1980; Lubbers et al., 1990; Колпаков, 2005). Но в прол. Старка наибольшее разнообразие рыб отмечено в июне (среди зостеры — 18, в зарослях ульвы — 17 видов). Это объясняется тем, что холодноводные виды

Таблица 2. Видовой состав и плотность распределения рыб на трансектах в зарослях донной растительности у о-вов Попова, Рейнеке и в бух. Пемзоя (зал. Петра Великого Японского моря) в августе, экз/50 м²

Вид	О. Попова				О. Рейнеке, 2008 г. ³	Бух. Пемзоя, 2014 г. ⁴	
	2021 г. ¹		2015 г. ²				
	Номер трансекты (полигона)						
	1	2	1	3	1	5	2
<i>Hypomesus japonicus</i>			2.5	12.4	85.0		36.9
<i>Eleginus gracilis</i>				0.4		1.0	
<i>Hypoptychus dybowskii</i>						90.0	
<i>Syngnathus schlegeli</i>	0.2						0.2
<i>Sebastes taczanowskii</i>			2.1	1.0			
<i>S. schlegelii</i>			0.3		0.5		0.1
<i>S. trivittatus</i>			0.5				
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	0.3	0.1	0.5		1.0	2.5	0.8
<i>H. octogrammus</i> × <i>H. otakii</i>			0.3				
<i>Myoxocephalus stelleri</i>					12.5	0.5	
<i>Argyrocottus zanderi</i>		0.1					
<i>Porocottus japonicus</i>						0.5	
<i>P. allisi</i>			0.3				
<i>Bero elegans</i>		0.1					
<i>Neozoarces pulcher</i>							0.2
<i>Chirolophis saitonis</i>		0.1		0.5			
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>		0.3	0.7	1.2		100.0*	0.2
<i>O. zonope</i>		0.2	1.3	0.7			0.8
<i>O. tenuis</i>			0.5	1.8			0.5
<i>Pholidapus dybowskii</i>						6.0	
<i>Ernogrammus hexagrammus</i>			0.3				
<i>Pholis crassispina</i>	0.3	0.1	0.2				
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>		0.2	0.4	0.3			
<i>Gymnogobius heptacanthus</i>	15.3	79.9	17.2	10.3			
Pleuronectidae gen. spp.				1.0			
<i>Takifugu alboplumbeus</i> (= <i>niphobles</i>)				0.3			
Всего	16.1	81.1	27.1	29.9	99.0	200.5*	39.7
Число видов	4	9	14	11	4	7	8

Примечание. Источники информации: ¹ настоящая работа, табл. 1; ² Маркевич, 2015; ³ Гусарова и др., 2012; ⁴ Маркевич, 2018. Данные по плотности распределения рыб из трёх последних работ пересчитаны на 50 м²; * некорректные данные (см. комментарий в тексте).

ещё не успели откочевать с мелководья, а тепловодные уже подошли к нему.

В августе вместе с повышением температуры воды начинается деградация многих водорослей, поэтому на распределение рыб два основных фактора (температура и наличие зарослей) влияют разнонаправленно: повышение температуры благоприятно для появления тепловодных видов, а уменьшение богатства за-

рослей ограничивает разнообразие подводных ландшафтов. К тому же холодноводные виды (короткопёрая песчанка, молодь керчаков, промежуточный шлемоносец и другие) откочёвывают на большие глубины. Следует отметить, что лето 2021 г. было аномальным по температурным условиям. Обычно в зал. Петра Великого максимальные значения температуры воды не превышают 22–24°C (Мороз, Винокурова, 2000;

Измятинский, Басюк, 2005; Данченков, 2021). Но в конце июля—начале августа 2021 г. максимальная температура поверхности воды на некоторых участках побережья залива достигала необычно высоких значений: 27–28°C (Погода для туристов¹; Зуенко и др., 2022). Это повлияло на распределение большинства рыб в зарослях растений: они сместились на глубину до 4.5 м, избегая такой высокой температуры. Толерантным к высокой температуре оказался только большеглазый бычок, численность которого на мелководье не снизилась, а выросла. После возвращения температуры воды к норме в середине августа резидентные рыбы вернулись в заросли.

Индекс сходства видового состава рыб в зарослях zostеры и ульвы с весны до осени был низким, постепенно повышаясь от мая (0.32) к июлю и снижаясь к ноябрю: 0.42 и 0.44 соответственно в июне и июле, падает до 0.32 в августе и 0.33 в сентябре, немного повышаясь в ноябре (0.36). Такое невысокое сходство между двумя близко расположенными биотопами вполне объяснимо общим низким уровнем разнообразия рыб, при котором расхождение даже в один–три вида даёт заметную разницу в величине индекса Сёрнсена–Чекановского.

Оценивая разнообразие и плотность распределения рыб в зарослях в прол. Старка со сведениями, полученными в близких по растительному ландшафту районах побережья зал. Петра Великого — у о-вов Рейнеке (Гусарова и др., 2012), Попова (м. Ликандера) (Маркевич, 2015) и в бух. Пемзовая (Маркевич, 2018), следует отметить, что между этими наблюдениями есть как сходства, так и различия. Во всех этих местообитаниях одними из часто встречающихся рыб были бурый терпуг, опистоцентры, мелкие керчаки, морская малоротая корюшка, короткопёрая песчанка. Но у о-ва Рейнеке зарегистрированы мелкочешуйная краснопёрка *Pseudaspius* (= *Tribolodon*) *brandtii* и дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Гусарова и др., 2012), которые не были отмечены в прол. Старка. Это объясняется подвижностью этих рыб, которые обычно активно перемещаются вдоль побережий. Ранее у о-ва Попова в смешанном песчаном биотопе zostеры, ульвы, *Ch. asiatica* и *Codium yezoense* (трансекта 3) навага встречалась (Маркевич, 2015) (табл. 2).

Наибольшее видовое богатство рыб в августе отмечено в зарослях растительности у п-ова Ли-

кандера о-ва Попова на трансектах 1 и 3 — соответственно 14 и 11 видов (табл. 2). Объясняется это тем, что на части этих трансект кроме зарослей zostеры, *Ch. asiatica* и других водорослей на песке есть каменистый субстрат, предпочитаемый некоторыми рыбами. Но у о-ва Рейнеке на каменистом полигоне 1 площадью 150 м² с большим разнообразием растительности (zostера, ульва и ещё 12 видов водорослей) отмечено всего лишь четыре вида рыб (Гусарова и др., 2012), один из которых кочующая малоротая корюшка. На других трансектах в августе отмечен сходный уровень видового богатства рыб: от пяти видов в зарослях zostеры прол. Старка до семи в зарослях полигона 5 у о-ва Рейнеке с богатым, но мозаичным разнообразием водорослей (29 видов) и морских трав (три вида) на каменистом и песчаном дне (площадь 250 м²).

В бух. Пемзовая отмечено восемь видов рыб на песке с камнями и ульвой, *Phyllospadix iwatensis* и *Stephanocystis* (= *Cystoseira*) *crassipes* и девять среди ульвы в прол. Старка (табл. 2). По результатам работ у о-ва Рейнеке авторы (Гусарова и др., 2012) сделали вывод о том, что видовое богатство рыб, обитающих здесь, прямо зависит от разнообразия растительности и площади, занятой ею. Они также заключили, что характер распределения рыб, а также распределение особей разных размерных групп некоторых видов были связаны с видовым составом и структурой зарослей.

Работа в прол. Старка у о-ва Попова в общем подтверждает этот вывод. Только самым важным фактором здесь является различие в объёмной структуре зарослей, что и отразилось на составе и количестве рыб. Заросли zostеры в целом немного богаче видами рыб, чем ульва, потому что имеют более сложно структурированный, объёмный вид, предпочитаемый рыбами (Мочек, 1987; Михеев, 2006; Ambo-Rappe et al., 2013). Высота кустов zostеры превышала 1.0 м, что позволяло опистоцентрам, серебристому и элегантному керчакам, игле-рыбе, бородатой лисичке, бурому терпугу подниматься в толщу воды здесь для поиска корма, заметно не демаскируя себя. Группы большеглазого бычка даже плавали над зарослями травы, выискивая корм. Зостера более богата беспозвоночными животными, которые являются для рыб кормом (Кафанов, Лысенко, 1988). В ульве, высота зарослей которой не превышала 0.3 м, почти все встреченные рыбы располагались у дна, потому что они реже добывали корм, которого здесь значительно меньше. Это отражается на общем количестве

¹ https://pogoda.turtella.ru/russia/vladivostok/sea_temperature.
Version 05/2022.

рыб на трансектах: постоянно, исключая август, в зарослях zostеры рыб больше, чем среди ульвы (табл. 1, рис. 2). В августе в зарослях ульвы рыб стало больше за счёт проплывающих групп молоди большеглазого бычка, которые из мест нереста в zostере начали распределяться вдоль всего побережья. Осенью после сильного разрушения зарослей (и zostеры, и ульвы) заметно уменьшились разнообразие и количество рыб в них. В это же время опистоцентры, маслюки, широкоорот постепенно ушли на каменистые грунты для размножения, а большеглазый бычок распределился по песчаному дну вблизи нор, в которых он проводит зимовку.

Несмотря на большее разнообразие донных оседлых рыб, по данным предыдущих исследований, основную долю в общей численности рыб в биотопах с растительностью составляют кочующие стайные рыбы (табл. 1, 2): морская малоротая корюшка (трансекта 3 у м. Ликандера о-ва Попова, полигон 1 у о-ва Рейнеке, бух. Пемзоя, трансекта 1 в прол. Старка в сентябре) и короткопёрная песчанка (полигон 5 у о-ва Рейнеке). Поэтому Гусарова с соавторами (2012. С. 36) отмечают, что “общая численность рыб не зависела от типа грунта и структуры растительности”. Результаты настоящей работы демонстрируют иную картину: в зарослях растений в прол. Старка морская малоротая корюшка и короткопёрная песчанка очень редки. Здесь роль доминирующего по численности вида играет оседлый большеглазый бычок, явно предпочитающий обитать на песчаном грунте и среди zostеры.

Следует отметить, что представление данных по плотности распределения рыб, использованное в работе Гусаровой с соавторами (2012) — число особей на единицу площади дна (экз/м²), неточно отражает общее количество рыб одного вида на всём полигоне, так как они распределены мозаично, а конкретную площадь распределения вида авторы не указывают. Поэтому при пересчёте плотности на площадь дна полигона получаются частично завышенные данные (табл. 2). Тем не менее, они дают общее представление об уровне численности рыб в зарослях растительности у о-ва Рейнеке.

Основную постоянную часть видового состава рыб на мелководье и в зал. Петра Великого (Вдовин, 1996; Измятинский, 2000; собственные данные), и на севере Приморья (Колпаков, 2004) составляют мелкие оседлые рыбы: опистоцентровые (Opisthocentridae), стихеевые (Stichaeidae), психролотовые (Psychrolutidae), бычковые

(Gobiidae), маслюковые (Pholidae), бельдюговые (Zoarcidae), камбаловые. Самыми многочисленными в зарослях zostеры и ульвы о-ва Попова в 2021 г. были бычковые (69.1% общего количества зарегистрированных рыб) и опистоцентровые (13.4%). Численность рыб других таксономических групп была значительно меньше: корюшковых (Osmeridae) — 7.5%, терпуговых (Hexagrammidae) — 2.3%, психролотовых — 2.4%, игловых (Syngnathidae) — 1.9%, короткопёрых песчанок (Hyporhamphidae) — 1.4%. Рыбы других групп составляли <1% общего количества. Из мигрирующих самыми массовыми на трансектах были короткопёрная песчанка и морская малоротая корюшка, которые подходят ближе к берегу весной и осенью у всего побережья Приморья (Измятинский, Свиридов, 2000; Колпаков, 2004). Только весной и осенью при температуре воды < 15°C на трансектах встречены бородачатая лисичка, промежуточный шлемоносец и бычок Державина, при повышении температуры они уходят на большую глубину.

Как было указано выше, наибольшее количество рыб на трансектах отмечено в июле, в его первой половине (рис. 2). Но эта численность обеспечивается мелкими видами рыб, в подавляющем числе большеглазым бычком и опистоцентрами, поэтому общая биомасса рыб тоже незначительна: при максимуме численности 112.4 экз. в июле в zostере (табл. 1) она составляет лишь 1.3 г/м², это значение существенно ниже по сравнению с самым бедным скальным биотопом у о-ва Фуругельма — 6.4 г/м² (Маркевич, 2002). При минимальной средней численности рыб (2.4 экз., ноябрь, ульва) биомасса составляет ничтожные 0.08 г/м². Это несравнимо с высокими показателями биомассы рыб, зарегистрированных в прибрежье бух. Русская, где часто встречались крупные особи: взрослые камбалы, навага, керчаки, лобан *Mugil cephalus*, морская малоротая корюшка и другие рыбы (Колпаков, 2005). На трансектах в прол. Старка в 2021 г. встречалась только молодь крупных видов керчаков и камбал, хотя в прежние годы изредка здесь отмечали и взрослых рыб (личные наблюдения автора). Почти все обитающие на трансектах рыбы используют заросли zostеры в основном как кормовые местообитания. Такая основная роль зарослей была отмечена во многих работах (Hatanaka, Iizuka, 1962a; Orth, Heck, 1980; Bell, Pollard, 1989; Lubbers et al., 1990). Это подтверждено и наблюдениями в настоящей работе: основными обитателями зарослей являлись молодь опистоцентров

и большеглазого бычка, бородатой лисички, керчаков, которые на протяжении 1–2 мес. постоянно находились вблизи растительности, находя здесь корм. В меньшей степени рыбы использовали заросли в качестве убежищ. Активно предпочитали заросли (в равной степени zostеру или десмарестию) только группы молодки опистоцентров, подобное было отмечено ранее в бух. Средняя зал. Петра Великого (Галеев и др., 2015). Ульву, как убежища, опистоцентры не использовали. Другие рыбы при опасности (наблюдатель) полагались либо на камуфляжную окраску, оставаясь на месте, либо активно уплывали. Характерной особенностью всех зарослей являлось то, что здесь ярко проявлялся краевой эффект (Bell, Pollard, 1989; Михеев, 2006): рыбы использовали преимущественно не глубинные, плотные участки зарослей, а зоны раздела заросли – песок (камни), поэтому нередко плотности распределения рыб на полосе песка в 1–3 м от зарослей были близки, такое поведение было отмечено и ранее (Heck et al., 1989, Ferrell, Bell, 1991, Маркевич, 2018).

Редко рыбы использовали заросли zostеры и ульвы в качестве нерестовых субстратов. Размножались здесь только большеглазый бычок, который откладывал икру в норы в песке (Маркевич, 2020), и короткопёрная песчанка, которая использовала в качестве нерестового субстрата zostеру, что является необычным для этой рыбы. Обычный нерестовый субстрат для неё – саргассовые водоросли у побережья Хоккайдо *Sargassum horneri*, *Stephanocystis* (= *Cystoseira*) *hakodatensis* (Akagawa, Okiyama, 1993). Большеглазый бычок, вероятно, повторно нерестился в августе, так как в сентябре были отмечены как группы подросшей молодки *TL* 40–50 мм, так и особи меньших размеров (*TL* 20 мм).

В заключение следует особо отметить, что видовой состав, плотность и характер распределения рыб в прибрежных зарослях zostеры и водорослей полностью зависят от обилия последних. Повсеместное уменьшение площади подводных лугов zostеры в Мировом океане, широкомасштабное или локальное (Rock, Daru, 2021; Sudo et al., 2021), может привести к заметному обеднению прибрежной ихтиофауны (Inoue et al., 2021) и потере значения мелководий с зарослями морских трав и водорослей как нерестовых и выростных участков для многих рыб. Такое неблагоприятное развитие событий прослеживается и в зал. Петра Великого Японского моря. Другая негативная тенденция заключается в увеличе-

нии температуры воды в прибрежье летом выше нормы, из-за чего наблюдается временный уход некоторых оседлых видов рыб с мелководья.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.А. Кепелю (ННЦМБ ДВО РАН) за определение водорослей-макрофитов и помощь в редактировании рисунков. Благодарю также трёх анонимных рецензентов и П.И. Кириллова (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания, высказанные в ходе доработки рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии ДВО РАН (государственное задание № 1021062912502–3, тема “Биоразнообразие Мирового океана: таксономия, штрих-кодирование, филогенетика, репродуктивная и эволюционная биология, биогеография”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Енур И.В., Земнухов В.В., Маркевич А.И. 2010. Состав и сезонная динамика видового обилия ихтиоцены бухты Средней (зал. Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 158–171.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 232 с.
- Вдовин А.Н. 1996. Состав и биомасса рыб Амурского залива // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 72–87.
- Галеев А.И., Баланов А.А., Маркевич А.И., Некрасов Д.А. 2015. Использование молодью *Opisthocentrus* spp. (Stichaeidae) бурой водоросли *Desmarestia viridis* (Desmarestiaceae) в качестве убежища // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 110–113.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215010051>
- Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Кулепанов В.Н. 2012. Распределение растительности и рыб на мелководье острова Рейнеке (залив Петра Великого) в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 26–39.
- Данченков М.А. 2021. Структура вод залива Петра Великого // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 156. С. 6–34.
- Зуенко Ю.И., Никитин А.А., Фигуркин А.Л., Матвеев В.И. 2022. Жаркое лето 2021 года в Приморье: маркикультурные аспекты // Тез. докл. Всерос. конф. “Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов”. Владивосток: Изд-во ННЦМБ ДВО РАН. С. 145–146.
- Измятинский Д.В. 2000. Количественная оценка ихтиофауны Уссурийского залива // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 149–160.
- Измятинский Д.В., Басюк Е.О. 2005. Особенности ихтиофауны в разных районах восточной части залива Петра Великого (Японское море) в период ги-

- дрологического лета // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 2. С. 180–187.
- Измайтинский Д.В., Свиридов В.В. 2000. Некоторые аспекты изменчивости ихтиофауны бухты Киевка (Японское море) в осенний период // *Изв. ТИНРО*. Т. 127. Ч. 1. С. 161–165.
- Кафанов А.И., Лысенко В.Н. 1988. Биология морской травы *Zostera marina* // *Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина*. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 93–113.
- Колпаков Н.В. 2004. Ихтиоцен прибрежных вод Северного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость. I. Видовой состав // *Изв. ТИНРО*. Т. 136. С. 3–40.
- Колпаков Н.В. 2005. Разнообразие и сезонная динамика ихтиоценоза циркумлитерали бухты Русская (Северное Приморье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 6. С. 782–791.
- Маркевич А.И. 2002. Распределение рыб в прибрежных биотопах бухты Западной острова Фуругельма: изменения с 1991 по 1996 годы // *Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной*. Т. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 137–148.
- Маркевич А.И. 2015. Мониторинг рыб Дальневосточного морского заповедника // *Биота и среда заповедников Дальнего Востока*. № 5. С. 46–55.
- Маркевич А.И. 2018. Мониторинг рыб прибрежных биотопов южного участка Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря) // *Изв. ТИНРО*. Т. 192. С. 37–46. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-37-46>
- Маркевич А.И. 2019. Пространственное распределение и динамика численности морских окуней рода *Sebastes* в Дальневосточном морском заповеднике // *Биота и среда заповедных территорий*. № 3. С. 78–94. <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.18.3.006>
- Маркевич А.И. 2020. Ведущая роль самок большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus* (Gobiidae) в преднерестовом поведении // *Вопр. ихтиологии*. Т. 60. № 4. С. 488–494. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040141>
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 192 с.
- Мороз И.Ф., Винокурова Т.Т. 2000. Некоторые черты пространственно-временной изменчивости температуры шельфовых вод Приморья // *Изв. ТИНРО*. Т. 127. С. 89–99.
- Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 272 с.
- Akagawa I., Okiyama M. 1993. Alternative male mating tactics in *Hypoptychus dybowskii* (Gasterosteiformes): territoriality, body size and nuptial coloration // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 40. № 3. P. 343–350. <https://doi.org/10.11369/JJI1950.40.343>
- Ambo-Rappe R., Nessa M.N., Latuconsina H., Lajus D.L. 2013. Relationship between the tropical seagrass bed characteristics and the structure of the associated fish community // *Open J. Ecol.* V. 3. № 5. P. 331–342. <https://doi.org/10.4236/oje.2013.35038>
- Bell J.D., Pollard D.A. 1989. Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses // *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Amsterdam; N. Y.: Elsevier. P. 565–609.
- Bodkin J.L. 1986. Fish assemblages in *Macrocystis* and *Nereocystis* kelp forests off central California // *Fish. Bull.* V. 84. № 4. P. 799–808.
- Carr M.H. 1991. Habitat selection and recruitment of an assemblage of temperate zone reef fishes // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 146. № 1. P. 113–137. [https://doi.org/10.1016/0022-098\(91\)90257-W](https://doi.org/10.1016/0022-098(91)90257-W)
- Ferrell D.J., Bell J.D. 1991. Differences among assemblages of fish associated with *Zostera capricorni* and bare sand over a large spatial scale // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 72. № 1–2. P. 15–24. <https://doi.org/10.3354/meps072015>
- Hanekom N., Baird D. 1984. Fish community structures in *Zostera* and non-*Zostera* regions of the Kromme estuary, St Francis Bay // *S. Afr. J. Zool.* V. 19 № 4. P. 295–301. <https://doi.org/10.1080/02541858.1984.11447897>
- Hatanaka M., Iizuka K. 1962a. Studies on the fish community of the *Zostera* area. I. The ecological order for feeding in the fish group related to the dominant species // *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* V. 28. № 1. P. 5–16. <https://doi.org/10.2331/suisan.28.5>
- Hatanaka M., Iizuka K. 1962b. Studies on the fish community in the *Zostera* area. II. Trophic order in a fish group living outside of the *Zostera* area // *Ibid.* V. 28. № 2. P. 155–161. <https://doi.org/10.2331/suisan.28.155>
- Hattory M., Matsubara S., Fukuda T. et al. 1971. Comparative study of fish found among three *Zostera* belts of Ushimado Region Okayama Prefecture: seasonal fluctuation of fish and important crustacea in the catch of beach seine // *Bull. Fish. Exp. Stn. Okayama Prefect.* № 3. P. 223–257.
- Heck K.L., Able K.W., Fahay M.P., Roman C.T. 1989. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition, seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates // *Estuaries*. V. 12. № 2. P. 59–65. <https://doi.org/10.2307/1351497>
- Inoue H., Mizutani A., Nanjo K. et al. 2021. Fish assemblage structure response to seagrass bed degradation due to overgrazing by the green sea turtle *Chelonia mydas* at Iriomote Island, southern Japan // *Ichthyol. Res.* V. 68. P. 111–125. <https://doi.org/10.1007/s10228-020-00775-1>

Kimura S., Nakamura Y., Aritaki M. et al. 1983. Ecological studies on fishes of the *Zostera* bed at the mouth of Ago bay, Mie prefecture. I. Fish fauna and its seasonal change // Bull. Fac. Fish. Mie Univ. № 10. P. 71–93.

Lubbers L., Boynton W.R., Kemp W.M. 1990. Variations in structure of estuarine fish communities in relation to abundance of submersed vascular plants // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 65. № 1. P. 1–14.

<https://doi.org/10.3354/MEPS065001>

Orth R.J., Heck K.L. 1980. Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake bay — Fishes // Estuaries. V. 3. № 4. P. 278–288.

<https://doi.org/10.2307/1352083>

Perry D., Staveley T.A.B., Gullström M. 2018. Habitat connectivity of fish in temperate shallow-water seascapes // Front. Mar. Sci. V. 4. Article 440.

<https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00440>

Rock B.M., Daru B.H. 2021. Impediments to understanding seagrasses' response to global change // Ibid. V. 8. Article 608867.

<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.608867>

Sudo K., Quiros T.E.A.L., Prathep A. et al. 2021. Distribution, temporal change, and conservation status of tropical seagrass beds in Southeast Asia // Ibid. V. 8. Article 637722.

<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.637722>

SEASONAL DISTRIBUTION OF FISHES AT NEARSHORE MEADOWS PREDOMINATED BY *ZOSTERA MARINA* AND *ULVA FENESTRATA* IN THE STARK STRAIT (PETER THE GREAT GULF, SEA OF JAPAN)

A. I. Markevich^{1, *}

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

**E-mail: alexmarkfish@mail.ru*

The fish species diversity, fish density, and distribution in the nearshore beds of *Zostera marina* and *Ulva fenestrata* have been assessed by SCUBA visual counts in May–September and November 2021. In total, 23 fish species have been registered. The fish species richness increases from 8–13 species in May to a maximum of 17–19 species at the end of June. Then it slightly decreases in July–September and reaches its lowest values in November (2–5 species). The same changes have been noted for the fish density. Fish diversity in the *Zostera* beds is higher than in the *Ulva* ones. The similarity of the fish species composition between *Zostera* and *Ulva* is low (the Sørensen-Czekanowski index varied from 0.32 to 0.44). In general, fish density is low (from 2.4 to 112.4 ind./50 m² in *Ulva* (in November) and *Zostera* (in July) beds, respectively), although with an exception for *Opisthocentrus* spp. and *Gymnogobius heptacanthus* juveniles. An abnormal high bottom water temperature (above 26°C) in late July–early August has led to temporal avoidance of shallow water with plant beds by fishes (except for *Gymnogobius heptacanthus*) and their migration to a depth of 3.5–4.5 m, where the temperature was lower by 4.0–5.7°C.

Keywords: nearshore fish community, seasonal distribution of fish, fish density, *Zostera marina*, *Ulva fenestrata*, water temperature, Sea of Japan.

УДК 597.5(282.253.11)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ СЕМЕЙСТВ PANGASIIDAE, POLYNEMIDAE, SCIAENIDAE В ДЕЛЬТЕ РЕКИ МЕКОНГ (ЮЖНЫЙ ВЬЕТНАМ) И РОЛЬ ЭСТУАРИЕВ В ИХ ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ

© 2024 г. И. П. Малина^{1, 2, *}, Ку Нгуен Динь³, Чыонг Ба Хай³, Ле Куанг Ман³,
Зыонг Тхи Ким Чи³

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

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

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

*E-mail: inga@ibiw.ru

Поступила в редакцию 25.08.2023 г.

После доработки 10.11.2023 г.

Принята к публикации 14.11.2023 г.

Приведены результаты впервые проведенного полномасштабного исследования пространственного распределения рыб семейств Pangasiidae, Polynemidae и Sciaenidae в дельте р. Меконг и роли различных участков дельты в их нагуле и воспроизводстве. Работа актуальна и в связи с тем, что в состав изученных семейств входят наиболее ценные объекты рыбного промысла в дельте. Распределение рыб оценивали в сухой сезон по уловам разноглубинного трала в 2019 (апрель, декабрь), 2021 (январь, апрель) и 2022 (март–май) гг. Представители семейств Pangasiidae, Polynemidae и Sciaenidae отмечены в 42–57% уловов 232 тралений в пределах исследованной части дельты р. Меконг, однако частота их встречаемости на различных участках заметно варьировала. Согласно схеме районирования дельты р. Меконг, основанного на анализе таксономического состава ихтиофауны, представители Pangasiidae приурочены к участкам верхнего и среднего течения, Polynemidae – к участкам среднего и нижнего течения. Достоверные различия в горизонтальном распределении Sciaenidae по разным участкам дельты не выявлены, равно как и в вертикальном распределении представителей всех изученных таксонов. Максимальные концентрации молоди Pangasiidae и Polynemidae зарегистрированы в среднем течении дельты, Sciaenidae – в нижнем, это свидетельствует о важной роли соответствующих участков в воспроизводстве представителей изученных таксонов.

Ключевые слова: Pangasiidae, Polynemidae, Sciaenidae, пространственное распределение, относительная численность, экологическая гильдия, эстуарий, разноглубинный трал, дельта р. Меконг, Южный Вьетнам.

DOI: 10.31857/S0042875224040052 EDN: EYCZKC

Состав ихтиофауны р. Меконг – один из богатейших на планете, его разнообразие уступает лишь таковому р. Амазонка (Baran et al., 2012). В Меконге обитает ~1200 видов рыб, их общая продуктивность очень высока (Sverdrup-Jensen, 2002), однако среди объектов рыболовства встречаются не более 50–100 видов (Poulsen et al., 2004). Несмотря на многочисленные ихтиологические исследования в дельте Меконга, сведения о распределении здесь представителей семейств Pangasiidae, Polynemidae и Sciaenidae носят фрагментарный характер (Vu et al., 2009; Болтачев и др., 2018; Ut et al., 2020; Карпова и др., 2021), а роль раз-

личных участков дельты, в том числе эстуарных (Михайлов, Аракельянц, 2010), в их воспроизводстве и нагуле не изучена вовсе. Следует отметить, что в дельте основу рыболовного промысла составляют лишь несколько десятков видов рыб, наиболее ценные из которых входят в состав указанных семейств.

Современные представления о структуре рыбного населения эстуариев основаны на выявлении экологических гильдий – групп рыб, имеющих различную таксономическую принадлежность, сходным образом использующих эстуарий – для нагула, воспроизводства или

в качестве миграционного пути (Elliot et al., 2007; Potter et al., 2015; Ferreira et al., 2019). Информация о принадлежности объектов промысла к той или иной гильдии может быть востребована при планировании мероприятий по разработке мер охраны и управления рыбными ресурсами, оптимизации промысла, а также даёт возможность прогнозирования их распределения в связи с глобальными долгосрочными изменениями, наблюдаемыми в дельте р. Меконг вследствие потепления климата, повышения уровня Мирового океана и зарегулирования естественного стока (Tuan, Chinvarno, 2011; Thang et al., 2020). Цель нашей работы – оценить распределение представителей семейств Pangasiidae, Polynemidae и Sciaenidae в дельте р. Меконг в сухой сезон и определить роль эстуарных участков в их жизненном цикле.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Распределение рыб в дельте р. Меконг оценивали в сухой сезон по траловым уловам (рис. 1) в 2019 (в апреле и декабре), 2021 (в январе и апреле) и 2022 (с марта по май) гг. Траления проводили с борта арендованного судна разноглубинным тралом (горизонтальное раскрытие 12 м, ячея в кутке 8 мм), который вывешивали в толще воды на поплавках, закреплённых поводцами к траловым доскам. Горизонт траления регулировали, изменяя длину поводцов от 3 до 7 м. Параметры тралений (географические координаты начала и окончания, траекторию и скорость судна) определяли по спутниковому навигационному приёмнику; глубину – по показаниям эхолотов Simrad EK80 (“Kongsberg Maritime”, Норвегия) в 2019 и 2021 и Humminbird Helix 5X SI GPS (“Humminbird”, США) в 2022 гг.

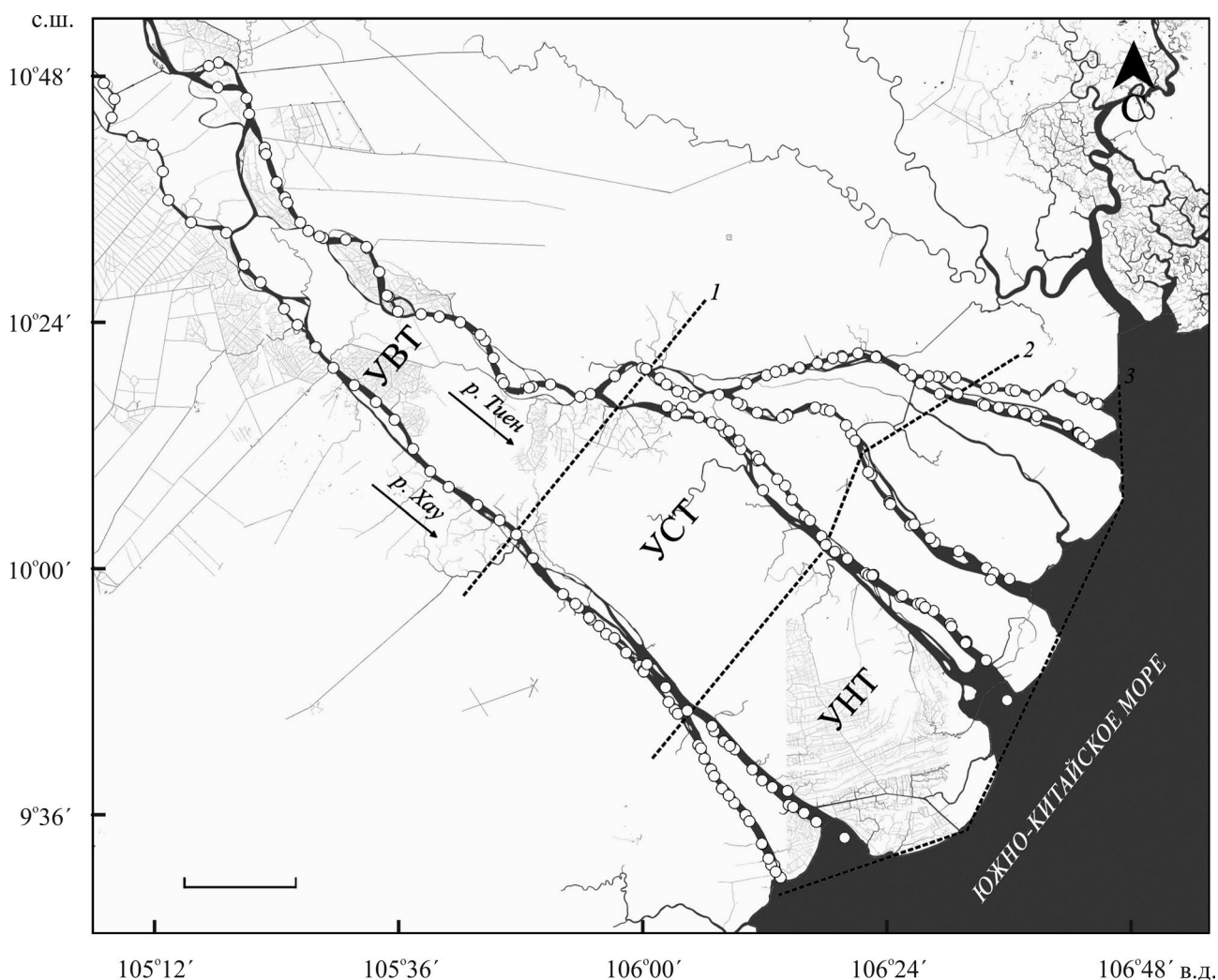


Рис. 1. Схема расположения мест тралений (о) и районирования дельты р. Меконг: 1, 2 – границы соответственно пресноводной и солоноватоводной частей; 3 – морской край дельты; УВТ, УСТ, УНТ – участки соответственно верхнего, среднего и нижнего течения; (→) – направление течения. Масштаб: 20 км.

Таблица 1. Частота встречаемости и средняя относительная численность представителей изученных семейств ихтиофауны дельты р. Меконг

Семейство	Участок дельты (таксономический комплекс)			
	УВТ (пресноводный)	УСТ (маргинальный)	УНТ (солонатоводный)	Вся дельта
Pangasiidae	$\frac{56.3}{276.9 \pm 806.4}$	$\frac{75.9}{261.7 \pm 688.9}$	$\frac{14.4}{10.3 \pm 12.3}$	$\frac{47.3}{237.4 \pm 690.7}$
Polynemidae	$\frac{10.9}{6.8 \pm 9.0}$	$\frac{74.7}{343.5 \pm 1029.3}$	$\frac{72.2}{61.5 \pm 94.0}$	$\frac{56.5}{189.1 \pm 714.8}$
Sciaenidae	$\frac{7.8}{96.9 \pm 198.2}$	$\frac{38.6}{34.52 \pm 47.2}$	$\frac{70.0}{56.2 \pm 98.4}$	$\frac{42.2}{51.3 \pm 92.5}$

Примечание. Над чертой — частота встречаемости, %; под чертой — среднее значение относительной численности (экз/ч траления) и стандартное отклонение. Здесь и в табл. 2: УВТ, УСТ, УНТ — участки соответственно верхнего, среднего и нижнего течения.

Продолжительность одного траления варьировала от 15 до 60 мин, но их большая часть длилась ~20 мин. Отлов рыб проводили в светлое время суток, что позволило исключить возможное влияние суточных изменений освещённости водной толщи на их распределение, поведение, а следовательно, и состав уловов. Улов сортировали, определяли количество рыб и их систематическую принадлежность до уровня семейства (Rainboth, 1996; Tran et al., 2013). Всего выполнили 237 тралений, пять из которых были безрезультатными. Улов остальных составил 45.9 тыс. экз., относящихся к 36 семействам класса лучепёрых рыб (Actinopterygii), из которых 12.7 тыс. экз. принадлежали к семейству Pangasiidae, 10.0 тыс. экз. — к Polynemidae, 2.2 тыс. экз. — к Sciaenidae. Отловленных рыб по возможности в живом виде возвращали в естественную среду, сохраняли в качестве коммерческого улова в пользу владельца судна, либо использовали в пищу.

Встречаемость таксона определяли как долю уловов, в которых он представлен. Для оценки относительной численности таксона рассчитывали величину улова на час траления (экз/ч траления). Распределение значений относительной численности соответствовало отрицательному биномиальному с избыточным количеством нулевых значений (Zuur et al., 2010), которые игнорировали при дальнейшем анализе (Zuur et al., 2007). Для сравнения групп наблюдений применяли *U*-критерий Манна–Уитни. Анализ данных выполняли в программной среде R версии 3.6.3 (R Core Team, 2020).

При классификации наблюдений по пространственному признаку придерживались схемы районирования дельты р. Меконг, основанной на распределении трёх таксономических комплексов рыбного населения: пресноводного, солонатоводного и маргинального (Малин

и др., 2023). Согласно схеме, дельту разделили на участки верхнего (УВТ, 64 траления), среднего (УСТ, 83 траления) и нижнего (УНТ, 90 тралений) течения, границы которых определяли по местам обитания рыб-представителей вышеуказанных таксономических комплексов (рис. 1). Классификацию наблюдений по пространственным признакам и картографирование выполняли в геоинформационной системе Quantum GIS версии 3.22 (<https://www.qgis.org>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пределах исследованной части дельты р. Меконг представители рассматриваемых семейств являются массовыми рыбами и отмечены в 42–57% (в зависимости от таксона) уловов, однако частота их встречаемости на различных участках заметно варьирует (табл. 1). Так, Pangasiidae в четыре–пять раз чаще присутствуют в уловах из УВТ и УСТ, Polynemidae предпочитают УСТ и УНТ: частота встречаемости представителей этого семейства на этих участках в семь раз выше, в сравнении с УВТ. Sciaenidae обычны в УНТ, присутствуя в 70% уловов; в границах УСТ частота встречаемости этого таксона снижается почти вдвое, а в пределах УВТ ещё в пять раз и составляет ~8%.

Средние значения относительной численности Pangasiidae и Polynemidae, рассчитанные для всей дельты, примерно в четыре раза превышают таковое семейства Sciaenidae (табл. 1). Основу численности этих таксонов составляет молодь, половозрелые рыбы встречаются реже и зачастую представлены в уловах единичными экземплярами или отсутствуют. Высокие значения относительной численности, в том числе экстремальные (рис. 2), указывают на значительные скопления молоди на исследуемых участках.

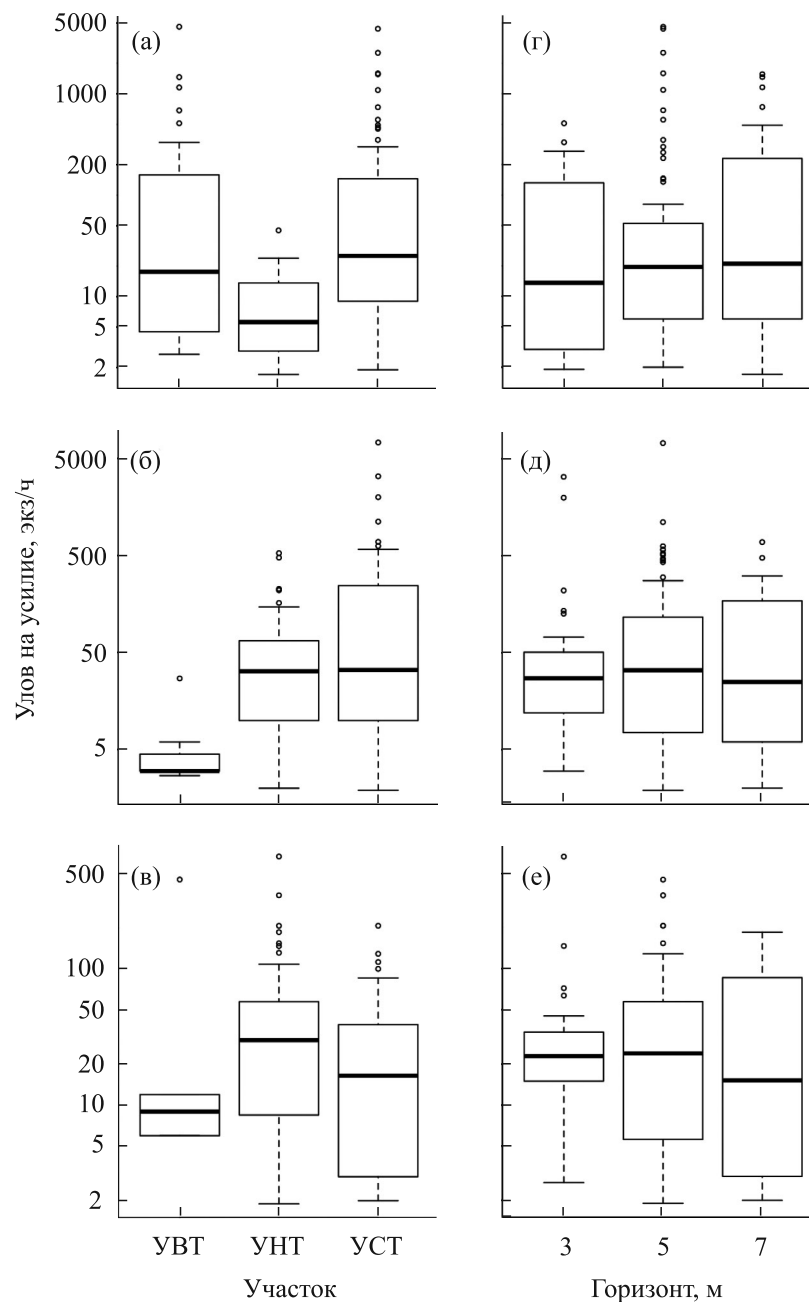


Рис. 2. Пространственное распределение представителей изученных семейств ихтиофауны дельты р. Меконг в сухой сезон: а–в — горизонтальное распределение по участкам дельты, г–е — вертикальное распределение (на различных горизонтах водной толщи); а, г — Pangasiidae; б, д — Polynemidae; в, е — Sciaenidae. На диаграммах размаха отражены медиана, межквартильный интервал, минимальное и максимальное значения, отстоящие не более чем на 1.5 межквартильных интервала соответственно от первого и третьего квартилей; (°) — экстремальные значения. Ост. обозначения см. на рис. 1.

Относительная численность Pangasiidae в УВТ и УСТ имеет высокие значения, в то время как в УНТ её величина падает более чем в 25 раз (табл. 1). Представители Polynemidae предпочитают УСТ, где их концентрации максимальны. В прилегающих УВТ и УНТ средние значения относительной

численности представителей этого семейства ниже соответственно в 50 и шесть раз. Максимальные концентрации Sciaenidae зарегистрированы в УВТ, однако низкая частота встречаемости указывает на высокую агрегированность распределения представителей таксона на этом участке. В границах

Таблица 2. Результаты сравнения относительной численности представителей изученных семейств рыб на участках дельты р. Меконг

Семейство	Объём выборки, экз.	Сравниваемые участки		
		УВТ ~ УСТ	УСТ ~ УНТ	УВТ ~ УНТ
Pangasiidae	112	$\frac{1015.5}{0.3902}$	$\frac{649.0}{0.0010}$	$\frac{346.0}{0.0114}$
Polynemidae	134	$\frac{69.0}{0.0033}$	$\frac{2310.0}{0.1553}$	$\frac{66.0}{0.0022}$
Sciaenidae	100	$\frac{81.5}{0.9644}$	$\frac{823.0}{0.1456}$	$\frac{126.5}{0.4732}$

Примечание. Здесь и в табл. 3: над чертой — значение U -критерия Манна–Уитни, под чертой — уровень значимости (p). Полу жирным шрифтом выделены результаты расчётов, указывающие на достоверные различия ($p < 0.05$).

УСТ распределение Sciaenidae становится более равномерным — средняя относительная численность снижается втрое, но в пять раз возрастает частота встречаемости. Величина рассматриваемых показателей продолжает расти по мере продвижения вниз по течению дельты, достигая почти вдвое больших значений в УНТ по сравнению с УСТ.

По относительной численности Pangasiidae на разных участках дельты УВТ и УСТ не различаются, а численность представителей этого семейства в УНТ достоверно ниже (табл. 2, рис. 2а–2в). Относительная численность Polynemidae не различается в пределах УСТ и УНТ, в то время как в УВТ она достоверно ниже. Относительная численность Sciaenidae в исследованной части дельты р. Меконг, несмотря на вариабельность средних значений на различных её участках, достоверно не изменяется.

Анализ вертикального распределения представителей Pangasiidae, Polynemidae и Sciaenidae по изменению относительной численности в зависимости от выбранного горизонта траления не выявил достоверных различий (табл. 3, рис. 2г–2е).

ОБСУЖДЕНИЕ

Имеющиеся в литературе сведения о видовом составе исследуемых семейств рыб, населяющих дельту р. Меконг, позволяют оценить их биологические характеристики и значение для местного промысла. Семейство Pangasiidae представлено несколькими морфологически схожими видами рода *Pangasius* (доминируют *P. macronema* и *P. mekongensis*), а также *Helicophagus leptorhynchus*. Взрослые особи этих видов, стандартная длина (SL) некоторых из которых достигает 80–100 см (Tran et al., 2013), являются ценными объектами промысла (Rainboth, 1996).

Семейство Polynemidae представлено крайне редко и единично встречающимся в уло-

вах четырёхпалым пальцепёром *Eleutheronema tetradactylum* и массовым черноруки́м пальцепёром *Polynemus melanochir*. Оба вида, несмотря на относительно небольшие размеры *P. melanochir* ($SL < 20$ см), имеют важное коммерческое значение (Rainboth, 1996; Tran et al., 2013).

Среди представителей семейства Sciaenidae в уловах доминируют виды рода *Johnius*, а также *Boesemania microlepis*. Взрослые особи *B. microlepis*, SL которых может достигать 100 см — ценные объекты рыболовства. Коммерческое значение *J. carouna*, *J. weberi* и *J. borneensis* (SL взрослых особей не превышает 25–30 см) несколько ниже, в то время как ценность более мелких и массовых *J. trachycephalus* ($SL < 13$ см) невысока. Несмотря на морфологическое сходство, экологические характеристики видов рода *Johnius* различны (Rainboth, 1996; Tran et al., 2013).

Отсутствие различий в вертикальном распределении представителей исследованных семейств связано, по всей видимости, с тем, что в диапазоне глубин, в котором проводили траления (3–7 м), отсутствуют градиенты каких-либо факторов, влияющих на распределение рыб, или изменения этих факторов не существенны. Снижение расхода воды в сухой сезон, а также особенности функционирования дельты р. Меконг в связи с приливно-отливными и стонно-нагонными явлениями (Михайлов, Аракельянц, 2010), в результате которых водные массы могут надолго задерживаться в дельте, периодически меняя направление своего перемещения, обуславливают их перемешивание и вертикальную гомогенность в отдельных слоях воды, различающихся концентрацией растворённых солей и, следовательно, плотностью. На наличие активного перемешивания косвенно указывают незначительные различия температуры поверхностного и придонного слоёв (Карпова и др.,

Таблица 3. Результаты сравнения относительной численности представителей изученных семейств рыб на различных горизонтах дельты р. Меконг в сухой сезон

Семейство	Объём выборки, экз.	Сравниваемые горизонты, м		
		3 ~ 5	5 ~ 7	3 ~ 7
Pangasiidae	112	<u>440.0</u> 0.4102	<u>908.5</u> 0.5436	<u>172.5</u> 0.2702
Polynemidae	134	<u>1083.5</u> 0.7998	<u>1001.5</u> 0.9702	<u>340.5</u> 0.7626
Sciaenidae	100	<u>706.0</u> 0.9518	<u>547.5</u> 0.6725	<u>248.0</u> 0.5788

2021). Таким образом, возникает предпосылка к гомогенности вертикального распределения представителей некоторых таксонов рыб и других гидробионтов, в том числе исследованных в настоящей работе, в отдельных слоях воды.

Горизонтальное распределение представителей исследованных таксонов может достоверно различаться в пределах дельты, как это наблюдается у Pangasiidae и Polynemidae, либо характеризоваться вариабельностью относительной численности при отсутствии статистически значимых пространственных различий (Sciaenidae).

Определение роли эстуариев в жизненном цикле представителей исследуемых таксонов требует уточнения границ таких участков в дельте р. Меконг. По представлениям Михайлова и Аракельянца (2010), в состав дельты р. Меконг входят несколько эстуариев по числу крупных её рукавов, а их границы совпадают с УНТ (рис. 1). Согласно различным определениям (Brito, 2012), понятие “эстуарий” распространяется на акваторию, солёность которой отличается от примыкающего моря или океана. В дельте р. Меконг разбавленные морские воды проникают до нижней границы УВТ (Малин и др., 2023), следовательно, в состав эстуариев входит не только УНТ, но и УСТ. На основании этого заключения можно предположить роль эстуария в жизненных циклах представителей рассматриваемых таксонов. Как уже отмечено выше, основу численности исследованных семейств представляет их молодь, а места образования наиболее плотных скоплений этой молоди, которые соответствуют зонам, играющим важную роль в воспроизводстве рыб, можно выявить по максимальным (в том числе экстремальным) значениям относительной численности. Так, в пределах дельты р. Меконг воспроизводство Pangasiidae связано с УВТ и УСТ (рис. 2), т.е. эстуарии эти рыбы используют лишь частично. Молодь Polynemidae и Sciaenidae образует максимальные концен-

трации в УСТ и УНТ, т.е. полностью осваивает эстуарии, при этом представители первого семейства предпочитают его верхнюю часть (в пределах УСТ), а представители второго — нижнюю, наиболее приближенную к морю (УНТ).

Согласно подходу, предполагающему определение принадлежности рыб-обитателей эстуариев к одной из экологических гильдий (Elliot et al., 2007; Potter et al., 2015), гипотетически можно предположить следующее. Эстуарии дельты р. Меконг представители изученных таксонов не используют в качестве миграционных путей, как это делают анадромные, полуанандромные, катадромные, полукатадромные и амфидромные виды рыб. Принимая во внимание высокие значения относительной численности и частоты встречаемости каждого из таксонов в УСТ и УНТ, слагающих эстуарии дельты р. Меконг, нельзя отнести представителей этих семейств к группам морских или пресноводных одиночек. Наиболее вероятно, что Pangasiidae относятся к гильдии пресноводных мигрантов, которые регулярно и массово выходят в эстуарии (в данном случае — в границах УСТ), за счёт которых расширяют свою зону обитания за пределы пресноводной части. Представители Sciaenidae, вероятно, относятся к гильдии морских мигрантов, в пользу чего могут свидетельствовать нарастающие их относительная численность и частота встречаемости по направлению от УСТ к УНТ. Характер распределения Polynemidae указывает на вероятную принадлежность представителей этого таксона к гильдии эстуарных видов, поскольку максимальные их численность и частота встречаемости соответствуют УСТ и снижаются как по направлению к морской границе эстуария (УНТ), так и к пресноводному участку дельты (УВТ).

Результаты установления принадлежности представителей Sciaenidae, Polynemidae и Pangasiidae к соответствующим экологическим гильдиям позволяют предположить изменения их пространственного распределения и численности

в случае развития вызванной повышением уровня Мирового океана на фоне зарегулирования стока р. Меконг интрузии морских вод вглубь континента (Tuan, Chinvarno, 2011). Зоны обитания представителей рассматриваемых семейств будут смещены вверх по течению, и, если потенциальные изменения численности Sciaenidae и Polynemidae не вызывают беспокойства, поскольку эстуарные участки дельты по-прежнему будут находиться в пределах Социалистической Республики Вьетнам, то численность коммерчески ценных Pangasiidae сократится в связи с частичным смещением их зоны обитания на территорию Камбоджи.

ВЫВОДЫ

1. Согласно схеме районирования дельты р. Меконг, основанного на анализе таксономического состава рыбного населения, представители Pangasiidae приурочены к пресноводному и маргинальному участкам, Polynemidae — к маргинальному и солоноватоводному, достоверные различия в горизонтальном распределении Sciaenidae по разным участкам дельты не выявлены. Достоверные различия в вертикальном распределении у всех изученных таксонов также не обнаружены.

2. Максимальные концентрации молоди Pangasiidae и Polynemidae зарегистрированы в маргинальном участке, Sciaenidae — в солоноватоводном, это свидетельствует о важной роли соответствующих частей дельты в воспроизводстве представителей изучаемых таксонов.

3. Согласно известному подходу к классификации рыб-обитателей эстуариев, наиболее вероятно, что населяющие дельту р. Меконг представители Pangasiidae относятся к гильдии пресноводных мигрантов, представители Polynemidae — к гильдии эстуарных видов, представители Sciaenidae — к морским мигрантам.

4. В случае развития интрузии морских вод вглубь дельты р. Меконг зона обитания представителей семейства Pangasiidae сместится вверх по течению на территорию Камбоджи, что приведёт к сокращению их численности на территории Социалистической Республики Вьетнам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Южного отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в сборе материала и организацию экспедиционных выездов,

а также двум анонимным рецензентам, предложения которых нашли отражение в тексте рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор материала осуществлён при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (тема научно-исследовательской работы “Эколан Э-3.4 “Экосистема реки Меконг в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия”); анализ материала и подготовка статьи — в рамках темы “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков” государственного задания ИБВВ РАН (№ 121051100104–6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Статкевич С.В. и др. 2018. Особенности количественного распределения рыб и десятиногих ракообразных в дельте реки Меконг в межливневый период 2018 г. // Морск. биол. журн. Т. 3. № 4. С. 14–28.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.02>
- Карпова Е.П., Болтачев А.Р., Аблязов Э.Р. и др. 2021. Пространственные вариации обилия рыб в дельте Меконга // Экология. № 2. С. 134–142.
<https://doi.org/10.31857/S036705972005008X>
- Малин М.И., Малина И.П., Чыонг Ба Хай и др. 2023. Структура рыбного населения дельты р. Меконг — возможный показатель проникновения морских вод вглубь континента // Биология внутр. вод. № 2. С. 252–263.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223020171>
- Михайлов В.Н., Аракельянц А.Д. 2010. Особенности гидрологических и морфологических процессов в устьевой области р. Меконг // Вод. ресурсы. Т. 37. № 3. С. 259–273.
- Baran E., Chum N., Fukushima M. et al. 2012. Fish biodiversity research in the Mekong Basin // The Biodiversity observation network in the Asia-Pacific Region. Tokyo: Springer. P. 149–164.
https://doi.org/10.1007/978-4-431-54032-8_11
- Brito A. C. 2012. A changing definition of estuary? Adjusting concepts to intermittently closed and open coastal systems // J. Ecosys. Ecograph. V. 2. № 1. Article e106.
<https://doi.org/10.4172/2157-7625.1000e106>
- Elliot M., Whitfield A. K., Potter I. C. et al. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review // Fish Fish. V. 8. № 3. P. 241–268.
<https://doi.org/10.1111/J.1467-2679.2007.00253.X>
- Ferreira V., Le Loc'h F., Menard F. et al. 2019. Composition of the fish fauna in a tropical estuary: the ecological guild approach // Sci. Mar. V. 83. № 2. P. 133–142.
<https://doi.org/10.3989/scimar.04855.25A>

- Potter I.C., Tweedley J.R., Elliot M., Whitfield A.K. 2015. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach // *Fish Fish.* V. 16. № 2. P. 230–239. <https://doi.org/10.1111/faf.12050>
- Poulsen A.F., Hortle K.G., Valbo-Jorgensen J. et al. 2004. Distribution and ecology of some important riverine fish species of the Mekong River Basin // *MRC Techn. Pap.* № 10. 116 p. <https://doi.org/10.52107/mrc.ak8j7v>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria (<http://www.R-project.org/>. Version 01/2020).
- Rainboth W.J. 1996. *Fishes of the Cambodian Mekong*. Rome: FAO, 265 p.
- Sverdrup-Jensen S. 2002. Fisheries in the Lower Mekong Basin: status and perspectives // *MRC Techn. Pap.* № 6. 103 p. <https://doi.org/10.52107/mrc.akbogh>
- Thang N.C., Ngoc H.H., Tuet T.T. 2020. Climate change adaptation policies of Vietnam in the Mekong Delta // *Russ. J. Vietnam Stud.* V. 4. № 3. P. 36–45. <https://doi.org/10.24411/2618-9453-2020-10023>
- Tran D.D., Shibukawa K., Nguyen P.T. et al. 2013. *Fishes of the Mekong Delta, Vietnam*. Can Tho: Can Tho Univ. Publ. House, 174 p.
- Tuan L.A., Chinvarno S. 2011. Climate change in the Mekong River Delta and key concerns on future climate threats // *Environmental change and agricultural sustainability in the Mekong Delta*. Dordrecht: Springer. P. 207–217. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0934-8_12
- Ut V.N., Van Hoa A., Vinh H.P. 2020. Status of fish biodiversity and fishing on Hau River, Mekong Delta, Vietnam // *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* V. 56. Article 14. <https://doi.org/10.1051/limn/2020012>
- Vu V.A., Nguen N.D., Hidas E., Nguen M.N. 2009. Vam Nao deep pools: a critical habitat for *Pangasius krempfi* and other valuable species in Mekong Delta, Vietnam // *Asian Fish. Sci.* V. 22. № 2. P. 631–639. <https://doi.org/10.33997/j.afs.2009.22.2.025>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. 2007. *Analyzing ecological data*. N. Y.: Springer, 672 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-45972-1>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems // *Methods Ecol. Evol.* V. 1. № 1. P. 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

DISTRIBUTION OF SOME COMMERCIALY VALUABLE FISHES (PANGASIIDAE, POLYNEMIDAE, SCIAENIDAE) IN THE MEKONG DELTA (SOUTHERN VIETNAM) AND ROLE OF THE ESTUARIES IN THEIR LIFE CYCLE

I. P. Malina^{1, 2, *}, Cu Nguyen Dinh³, Truong Ba Hai³, Le Quang Man³, and Duong Thi Kim Chi³

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

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

³ Southern Branch, Vietnam–Russia Tropical Research Center, Ho Chi Minh City, Vietnam

*E-mail: inga@ibiw.ru

The composition of the fish population of the Mekong River is one of the richest on the planet, however, despite the high diversity (~1200 species) and productivity, the basis of fishing in the Mekong Delta is made up of several dozen species, the most valuable of which are members of the families Pangasiidae, Polynemidae and Sciaenidae. Information on the distribution of these taxa is fragmentary, and the role of various parts of the delta in their reproduction has not been studied. Distribution of families Pangasiidae, Polynemidae and Sciaenidae in the Mekong Delta was assessed in the dry season by midwater trawl catches in 2019 (April, December), 2021 (January, April) and 2022 (March–May). A total of 237 trawls were carried out, in the catch of which 45.9 thousand fish belonging to 36 families were found. Representatives of each of the families Pangasiidae, Polynemidae, and Sciaenidae were noted in 42–57% of all catches within the studied part of the Mekong Delta, however, the frequency of their occurrence in its various parts varies significantly. According to the Mekong Delta zonation scheme, based on the analysis of the taxonomic composition of the fish population, representatives of Pangasiidae are confined to areas of the upper and middle reaches, Polynemidae—to areas of the middle and lower reaches, while significant differences in the horizontal distribution of Sciaenidae in different parts of the delta have not been identified. Significant differences in the vertical distribution of all studied taxa were also not found. The maximum concentrations of juveniles of Pangasiidae and Polynemidae were found in the middle reaches of the delta, and Sciaenidae in the lower reaches, which indicates the important role of the respective areas in the reproduction of representatives of the studied taxa.

Keywords: spatial distribution, midwater trawl, relative abundance, CPUE, Pangasiidae, Polynemidae, Sciaenidae, ecological guild, estuary, Mekong Delta, Southern Vietnam.

УДК 597.556.331.7.591.5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ БЕЛОПЯТНИСТОЙ ПЕТРОШМИДИИ *PETROSCHMIDTIA ALBONOTATA* (ZOARCIDAE) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ В ИЮЛЕ–СЕНТЯБРЕ 2010 Г.

© 2024 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}, Е. О. Басюк³

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

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

³Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

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

Поступила в редакцию 02.02.2024 г.

После доработки 06.03.2024 г.

Принята к публикации 11.03.2024 г.

Приведены сведения о распределении, температурных условиях обитания и размерном составе белопятнистой петрошмидии *Petroschmidtia albonotata* в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г. Вид встречался в пределах промежуточной водной массы на глубинах 213–651 м при температуре воды у дна 0–2.3°C. Скопления повышенной плотности отмечены на западном склоне впадины ТИНРО и южнее жёлоба Лебеда в батиметрическом диапазоне соответственно 213–300 и 401–500 м. Абсолютная длина белопятнистой петрошмидии в уловах варьировала от 14 до 48 см. Значительная доля мелких рыб (длиной < 20 см) зафиксирована на западном склоне впадины ТИНРО на глубинах < 300 м, в то время как южнее пойманы более крупные особи. Выявлены различия термических условий обитания вида в пределах исследуемой акватории. Севернее 55° с.ш. белопятнистая петрошмидтия концентрируется при температуре 1.0–1.2°C, южнее – при 1.8–2.0°C. Сравнение полученных данных и сведений литературы свидетельствует о том, что в зависимости от района для видов рода *Petroschmidtia* характерны значительные различия предпочитаемых глубин и температурных условий в местах их обитания.

Ключевые слова: белопятнистая петрошмидтия *Petroschmidtia albonotata*, Zoarcidae, распределение, экология, размерный состав, северо-восточная часть Охотского моря.

DOI: 10.31857/S0042875224040066 EDN: EYCPBA

Представители рода *Petroschmidtia* из семейства Zoarcidae являются эндемиками Северо-Западной Пацифики. В настоящее время известно о существовании четырёх видов петрошмидтий: белопятнистой *P. albonotata*, одноцветной *P. toyamensis*, бледной *P. teraoi* и Ушакова *P. uschakovi*¹, населяющих Охотское и Японское моря (Matsubara, Iwai, 1951; Toyoshima, 1985; Hatoooka, 2002; Савельев, 2012; Nazarkin et al., 2014; Tohkairin et al., 2015). Несмотря на то, что они считаются типичными обитателями указанных районов (Дудник, Дол-

ганов, 1992; Баланов, Соломатов, 2008; Баланов и др., 2011; Парин и др., 2014), данная группа рыб до сих пор остаётся слабоизученной. Наиболее полно рассмотрены распределение и некоторые стороны биологии одноцветной и бледной петрошмидтий в западной части Японского моря (Антоненко и др., 2004; Великанов, Багинский, 2006²; Баланов, Соломатов, 2008; Баланов и др., 2011; Савельев, 2011).

Белопятнистая петрошмидтия впервые описана в 1930-х гг. по шести экземплярам, пойманным у о-ва Ионы (Таранец, Андрияшев, 1934), и на текущий момент считается эндеми-

¹ *P. uschakovi* до сих пор причисляют к роду *Lycodes* (Fricke et al., 2024). Мы придерживаемся убедительно показанной в работе Назаркина с соавторами (Nazarkin et al., 2014) иной точки зрения о родовом статусе этого вида.

² В данной работе *P. toyamensis* указана как *P. albonotata*.

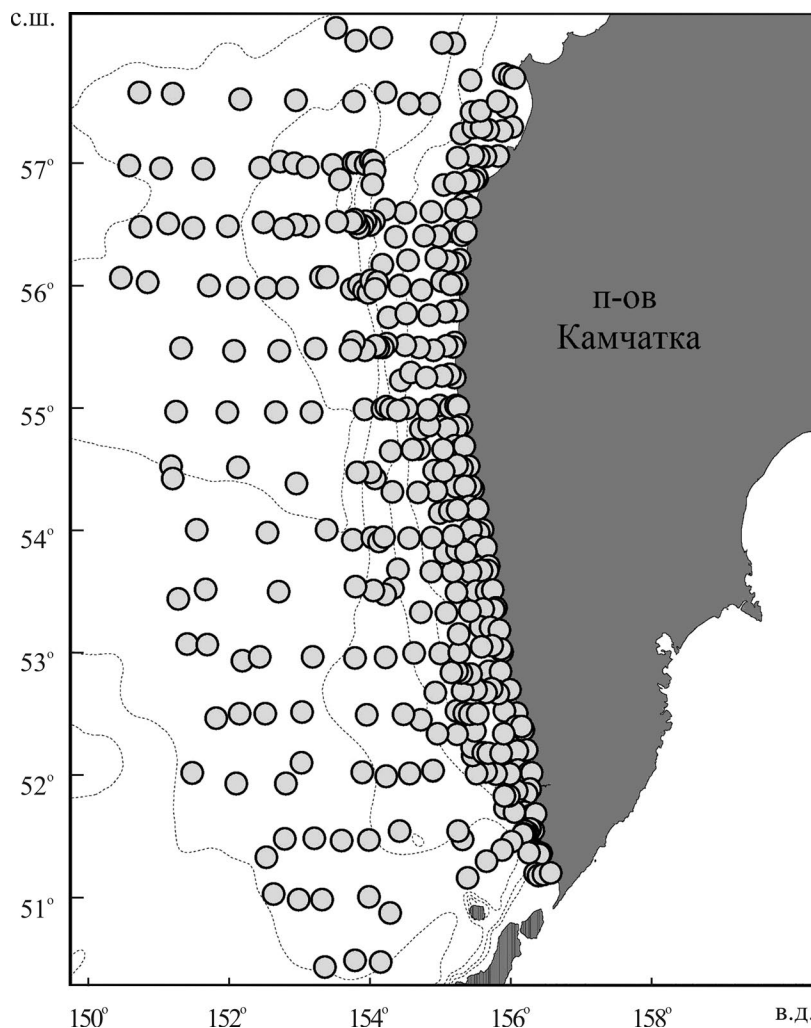


Рис. 1. Схема траловых станций (○), выполненных в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г.

ком Охотского моря³. Ареал вида простирается от западного побережья Камчатки до о-ва Хоккайдо (Toyoshima, 1985; Шейко, Федоров, 2000; Natooka, 2002; Shinohara et al., 2012; Долганов, Савельев, 2013). Однако на столь значительной акватории целенаправленных исследований белопятнистой петрошмидтии не проводили. В литературе имеются фрагментарные сведения о распределении вида в североохотоморском районе (Saveliev, Metelyov, 2021), питании (Таранец, Андрияшев, 1934; Линдберг, Красюкова, 1975; Чучукало, 2006), а также встречаемости и обилии в ходе учётных работ на отдельных участках (Дудник, Долганов, 1992; Баланов, 2000; Фёдоров, 2000; Четвергов и др., 2003; Савин, 2012; Савельев и др., 2019).

³ Сообщения об обнаружении *P. albonotata* в Японском море (Ueno, 1971; Линдберг, Красюкова, 1975) позднее (Toyoshima, 1985; Natooka, 2002) не подтверждены.

В нашей статье представлена информация о распределении, некоторых условиях обитания и размерном составе белопятнистой петрошмидтии в северо-восточной части Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты донной траловой съёмки в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г. на научно-исследовательском судне “Профессор Кизеветтер”. Было выполнено 355 тралений на глубинах 13–981 м (рис. 1). В качестве орудия лова использовали трал ДТ/ТМ 27.1/33.7 м, вертикальное раскрытие которого варьировало от 3.9 до 6.5 м, а горизонтальное составило 16.3 м.

Так как в период работ белопятнистая петрошмидтия не была отмечена на глубинах < 200 и > 700 м, в анализ включены только 113 тралений, охвативших диапазон в пределах

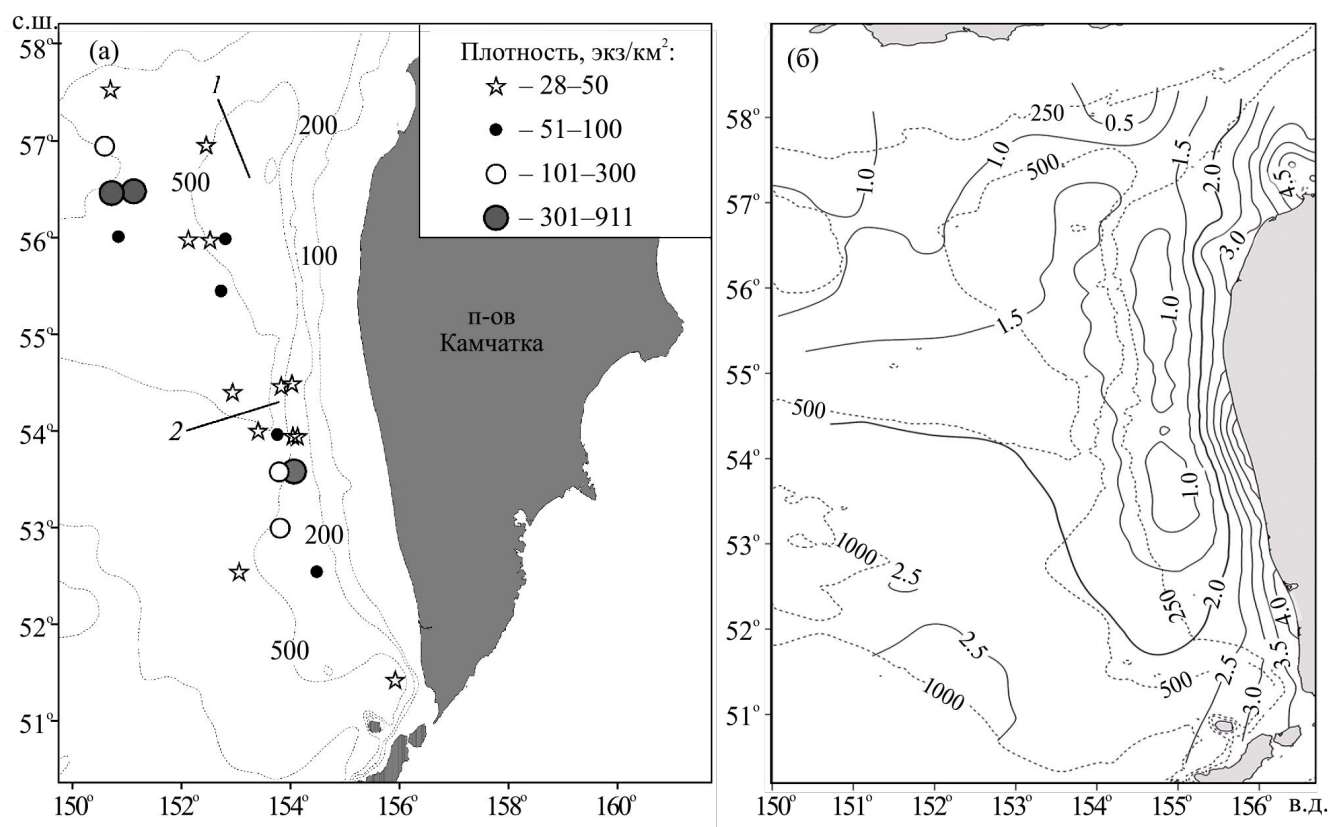


Рис. 2. Пространственное распределение белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidia albonotata* (а) и температуры придонного слоя воды (б) в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г.: 1 – впадина ТИНРО, 2 – жёлоб Лебеда, (---) – изобаты, (—) – изотермы.

указанных значений. Пространственное распределение уловов строили с использованием программы ArcView 3.3. Частоту встречаемости (в %) определяли как отношение числа результативных тралений (в которых обнаружен исследуемый вид) к их общему числу. Плотность распределения рассчитывали методом площадей (Аксютин, 1968) с некоторыми дополнениями (Волвенко, 1998, 1999) по формуле: $P = m / (1.852 \times a \times v \times t \times k \times 0.001)$, где P – плотность распределения вида, экз/км² или кг/км²; m – улов, экз. или кг; v – скорость траления, узлы; t – время траления, ч; a – горизонтальное раскрытие трала, м; k – коэффициент уловистости; 1.852 – коэффициент перевода длины, выраженной в морских милях, в километры; 0.001 – коэффициент перевода метров в километры. Затем этот показатель осредняли по батиметрическим и термическим диапазонам. При вычислении средних значений плотности использовали коэффициент уловистости 0.5 (Савин, 2012). Информация о температуре придонного слоя воды с точностью до сотых градуса в период работ была собрана с применением ги-

дрологического зонда SBE19plus SEACAT (“Sea-Bird Electronics”, США), а её распределение показано с использованием программы Surfer.

Абсолютную длину тела (TL) рыб измеряли от кончика рыла до конца лучей хвостового плавника с точностью до 1 мм. Были промерены все пойманные особи (96 экз.) исследуемого вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В северо-восточной части Охотского моря белопятнистая петрошмидтия была распределена неравномерно (рис. 2а). Из 113 тралений, выполненных на глубинах 200–700 м, исследуемый вид отмечен лишь в 24. Частота встречаемости в целом по акватории составила 21.2%. Можно выделить два участка, на которых зафиксированы наиболее плотные скопления: южнее жёлоба Лебеда (53°–54° с.ш.) и на западном склоне впадины ТИНРО (56°–57° с.ш.). Максимальные показатели плотности распределения составили в первом районе 497 экз/км² (99.4 кг/км²), во втором – 803 (104.4) и 911 экз/км² (65.4 кг/км²). Характерно, что именно здесь

Таблица 1. Батиметрическое распределение белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г.

Глубины, м	ЧВ,%	Средний улов на 1 ч траления		Средняя плотность		W, г	n _o	N
		экз.	кг	экз/км²	кг/км²			
Севернее 55° с.ш.								
200–300	29.4	19	2.0	388	41.7	107	46	17
301–400								14
401–500	25.0	2	0.5	42	10.4	258	4	12
501–600	11.1	2	0.4	37	8.8	240	1	9
601–700	12.5	4	1.2	83	27.3	330	1	8
Южнее 55° с.ш.								
200–300								10
301–400	33.3	4	1.7	72	33.5	460	5	9
401–500	38.5	9	1.5	166	29.4	178	27	13
501–600	38.5	3	0.5	65	9.2	143	11	13
601–700	12.5	1	0.1	35	2.1	60	1	8

Примечание. Здесь и в табл. 3: ЧВ – частота встречаемости, n_о – число пойманных особей; W – средняя масса тела, N – число тралений.

наблюдались наиболее низкие температуры придонных вод – преимущественно 1.0–1.5°С (рис. 2б). В районе жёлоба Лебеда (54°–55° с.ш.) относительное обилие исследуемого вида было низким – 28–49 экз/км², а на восточном склоне впадины ТИНРО он вовсе отсутствовал. Наиболее южная находка зафиксирована восточнее банки Лебеда, где в улове присутствовал только 1 экз.

Все поимки белопятнистой петрошмидтии отмечены на глубинах 213–651 м. При этом можно наблюдать некоторые различия в вертикальном распределении вида по выделенным участкам (табл. 1). Так, на западном склоне впадины ТИНРО (севернее 55° с.ш.) наиболее часто он встречался в диапазонах 213–300 и 401–500 м, однако максимальной плотности (388 экз/км² и 41.7 кг/км²) достигал в первом из перечисленных интервалов. На материковом склоне, расположенном южнее жёлоба Лебеда (южнее 55° с.ш.), вид отмечен на глубинах 347–651 м. Высокие показатели его относительного обилия зафиксированы в диапазоне 401–500 м. Примечательно, что в обоих районах уловы на глубине > 600 м содержали только по 1 экз. данного вида. Динамика средних уловов на усилие в целом повторяет таковую частоты встречаемости и плотности распределения. Однако изменения средней массы особей носили разнонаправленный характер.

Если в северном районе с увеличением глубины она роста, то в южном, наоборот, снижалась.

В июле–сентябре белопятнистая петрошмидтия отмечена на участках дна, где температура придонного слоя воды варьировала в пределах 0–2.3°С. При этом температурные условия обитания вида в пределах исследуемой акватории также оказались различны (табл. 2). Южнее жёлоба Лебеда высокие показатели относительного обилия были отмечены при температуре 1.8–2.0°С (52°–54° с.ш.), а на западном склоне впадины ТИНРО – при 1.0–1.2°С (56°–57° с.ш.). В целом динамика доли встреченных рыб была аналогична плотности распределения (табл. 3).

Длина пойманных особей белопятнистой петрошмидтии составила 14–48 см. Севернее 55° с.ш. основу уловов формировали модальные группы 15–20 (28.8%) и 26–35 см (40.4%) (рис. 3). При этом рыбы TL ≤ 30 см встречены исключительно на глубинах ≤ 300 м (табл. 4). Южнее жёлоба Лебеда вид представлен преимущественно среднеразмерными особями TL 26–35 см (54.5%), которые концентрировались в батиметрическом диапазоне 401–600 м. Доля белопятнистой петрошмидтии TL ≤ 20 см оказалась мала. Однако именно на этом участке зафиксированы наиболее крупные рыбы на глубинах 301–500 м.

Таблица 2. Средняя плотность распределения белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* при разной температуре придонного слоя воды в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г., экз/км²

Температура, °C	Район тралений, с.ш.					
	52°–53°	53°–54°	54°–55°	55°–56°	56°–57°	57°–58°
< 1.00					243 (37–911)	28
1.00–1.20					803	
1.21–1.40						41
1.41–1.60					40	
1.61–1.80				57		
1.81–2.00	74	168 (30–497)	40 (32–49)			
> 2.00	118 (31–205)	96 (50–181)	28			
N_T	3	7	3	1	7	2

Примечание. В скобках приведён диапазон варьирования показателя. Здесь и в табл. 3: N_T – число тралений, в уловах которых обнаружена петрошмидтия, с измерением температуры придонного слоя воды.

Таблица 3. Распределение численности пойманных особей белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* в зависимости от температуры придонного слоя воды в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г.

Температура, °C	Севернее 55° с.ш.		Южнее 55° с.ш.	
	n_o , экз.	Доля, %	n_o , экз.	Доля, %
< 1.00	28	53.8		
1.00–1.20	20	38.6		
1.21–1.40	1	1.9		
1.41–1.60	1	1.9		
1.61–1.80	2	3.8		
1.81–2.00			25	56.8
> 2.00			19	43.2
N_T	10		13	

Таблица 4. Распределение размерных групп белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* по глубинам в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г., %

Глубины, м	TL								M	n
	< 15	15–20	21–25	26–30	31–35	36–40	41–45	> 45		
Севернее 55° с.ш.										
200–300	4.3	32.7	17.4	21.7	17.4	6.5			24.8	46
301–400										
401–500					50.0	25.0	25.0		37.0	4
501–600					100.0				35.0	1
601–700						100.0			39.0	1
Южнее 55° с.ш.										
200–300										
301–400						20.0	40.0	40.0	44.0	5
401–500		3.7	14.8	37.1	22.2	11.1	7.4	3.7	30.7	27
501–600			18.2	45.4	18.2	18.2			30.2	11
601–700				100.0					26.0	1

Примечание. TL, M – абсолютная и средняя длина тела, см; n – число промеренных рыб, экз.

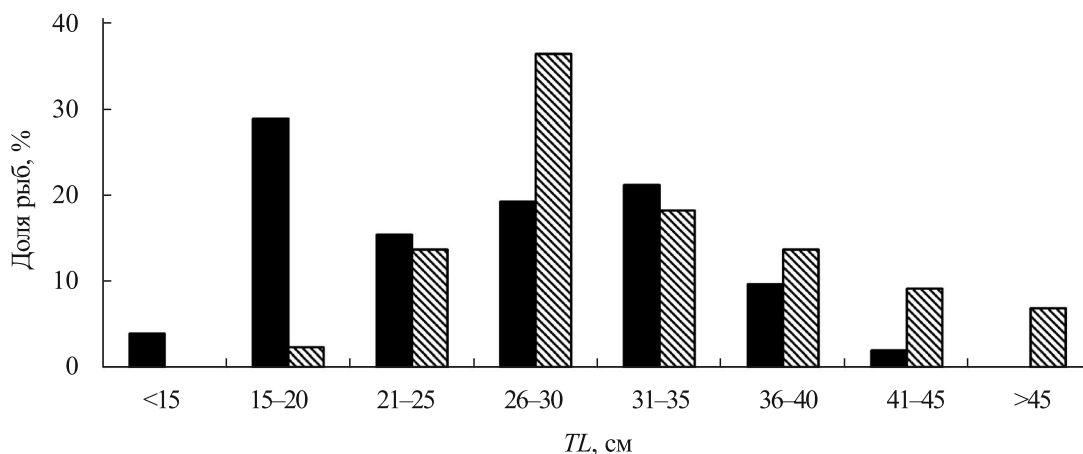


Рис. 3. Размерный состав (абсолютная длина — *TL*) белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* в траловых уловах в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г.: (■) — севернее 55° с.ш. ($M = 26.16 \pm 1.06$ см, $n = 52$ экз.), (▨) — южнее 55° с.ш. ($M = 32.09 \pm 0.84$ см, $n = 44$ экз.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характер распределения белопятнистой петрошмидтии в северо-восточной части Охотского моря определяли преимущественно термические условия её обитания. Основные скопления вид формировал на тех участках, где температура придонного слоя воды не превышала 1.5°C (табл. 2). К таким районам можно отнести западный склон впадины ТИНРО и акваторию у юго-западного побережья Камчатки. Именно здесь в июле–сентябре 2010 г. зафиксированы относительно низкие значения температуры воды (рис. 26). В то же время акватория, расположенная между 51°–54° с.ш. и 151°30'–153°30' в.д., подвержена значительному воздействию более тёплых тихоокеанских вод, поступающих через глубоководные проливы северных Курильских о-вов (Морошкин, 1966; Давыдов, 1975; Чернявский, 1981), что, возможно, и является причиной редких находок или полного отсутствия белопятнистой петрошмидтии (рис. 2а) на этом участке. В период исследований температура придонных вод здесь была > 2.0°C (рис. 26).

Заметим, что о термических условиях обитания белопятнистой петрошмидтии в пределах ареала известно немного. По сведениям Савельева и Метельева (Saveliev, Metelyov, 2021), все поимки этого вида севернее о-ва Ионы отмечены при температуре придонных вод от –1.0 до 1.0°C, а восточнее Притауйского района — от 0 до 0.5°C. Максимальный температурный показатель встречаемости белопятнистой петрошмидтии оценён в 1.3°C (Долганов, Савельев, 2013). По нашим данным, он оказался существенно выше (2.3°C).

Необычным было полное отсутствие исследуемого вида на восточном склоне впадины ТИНРО (рис. 2). Характерно, что в верхней батии данного района довольно многочисленны другие представители подсемейства Lycodinae: ликоды малоголовый *Lycodes pectoralis* и Солдатова *L. soldatovi*, а также бурый слизеголов *Bothrocara brunneum* (Баланов и др., 2004; Бадаев, 2012, 2014; Курбанов, 2023). Вероятно, из-за низкой численности белопятнистая петрошмидтия не может составить значительную конкуренцию этим видам.

Сравнение полученных нами данных с литературными сведениями показало различие величин относительного обилия белопятнистой петрошмидтии в пределах всей северной части Охотского моря. Так, на северо-западе средняя плотность распределения вида не превышала 250 экз/км² (Saveliev, Metelyov, 2021), тогда как на северо-востоке была > 800 экз/км² (наши данные). Однако следует учесть, что в первом случае была обследована малая площадь материкового склона и охвачены глубины только до 300 м.

Известный батиметрический диапазон обитания белопятнистой петрошмидтии составляет 150–930 м, а наиболее предпочитаемым считается 300–620 м (Дудник, Долганов, 1992; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров, 2000; Natooka, 2002; Парин и др., 2014). Все поимки вида в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 2010 г. вполне укладываются в указанные пределы. Особенности батиметрического распределения белопятнистой петрошмидтии на двух основных участках её обитания обусловлены не только глубиной залегания придонных слоёв воды с предпочита-

емыми температурными условиями, но и различиями геоморфологии дна. Если западный склон впадины ТИНРО относительно пологий, то у Юго-Западной Камчатки основной чертой верхней батии, прилегающей к жёлобу Лебеда, является более резкий свал глубин. Кроме того, возможно, более выровненный рельеф дна способствовал и большей уловистости, вследствие чего в первом районе величины уловов были значительно выше (рис. 2, табл. 1).

Учитывая полученные результаты о батиметрическом распределении и термическом режиме вод, белопятнистую петрошмидтию можно охарактеризовать как стенотермный вид, который в тёплый период года придерживается в основном промежуточной водной массы Охотского моря. Ядро этой водной массы находится в горизонте от 250–275 до 400–420 м (Лучин, Круц, 2016). При этом основная её трансформация возникает при взаимодействии придонных шельфовых и склоновых вод с тихоокеанскими до 54° с.ш. В результате происходит заглубление промежуточной водной массы и температура в ней достигает максимальных значений. Севернее, над впадиной ТИНРО и материковым склоном в северо-восточной части моря, происходит взаимодействие трансформированных тихоокеанских и зимних переохлаждённых вод шельфа с формированием областей более низких температур промежуточного слоя. Границу между промежуточной и глубинной водными массами определить сложно, но, поскольку ядро глубинной тихоокеанской водной массы у материкового склона п-ова Камчатка находится на горизонтах 950–975 м (Лучин, Круц, 2016), очевидно, в период гидрологического лета (июль–сентябрь) вся область распространения белопятнистой петрошмидтии в северо-восточной части Охотского моря расположена в пределах промежуточных вод. Отметим, что среди других представителей семейства Zoarcidae хорошо показано преимущественное обитание ликодов малоголового и Солдатова, а также бурого слизголова в указанной водной массе (Баланов и др., 2004; Бадаев, 2014; Курбанов, 2023).

Известно (Долганов, Савельев, 2013), что белопятнистая петрошмидтия по сравнению с другими близкородственными видами, является наиболее крупной и достигает TL 50 см. По нашим наблюдениям, в северо-восточной части Охотского моря её максимальная длина составила 48 см. При этом зафиксированы изменения размерного состава по участкам тра-

ловых работ (табл. 4). Севернее 55° с.ш. отмечено большее количество молоди $TL < 20$ см на глубинах < 300 м, в то время как южнее жёлоба Лебеда в уловах в целом преобладали более крупные рыбы. Различия в распределении особей разных размеров в пределах исследуемой акватории могут указывать, с одной стороны, на наличие у белопятнистой петрошмидтии горизонтальных миграций, с другой – на существование двух отдельных группировок. Однако из-за отсутствия сведений о её распределении в другие сезоны подтвердить хотя бы одно из предположений пока не представляется возможным.

Тем не менее, на основании наших и литературных данных можно утверждать о различиях предпочитаемых глубин и термических условий обитания у видов рода *Petroschmidtia*. По сообщению Савельева (2011), в Японском море молодь одноцветной петрошмидтии в летний период в отличие от белопятнистой в основном населяет средние отделы батии, глубже 500 м. Бледная петрошмидтия приурочена к области шельфа и прилегающей части материкового склона до 250 м. Близкие глубины обитания отмечены и для *P. uschakovi* в северной части Охотского моря (Saveliev, Metelyov, 2021)⁴. Разница в вертикальном распределении отражается и на термических условиях обитания. Пластичным в этом отношении видом является бледная петрошмидтия, встречаясь при температуре воды у дна от –1.9 до 2.1°C. Более стенотермна одноцветная петрошмидтия, поимки которой зарегистрированы при 0.3–1.3°C (Баланов, Соломатов, 2008; Баланов и др., 2011; Савельев, 2011). Самым холодолюбивым можно считать *P. uschakovi*. Этот вид обитает при температуре ниже 0°C, а наибольшего обилия достигает в пределах холодных линз в интервале от –1.5 до –1.0°C (Saveliev, Metelyov, 2021). В то же время, по нашим материалам (табл. 1–4), белопятнистая петрошмидтия занимает промежуточное положение как по области вертикального распределения, так и по термическим условиям обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность А.А. Баланову (ННЦМБ ДВО РАН) за ценные замечания, сделанные при прочтении рукописи, и за совместное обсуждение полученных результатов.

⁴ Вид указан как *Lycodes uschakovi*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин А.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Антоненко Д.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2004. О поимках новых для вод Приморья видов рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 2. С. 283–284.
- Бадаев О.З. 2012. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae) Охотского моря в 2000–2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 133–143.
- Бадаев О.З. 2014. Пространственное распределение и некоторые черты биологии бурого слизегилова *Bothrocara brunneum* (Zoarcidae) в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 554–565. <https://doi.org/10.7868/S0042875214050014>
- Баланов А.А. 2000. Состав и соотношение рыб и беспозвоночных в верхней части материкового склона Юго-Восточного Сахалина // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 215–224.
- Баланов А.А., Соломатов С.Ф. 2008. Видовой состав и распределение бельдюговых (Zoarcidae) в северной части Японского моря по данным траловых работ // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 18–33.
- Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А. 2004. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биология моря. Т. 30. № 4. С. 279–288.
- Баланов А.А., Калчугин П.В., Санг Чул Юн, Савельев П.А. 2011. Новые данные о бельдюговых (Pisces: Zoarcidae) юго-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 42–47.
- Великанов А.Я., Багинский Д.В. 2006. О поимках белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* в водах Западного Сахалина // Там же. Т. 46. № 2. С. 283–285.
- Волвенко И.В. 1998. Проблемы оценки обилия рыб по данным траловой съемки // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.
- Волвенко И.В. 1999. Некоторые алгоритмы обработки данных по обилию и размерно-весовому составу уловов // Там же. Т. 126. С. 177–195.
- Давыдов И.В. 1975. Режим вод Западно-Камчатского шельфа и некоторые особенности поведения и воспроизводства промысловых рыб // Там же. Т. 97. С. 63–84.
- Долганов В.Н., Савельев П.А. 2013. Формирование фауны Lycodinae (Perciformes: Zoarcidae) Японского моря // Биология моря. Т. 39. № 5. С. 330–338.
- Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 83–98.
- Курбанов Ю.К. 2023. Распределение малоголового ликода *Lycodes pectoralis* (Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета // Там же. Т. 63. № 1. С. 31–38. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010095>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Лучин В.А., Круц А.А. 2016. Характеристика ядер водных масс Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 204–218.
- Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 68 с.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Савельев П.А. 2011. Фауна Lycodinae Японского моря (Zoarcidae, Perciformes): таксономический состав, распространение, биология, история формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 20 с.
- Савельев П.А. 2012. О систематическом положении рода *Petroschmidtia* Taranetz et Andriashev, 1934 (Perciformes: Zoarcidae) // Биология моря. Т. 38. № 2. С. 130–137.
- Савельев П.А., Метелёв Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. 2019. Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северо-западной части Охотского моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 405–415. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040179>
- Савин А.Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Там же. Т. 52. № 4. С. 432–445.
- Таранец А.Я., Андрияшев А.П. 1934. О новом роде и виде *Petroschmidtia albonotata* из Охотского моря // Докл. АН СССР. Т. II. № 5. С. 506–512.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских о-вов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–40.
- Чернявский В.И. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 105. С. 13–19.
- Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2003. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. IV. С. 227–256.

- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 484 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 02/2024).
- Hatooka K. 2002. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1028–1044, 1581–1583.
- Matsubara K., Iwai T. 1951. On an ophidioid fish, *Petroschmidtia toyamensis* Katayama, with some remarks on the genus *Petroschmidtia* // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 16. № 12. P. 104–111. https://doi.org/10.2331/suisan.16.12_104
- Nazarkin M.V., Shinohara G., Shirai S. M. 2014. Phylogeny and taxonomy of *Petroschmidtia teraoui* (Katayama, 1943) (Osteichthyes: Perciformes: Zoarcidae) // Zootaxa. V. 3780. № 1. P. 171–193. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3780.1.7>
- Saveliev P.A., Metelyov E.A. 2021. Species composition and distribution of eelpouts (Zoarcidae, Perciformes, Actinopterygii) in the northwestern Sea of Okhotsk in summer // Prog. Oceanogr. V. 196. Article 102605. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2021.102605>
- Shinohara G., Nazarkin M.V., Nobetsu T., Yabe M. 2012. A preliminary list of marine fishes found in the Nemuro Strait between Hokkaido and Kunashiri Islands // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. A. V. 38. № 4. P. 181–205.
- Tohkairin A., Hamatsu T., Yoshikawa A. et al. 2015. An illustrated and annotated checklist of fishes on Kitami-Yamato Bank, southern Sea of Okhotsk // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 43. P. 1–29. <https://doi.org/10.5134/193238>
- Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.
- Ueno T. 1971. List of marine fishes from the waters of Hokkaido and adjacent regions // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 13. P. 61–102.

DISTRIBUTION, TEMPERATURE CONDITIONS OF HABITAT AND SIZE COMPOSITION OF THE WHITECREST EELPOUT *PETROSCHMIDTIA ALBONOTATA* (ZOARCIDAE) IN THE NORTHEASTERN SEA OF OKHOTSK IN JULY–SEPTEMBER 2010

Yu. K. Kurbanov^{1, 2, *} and E. O. Basyuk³

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

²Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

³Pacific Branch of the Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia

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

Information has been provided on the distribution, temperature conditions of habitat and size composition of the whitecrest eelpout *Petroschmidtia albonotata* in the northeastern Sea of Okhotsk in July–September 2010. This species was found within the intermediate water mass at depths of 213–651 m at a water temperature at the bottom of 0–2.3°C. Accumulations of increased density were noted on the western slope of the TINRO depression and south of the Lebed trench in the bathymetric range of 213–300 and 401–500 m, respectively. The total length of the whitecrest eelpout in catches varied from 14 to 48 cm. A significant proportion of small individuals (< 20 cm in length) was recorded on the western slope of the TINRO depression at depths < 300 m, while larger individuals were caught to the south. Differences in thermal conditions of this species habitat within the study area have been revealed. North of 55°N, the whitecrest eelpout is concentrated at a temperature of 1.0–1.2°C, to the south—at 1.8–2.0°C. A comparison of the obtained data and literature data indicates that, depending on the region, species of the genus *Petroschmidtia* are characterized by significant differences in preferred depths and temperature conditions in their habitats.

Keywords: whitecrest eelpout *Petroschmidtia albonotata*, Zoarcidae, distribution, ecology, size composition, northeastern Sea of Okhotsk.

УДК 597.551.2.591.523

ИЗБИРАЕМАЯ ЕВРОПЕЙСКИМ ГОРЧАКОМ *RHODEUS AMARUS* (ACHEILOGNATHIDAE) ТЕМПЕРАТУРА И ЕГО ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ТЕРМОГРАДИЕНТНОМ ПОЛЕ

© 2024 г. В. В. Зданович¹, *

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2023 г.

После доработки 24.01.2024 г.

Принята к публикации 24.01.2024 г.

Представлены результаты экспериментальных исследований термопреферендного поведения и двигательной активности европейского горчака *Rhodeus amarus* в условиях термоградиентного поля. Термопреферендный диапазон горчака составил 17–29°C, в котором интервал температур 21–25°C был наиболее посещаем рыбами и представляется оптимальным для жизнедеятельности вида. Средняя избираемая температура составила 22.4°C. Температуры ниже 17 и выше 29°C горчак избегал при плавании в термоградиенте. Рыбы проявляли высокую двигательную активность, проплывая за час в среднем 84.7 м со средней скоростью 2.3 см/с. При перемещении в термоградиенте они испытывали перепады температуры, составлявшие в среднем 0.12°C/с. Полученные данные по термальной биологии европейского горчака могут расширить представления об инвазионном потенциале вида.

Ключевые слова: европейский горчак *Rhodeus amarus*, инвазивный вид, термопреферендное поведение, двигательная активность, термоградиент.

DOI: 10.31857/S0042875224040075 EDN: EXXMDB

Европейский горчак *Rhodeus amarus* — мелкий представитель отряда карпообразных (Cypriniformes), его ареал охватывает Европу, Восточное Закавказье и Малую Азию (Holcík, 1999; Атлас ..., 2003; Damme et al., 2007; Kozhara et al., 2007). Места обитания (прибрежная зона озёр, мелководные старицы и медленно текущие реки) горчака в основном связаны с областью распространения двустворчатых моллюсков (Bivalvia) — перловицы *Unio* sp. и беззубки *Anodonta* sp., в мантийные полости которых самки горчака с помощью отрастающих к периоду нереста яйцекладов откладывают икру (Holcík, 1999; Smith et al., 2004; Морева и др., 2017).

С 1950-х гг. до 1980-го численность популяций европейского горчака на всем известном ареале в Западной и Центральной Европе резко сократилась. Основной причиной снижения численности горчака посчитали антропогенное загрязнение водоёмов, приведшее к исчезновению популяций двустворчатых моллюсков, являющихся нерестовым субстратом для вида, а также низкие весенние температуры воды. Однако сокращение численности горчака было отмечено и в реках

с хорошим качеством воды и наличием большого числа двустворчатых моллюсков (Damme et al., 2007). Снижение численности популяций и области распространения европейского горчака было столь значительным, что вид внесли в Красные книги ряда стран Западной и Центральной Европы, а также некоторых регионов Центральной России как вид “находящийся под угрозой исчезновения”, “уязвимый” или вид, “сокращающий свою численность” (Kozhara et al., 2007).

Начиная с 1980-х гг. наблюдается быстрый рост численности популяций европейского горчака, значительное расширение его распространения в бассейнах рек западной, центральной, и восточной частей Европы, Закавказья и Малой Азии (Carpentier et al., 2003; Damme et al., 2007; Решетников и др., 2012; Kujawa, Piech, 2021; Özuluğ et al., 2023). Современное изменение климата в Европе (в сторону потепления), приводящее к повышению температуры воды в естественных водоёмах, может быть одним из возможных факторов, способствующих распространению европейского горчака (Kozhara et al., 2007; Britton et al., 2010).

В гетеротермальных условиях рыбы проявляют термопреферендное поведение, выражающееся в их перемещении в температурные зоны, наиболее благоприятные для жизнедеятельности (Jobling, 1981; Константинов, Зданович, 1993; Голованов, 2013). Работы, посвящённые исследованию температурных характеристик европейского горчака, малочисленны, а имеющиеся в них данные противоречивы, что не позволяет составить целостное представление о термопреферендном диапазоне и области экологического термального оптимума вида (Jobling, 1981; Souchon, Tissot, 2012; Голованов, 2013). Отсутствуют литературные данные и о двигательной активности европейского горчака при разной температуре.

Цель работы — определить диапазон предпочитаемых температур и уровень средней избирательной температуры, а также охарактеризовать двигательную активность европейского горчака в термоградиентном пространстве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Европейского горчака отлавливали в р. Воря Московской обл. (12 экз., общая длина 2.5–3.0 см, средняя масса 1.8 г, возраст 1–2 года). До начала экспериментов рыб содержали в 40-литровом аквариуме и ежедневно кормили до насыщения живыми личинками *Chironomidae*. Изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Температуру поддерживали терморегулятором AquaEL (Польша) на уровне $21.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. За счёт принудительной аэрации обеспечивали полное насыщение воды кислородом.

Наблюдения за термопреферендным поведением и двигательной активностью горчака проводили визуально в термоградиентной установке, в которой создавали горизонтальный температурный градиент 15–30°C. Установка представляла собой лоток из оргстекла ($1.50 \times 0.12 \times 0.15$ м), разделённый на 12 отсеков полуперегородками, позволяющими рыбам свободно перемещаться вдоль лотка. Градиент температуры в лотке создавали за счёт регулируемых нагрева и охлаждения воды расположенными в противоположных концах лотка нагревателем Juwel (Германия) и холодильником для аквариумов Hailea (Китай). Величина градиента составляла 0.1°C/см. Для контроля температуры воды в каждом отсеке устанавливали термометр с точностью измерения 0.1°C. Каждый из отсеков лотка был снабжён подсоединённым

к микрокомпрессору распылителем воздуха для аэрации и перемешивания воды, что исключало возникновение вертикальной температурной стратификации (Зданович, 1999).

Опыты проводили в осенне-зимний период в светлое время суток. Поскольку горчак ведёт стайный образ жизни, для проведения опыта в термоградиентную установку в отсек с температурой 21°C помещали 4 экз., которых случайным образом отлавливали из общего аквариума (№ 1). Опыты начинали через сутки пребывания горчака в лотке — за это время рыбы полностью адаптируются к условиям термоградиентного поля (Константинов, Зданович, 1993; Голованов, 2013). В установке рыб не кормили, чтобы исключить влияние фактора накормленности на поведение рыб (Константинов, Зданович, 1993; Пушкарёв и др., 2004; Zdanovich, 2006). В каждом опыте проводили от одного до трёх сеансов наблюдений за поведением рыб длительностью по 15–20 мин. В лотке визуально выделяли одну особь и в течение сеанса каждую секунду отмечали, в каком отсеке лотка она находится. Так получали цифровую этограмму перемещений этой рыбы. После завершения опыта горчаков возвращали в дополнительный аквариум (№ 2) с температурой воды $21.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. После третьего опыта рыб из установки и аквариума № 2 пересаживали в опустевший аквариум № 1. Повторно такие циклы из трёх опытов проводили через 1–2 нед. В общей сложности выполнили 14 опытов, в которых провели 25 сеансов индивидуального прослеживания поведения горчака.

По цифровым этограммам рассчитывали несколько параметров поведения рыб в термоградиентном пространстве: границы и ширину термопреферендного диапазона (разница между крайними по температуре воды отсеками, в которые заходила рыба), число посещений рыбами отсеков, продолжительность разового пребывания рыбы в отсеках, число и параметры векторов перемещения рыб. Регистрировали только перемещение рыб из отсека в отсек. Было принято, что векторы этих перемещений параллельны продольной оси установки и могут быть только двух направлений: к зоне высоких или к зоне низких температур. Длину одного вектора считали равной расстоянию от середины длины начального сектора до середины длины конечного сектора. И в начальном, и в конечном секторах рыбы изменяют направление перемещения на противоположное. Путь особи

при однократном её перемещении принимали равным длине вектора (D) и вычисляли по формуле: $D = D_n/2 + \sum D_p + D_k/2$, где D_n , D_p , D_k — длина соответственно начального, промежуточных и конечного секторов, по которым проходил вектор перемещения рыбы. Длина одного сектора 12.5 см, число промежуточных секторов может быть от 0 до 10. Продолжительность одного перемещения (T) рассчитывали по формуле: $T = T_n/2 + \sum T_p + T_k/2$, где T_n , T_p и T_k — длительность пребывания рыб соответственно в начальном, промежуточных и конечном секторах, по которым проходил вектор перемещения рыбы. Температурный сдвиг при одном перемещении равен абсолютному значению разности температур воды в начальном и конечном секторах. Скорость изменения температуры при однократном перемещении определяли как частное от деления величины температурного сдвига на длительность перемещения. По сумме длин и длительностей перемещения за сеанс рассчитывали длину пути, проплавляемого рыбой за один час (Константинов, Зданович, 1993; Зданович, 1999). Кроме того, определяли среднюю избираемую температуру, взвешенную по времени пребывания рыб в отсеке: $t_{\text{pref}} = \sum(k_i t_i) / \sum k_i$, где i — номер отсека; k_i — суммарное время пребывания всех исследо-

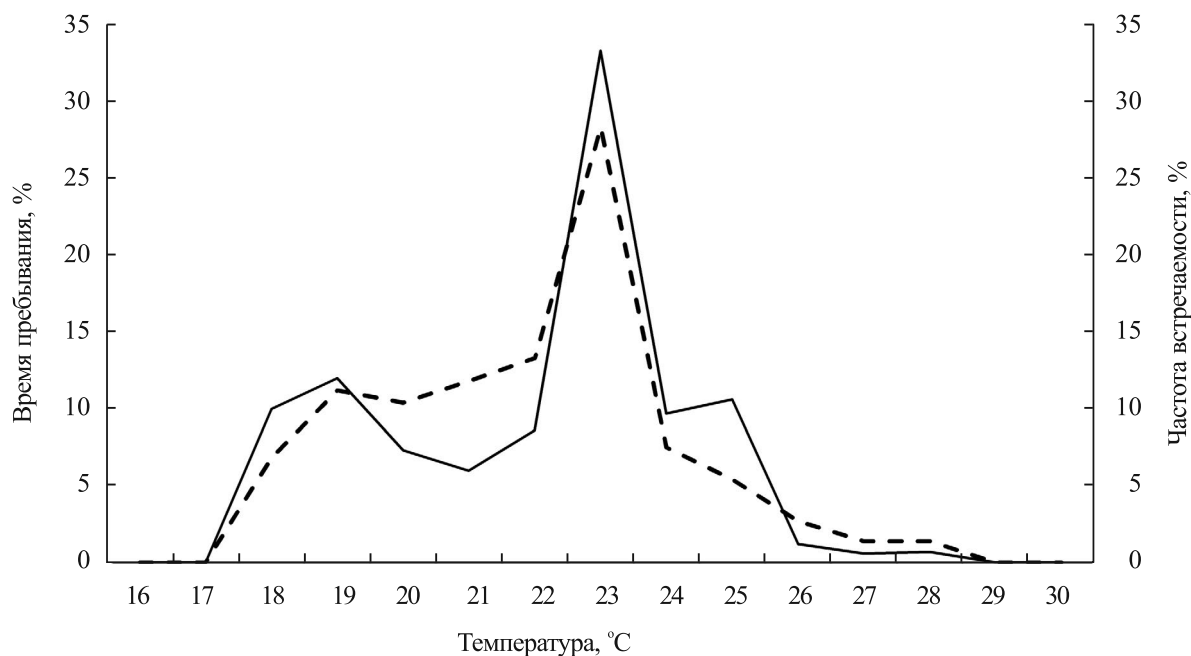
ванных особей в i -том отсеке, s ; t_i — температура в i -том отсеке, °C (Лакин, 1990). Оценивали величины избегаемых горчаком температур, соответствующих наибольшему и наименьшему уровням температуры в термоградиенте, при которых рыбы не встречались.

При статистической обработке полученных данных зависимость времени пребывания и частоты встречаемости рыб в отсеках термоградиентного лотка от температуры оценивали с помощью критерия χ^2 Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Европейский горчак через сутки пребывания в термоградиентном лотке не сосредотачивался в каком-либо отсеке лотка с определённой температурой, а перемещался в диапазоне 17–29°C (рисунок). При этом нижняя и верхняя границы предпочитаемого диапазона температур могли на протяжении опытов в разное время сдвигаться на 3–4°C (таблица), а ширина термопреферендного диапазона варьировала от 5 до 12 (в среднем 7.8)°C.

Из приведённого на рисунке распределения времени пребывания рыб по отсекам с разной температурой видно, что оно неслучайно. При полностью случайном распределении время



Время пребывания (—) и частота встречаемости (---) европейского горчака *Rhodeus amarus* в отсеках термоградиентной установки при определённой температуре воды.

Некоторые характеристики термопреферендного поведения и двигательной активности европейского горчака *Rhodeus amarus* в термоградиентном поле

Показатель	lim	$M \pm m$
Число перемещений за час	124–241	172 ± 15
Дальность перемещения, м	0.25–1.37	0.49 ± 0.04
Длительность перемещения, с	3–153	31.9 ± 4.2
Путь, проплываемый рыбой за час, м	61.1–118.8	84.7 ± 7.4
Скорость плавания, см/с	1.7–3.3	2.34 ± 0.20
Граница термопреферендного диапазона, °C:		
– нижняя	17–20	18.3 ± 0.3
– верхняя	25–29	26.7 ± 0.6
Ширина термопреферендного диапазона, °C	5–12	7.8 ± 0.4
Температурный сдвиг при перемещении, °C	2–10	4.0 ± 0.4
Скорость изменения температуры при перемещении, °C/с	0.03–0.67	0.12 ± 0.02
Средняя избираемая температура, °C	19.8–24.4	22.4 ± 0.6

Примечание. lim – пределы варьирования показателя, $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка.

пребывания было бы или одинаковым для каждой из температур, или близким друг к другу. Статистический анализ подтверждает это предположение ($\chi^2 = 2732.106$, $df = 10$, $p < 0.0000001$). Аналогично подтверждается неслучайность распределения рыб и по числу заходов в отсеки во время эксперимента ($\chi^2 = 306.9979$, $df = 10$, $p < 0.0000001$).

Наибольшая посещаемость горчаком отсеков лотка наблюдалась в диапазоне 21–25°C (66.3% по частоте встречаемости и 68.2% по времени пребывания), при этом наиболее часто рыбы заходили и подолгу оставались в отсеке с температурой 23°C (соответственно 28.3 и 33.3%). Средний уровень предпочитаемой температуры составил 22.4°C и в разных опытах варьировал от 19.8 до 24.4°C, что хорошо укладывается в выявленный диапазон температур (21–25°C), в котором рыбы проводили большую часть времени и который можно считать оптимальным для жизнедеятельности европейского горчака.

В термоградиентном лотке горчак активно перемещался на расстояние от 61.1 до 118.8 (в среднем 84.7) м за час. Скорость плавания варьировала от 1.7 до 3.3 (в среднем 2.3) см/с. При перемещениях, переплывая из отсека в отсек, разница температуры в которых составляла от 2.0 до 10.0 (в среднем 4.0)°C, рыбы испытывали

изменения температуры со скоростью от 0.03 до 0.67 (в среднем 0.12)°C/с. При таких перепадах температуры не наблюдали никаких изменений в поведении опытных рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

В естественных условиях обитания европейского горчака в водоёмах Европы и Малой Азии в течение года температуры воды составляют 7.9–29.4°C (Koutrakis et al., 2003), 4.2–30.2°C (Sac, Özuluğ, 2017), 0.5–24.5°C (Horoszewicz, 1973). В экспериментах ранее было показано, что средняя температура, предпочитаемая европейским горчаком, лежит в пределах от 20.4°C (Голованов, 2013) до 25.0°C (Zahn, 1963), что вполне укладывается в разброс выявленных в наших опытах средних значений избираемой температуры. В экспериментальном термоградиенте горчак наиболее часто находился в диапазоне температур 20–25°C (Голованов, Капшай, 2015). Оптимальную температуру для роста горчака указывают как 24.3°C (Wohlgemuth, 1981), так и 29.9°C (Zahn, 1963). Разница в оценке этой температуры может быть связана с разной величиной суточного рациона или с разным возрастом рыб в опытах. В другом исследовании (Kujawa, Piech, 2021) в лабораторных условиях при насыщающем рационе и высоком качестве корма личинок европей-

ского горчака выращивали при 20 и 26°C в течение 6.5 мес. В конце выращивания масса горчака составляла соответственно 3.24 и 3.39 г, т.е. почти не различалась. Рыбы имели хорошо развитые вторичные половые признаки и проявляли преднерестовое поведение. Это указывает на значительный ростовой потенциал европейского горчака при наличии хорошего корма и температуре воды от 20 до 30°C.

Верхняя летальная температура для европейского горчака, по данным разных авторов, составляет от 31.0°C (Голованов, 2013) до 36.5°C (Horoszewicz, 1973). Нерестится горчак при температуре от 17 до 26°C (Konečná, Reichard, 2011; Kujawa, Piech, 2021), оптимальной для размножения температурой указывают 23°C (Smith et al., 2004; Souchon, Tissot, 2012), что полностью соответствует выявленным в нашей работе термопреферендному диапазону и среднему уровню избираемой температуры.

Установленные в нашем исследовании значения скорости плавания и расстояния, пропываемого европейским горчаком за час, указывают на довольно значительную двигательную активность рыб в термоградиентном поле, которая соизмерима или даже выше выявленной у некоторых карповых рыб (Cyprinidae) сходного размера в сходных условиях. Молодь карпа *Cyprinus carpio* (масса 1.3–4.1 г) в термоградиентном пространстве проплывала за час 60.7–79.8 м со скоростью 1.7–2.2 см/с, карась *Carassius auratus* (3.4–5.0 г) — соответственно 29.6–39.1 м и 0.8–1.1 см/с, белый амур *Ctenopharyngodon idella* (1.0 г) — 38.1 м и 1.1 см/с (Константинов, Зданович, 1993; Zdanovich, 2006). На двигательную активность европейского горчака в значительной степени оказывает влияние величина рациона. При постоянной температуре 22°C снижение суточного рациона с 30% массы тела до 15.0 и 7.5% вызывало повышение двигательной активности горчака соответственно в 1.4 и 1.9 раза (Пушкарь и др., 2004). Увеличение скорости плавания и расстояния, пропываемого рыбами за час, при снижении доступности пищи в гетеротермальной среде отмечали и для других видов рыб (Константинов, Зданович, 1993; Zdanovich, 2006).

Быстрое распространение европейского горчака в последнее время за пределы своего естественного географического ареала в первую очередь связано с наличием смежных систем водных путей и повышением температуры в связи с глобальным потеплением, также

и деятельность человека может способствовать этому процессу (Damme et al., 2007; Kozhara et al., 2007; Морева и др., 2017). В колонизированных горчаком водоёмах его численность быстро возрастает, и в сообществах рыб он становится доминантным видом (Carpentier et al., 2003; Tarkan et al., 2005; Решетников и др., 2012; Carosi et al., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе полученных собственных и литературных данных европейского горчака следует отнести к экологической группе умеренно теплолюбивых эвритермных рыб (название группы по: Голованов, 2013). Можно предположить, что широкие диапазоны термотолерантности (0–36.5°C) (Horoszewicz, 1973), термопреферендного интервала (17–29°C), а также высокие значения средней предпочитаемой (22.4°C) и оптимальной для размножения (23°C) температуры (Smith et al., 2004) при потеплении в Европе будут способствовать успеху заселения европейским горчаком новых мест обитания, как инвазивным видом. Успеху его расселения может способствовать также довольно высокая двигательная активность рыб и устойчивость к перепадам температуры, с которыми инвазивный вид может сталкиваться при колонизации новых биотопов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность В.А. Бурменскому (МГУ) за помощь в статистическом анализе полученных данных и А.О. Касумяну (МГУ) за ценные рекомендации при подготовке статьи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.
- Голованов В.К., Капшай Д.С. 2015. Сравнительный анализ температурного оптимума и верхней температурной границы жизнедеятельности у молоди рыб, обитающих в водоемах верхней Волги // Тр. ИБВВ РАН. № 72 (75). С. 80–90.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2015-10014>
- Зданович В.В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 105–110.

- Константинов А.С., Зданович В.В. 1993. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 1. С. 32–37.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 351 с.
- Морева О.А., Предвижский М.А., Логинов В.В. и др. 2017. Морфологическая характеристика, особенности размножения и питания обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* (Cyprinidae) реки Алатырь // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 585–592.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050149>
- Пушкар В.Я., Зданович В.В., Манухов А.И. 2004. Двигательная активность и интенсивность дыхания рыб в зависимости от накормленности // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов”. Петрозаводск: Изд-во ИБ КарНЦ РАН. С. 114.
- Решетников Ю.С., Дякина Т.Н., Королев В.В. 2012. Изменения в составе рыбного населения водоемов Калужской области за последние десятилетия // Экология. № 1. С. 55–64.
- Britton J.R., Cucherousset J., Davies G.D. et al. 2010. Non-native fishes and climate change: predicting species responses to warming temperatures in a temperate region // Freshw. Biol. V. 55. № 5. P. 1130–1141.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02396.x>
- Carosi A., Ghetti L., Cauzillo C. et al. 2017. Occurrence and distribution of exotic fishes in the Tiber River basin (Umbria, central Italy) // J. Appl. Ichthyol. V. 33. № 2. С. 274–283.
<https://doi.org/10.1111/jai.13302>
- Carpentier A., Paillisson J., Marion L. et al. 2003. Trends of a bitterling (*Rhodeus sericeus*) population in a man-made ditch network // C. R. Biol. V. 326. Suppl. 1. P. 166–173.
[https://doi.org/10.1016/s1631-0691\(03\)00054-4](https://doi.org/10.1016/s1631-0691(03)00054-4)
- Damme D.V., Bogutskaya N., Hoffmann R.C., Smith C. 2007. The introduction of the European bitterling (*Rhodeus amarus*) to west and central Europe // Fish Fish. V. 8. № 2. P. 79–106.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2007.00239.x>
- Holcík J. 1999. *Rhodeus sericeus* // The freshwater fishes of Europe. V. 5. Pt. 1. Cyprinidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag, p. 1–32.
- Horoszewicz L. 1973. Lethal and ‘disturbing’ temperatures in some fish species from lakes with normal and artificially elevated temperature // J. Fish Biol. V. 5. № 2. P. 165–181. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1973.tb04445.x>
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum—rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // Ibid. V. 19. № 4. P. 439–455.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05847.x>
- Konečná M., Reichard M. 2011. Seasonal dynamics in population characteristics of European bitterling *Rhodeus amarus* in a small lowland river // Ibid. V. 78. № 1. P. 227–239.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02854.x>
- Koutrakis E.T., Kokkinakis A.K., Tsikliras A.C., Eleftheriadis E.A. 2003. Characteristics of the European bitterling *Rhodeus amarus* (Cyprinidae) in the Rihios River, Greece // J. Freshw. Ecol. V. 18. № 4. P. 615–624.
<https://doi.org/10.1080/02705060.2003.9664003>
- Kozhara A.V., Zhulidov A.V., Gollasch S. et al. 2007. Range extension and conservation status of the bitterling, *Rhodeus sericeus amarus* in Russia and adjacent countries // Folia Zool. V. 56. № 1. P. 97–108.
- Kujawa R., Piech P. 2021. Rearing of bitterling (*Rhodeus amarus*) larvae and fry under controlled conditions for the restitution of endangered populations // Animals. V. 11. № 12. Article 3534.
<https://doi.org/10.3390/ani11123534>
- Özuluğ M., Gaygusuz Ö., Gaygusuz Ç.G. et al. 2023. Fishes encountered in the Turkish Thrace River systems (Northwestern Part of Turkey) // Inland Water Biol. V. 16. № 2. P. 341–356.
<https://doi.org/10.1134/S1995082923020165>
- Sac G., Özuluğ M. 2017. Effects of environmental variables on the distribution of fish assemblages in an endorheic stream (İstanbul, Turkey) // Fresenius Environ. Bull. V. 26. № 12. P. 7150–7159.
- Smith C., Reichard M., Jurajda P., Przybylski M. 2004. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // J. Zool. V. 262. № 2. P. 107–124.
<https://doi.org/10.1017/S0952836903004497>
- Souchon Y., Tissot L. 2012. Synthesis of thermal tolerances of the common freshwater fish species in large Western Europe rivers // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. № 405. Article 03.
<https://doi.org/10.1051/kmae/2012008>
- Tarkan A.S., Gaygusuz O., Gürsoy C., Acipinar H. 2005. Life history pattern of a Eurasian cyprinid, *Rhodeus amarus*, in a large drinking-water system (Ömerli dam Lake-Istanbul, Turkey) // J. Black Sea/Medit. Environ. V. 11. № 2. P. 205–224.
- Wohlgemuth E. 1981. Nekteré vlastnosti populace horavky duhové (*Rhodeus sericeus*) z reky Jihlavy // Acta Sci. Nat. Mus. Moraviae Occid. Třebíč. V. 12. P. 29–34.
- Zahn M. 1963. Jahreszeitliche veränderungen der vorzugstemperaturen von scholle (*Pleuronectes platessa* Linn.) und bitterling (*Rhodeus sericeus* Pallas) // Verh. Dt. Zool. Ges. V. 27. P. 562–580.
- Zdanovich V.V. 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S188–S193.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206110087>

**TEMPERATURE PREFERENCE AND LOCOMOTOR ACTIVITY
IN A THERMOGRADIENT FIELD OF THE EUROPEAN BITTERLING
RHODEUS AMARUS (ACHEILOGNATHIDAE)**

V. V. Zdanovich^{1, *}

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

^{*}*E-mail: zdanovich@mail.ru*

The results of experimental studies on thermopreferential behavior and motor activity of the European bitterling *Rhodeus amarus* under thermogradient field conditions are presented. The thermopreferential range of the European bitterling was 17–29°C, within which, the temperature interval of 21–25°C was the most frequented by fish and appeared to be optimal for the life activity of the species. The mean preferred temperature was 22.4°C. Temperatures below 17°C and above 29°C were avoided by the bitterlings when swimming in the thermogradient. The fish showed high locomotor activity, swimming an average of 84.7 m per hour with an average speed of 2.3 cm/s. While moving in the thermogradient, the fish experienced temperature variations averaging 0.12°C/s. The data obtained on the thermal biology of the European bitterling can expand the understanding of the invasive potential of the species.

Keywords: European bitterling *Rhodeus amarus*, invasive species, thermopreferential behavior, locomotor activity, thermogradient.

УДК 597–19:621.311.21(282.256.346)

ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОНАПОРНОЙ БРАТСКОЙ ГЭС НА РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. Ю. В. Герасимов^{1, *}, Д. Д. Павлов¹, А. П. Стрельникова¹,
И. В. Шляпкин¹, Э. С. Борисенко²

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

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

*E-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.09.2023 г.

После доработки 18.10.2023 г.

Принята к публикации 24.10.2023 г.

Приведены результаты изучения экологических эффектов влияния плотины высоконапорной Братской ГЭС на рыбное население и вероятность ската рыб Братского водохранилища. Установлено, что значимым фактором экологической дифференциации рыбного населения верхнего бьефа высоконапорных ГЭС выступает температурная стратификация водной толщи. По данным гидроакустики, в прогреваемом эпилимнионе концентрируется основная ихтиомасса, состоящая из относительно тепловодных рыб: представителей семейств окунёвых (Percidae) (65%) и карповых (Cyprinidae) (22%). Здесь же концентрируется их молодь размером 30–50 мм (до 70% общей численности рыб в этом слое). В холодноводном гипolimнионе рыбное население представлено крупными одиночными особями представителей подсемейства сиговых (Coregoninae). Представлены сведения по распределению рыб в нижнем и верхнем бьефах плотины, их питанию и темпам роста, наличию травм, возникающих при скате через плотины ГЭС. Выявлено различие по темпу роста окуней верхнего и нижнего бьефов, обусловленное их постоянным обитанием в водных массах с разной температурой. В сетных уловах в нижнем бьефе за четыре сезона исследований не были обнаружены травмированные особи. Эти факты доказывают отсутствие массового ската рыб через плотину Братской ГЭС. Молодь окунёвых и карповых видов рыб концентрируется в верхнем тёплом слое 0–10 м, то есть за пределами зоны формирования стока, что делает маловероятным их попадание в водозаборные отверстия на глубине более 20 м.

Ключевые слова: рыбное население, окунь *Perca fluviatilis*, покатная миграция, распределение, питание, рост, температурная стратификация, плотина, ГЭС.

DOI: 10.31857/S0042875224040087 EDN: EXWOBA

Покатная миграция является неотъемлемой частью миграционного цикла у рыб (Павлов и др., 1999, 2007). К сожалению, рыбы, мигрирующие вниз по течению зарегулированной реки, проходя через гидроагрегаты ГЭС, подвергаются риску травмирования различной степени тяжести (Павлов, Нездолий, 1981; Mueller et al., 2017; Algera et al., 2020; Pleizer et al., 2020). Это явление наиболее изучено на примере низконапорных волжских водохранилищ (Павлов и др., 1985, 1999, 2007), но процесс реализации ската гидробионтов через высоконапорные ГЭС (к которым относится Братская ГЭС) имеет существенные отличия от такового через низконапорные волжские.

Основное отличие заключается в том, что у высоконапорных ГЭС верхний свод водозаборных отверстий находится на значительной глубине (у Братской ГЭС на глубине более 20 м). При весенне-летнем прогреве воды образуется температурная стратификация, при которой в высоконапорных водохранилищах металимнион находится выше свода водозаборных отверстий. В июле–августе в Братском водохранилище средняя многолетняя температура воды в верхнем слое (0–10 м) – 17.3°C, в слое 10–20 м – 10.5°C, придонные воды холодные (4–6°C) и летним прогревом не охватываются. Слой температурного скачка в течение всего вегетативного периода располагается значительно выше водозаборных отверстий – на глубине

7–10 м. Зона изъятия стока гидроузла формируется ниже, в слабозаселённых холодных водах пелагиали верхнего бьефа (Понкратов, 2013).

Температурная стратификация в значительной мере определяет вертикальное распределение рыб в Братском водохранилище. В настоящее время основу рыбного населения водохранилища составляют окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) (Мамонтов, 1977; Купчинский, Купчинская, 2006). Эти виды, по данным гидроакустики, в период температурной стратификации обитают в слое воды над термоклином. Здесь же держится основная масса их ранней молоди, которая скапливается в верхнем бьефе в результате ската с выше расположенных нерестилищ, который происходит в начале лета (июнь–июль) (немотивированная и мотивированная пократная миграция – по: Павлов и др., 1999, 2007), когда уже наблюдается выраженная температурная стратификация. Холодноводные сиговые (Coregoninae) в водохранилище представлены в основном искусственно вселяемыми в водохранилище омулем *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) и пелядью *C. peled* (Gmelin, 1788), которые в относительно небольшом количестве населяют слой воды под температурным скачком (Купчинский, Купчинская, 2006).

Цель работы – проанализировать экологические эффекты влияния плотины высоконапорной Братской ГЭС на рыб Братского водохранилища, включая реализацию их пократной миграции через плотину.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы выполняли в акватории верхнего и нижнего бьефов в непосредственной близости от плотины Братской ГЭС (рис. 1).

Гидроакустика. Гидроакустические исследования проводили во вторых половинах июля и августа 2022 г. с использованием плавсредств и в первую половину февраля 2022 г. в верхнем бьефе со льда. В акваториях обоих бьефов использовали одновременно научно-исследовательские комплексы “AsCor” и “PanCor” (“ПромГидроакустика”, Россия). Двухчастотный комплекс “AsCor” (рабочие частоты 50 и 200 кГц) обеспечивает вертикальное зондирование водной среды от 2 до 50 м, “PanCor” (рабочая частота 455 кГц) – горизонтальное зондирование приповерхностных слоёв воды от 0.3 до 3.0 м на расстояниях до 20 м (Павлов и др., 2008).

Гидроакустические съёмки выполняли согласно общепринятым методикам (Fisheries acoustics ..., 2005). Линейные размеры зарегистрированных рыб при вертикальном зондировании (дорсальный аспект) рассчитывали на основе измеренных *in situ* значений силы цели рыб с использованием обобщённого уравнения регрессии, полученного с применением частоты 200 кГц для наиболее массовых рыб региона (Borisenko et al., 2006): $TS = 27.7 \log FL - 71.1 - 0.9 \log(f_1/f_2)$, где TS – сила цели рыбы, дБ; FL – длина рыб по Смитту, мм – от вершины рыла до развилки хвостового плавника; $0.9 \log(f_1/f_2)$ – поправочный коэффициент для рабочей частоты 50 кГц; f_1 – частота прибора, на котором была получена зависимость силы цели рыб от её длины; f_2 – рабочая частота используемого прибора. При горизонтальном зондировании (боковой аспект облучения) использовали известную обобщённую зависимость (Kubecka, Duncan, 1998), полученную для 182 рыб разного размера на частоте 420 кГц – карповых (Cyprinidae), окунёвых (Percidae) и сиговых: $TS = 22.3 \log SL - 92.7 - 0.9 \log(f_1/f_2)$, где SL – стандартная длина рыбы, мм.

Программное обеспечение комплексов состоит из двух частей: программ сбора информации, используемых непосредственно при проведении съёмок, и программ камеральной обработки полученных данных. По результатам камеральной обработки составляли схемы распределения рыб, строили гистограммы размерного ряда и определяли численность рыб на участках обследуемой акватории и их таксономическую принадлежность на уровне семейств окунёвых и карповых, подсемейства сиговых и прочих (Borisenko et al., 2006; Павлов и др., 2008).

Для таксономической идентификации регистрируемых одиночных рыб в комплексе “AsCor” предусмотрена специальная программа анализа формы плавательных пузырей рыб. В программе производится расчёт статистических параметров (коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса) огибающей амплитуд отражённых эхосигналов от рыб, что позволяет идентифицировать наиболее многочисленных рыб внутренних водоёмов на уровне семейств (подсемейств) – карповых, окунёвых и сиговых (Pavlov et al., 2010).

Для определения численности рыб гидроакустические исследования выполняли в тёмное время суток. Это обусловлено тем, что в светлое время мелкие рыбы (потенциальные жертвы

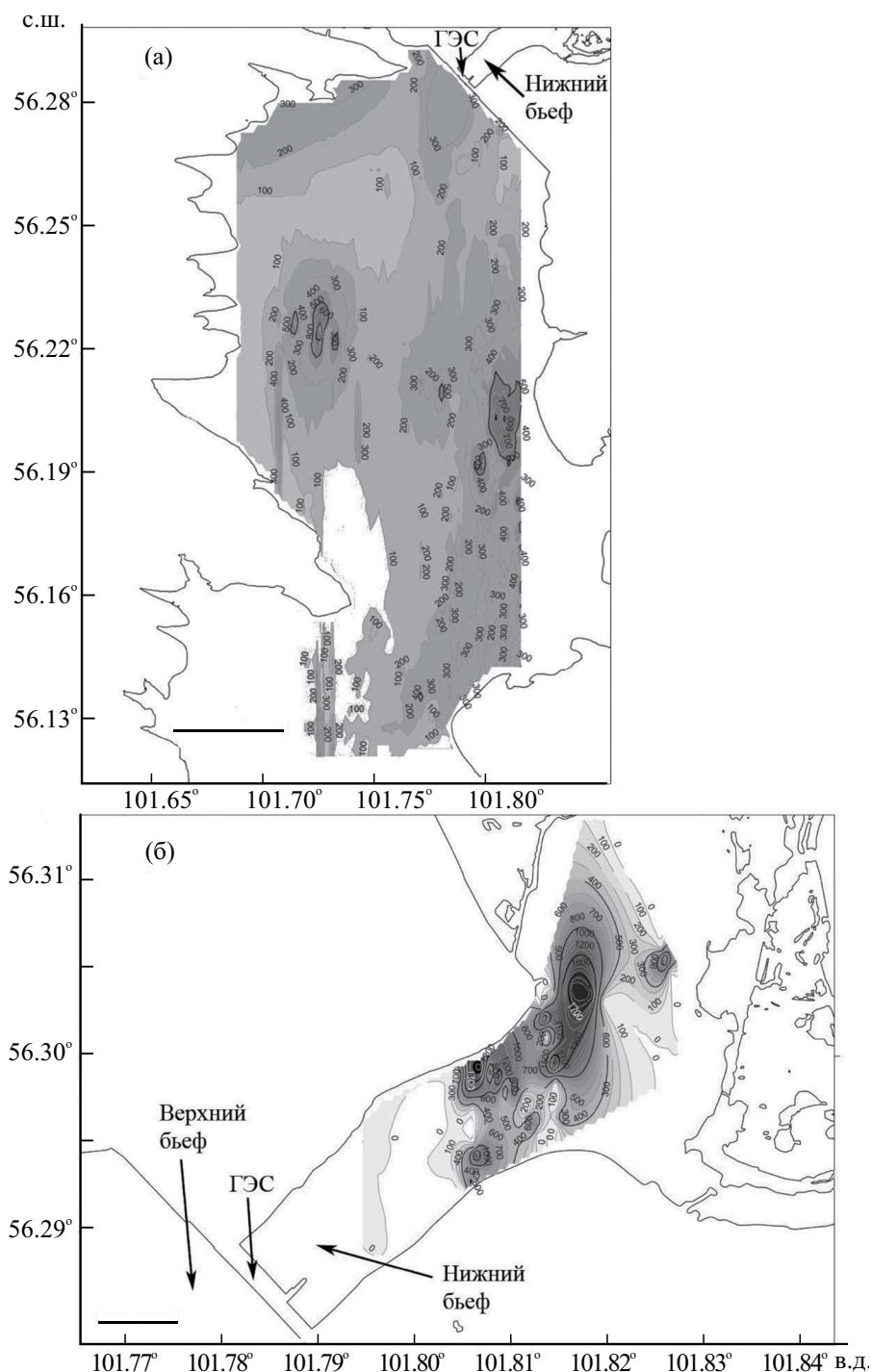


Рис. 1. Пространственное распределение рыб, экз/га: а – в акватории приплотинного участка верхнего бьефа Братской ГЭС (участок № 1), б – в акватории участка нижнего бьефа (участок № 8). Масштаб, км: а – 3, б – 0.5.

крупных), предпочитают находиться в укрытиях, обеспечивающих их безопасность, или создают плотные стаи, что затрудняет определения их плотности и размерного состава. Однако для изучения поведения и дневного распределения рыб исследования проводили и в светлое время суток.

Питание рыб в нижнем бьефе. Для анализа питания в нижнем бьефе Братской ГЭС рыб в течение четырёх сезонов 2022 г. отлавливали с использованием порядков разноячейных (20–60 мм) сетей длиной 75–100 м. В уловах окуни были представлены особями *FL* 110–165 мм. Сети устанавливали перпендикулярно берегу на раз-

ном расстоянии от плотины: 500, 1000 и 1500 м, начиная с глубин 1.0–1.5 м, за исключением стрежня, на котором установка сетей поперёк течения была невозможна из-за высокой скорости потока – от 1.1 до 1.7 м/с. Биоанализ и отбор проб на питание осуществляли в соответствии с общепринятыми методиками (Правдин, 1966; Методическое пособие ..., 1974).

Темп роста рыб в верхнем и нижнем бьефах. По жаберным крышкам восстановили темпы роста окуней в возрасте от 1+ до 3+ из нижнего и верхнего бьефов. Жаберные крышки отбирали в нижнем бьефе у рыб из сетных уловов (48 экз.), в верхнем бьефе – у рыб из промысловых уловов (32 экз.). Использование *operculum* для определения возраста у окуня осуществляли в соответствии с классической работой Ле Крена (Le Cren, 1947) с модификацией метода, предложенной Крайнюк с соавторами (2020). Статистическую значимость различий определяли с использованием непараметрического теста Манна–Уитни.

Исследование питания большого баклана Phalacrocorax carbo (Linnaeus, 1758) на островах в нижнем бьефе. При испуге у бакланов горловой мешок, в котором они приносят целую рыбу для кормления птенцов, посредством регургитации освобождается от содержимого. Для исследования видового и размерного состава вылавливаемых птицами рыб в июле в разгар гнездования мы посещали колонию бакланов, расположенную на острове в нижнем бьефе Братской ГЭС в 4 км от плотины. Сюда, по визуальным наблюдениям, направлялись бакланы, питавшиеся в нижнем бьефе плотины ГЭС. Потревоженные в гнёздах бакланы сбрасывали из

горлового мешка рыбу на почву под деревьями. Исследовали только имеющих максимальную степень сохранности рыб, т.е. отловленных птицами незадолго до нашего посещения колонии. Сброшенных бакланами рыб фотографировали, измеряли стандартную длину и длину по Смитту и отбирали у них жаберные крышки для определения возраста. Одного окуня баклан сбросил при взлёте в нижнем бьефе у плотины, мы эту рыбу подобрали из воды.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение рыб в верхнем бьефе. Обследовали всю площадь акватории приплотинного участка (рис. 1а, табл. 1). В летне-осенний период скопления рыб были отмечены у правого и левого берегов за пределами максимальных глубин акватории верхнего бьефа. Максимальная плотность скоплений составила 4169 экз/га. Численность крупных рыб размером > 100 мм составила ~1.6% общей численности. В узкой литоральной зоне (по результатам горизонтального зондирования) зарегистрировано 6% общей численности рыб.

В акватории приплотинного участка верхнего бьефа выше термоклина доминирующими являются окунёвые рыбы, на втором месте – карповые, ниже термоклина – сиговые, составляющие ~8.1% общей численности рыб на этом участке (табл. 1).

В литоральной зоне и верхних слоях пелагиали преобладали особи *FL* 30–50 мм (до 70% общей численности рыб) (рис. 2а). В пелагиали в слоях выше и ниже температурного скачка периодически регистрировали более крупных одиночных особей (рис. 2б). Крупные особи, заре-

Таблица 1. Параметры скоплений рыб на обследованных участках акваторий у Братской ГЭС

Параметр	Верхний бьеф	Нижний бьеф
Площадь участка, га	89051	189
Средняя плотность рыб, экз/га	214	370
Общая численность рыб, экз.	19127000	70000
Численность рыб размером > 100 мм, экз.	300300	6100
Доля таксонов рыб, %:		
– карповые	22.5	15.3
– окунёвые	65.4	67.8
– сиговые	8.1	11.3
– нераспознанные	4.0	5.6

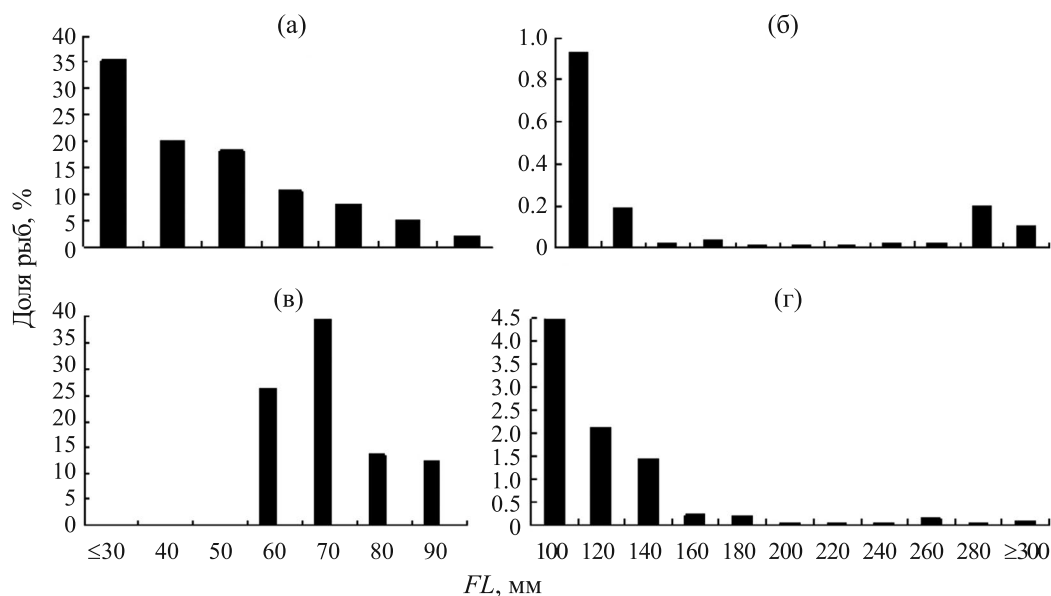


Рис. 2. Размерный состав (длина тела по Смитту – *FL*) рыб, зарегистрированных: а, б – в акватории приплотинного участка верхнего бьефа Братской ГЭС (участок № 1); в, г – в акватории участка нижнего бьефа (участок № 8); а, в – ранняя молодь и мелкоразмерные особи; б, г – рыбы размером ≥ 100 мм.

гистрированные выше температурного скачка, представлены в основном окунёвыми, а ниже – сиговыми.

В зимнее время в акваториях русла и обширной центральной глубоководной части водоёма скоплений рыб и одиночных особей не обнаружено.

Распределение рыб в нижнем бьефе. Общая обследованная площадь на приплотинном участке нижнего бьефа составила 189 га. Зарегистрированы плотные скопления рыб на расстоянии 0.5–1.5 км от ГЭС (рис. 16, табл. 1). В непосредственной близости от плотины на расстоянии до 500 м регистрация рыб эхолотом была невозможна из-за высокой насыщенности воды пузырями воздуха, создающими помехи работе эхолота.

На расстоянии 500 м от плотины, где восстанавливалась высокая прозрачность воды и снижалась турбулентность, в придонных горизонтах потока были зарегистрированы плотные скопления рыб (рис. 16). Средняя плотность этих скоплений в 1.5 раза выше, чем плотность рыб на приплотинном участке верхнего бьефа (табл. 1), но максимальная плотность ниже – 2734.3 экз/га. Плотные скопления, как и в верхнем бьефе, смещены от стрежня с максимальными скоростями течения к левому берегу. В отличие от верхнего бьефа в нижнем отсутствовали особи размерами < 60 мм (рис. 2в). Численность рыб размером > 100 мм составляла 8.7% (рис. 2г).

Соотношение таксонов в скоплениях было сходным с таковым в верхнем бьефе, но чуть меньше была доля карповых и больше сиговых (табл. 1). Последние составили 11% (7700 экз.) при плотности 44 экз/га. В прибрежных участках водотока доминировали окунёвые рыбы $FL > 90$ мм, здесь же отмечались и карповые. Сиговых регистрировали в придонных горизонтах стречневой части. В верхнем горизонте стречня рыбы отсутствовали.

Темп роста окуней из нижнего и верхнего бьефов. Окунь всех возрастных групп из нижнего и верхнего бьефов статистически значимо различались по стандартной длине тела. Окунь из нижнего бьефа, в том числе и окунь, который был сброшен бакланом при взлёте с воды в непосредственной близости от ГЭС (рис. 3), имели более низкие темпы роста, чем окунь из верхнего бьефа (табл. 2).

Исследование питания большого баклана в нижнем бьефе. Окунь, сброшенный большими бакланами из горлового мешка, были длиной по Смитту от 110 до 160 мм (рис. 4). Соотношение видов рыб, сброшенных бакланами в колонии, сходно с таковым в уловах жаберных сетей (табл. 3).

Питание рыб в нижнем бьефе. Вскрытие окуней, отловленных в начале июня на станции 1 (в 500 м от плотины), показало, что они питались амфиподами (*Amphipoda*), которые составляли 100% содержимого желудков. Средний

Таблица 2. Средняя расчисленная стандартная длина тела отловленных у Братской ГЭС окуней *Perca fluviatilis* разного возраста

Возраст, лет	Нижний бьеф	Верхний бьеф	<i>p</i>
1+	79.6 ± 3.3	91.4 ± 11.8	0.04
2+	107.3 ± 4.3	127.9 ± 14.6	0.01
3+	135.6 ± 4.1	155.4 ± 16.6	0.01

Примечание. *p* – уровень значимости различий расчисленных длин рыб из верхнего и нижнего бьефов.

Таблица 3. Доля основных видов рыб в сетных уловах и в сброшенной бакланами *Phalacrocorax carbo* из горлового мешка Masse в колонии под деревьями с гнёздами, %

Вид	Сетные уловы	Колония
Песчаная широколобка <i>Leocottus kesslerii</i> (Dybowski, 1874)	14.0	19.6
Ёрш <i>Gymnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758)	1.8	5.9
Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	5.3	11.8
Окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	78.9	62.7

индекс наполнения желудков составил 8‰. До 60% особей были с пустыми желудками. У окуней со станций 2 (1000 м от плотины) и 3 (1500 м от плотины) в пище, кроме амфипод, появились личинки хирономид (Chironomidae) и подёнок (Ephemeroptera), составлявшие до 13% по численности и до 48% по массе содержимого. Средний индекс наполнения возрос до 73‰, а доля пустых желудков снизилась до 20%. Наличие нитчатых зелёных водорослей *Cladophora* sp. в пищевом комке указывает на то, что окуни у берега питались, добывая кормовые организмы из густых об­растаний, покрывающих прибрежные камни.

У окуней, отловленных во второй половине июля в 500 м от плотины, как и в июне, основу содержимого желудочно-кишечных трактов составляли амфиподы (до 100%). Средний индекс наполнения желудков был выше июньского – 46‰ при сходной доле пустых желудков в 70%. У окуней, отловленных на станции 2 (на 3-й улов отсутствовал), как и в июне, расширился спектр питания, появлялись организмы зоопланктона, представленные в основном Cladocera (*Daphnia galeata* Sars, 1864 и *Bosmina (Eubosmina) crassicornis* Lilljeborg, 1887). Планктонные организмы составляли до 80% по численности и 2% по массе содержимого, основу пищевого комка по массе, как и в начале июня, составляли амфи­поды. Единично встречались личинки ручейников (Trichoptera). Индекс наполнения желудков увеличивался до 77‰ и доля пустых желудков снижалась до 20%.

Сходный спектр питания отмечен у окуней во второй половине сентября: по массе осно­ву составляли амфиподы, по численности – планктон. Средний индекс наполнения желу­дков на станции 1 увеличился до 67‰, а на станциях 2 и 3 индекс наполнения составлял 72‰. Пустые желудки отсутствовали. Сход­ный состав пищи был отмечен и у окуня, сбро­шенного бакланом в воду при взлёте в нижнем бьефе ГЭС.

ОБСУЖДЕНИЕ

Скат рыб через плотину Братской ГЭС иссле­довали и ранее. Так, сотрудники научно-произ­водственной фирмы “Экопром”¹, изучавшие скат в 2011 г., отмечали, что попытки отлова повреж­дённой рыбы в различные сезоны года в нижнем бьефе Братской ГЭС не дали результата. Но в от­чёте они приводят фотографию окуня как пример травмирования при скате через агрегаты Брат­ской ГЭС (рис. 5). При этом на фото видны и от­дельно лежащие фрагменты тела, которые в таком случае просто унесло бы водой. Следовательно, повреждение было получено окунем уже в орудии лова. Это доказывает то, что травмирование рыб при их отлове в нижнем бьефе может быть след­ствием механического воздействия применяемых орудий лова, а не повреждений, полученных при

¹ Отчёт о научно-исследовательской работе “Оценка влия­ния гидроузла Братской ГЭС на гидробионтов Братского водохранилища и р. Ангары”. Иркутск: Экопром, 2011. 62 с.



Рис. 3. Стая бакланов *Phalacrocorax carbo*, взлетающих в нижнем бьефе Братской ГЭС (а); сброшенный бакланом из горлового мешка окунь, обнаруженный в воде после взлёта птиц (б).

предполагаемом скате через плотину ГЭС (Евланов, Розенберг, 2010; Логинов, Гелашвили, 2016; Mueller et al., 2017).

Отрицательный результат был получен и при установке сотрудниками “Экопром” сетей в верхнем бьефе в придонных слоях вблизи ГЭС на глубине 90 м в течение 5 ч. Сходные результаты мы получили при проведении гидроакустической

съемки в верхнем бьефе Братской ГЭС. По её результатам показано, что окуни, самый массовый вид в водохранилище, отсутствуют в слое ниже температурного скачка, т.е. ниже 10 м. Следовательно, во время температурной стратификации, которая продолжается в течение всего вегетационного периода, слой температурного скачка является естественной границей вертикального перемещения окуня.



Рис. 4. Окунь *Perca fluviatilis*: а–в — сброшенные из горлового мешка большими бакланами *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) при испуге в колонии на острове; г — из сетных уловов в нижнем бьефе Братской ГЭС.

Сотрудники Байкальского отделения Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии², в 2013 г. ло-

² Отчёт о научно-исследовательской работе «Оценка влияния гидроэнергетики на рыбохозяйственную продуктивность Иркутского и Братского водохранилищ, с целью определения комплекса мер устойчивого воспроизводства ценных видов рыб в современных эколого-экономических условиях для удовлетворения спроса населения Иркутской области в рыбной продукции». Улан-Удэ: Байкал. филиал ГНПЦ рыб. хоз-ва, 2013. 69 с.

вившие рыбу в нижнем бьефе Братской ГЭС ихтиопланктонными конусными сетями, показали, что в скате самыми массовыми являются представители керчаковых (Cottidae) — песчаная *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874) и каменная *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) широколобки — холодно-водные виды, обитающие в гипоплимнионе у дна, т.е. в зоне формирования стока. Вторым по массовости видом в стоке, по их данным, является окунь размером 52 мм, который скатывается в ав-



Рис. 5. Окунь *Perca fluviatilis*: а – пойманные на удочку зимой и поднятые с глубины 20 м на озере Плещеево, б – пойманный в сети и поднятый с глубины 18 м на озере Плещеево, в – пойманный в сети в нижнем бьефе Братской ГЭС сотрудниками “Экопром”; 1 – плавательный пузырь, показавшийся из ротового отверстия при подъёме окуня с большой глубины; 2 – фрагменты тела травмированного окуня.

густе и сентябре. Но по результатам гидроакустики во вторых половинах июля и сентября этот вид концентрируется в эпилимнионе, воды которого не участвуют в формировании стока, и в августе и сентябре в Братском водохранилище ещё сохраняется выраженная температурная стратификация. Температура поверхностных слоёв в августе остаётся на уровне 17.0–19.4°C, в сентябре – 10.8–14.1°C, ниже 20 м температура неизменна (4–6°C); осенняя гомотермия наступает только в ноябре (Готлиб и др., 1976; Понкратов, 2013).

Основные кормовые объекты окуня в этот период находятся в эпилимнионе. Биомасса планктона – основного объекта питания мелкого окуня – в тёплом слое составляет 2.2, а глубже 10 м – 0.9 г/м³ (Герасимов и др., 2023). Основные кормовые объекты крупного окуня в верхнем бьефе Братского водохранилища – амфиподы и молодь рыб (Купчинский, Купчинская, 2006). Средняя численность амфипод (*Micruropus vortex angarensis* Bazikalova, 1962), по нашим данным, в литорали приплотинного плёса на глубинах 1–2 м составляет 99, а на глубинах 3–7 м – 310 экз/м², на дне в холодном слое их встречаемость единичная. Молодь рыб, по данным гидроакустики, также находится в тёплом слое выше термоклина, составляя до 70% общей численности рыб. В период проведения исследований в июле и сентябре прозрачность воды в верхнем бьефе по диску Секки составляла 1.4 м, т.е. в нижних слоях эпилимниона днём было темно и молоди окуня не было смысла совершать оборонительную вертикальную миграцию (Sajdlová et al., 2018), преодолевая слой температурного скачка. Следовательно, у окуня всех размеров отсутствовала мотивация к преодолению слоя температурного скачка для перемещения в холодный и малопродуктивный гипolimнион.

По данным гидроакустики, в период гомотермии, зимой, в приплотинном участке верхнего бьефа во всей водной толще не обнаружено рыбных скоплений и одиночных особей. Вероятно, это связано с высокой скоростью стокового течения, которое препятствует образованию зимовальных скоплений на этих участках.

В отсутствии температурной стратификации и зрительных ориентиров немотивированные здоровые рыбы даже случайно не могут опуститься на нежелательные глубины, поскольку способны эффективно ориентироваться по глубине. Экспериментально доказано, что они чувствительны не только к высоким, но и к низ-

ким скоростям изменения давления, которые характерны для погодных атмосферных процессов (Иванов, 2003). Установлено, что рыбы могут определить глубину своего местонахождения с высокой точностью, используя только гидростатическое давление (Davis et al., 2021). Наиболее вероятным рецептором давления является плавательный пузырь, стенки которого обладают высокой эластичностью и растяжимостью и имеют разветвлённую нервную сеть. Это предположение основано на том, что денервация пузыря (перерезка *ramus intestinalis* – ветви блуждающего нерва) приводит к прекращению компенсаторных реакций на изменение давления (Иванов, 2003).

Малая вероятность попадания окуня в водозаборные окна, расположенные на глубине более 20 м, обусловлена и тем, что окунь – вид, который относится к закрытопузырным рыбам, у которых вертикальные миграции затруднены из-за свойственного им длительного выравнивания давления в плавательном пузыре. Так, окунь способен наполнить пузырь газами для погружения на каждые 10 м (т.е. до давления ~1013 гПа, эквивалентного 1 атм.) за 20–30 ч (Иванов, 2003; Захарченко, 2004). При быстрых перепадах давления, превышающих эти показатели, например при быстром подъёме рыбы на поверхность с глубины > 20 м, плавательный пузырь, чрезмерно раздуваясь, выходит через ротовое отверстие (рис. 5а, 5б). Это же должно происходить с окунем, который, проходя с потоком через плотину высоконапорной ГЭС, быстро перемещается с глубины водозабора > 20 м в нижний бьеф с нормальным атмосферным давлением, т.е. происходит практически мгновенный перепад давления > 2026 гПа (> 2 атм.).

При сетном лове рыб в нижнем бьефе на протяжении четырёх сезонов среди пойманных окуней не было обнаружено ни одной особи с плавательным пузырём в ротовом отверстии (рис. 4г). Не было этого и у окуня, фото которого приводят в отчёте сотрудники фирмы “Экопром” (рис. 5в).

Наличие в пище баклана широколобок в таком же соотношении, что и в сетных уловах (табл. 3), указывает на то, что он активно питается в нижнем бьефе. Высокая численность широколобок в Ангарских водохранилищах отмечается на участках с низкой температурой воды: на глубоководных (> 30 м) участках и в нижних бьефах плотин ГЭС (Понкратов, 2013). Установленная глубина ныряния большого баклана – до

10 м (Handbook ..., 1977; Gremillet et al., 2006; Луговой, 2011). Следовательно, в верхнем бьефе широколобки не доступны для баклана, и он их добывает при питании в нижнем, где глубины < 10 м. При этом ни у одного окуня, обнаруженного в колонии (рис. 4а–4в), и у окуня, сброшенного при взлёте баклана с воды в непосредственной близости от ГЭС (рис. 3б), не было отмечено выпячивания плавательного пузыря через ротовое отверстие. Кроме того, ни у одного окуня, в том числе и у отловленных в сети (рис. 4г), не были обнаружены травмы, которые должны появляться у рыб при скате через гидроагрегаты ГЭС (Павлов, Нездолий, 1981; Hogan et al., 2014; Mueller et al., 2017).

Отсутствие в наших сетных уловах скатившихся особей подтверждается более низким темпом роста у окуней из нижнего бьефа Братской ГЭС. Низкий темп роста зарегистрирован и у окуня, который был сброшен бакланом при взлёте с воды в непосредственной близости от ГЭС. Подобное статистически значимое различие размеров одновозрастных окуней из верхнего и нижнего бьефов обусловлено их обитанием в водных массах с разными температурами. В вегетационный период вода в верхнем бьефе в верхнем слое (0–10 м), в котором, по данным гидроакустики, в этот период обитает окунь, прогревается, по среднемноголетним данным, до 17.3°C; вода на глубинах ниже 20 м не подвержена прогреву и в течение всего года имеет температуру 4–6°C (Понкратов, 2013), с которой и поступает в нижний бьеф. По нашим данным, вода в нижнем бьефе в июле 2022 г. даже на расстоянии 7 км от плотины (у моста на о-ве Тенга) имела температуру ~ 7°C.

Проведённые сотрудниками “Экопром” гидроакустические исследования в нижнем бьефе показали, что наибольшая плотность рыб наблюдается в зонах с пониженной скоростью течения (0.5–0.8 м/с), например, напротив неработающих агрегатов ГЭС. В местах со скоростью течения > 1.5 м/с, независимо от времени суток и глубины, рыб регистрировали только вблизи дна. Евланов и Розенберг (2010, С. 108), определявшие интенсивность ската рыб косвенным путём через учёт количества чаек-хохотуний *Larus cachinnans* (Pallas, 1811), которые, по их мнению, питались в нижнем бьефе скатившейся травмированной или оглушённой рыбой, приводят сходные с сотрудниками фирмы “Экопром” данные о том, что: “... распределение скатившихся рыб значительно отличается и не может

быть обусловлено работой отдельных агрегатов ГЭС”. То есть эти авторы, как и сотрудники фирмы “Экопром”, отмечают, что рыб они регистрировали (в данном случае через питание чаек) напротив неработающих агрегатов ГЭС. Подобное распределение рыб в нижнем бьефе может быть связано с активным выбором ими участков с оптимальными скоростями течения. Рыбы с повреждениями и стрессом, которые неизбежны при скате через гидроагрегаты ГЭС (Павлов, Нездолий, 1981; Mueller et al., 2017), не способны активно ориентироваться в бурном потоке и выбирать участки с оптимальными скоростями течения. Скорее они будут пассивно сплывать, будучи травмированными и оглушёнными, вниз с потоком воды. В нашем случае в 500 м от плотины Братской ГЭС окуни активно питались у берега и в придонных горизонтах, избегая стрежневой части потока. Основу их пищевого комка составляли амфиподы со значительным содержанием нитчатых зелёных водорослей. Это указывает на то, что окуни питаются у берега, добывая кормовые организмы из густых обрастаний, покрывающих прибрежные камни. В 1000 и 1500 м ниже плотины, где русло становится шире, а поток более медленным и ламинарным, в пище окуня появляется планктон, возрастает индекс наполнения и снижается количество пустых желудков. То есть активное питание и ориентирование рыб в бурном потоке нижнего бьефа указывают на то, что скопление формируют не скатившиеся травмированные и оглушённые особи, а здоровые, постоянно обитающие здесь рыбы.

Подход окуней в нижнем бьефе к плотине в августе–сентябре обусловлен тем, что к концу вегетационного сезона увеличивается скат различных кормовых объектов, живых и отмирающих. Это подтверждают и данные по питанию окуней. У особей, отловленных в нижнем бьефе в июне, индекс наполнения составлял 8‰, при 60% пустых желудков, в июле – 46‰ при 70% пустых желудков, в сентябре – 67‰ при отсутствии пустых желудков.

Вызывает сомнение сама возможность массового ската рыб, которые по своим физическим показателям способны противостоять стоковому течению. Наши наблюдения на речных плёсах Горьковского, Рыбинского, Ивановского и Угличского водохранилищ на участках с выраженным стоковым течением (Поддубный и др., 2003) показали, что рыбы в основном приурочены к участкам пониженных скоростей

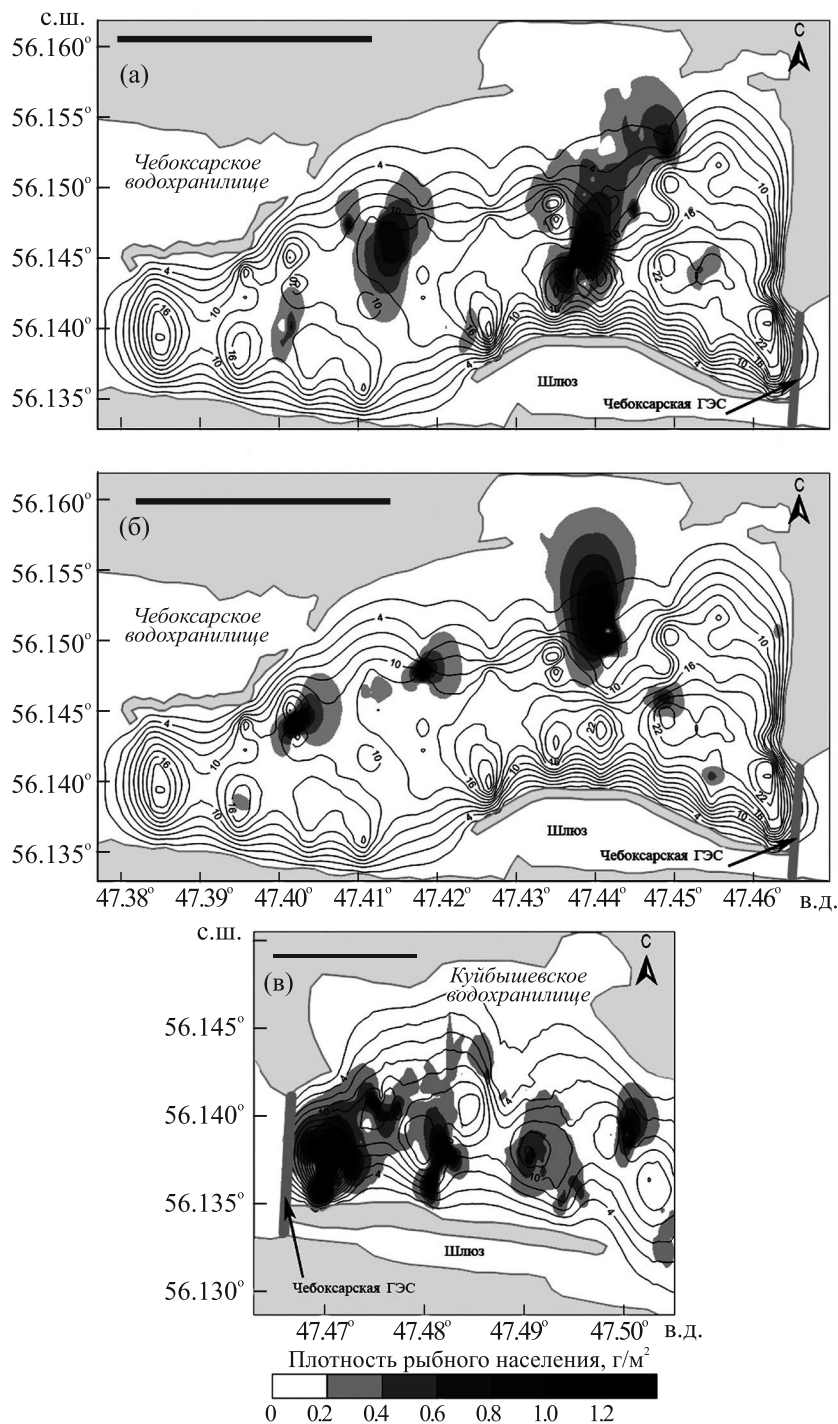


Рис. 6. Пространственное распределение пелагических рыб в верхнем (а, б) и нижнем (в) бьефе Чебоксарской ГЭС: а – неработающая ГЭС (ночное время); б, в – работающая ГЭС (дневное время); (—) – изобаты. Масштаб, м: а, б – 2000, в – 1000.

(< 15 см/с) на периферии оси стокового течения. Такие виды рыб, как окунь и судак *Sander lucioperca*, уходят из зоны больших скоростей в зону скоростей $0.10\text{--}0.25V_{кр}$ ($V_{кр}$ – критическая скорость, т.е. скорость потока, которой особь определённого вида и размера не способна сопротивляться). Эти скорости для указан-

ных видов при $V_{кр}$ 40–60 см/с, составили от 4 до 15 см/с. Более низкие скорости течения выбирала и плотва. Предпочитаемые ею скорости составляли $\sim 0.49V_{кр}$, т.е. ~ 20 см/с (Поддубный и др., 2003). Подобная реакция на течение способствует относительной стабильности распределения рыб в реке и позволяет адекватно

реагировать на иные факторы среды (распределение корма, хищников и так далее). Это же подтвердили наши исследования на Чебоксарской ГЭС (Герасимов и др., 2014), которая работала только в дневные часы, а в ночное время сброс воды через ГЭС не производился. По данным гидроакустических исследований, ночью рыбы в верхнем бьефе для нагула выходили на русловые участки с максимальными глубинами (рис. 6а). Утром, перед запуском агрегатов ГЭС, рыбы смещались на участки за пределами русла с глубинами не более 10 м (рис. 6б), где стоковое течение имело минимальные скорости. То есть у рыб выработался определённый тип поведения, который позволял им противостоять скату в нижний бьеф плотины. Это же подтверждают данные по Братскому водохранилищу, показывающие, что максимальные плотности скоплений в акватории верхнего бьефа были отмечены у правого и левого берегов за пределами максимальных глубин, по которым проходит стоковое течение (рис. 1а). То же отмечено и в нижнем бьефе: плотные скопления смещены от стрежня к левому берегу, это обеспечивает длительную стабильность пространственного расположения скопления.

На запуск гидроагрегатов Чебоксарской ГЭС рыба активно реагировала и в нижнем бьефе, образуя в непосредственной близости от плотины скопление, превосходившее по плотности скопления, зарегистрированные в верхнем бьефе. По данным тралового лова оно состояло из планктофагов (в основном из тюльки *Clupeonella cultriventris*) и хищников, подходивших за тюлькой (судака) (рис. 6в). Здесь же начинали концентрироваться чайки. Формирование скопления начиналось перед запуском агрегатов ГЭС, т.е. не могло быть следствием ската рыбы из верхнего бьефа. Подобное поведение в нижнем бьефе мы наблюдали и во время проведения исследований на Угличской ГЭС, которая также работала только днём. К моменту запуска гидроагрегатов Угличской ГЭС в 09:00 плотность рыб в нижнем бьефе увеличилась в 5.6 раза, по сравнению с данными гидроакустической съёмки, проведённой в 06:00.

Следовательно, рыбы, которые по своим физическим показателям способны противостоять потоку, активно ориентируются в нём по градиенту скоростей, избирая предпочитаемые. При отсутствии мотивации к покатной миграции, возникающей, например, при недостатке корма (внешне обусловленная покатная мигра-

ция – по: Павлов и др., 1999, 2007), они будут сохранять своё местоположение на течении, избегая высоких скоростей, способствующих их скату.

Это, по всей видимости, относится и к широколобкам, высокая численность которых отмечается на нижних бьефах ГЭС (Понкратов, 2013). Песчаные широколобки из сетных уловов активно питались амфиподами и собственной молодью, индекс наполнения их желудков составлял 42‰, а желудочно-кишечный тракт единственного экземпляра длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew, 1890) содержал остатки *Cladocera* (28‰).

Следовательно, скопления в нижнем бьефе формируются из рыб, подошедших из акватории этого же бьефа к плотине для питания скатывающимися беспозвоночными (Akorian et al., 1999; Chang et al., 2008). Соответственно, рыбоядных птиц в нижнем бьефе привлекает не массовый скат травмированной и оглушённой рыбы, а образующиеся плотные нагульные скопления.

Наиболее подвержена скату молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, когда их физические возможности не позволяют им сопротивляться потоку, а генетически обусловленная мотивация к покатной миграции на определённой стадии развития, напротив, провоцирует их активный выход на течение (Павлов и др., 2007). Но во время ската покатной молоди массовых видов рыб Братского водохранилища (окунь, плотва), в верхнем бьефе высоконапорной Братской ГЭС уже развивается температурная стратификация. Молодь концентрируется в верхнем тёплом слое 0–10 м, т.е. за пределами зоны формирования стока, и её попадание в водозаборные отверстия на глубине > 20 м маловероятно. Подтверждением этому является отсутствие в нижнем бьефе, по данным гидроакустики, особей размером < 60 мм, которые в литоральной зоне и верхних слоях пелагиали верхнего бьефа составляли до 70% общей численности рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших исследований не подтвердили факта массового ската окуня через плотину Братской ГЭС. Во время температурной стратификации, которая продолжается в течение всего вегетационного периода, слой температурного скачка является естественной гра-

ницей вертикального перемещения массовых видов рыб, что делает их попадание в водозаборные окна на глубине > 20 м маловероятным.

Окуни из нижнего и верхнего бьефов во всех возрастных группах достоверно различаются по размерам. Эти данные указывают на то, что все отловленные окуни в течение жизни росли при разных температурах. Окуни из нижнего бьефа росли при более низкой температуре.

Малая вероятность попадания окуня в глубинные водозаборные окна обусловлена тем, что этот вид относится к закрытопузырным. Его вертикальные миграции затруднены из-за свойственного им длительного выравнивания давления в плавательном пузыре. При скате окуня с глубины водозабора > 20 м в нижний бьеф с нормальным атмосферным давлением происходит мгновенный перепад давления (> 2026 гПа), при этом плавательный пузырь, чрезмерно раздуваясь, должен выходить через ротовое отверстие.

При проведении исследований ни у одного окуня, обнаруженного в колонии бакланов, у окуня, сброшенного при взлёте бакланов с воды, и у окуней, отловленных в течение четырёх сезонов в нижнем бьефе сетями, не было отмечено выпячивания плавательного пузыря через ротовое отверстие. Кроме того, ни у одного из окуней не были обнаружены травмы, которые должны появляться у рыб при скате через гидроагрегаты ГЭС.

Наблюдаемое скопление рыб в нижнем бьефе обусловлено не массовым скатом рыб с верхнего бьефа, а высокой численностью кормовых объектов за счёт ската органики и организмов зоопланктона с верхнего бьефа ГЭС. Соответственно, скопления рыбоядных птиц в нижнем бьефе скорее связаны не с массовым скатом травмированных рыб, а со скоплением рыб, подошедших для питания скатывающимися беспозвоночными.

Рыбы, которые по своим физическим показателям способны противостоять потоку, при отсутствии мотивации к покатной миграции будут сохранять своё местоположение на течении, избегая высоких скоростей потока, что минимизирует вероятность их ската через плотину ГЭС.

Ранняя молодь массовых видов рыб Братского водохранилища, наиболее подверженная скату, концентрируется в верхнем тёплом слое 0–10 м, т.е. за пределами зоны формирования

стока и её попадание в водозаборные отверстия на глубине > 20 м маловероятно.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках государственного задания Министерства образования и науки “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков” (регистрационный номер в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ 121051100104–6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов Ю.В., Поддубная Н.Я., Борисенко Э.С. и др. 2023. Влияние высоконапорной Братской ГЭС на зоопланктон Братского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 473–490.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223040083>
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А., Малин М.И., Цветков А.И. 2014. Влияние гидродинамических условий на распределение рыб в Чебоксарском водохранилище // Вопр. рыболовства. Т. 15. № 3. С. 295–305.
- Готлиб Я.Л., Жидких В.М., Сокольников Н.М. 1976. Тепловой режим водохранилищ гидроэлектростанций. Л.: Гидрометеиздат, 204 с.
- Евланов И.А., Розенберг Г.С. 2010. Особенности расчета ущерба водным биологическим ресурсам волжских водохранилищ от работы ГЭС в современных условиях: положительные и отрицательные стороны гидростроительства // Матер. заседания тематического сообщества по проблемам больших плотин и научного консультативного совета Межведомственной ихтиологической комиссии “Рыбохозяйственные проблемы строительства и эксплуатации плотин и пути их решения”. М.: WWF России. С. 101–110.
- Захарченко А.В. 2004. Влияние гидростатического давления на поведение открыто- и закрытопузырных рыб в потоке воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 22 с.
- Иванов А.А. 2003. Физиология рыб. М.: Мир, 284 с.
- Крайнюк В.Н., Асылбекова С.Ж., Шуткараев А.В. 2020. Линейный рост окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 (Percidae) в бассейнах рек Нура и Сарысу // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 83–95.
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-3-83-95>
- Купчинский А.Б., Купчинская Е.С. 2006. Состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары // Бюл. ВСИЦ СО РАМН. № 2 (48). С. 56–61.
- Логинов В.В., Гелашвили Д.Б. 2016. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций // Принципы экологии. № 4 (20). С. 4–25.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.4681>

- Луговой А.Е. 2011. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 54–82.
- Мамонтов А.М. 1977. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 247 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К. 1981. Отравливании молоди рыб при скате через низконапорные плотины // Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. № 50. С. 29–32.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Нездолый В.К. и др. 1985. Покатная миграция рыб из водоемов с замедленным водообменом. М.: Изд-во ИЭМЭЖ АН СССР, 136 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 255 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 212 с.
- Павлов Д.С., Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Дегтев А.И. 2008. Исследования распределения рыб в реках с помощью гидроакустических комплексов // Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. “Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 25–28.
- Поддубный С.А., Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. 2003. Структура течений и распределение рыб в речных плесах Верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. № 1. С. 89–97.
- Понкратов С.Ф. 2013. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн Ангарских водохранилищ // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 59–69.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Akopian M., Garnier J., Pourriot R. 1999. A large reservoir as a source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation // J. Plankton Res. V. 21. № 2. P. 285–297.
<https://doi.org/10.1093/plankt/21.2.285>
- Algera D.A., Rytwinski T., Taylor J.J. et al. 2020. What are the relative risks of mortality and injury for fish during downstream passage at hydroelectric dams in temperate regions? A systematic review // Environ. Evid. V. 9. Article 3.
<https://doi.org/10.1186/s13750-020-0184-0>
- Borisenko E.S., Degtev A.I., Mochek A.D., Pavlov D.S. 2006. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of Ob-Irtish basin // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S227–S234.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206110130>
- Chang K.-H., Doi H., Imai H. et al. 2008. Longitudinal changes in zooplankton distribution below a reservoir outfall with reference to river planktivory // Limnology. V. 9. № 2. P. 125–133.
<https://doi.org/10.1007/s10201-008-0244-6>
- Davis V.A., Holbrook R.I., de Perera T.B. 2021. Fish can use hydrostatic pressure to determine their absolute depth // Commun. Biol. V. 4. Article 1208.
<https://doi.org/10.1038/s42003-021-02749-z>
- Fisheries acoustics. Theory and practice. 2005. Oxford: Blackwell, 437 p.
<http://doi.org/10.1002/9780470995303>
- Grémillet D., Enstipp M.R., Boudiffa M., Liu H. 2006. Do cormorants injure fish without eating them? An underwater video study // Mar. Biol. V. 148. № 5. P. 1081–1087.
<https://doi.org/10.1007/s00227-005-0130-2>
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the Western Palearctic. 1977. V. I. Ostrich to Ducks. Oxford et al.: Oxford Univ. Press, 722 p.
- Hogan T.W., Cada G.F., Amaral S.V. 2014. The status of environmentally enhanced hydropower turbines // Fisheries. V. 39. № 4. P. 164–172.
<https://doi.org/10.1080/03632415.2014.897195>
- Kubecka J., Duncan A. 1998. Acoustic size vs. real size relationships for common species of riverine fish // Fish. Res. V. 35. № 1–2. P. 115–125.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00066-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00066-6)
- Le Cren E.D. 1947. The Determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone // J. Anim. Ecol. V. 16. № 2. P. 188–204.
<https://doi.org/10.2307/1494>
- Mueller M., Pander J., Geist J. 2017. Evaluation of external fish injury caused by hydropower plants based on a novel field-based protocol // Fish. Manag. Ecol. V. 24. № 3. P. 240–255.
<https://doi.org/10.1111/fme.12229>
- Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S., Degtev A.I. 2010. Hydroacoustic investigation of taxonomic composition and of vertical distribution of fish in the riverbed depression // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 969–976.
<https://doi.org/10.1134/S0032945210110019>
- Pleizer N.K., Nelson C., Cooke S.J., Brauner C.J. 2020. Understanding gas bubble trauma in an era of hydropower expansion: how do fish compensate at depth? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 77. № 3. P. 556–563.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0243>
- Sajdlová Z., Frouzová J., Drašík V. et al. 2018. Are diel vertical migrations of European perch (*Perca fluviatilis* L.) early juveniles under direct control of light intensity? Evidence from a large field experiment // Freshw. Biol. V. 63. № 5. P. 473–482.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13085>

IMPACTS OF THE HIGH-PRESSURE BRATSK HYDROELECTRIC POWER STATION ON FISH POPULATION OF THE BRATSK RESERVOIR

Yu. V. Gerasimov¹, D. D. Pavlov¹, A. P. Strelnikova¹, I. V. Shlyapkin¹, and E. S. Borisenko^{1, 2, *}

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

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

*E-mail: gu@ibiw.ru

Environmental and ecological effects of the dam of the high-pressure Bratsk Hydroelectric Power Station (HPS) on the fish population and the probability of fish downstream migration from the Bratsk Reservoir have been studied. It has been revealed that thermal stratification of the water column is a significant factor in the ecological differentiation of the fish population in the upper reaches of high-pressure hydroelectric plants. According to hydroacoustics data, most of the ichthyomass, consisting of "warm-water" representatives of the Percidae (65%) and Cyprinidae (22%) families, is concentrated in the relatively warm layer of the epilimnion. Juvenile fish from 30 to 50 mm in size (up to 70% of the total fish number in this layer) are also concentrated here. In the cold-water hypolimnion, the fish population is represented by large single individuals of whitefish (*Coregoninae*). The data on distribution of fish in the lower and upper reaches of the dam, fish nutrition patterns, growth rate, and the presence of injuries that occur when fish pass downstream through hydroelectric plant dams are presented. Revealed differences in the growth rate of perches from the upper and lower reaches are associated with their constant inhabiting of water masses with contrasting temperatures. Net catches in the lower reaches over the four seasons of research lack injured individuals. These facts prove the absence of mass downstream passage of fish through the Bratsk HPS dam. Juveniles of cyprinids and perches accumulate in the upper warm layer of 0–10 m, i.e. outside the zone of the intake flow formation, which makes their entrance to intake openings at a depth of more than 20 m hardly possible.

Keywords: fish population, perch *Perca fluviatilis*, downstream migration, distribution, nutrition, growth, thermal stratification, Hydroelectric Power Station (HPS), dam.

УДК 597.552.51.57.04.591.147.591.5

ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЁННОСТИ НА ПЕРЕМЕЩЕНИЕ В ПОТОКЕ СЕГОЛЕТОК РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS (PARASALMO) MYKISS* (SALMONIDAE) И НА УРОВЕНЬ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ И КОРТИЗОЛА В ИХ КРОВИ

© 2024 г. В. В. Костин^{1, *}, Е. Д. Павлов¹, Е. В. Ганжа¹, Д. С. Павлов¹

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

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.11.2023 г.

После доработки 23.11.2023 г.

Принята к публикации 24.11.2023 г.

Представлены результаты экспериментального исследования длительного влияния (53 сут) круглосуточной постоянной освещённости (в двух режимах – при 100 и 1000 лк) на поведение в потоке сеголеток радужной форели *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss* и уровень трийодтиронина, тироксина и кортизола в их крови. При 100 лк поведение молоди направлено на пребывание в текущем месте обитания – рыбы в равной степени перемещались как по течению, так и против него. При большей освещённости (1000 лк) поведение рыб направлено на уход из текущего местообитания – они чаще перемещались против течения. Не выявлено влияния использованных уровней освещённости на количественные показатели исследованных гормонов в крови рыб.

Ключевые слова: радужная форель *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss*, режимы освещённости, смена местообитания, тиреоидные гормоны, кортизол, реореакция.

DOI: 10.31857/S0042875224040092 EDN: EXQCRX

Влияние тех или иных факторов среды во многом определяет, останутся рыбы в данном месте обитания или переместятся в другое (Павлов, 1979; Hilderbrand, Kershner, 2000; Mellina et al., 2005; Jonsson, Jonsson, 2011; Ferguson et al., 2019; Pavlov et al., 2022). Например, причинами локальных перемещений рыб или смены ими местообитания могут быть: снижение количества доступной пищи (Павлов и др., 2007; Ferguson et al., 2019; Павлов и др., 2020), конкуренция за ресурсы (Павлов и др., 2010; Ferguson et al., 2019), изменение температуры воды (Northcote, 1962; Ferguson et al., 2019; Pavlov et al., 2022) и многое другое.

Известна сигнальная роль освещённости в регуляции суточных ритмов миграций рыб (Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Гирса, 1981; Thorpe, 1982; Павлов и др., 2007) – изменения естественной освещённости определяют начало и продолжительность миграций рыб в течение суток, а изменения фотопериода на протяжении года активируют их сезонные миграции. Но может ли освещённость быть не только триггером, но и причиной возникновения миграций рыб – их массовых перемещений из одного места оби-

тания в другое? Ответа на этот вопрос в литературе мы не обнаружили.

В природе продолжительная круглосуточная освещённость дневной интенсивности (>1000 лк) наблюдается в северной части ареала микижи (радужной форели) *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss*, кумжи *Salmo trutta* и атлантического лосося *S. salar* в начале лета, когда ранняя молодь начинает активно питаться и распределяться по участкам речной системы. Круглосуточное освещение возникает также на участках водоёмов, подверженных световому загрязнению, которое создают населённые пункты, промышленные предприятия и тому подобное. При этом вместо естественных ночных уровней освещённости (< 1 лк) наблюдаются сумеречные (1–100 лк). Такое загрязнение может влиять на пространственное распределение рыб в этих водоёмах, вызывать вынужденную смену ими местообитания или изменение/удлинение маршрута миграций (Riley et al., 2012, 2013; Vowles, Kemp, 2021). В свою очередь это может привести к ухудшению состояния рыб, повышению конкуренции за ресурсы и в конечном счёте к снижению численности популяции.

Динамика освещённости влияет и на уровень тиреоидных гормонов в крови рыб (Nakane et al., 2013; Kupprat et al., 2021; Ma et al., 2023). Часто изменения уровня тиреоидных гормонов и кортизола сопряжены с активацией или затуханием миграций рыб, а также их локальных перемещений в пределах водоёма, направленных на смену местообитания (Pavlov et al., 2010a; Björnsson et al., 2011; Deal, Volkoff, 2020). Однако характер связи (корреляционная или причинно-следственная) освещённости и миграционного поведения рыб остаётся неизвестным (Pavlov et al., 2022), и для его выявления требуется одновременно оценить влияние освещённости на поведение рыб и их гормональный статус.

В нашей работе мы проверяли гипотезу о том, что круглосуточная продолжительная освещённость может быть причиной, вызывающей смену местообитания молодью радужной форели. Для этого экспериментально оценивали реореакцию молоди в потоке воды при дневной (1000 лк) и сумеречной (100 лк) освещённости. По реореакции рыб можно судить о вероятности их направленного перемещения в естественных условиях в новое местообитание (Pavlov et al., 2022).

Цель работы – оценить влияние постоянной продолжительной освещённости 100 и 1000 лк на перемещения молоди радужной форели в потоке воды, уровень тиреоидных гормонов и кортизола в их крови.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в июне–сентябре 2021 г. в лаборатории ИПЭЭ РАН на однополой (все самки) молоди радужной форели (товарная продукция племенного форелеводческого завода “Адлер”). В эксперименте использовали только молодь самок, чтобы половые различия не влияли на результаты опытов. До начала опыта 4-месячную молодь средней длиной по Смитту 7.4 см и массой 6.5 г поместили в бассейн размером $3.0 \times 0.6 \times 0.6$ м при уровне воды 0.5 м и плотности посадки ~ 340 экз/м³. В бассейне рыб содержали 41 сут. Водобмен составлял $\sim 1/3$ объёма бассейна в сутки. Содержание кислорода в воде в концентрации ~ 9 мг/л поддерживали аэраторами. Искусственную круглосуточную освещённость (~ 100 лк) создавали светодиодным светильником. Матовый рассеиватель светильника обеспечивал близкую к равномерной подсветку всей площади бассейна. Рыб кормили специализированным кормом Sorpens (“Alltech”, Германия) с размером гранул 0.8–

3.0 мм. Использовали рекомендованный производителем рацион для оптимального роста с поправкой на соответствующую температуру воды и массу рыб.

Исследование продолжалось 53–54 сут, с 11.07 по 02.09.2021 г. Случайно отобранных рыб по 127 экз. из бассейна содержания пересадили в два таких же бассейна. Для обеспечения одинакового качества воды её подавали в оба бассейна из единого блока очистки и дезинфекции воды. Водобмен в них составлял $\sim 1/3$ объёма в сутки, концентрация кислорода – ~ 9 мг/л, температура воды 15–17°C. Освещённость над первым бассейном не отличалась от таковой в бассейне содержания и составляла 100 лк, во втором бассейне была 1000 лк. Свет от одного бассейна не попадал на другой. Бассейны были расположены в помещении, изолированном от других источников света. Гибели рыб за весь период содержания не отмечено.

Поведенческие тесты рыб, содержащихся при двух разных освещённостях (100 и 1000 лк), проводили 01.09 и 2.09.2021 г. с 08:00 до 19:00. Каждый день чередовали опыты с рыбами, содержащимися при разной освещённости. В день проведения опытов особей не кормили, они получали корм в 19:00 предыдущих суток. Использованных в тесте рыб в бассейн не возвращали. Всего проведено по 12 опытов при каждой освещённости.

Для оценки реореакции рыб использовали гидродинамическую установку “Рыбоход” (Павлов и др., 2020; Pavlov et al., 2022). В ней с помощью насоса создавали поток воды. Воду подавали из общего блока очистки и дезинфекции воды, то есть вода была такой же температуры и химического состава, как и в бассейне содержания рыб. Максимальная скорость течения (в проходах между отсеками) составляла 30 см/с. При тестах освещённость в установке соответствовала таковой в бассейне содержания испытуемых рыб (100 или 1000 лк).

Десять случайно отобранных рыб пересаживали в стартовый отсек установки, закрытый с обеих сторон съёмными решётками. После 20-минутной акклимации рыб решётки убрали, включали видеокамеру SjCam A 10 (“SjCam”, Китай), и в течение 30 мин рыбы свободно перемещались по отсекам установки (с 1-го по 9-ый). По видеозаписям регистрировали число рыб в отсеках установки в конце опыта (30-я минута). По этим данным рассчитывали соотношение частот проявления рыбами трёх типов реореак-

ции: положительного (ПТР) – движение против течения, отрицательного (ОТР) – движение по течению, компенсаторного (КТР) – сохранение своего положения относительно неподвижных ориентиров (Pavlov et al., 2022). Также рассчитывали индекс перемещения (Ип). Расчёт частоты проявления разных типов реореакции (P) проведён для каждого теста по формулам:

$P_{\text{ПТР}} = n_{1-4}/N$, $P_{\text{КТР}} = n_5/N$, $P_{\text{ОТР}} = n_{6-9}/N$, где N – число рыб в опыте, экз.; n_{1-4} – число рыб в 1–4-м отсеках “Рыбохода”, экз.; n_5 – число рыб в стартовом (5-м) отсеке, экз.; n_{6-9} – число рыб в 6–9-м отсеках, экз.

Индекс перемещения (Ип) указывает, в каком направлении и насколько в среднем переместились рыбы в установке. Рассчитывали индекс по формуле:

$\text{Ип} = \sum [n_i(5 - i)]/[4\sum n_i]$, где n_i – число рыб в i -том отсеке установки, экз.; 5 – номер стартового отсека; 4 – максимальное число отсеков от стартового, на которое может сместиться особь в данной установке; i – номер отсека.

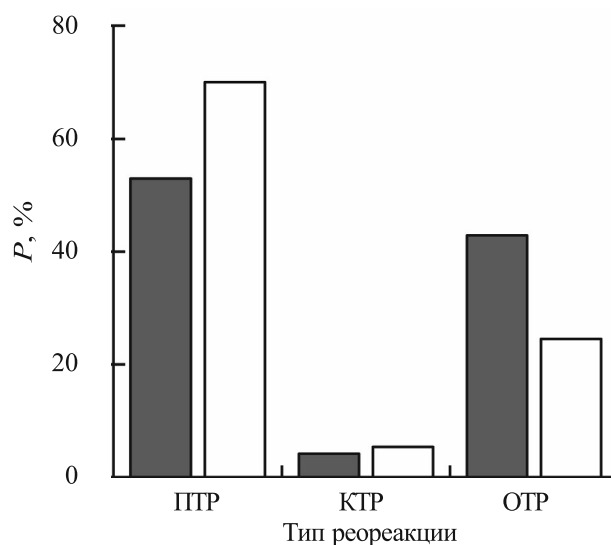
Для обобщающей оценки поведения рыб в потоке мы ввели *критерий перемещения рыб* (Pavlov et al., 2022). Признаками наличия перемещения (миграционного поведения) рыб считали: а) $P_{\text{ПТР}} \neq P_{\text{ОТР}}$ (различие частот достоверное); б) $\text{Ип} \neq 0$. Отсутствие любого из этих признаков означает, что особи сохраняли местоположение. Критерий основан на результатах натурных экспериментов на рыбах с априори известным резидентным (сохранение места обитания) или миграционным поведением (Pavlov et al., 2010b; Звездин, 2016; Павлов и др., 2019).

После завершения каждого из первых пяти тестов (с 8:00 до 13:00) у рыб отбирали кровь для снижения влияния циркадного ритма на результаты. Отбор крови (50–150 мкл) осуществляли прижизненно одноразовым инсулиновым шприцем (объёмом 1 мл) из хвостовой вены от каждой особи в отдельную пробирку (2 мл). У рыб после отбора крови измеряли длину по Смитту и массу тела, проверяли пол по морфологии и цвету половых желёз. Пробирки с кровью центрифугировали при 2000 об/мин (16.8 г), сыворотку отбирали в чистую пробирку, этикетировали и замораживали при -20°C . При определении концентрации гормонов сыворотку размораживали и разбавляли 5-кратным фосфатным буферным раствором (0.01 М, pH 7.4, “Sigma-Aldrich”, ФРГ). Методом иммуноферментного анализа с использованием тест-наборов производства

“ХЕМА” (Россия) на приборе Mindray MR96A (КНР) в разбавленной сыворотке (индивидуальная проба) определяли концентрации кортизола (Crt), общего тироксина (T_4), общего (T_3) и свободного (FT_3) трийодтиронина – биологически активной фракции гормона (Comeau, Campana, 2006). Рассчитывали долю FT_3 относительно T_3 ($\%FT_3$) (Eales, Shostak, 1985) и соотношение T_4/T_3 для оценки дейодирования – превращения T_4 в T_3 . Всего концентрацию гормонов определили у 84 рыб – по 42 особи для каждой использованной освещённости.

После проведения поведенческих тестов и отбора проб крови длина и масса тела рыб, содержащихся при освещённости 100 лк, были 13.8 ± 0.16 (11.5–16.6) см и 32.1 ± 1.13 (17.2–59.3) г; при освещённости 1000 лк – 13.2 ± 0.19 (10.5–15.5) см и 27.7 ± 1.19 (14.3–43.7) г.

Исходными данными для статистического анализа были средние частоты типов реореакции – критерий Стьюдента для долей (Лакин, 1973); результаты одного поведенческого опыта (по 12 значений для каждой группы) – H -критерий Краскала–Уоллиса ($P_{\text{ПТР}}$ и $P_{\text{ОТР}}$) и одновыборочный критерий Стьюдента (Ип); индивидуальные величины уровня гормонов и показателей их соотношения в крови рыб – H -критерий Краскала–Уоллиса и U -критерий Манна–Уитни. Дополнительно



Соотношение частот проявления (P) разных типов реореакции молоди радужной форели *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss* при освещённости 100 (■) и 1000 (□) лк: ПТР, КТР и ОТР – соответственно положительный, компенсаторный и отрицательный типы реореакции. При 100 лк по критерию Стьюдента для долей различия $P_{\text{ПТР}}$ и $P_{\text{ОТР}}$ недостоверны ($p = 0.27$), при 1000 лк – достоверны ($p < 0.0001$).

провели проверку по *H*-критерию Краскела–Уоллиса зависимости $P_{ПТР}$ и $P_{ОТР}$ от времени суток, а также первого и второго дня тестирования; достоверного влияния указанных факторов не обнаружено ($0.21 \leq p \leq 1.00$), это позволило изложить результаты суммарно за два дня тестирования.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реореакция рыб, длительно содержавшихся при освещённости 100 и 1000 лк, оказалась различной (рисунок). При 100 лк рыбы почти одинаково часто двигались против течения и по нему – различия в частотах проявления рыбами ПТР (53%) и ОТР (43%) были недостоверны (критерий Стьюдента для долей: $p = 0.13$). При 1000 лк рыбы достоверно чаще ($p < 0.0001$) двигались против течения.

При освещённости 100 лк Ип (0.057) статистически не отличался от 0 (одновыборочный *t*-критерий Стьюдента: $p = 0.62$). При освещённости 1000 лк индекс (0.384) достоверно ($p = 0.001$) отличался от 0.

Разная освещённость (100 или 1000 лк) не влияла на уровень тиреоидных гормонов и Сгт в крови рыб, а также на величины показателей $\%FT_3$ и T_4/T_3 (таблица). Статистический анализ не выявил достоверных различий между концентрацией гормонов и расчётных показателей у рыб, содержавшихся при освещённости 100 и 1000 лк, – уровень значимости был больше 0.52 как по *H*-критерию Краскела–Уоллиса, так и по *U*-критерию Манна–Уитни.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что длительная постоянная освещённость 100 и 1000 лк по-разному влияет на поведение сеголеток радужной форели рыб в потоке (реореакцию), но не влияет на уровень тиреоидных гормонов и кортизола в их крови.

Показатели реореакции молоди при 100 лк ($P_{ПТР} \sim P_{ОТР}$, Ип ~ 0) оказались такими же, как у ранее исследованных диких рыб разных видов, о которых было заранее известно, что они сохраняют своё место обитания (Pavlov et al., 2010b, 2022; Звездин, 2016; Павлов и др., 2019). При освещённости 1000 лк эти показатели ($P_{ПТР} > P_{ОТР}$, Ип > 0) были такими же, как у диких мигрирующих рыб разных видов. Следовательно, по критерию перемещения у молоди радужной форели

Концентрация изученных гормонов и их соотношение в сыворотке крови молоди радужной форели *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss*, длительно содержавшейся при освещённости 100 и 1000 лк

Гормон и другие показатели	100 лк	1000 лк
Свободный трийодтиронин (FT ₃), пмоль/л	<u>26.8 ± 1.25</u> 11.6–39.1	<u>27.7 ± 1.23</u> 9.1–40.0
Общий трийодтиронин (Т ₃), ммоль/л	<u>11.4 ± 0.44</u> 6.1–19.0	<u>11.2 ± 0.48</u> 7.2–19.0
Общий тироксин (Т ₄), ммоль/л	<u>122 ± 4.0</u> 74–173	<u>120 ± 3.8</u> 75–172
Кортизол (Сгт), ммоль/л	<u>528 ± 32.4</u> 157–1004	<u>532 ± 29.3</u> 270–989
Доля FT ₃ относительно Т ₃ , %	<u>0.26 ± 0.017</u> 0.07–0.43	<u>0.27 ± 0.017</u> 0.06–0.42
Т ₄ /Т ₃	<u>11.3 ± 0.53</u> 5.3–17.4	<u>11.6 ± 0.59</u> 4.7–17.7

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

в установке при 100 лк проявляется резидентное поведение, а при 1000 лк – миграционное.

Мы не обнаружили связи изменений поведения сеголеток форели с концентрациями в их крови тиреоидных гормонов и кортизола под влиянием исследованных режимов освещённости. И у рыб с миграционным поведением (при освещённости 1000 лк), и у особей с резидентным поведением (100 лк) концентрации гормонов оказались сходными. Часто в литературе отмечается, что изменение миграционного состояния рыб сопряжено с модификацией синтеза тиреоидных гормонов. Многие из таких работ выполнены на лососёвых в период смолтификации (Hutchison, Iwata, 1998; McCormick, 2001, 2012; Björnsson et al., 2011), в регуляцию которой и вовлечены тиреоидные гормоны. В других работах (Zydlowski et al., 2005; Павлов и др., 2020; Pavlov et al., 2022) рассмотрено влияние температуры воды и голодания, которые одновременно воздействовали как на поведение, так и на эндокринную систему рыб. Есть и исследования, оценивающие влияние экзогенных инъекций тиреоидных гормонов, которые в свою очередь вызывали покатную миграцию у молоди атлантического лосося (Godin et al., 1974), кеты *O. keta*, кижуча *O. kisutch*, чавычи *O. tshawytscha* и нерки *O. nerka* (Iwata, 1995). В нашей работе не обнаружено свидетельств регуляции эндогенными тиреоидными гормонами и кортизолом перемещений

рыб. Тем не менее, очевидна вовлечённость этих гормонов в механизмы подготовки и реализации миграций рыб, в том числе за счёт повышения адаптивности рыб к быстро меняющимся условиям среды (Deal, Volkoff, 2020).

Есть данные, что световое загрязнение, например уличное освещение (Riley et al., 2012, 2013), нарушает расселение молоди и суточную ритмику миграции смолтов атлантического лосося. При естественной освещённости миграция приурочена к ночному периоду, а при световом загрязнении осуществляется в любое время суток. В нашем эксперименте использованы освещённости (100 и 1000 лк), не выходящие за пределы толерантности исследуемого вида (Ma et al., 2023). Тем не менее, выявлены изменения в поведении рыб, которые стоит учитывать при исследованиях распределения рыб в водоёмах.

Таким образом, в нашем исследовании установлено, что длительное содержание (53 сут) сеголеток радужной форели при постоянной освещённости 1000 лк может вызвать смену их местообитания (миграцию). Поведение сеголеток в потоке при меньшей освещённости (100 лк) характерно для рыб, остающихся в своём местообитании, — резидентов. При разных уровнях освещённости в пределах 100 и 1000 лк не выявлено различий в концентрациях трийодтиронина, тироксина и кортизола в крови сеголеток радужной форели, несмотря на изменение их миграционного состояния.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.О. Касумяну (МГУ) за ценные комментарии к тексту рукописи, А.Г. Бушу (ИПЭЭ РАН) за помощь при проведении экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда: проекты № 19–14–00015 (проведение экспериментов и отбор проб) и № 19–14–00015–П (определение концентраций гормонов в пробах и анализ результатов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гирса И.И. 1981. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука, 164 с.
- Звездин А.О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.

Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. и др. 2019. Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции // Там же. Т. 59. № 6. С. 716–723.

<https://doi.org/10.1134/S0042875219060122>

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2020. Изменение реореакции и содержания тиреоидных гормонов в крови молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании // Там же. Т. 60. № 2. С. 229–234.

<https://doi.org/10.31857/S0042875220020186>

Björnsson B.T., Stefansson S.O., McCormick S.D. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. № 2. P. 290–298. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.003>

Comeau, L.A., Campana S.E. 2006. Correlations between thyroidal and reproductive endocrine status in wild Atlantic cod // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 2682. 14 p.

Deal C.K., Volkoff H. 2020. The role of the thyroid axis in fish // Front. Endocrinol. V. 11. Article 596585. <https://doi.org/10.3389/fendo.2020.596585>

Eales J.G., Shostak S. 1985. Free T₄ and T₃ in relation to total hormone, free hormone indices, and protein in plasma of rainbow trout and arctic charr // Gen. Comp. Endocrinol. V. 58. № 2. P. 291–302.

[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(85\)90345-4](https://doi.org/10.1016/0016-6480(85)90345-4)

Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95. № 3. P. 692–718.

<https://doi.org/10.1111/jfb.14005>

Godin J.-G., Dill P.A., Drury D.E. 1974. Effects of thyroid hormones on behavior of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 11. P. 1787–1790. <https://doi.org/10.1139/f74-227>

Harden Jones F.R. 1968. Fish migration. London: Edward Arnold, 325 p.

Hilderbrand R.H., Kershner J.L. 2000. Movement patterns of stream-resident cutthroat trout in Beaver Creek, Idaho—Utah // Trans. Am. Fish. Soc. V. 129. № 5. P. 1160–1170. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2000\)129<1160:MPOSRC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2000)129<1160:MPOSRC>2.0.CO;2)

Hutchison M.J., Iwata M. 1998. Effect of thyroxine on the decrease of aggressive behavior of four salmonids during the parr-smolt transformation // Aquaculture. V. 168. № 1–4. P. 169–175.

[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00347-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00347-0)

- Iwata M. 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review // *Ibid.* V. 135. № 1–3. P. 131–139. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01000-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01000-9)
- Jonsson B., Jonsson N. 2011. Habitats as template for life histories // *Ecology of Atlantic salmon and brown trout*. Dordrecht: Springer. P. 1–21. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1189-1_1
- Kupprat F., Kloas W., Krüger A. et al. 2021. Misbalance of thyroid hormones after two weeks of exposure to artificial light at night in Eurasian perch *Perca fluviatilis* // *Conserv. Physiol.* V. 9. № 1. Article coaa124. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa124>
- Ma S., Li L., Chen X. et al. 2023. Influence of daily rhythmic light spectra and intensity changes on the growth and physiological status of juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Front. Mar. Sci.* V. 10. Article 1116719. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1116719>
- McCormick S.D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // *Am. Zool.* V. 41. № 4. P. 781–794. <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>
- McCormick S.D. 2012. Smolt physiology and endocrinology // *Fish physiology*. Cambridge: Acad. Press. P. 199–251. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- Mellina E., Hinch S.G., Mackenzie K.D., Pearson G. 2005. Seasonal movement patterns of stream-dwelling rainbow trout in north-central British Columbia, Canada // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 134. № 4. P. 1021–1037. <https://doi.org/10.1577/T03-188.1>
- Nakane Y., Ikegami K., Iigo M. et al. 2013. The saccus vasculosus of fish is a sensor of seasonal changes in day length // *Nat. Commun.* V. 4. № 1. Article 2108. <https://doi.org/10.1038/ncomms3108>
- Northcote T.G. 1962. Migratory behaviour of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in outlet and inlet streams of Loon Lake British Columbia // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 19. № 2. P. 201–270. <https://doi.org/10.1139/f62-013>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al. 2010a. Hormonal status in different phenotypic forms of Black Sea trout *Salmo trutta labrax* // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 985–996. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110032>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010b. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // *Ibid.* V. 50. № 11. P. 977–984. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>
- Pavlov D.S., Pavlov E.D., Kostin V.V., Ganzha E.V. 2022. Influence of water temperature on thyroid hormones and on the movement behavior of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in water flow // *Environ. Biol. Fish.* V. 105. № 12. P. 1989–2000. <https://doi.org/10.1007/s10641-022-01336-3>
- Riley W.D., Bendall B., Ives M.J. et al. 2012. Street lighting disrupts the diel migratory pattern of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts leaving their natal stream // *Aquaculture*. V. 330–333. P. 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.12.009>
- Riley W.D., Davison P.I., Maxwell D.L., Bendall B. 2013. Street lighting delays and disrupts the dispersal of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry // *Biol. Conserv.* V. 158. P. 140–146. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.022>
- Thorpe J.E. 1982. Downstream movements of juvenile salmonids: a forward speculative view // *Mechanisms of migration in fishes*. Boston: Springer. P. 387–396. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2763-9_24
- Vowles A.S., Kemp P.S. 2021. Artificial light at night (ALAN) affects the downstream movement behaviour of the critically endangered European eel, *Anguilla anguilla* // *Environ. Pollut.* V. 274. Article 116585. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116585>
- Zydlowski G.B., Haro A., McCormick S.D. 2005. Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 62. № 1. P. 68–78. <https://doi.org/10.1139/f04-179>

EFFECT OF ILLUMINATION ON THE MOVEMENT OF RAINBOW TROUT *ONCORHYNCHUS (PARASALMO) MYKISS* (SALMONIDAE) JUVENILES IN WATER FLOW AND THE LEVEL OF THYROID HORMONES AND CORTISOL IN THEIR BLOOD

V. V. Kostin^{1, *}, E. D. Pavlov¹, E. V. Ganzha¹, and D. S. Pavlov¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Long-term influence (53 days) of long-term constant illumination (100 and 1000 lux illuminance) on the behavior of rainbow trout *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss* juveniles and the level of thyroid hormones and cortisol in their blood has been experimentally recorded. At 100 lux illuminance, the fish moved equally upstream and downstream; i.e., their behavior was to stay in the current habitat. At 1000 lux illuminance, the fish more often moved upstream; i.e., their behavior was to leave the current habitat. The experimental illumination regimes did not affect the thyroid hormones and cortisol levels in the fish blood.

Keywords: rainbow trout *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss*, illumination regimes, leaving the habitat, thyroid hormones, cortisol, rheoreaction.

УДК 597.556.334.1.591.351

ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ СКУМБРИИ *SCOMBER COLIAS* (SCOMBRIDAE) В ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКЕ

© 2024 г. А. И. Никитенко^{1, *}, Д. В. Артеменков², А. М. Орлов^{3, 4, 5, 6, 7},
А. Н. Строганов⁸, В. А. Беляев²

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

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

³Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

⁴Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

⁵Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН – ПИБР ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

⁶Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

⁷Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁸Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alexey_nikitenko90@mail.ru

Поступила в редакцию 15.05.2023 г.

После доработки 19.07.2023 г.

Принята к публикации 24.07.2023 г.

По материалам научного мониторинга запасов пелагических рыб в 2004–2005 и 2014–2017 гг. описаны особенности полового созревания африканской скумбрии *Scomber colias* в прибрежной акватории Центрально-Восточной Атлантики и проведён анализ эколого-географической изменчивости некоторых биологических характеристик вида. Особенности полового созревания самок и самцов скумбрии описываются логистическим уравнением, полученным в среде программирования R. Длина тела по Смитту, при которой созревают 50% особей в возрасте 1+, составила для самок 18.4, для самцов – 20.0 см; 100% особей созревают в возрасте 3+ при длине самок 32.3, самцов 30.8 см. Высокая доля нерестовых особей скумбрии в Центрально-Восточной Атлантике отмечена с февраля по март и с июня по июль. Скумбрия в прибрежной акватории этого региона схожа по особенностям жизненного цикла с популяциями вод у Канарских о-вов и архипелага Мадейра, но отличается от популяций вод у материковой Португалии, Азорских о-вов, Южной Африки и Бискайского залива более быстрыми половым созреванием и темпами роста.

Ключевые слова: африканская скумбрия, рост, нерестовый сезон, рыболовство, соотношение полов.

DOI: 10.31857/S0042875224040108 **EDN:** EXMQZE

Африканская скумбрия *Scomber colias* – эпипелагический вид рыб семейства скумбриевых (Scombridae). Распространена в тропических, субтропических и умеренных водах Атлантического океана (преимущественно к северу от экватора), включая Средиземное, Мраморное и Чёрное моря (Collette, Nauen, 1983; Никитенко и др., 2022). В Центрально-Восточной Атлантике (ЦВА) скумбрия обитает в неритической зоне, а также в открытой части океана в районе подводных гор и возвышенностей Азорского и Канаро-Мадейрского архипелагов. Основные скопления отмечаются в районах мысов Боха-

дор – Кап-Блан, Зелёный, Конакри-Фритаун, Пальмас и Такоради (Доманевский, 1998; промысловое описание ..., 2013; Никитенко и др., 2020; Артеменков и др., 2021).

До недавнего времени полагали, что в Атлантическом океане, Средиземном и Чёрном морях род *Scomber* представлен японской скумбрией *S. japonicus*, а не африканской (Habashi, Wojciehowski, 1973; Habashi et al., 1987; Veiga et al., 2010). Однако результаты морфологических и генетических исследований подтверждают существование двух самостоятельных видов: африканской скумбрии в Атлантике и япон-

ской — в Индо-Тихоокеанском регионе (Scoles et al., 1998; Infante et al., 2007; Никитенко, Артеменков, 2017; Строганов и др., 2023), что в настоящее время закреплено в общепринятой классификации (Fricke et al., 2023).

Изучению биологических особенностей африканской скумбрии исследователи уделяли большое внимание по причине важного значения вида в мировом рыбном промысле (Алексеева, 1973; Доманевский, 1998; Промысловое описание ..., 2013; Артеменков и др., 2021; Беляев и др., 2022; Никитенко и др., 2022). Сведения о половом созревании африканской скумбрии имеются для прибрежных вод материковой Португалии (Martins et al., 1983) и вод у Канарских о-вов (Nespereira, Pajuelo, 1993; Lorenzo, Pajuelo, 1996). Изучение некоторых особенностей биологии вида проведено в Кадисском (Rodriguez-Roda, 1982) и Бискайском (Lucio, 1993) заливах, водах у Греции (Kiparissis et al., 2000), материковой Португалии (Martins, 1996) и Азорского архипелага (Carvalho et al., 2002). В ЦВА исследовали преимущественно возраст и рост африканской скумбрии (Новоженин, Старосельская, 1964; Выскребенцев, 1970). Биологические особенности особей в нерестовый период, соотношение полов, возраст и размер, при которых созревает вид в прибрежной акватории рассматриваемого региона, в современных условиях остаются малоизученными и по сути ограничиваются единственным исследованием в водах у Марокко (Bouzzammit et al., 2022). Однако в этой работе внимание сфокусировано на вопросах гистологии гонад и плодовитости, а район и период исследования ограничены только северной частью Марокко и одним годом.

Цель нашей работы — представить новую детальную информацию по биологическим особенностям африканской скумбрии прибрежных вод ЦВА: периоде нереста, соотношении полов, возрасте и размере, при которых созревает вид; а также выполнить анализ эколого-географической изменчивости некоторых биологических характеристик вида. Новые знания улучшают понимание экологических закономерностей и адаптации вида к условиям прибрежной акватории ЦВА, а также позволяют рациональней вести промысловую эксплуатацию запасов гидробионтов, в том числе и африканской скумбрии. Это даст возможность не подорвать высокую численность и биомассу рыб в акватории ЦВА, которая является высокопродуктивным океаническим районом ввиду сложной динамической системы (Доманевский, 1998).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран во время научного мониторинга запасов пелагических рыб на промысловых судах в акватории исключительных экономических зон Марокко и Мавритании. Отлов проводили разноглубинным тралом на глубине от 10 до 1000 м. На каждом промысловом судне находился международный наблюдатель, который фиксировал места тралений и соблюдение Правил рыболовства¹.

Для биологического анализа ежедневно из улова отбирали случайную пробу, в которой определяли и измеряли: длину рыб по Смитту (FL), массу тела, пол, стадию зрелости гонад (Изучение экосистем ..., 2004). За весь период исследований изучено 7115 экз. африканской скумбрии, в том числе 3085 самцов, 3693 самок и 337 ювенильных особей (табл. 1).

Возраст скумбрии определяли по отолитам. После очистки, промывания и просушки их просматривали в падающем свете при увеличении 2×8 под стереоскопическим биноклем Olympus SZX2-ZB12 (Япония). Годовым кольцом считали границу между двумя смежными зонами: опаковой (зимней) и гиалиновой (летней). При подсчёте годовых колец учитывали только наиболее чёткие, протяжённость которых можно было определить на большей части структуры (Мельников и др., 2016).

Определение периодов нереста скумбрии осуществляли путём анализа ежемесячных распределений частот встречаемости особей (в %) по стадиям зрелости гонад. Выявленные в 2004–2005 и 2014–2017 гг. биологические показатели объединены и построены огивы созревания по размеру и возрасту для самцов и самок. Долю половозрелых особей рассчитывали с использованием шкалы зрелости (Алексеев, Алексеева, 1996), которая не противоречит применяемой иностранными исследователями (Manual of fisheries ..., 1974). При этом особей считали половозрелыми, если их гонады были III стадии зрелости и выше.

При анализе длины, при которой наступает половая зрелость скумбрии, использовали логистическую модель: $Y_{FL} = 100 / (1 + \exp(-a(F_L - b)))$, где Y_{FL} — доля половозрелых особей, a — угловой ко-

¹ Российско-марокканское сотрудничество в области морского рыболовства выполняется в рамках двухстороннего Соглашения от 28.12.1995 г. (<https://docs.cntd.ru/document/902092421>. Version 05/2023); Российско-мавританское сотрудничество в области морского рыболовства и рыбного хозяйства осуществляется в рамках двухстороннего Соглашения от 12.05.2003 г. (<https://docs.cntd.ru/document/901866502>. Version 05/2023).

Таблица 1. Сведения об изученных особях африканской скумбрии *Scomber colias* прибрежной акватории Центрально-Восточной Атлантики

Месяцы, год вылова	Координаты		Глубины поимок, м	Число особей, экз.	Длина по Смитту, см	Масса, г
	с.ш.	з.д.				
Январь–февраль, 2004	20°54'–26°03'	14°55'–17°38'	45–50	1488	15.0–42.0	29–978
Май–июнь, 2005	17°10'–20°52'	16°28'–17°52'	75–80	983	14.0–52.0	20–2050
Июль–сентябрь, 2014	21°11'–23°36'	16°01'–17°25'	42–68	609	17.3–50.0	50–1780
Июнь–сентябрь, 2015	20°56'–23°19'	16°42'–17°45'	45–1000	1979	18.2–46.2	60–1314
Февраль–апрель, 2016	16°06'–20°37'	16°23'–18°38'	10–410	703	11.6–45.7	12–1440
Сентябрь–ноябрь, 2017	20°57'–23°41'	16°31'–17°33'	35–270	1353	14.4–43.4	24–1144

эффицент, b — точка перегиба, соответствующая длине, при которой созревают 50% особей (FL_{50}) в принятой модели (Shiraishi et al., 2010). Использовали аналогичную модель для анализа возраста скумбрии, при котором созревает половина особей (TM_{50}), но для неё произвели вычисления доли половозрелых особей путём деления числа половозрелых особей на общее число выловленных рыб каждого возрастного класса (доля половозрелых особей по возрастным классам, в процентах).

Различия между полами по длине, массе и возрасту оценивали методом сравнения независимых выборок, применяя t -критерий Стьюдента. Статистический анализ проводили в программных пакетах Microsoft Excel v. 14 и Statistica v. 12, а также с использованием статистического языка R (R Core Team, 2023) в составе программных пакетов FSA (Ogle, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Половая и размерно-возрастная структура. В период исследований, если рассматривать соотношение полов в целом, независимо от длины, возраста и половой зрелости, было близко к 1 : 1 ($t = 1.53$, $p \leq 0.160$). Доля ювенильных особей FL 11.6–32.0 см в возрасте от 1+ до 3+ лет составила 4.7% общего числа рыб. Среди половозрелых особей в возрасте от 1+ до 10+ лет ~47.4% были самцами FL 16.0–50.0 см, ~52.6% — самками FL 15.0–52.0 см.

В 2004–2005 гг. в уловах преобладали самки (57 против 43% самцов). В 2014–2017 гг. выявлено поочередное преобладание полов: самцов в чётные годы, самок — в нечётные. В возрасте от 1+ до 2+ соотношение полов было близко к 1 : 1 — 50.2 самок и 49.8% самцов ($t = 0.75$, $p \leq 0.588$). С наступлением половой зрелости

всех особей в возрасте от 3+ до 7+ в уловах статистически значимо преобладали самки — 57.3 против 42.7% самцов ($t = 7.72$, $p \leq 0.0001$). Вероятно, по причине сильного промыслового пресса до возраста 8+ ... 10+ доживают единичные особи скумбрии, что не позволило описать соотношение полов в этих возрастных классах. Размерные характеристики скумбрии подтверждают выявленное соотношение полов: среди особей $FL > 45$ см в уловах преобладали самки. Далее, по мере увеличения линейных размеров рыб в уловах встречались лишь единичные крупные экземпляры скумбрии.

Половое созревание. Начало полового созревания у самок и самцов отмечено в возрасте 1+ при FL соответственно 15.0 и 16.0 см. В этом же возрасте происходило созревание половины рыб, которое характеризуется логистическим функциями для самок: $Y_{FL} = 100/(1 + \exp^{-0.33(FL - 6.09)})$, для самцов: $Y_{FL} = 100/(1 + \exp^{-0.43(FL - 8.58)})$. FL_{50} в полученной модели составила для самок 18.4 см, для самцов — 20.0 см (рис. 1), FL_{100} в возрасте 3+ соответственно 32.3 и 30.8 см.

Период нереста. Анализ частоты встречаемости преднерестовых особей скумбрии с гонадами III стадии зрелости показал их высокую долю в начале нереста с февраля по март ($55.9 \pm 4.1\%$) и пониженную — с апреля по ноябрь ($18.2 \pm 2.2\%$) ($t = 8.10$, $p \leq 0.001$) (рис. 2). Повышенная доля преднерестовой скумбрии с февраля по март свидетельствовала о происходящих нерестовых процессах. В свою очередь, наблюдалось увеличение частоты встречаемости нерестовых особей с гонадами V стадии зрелости с февраля по март ($24.1 \pm 2.3\%$) и с июня по июль ($21.8 \pm 2.5\%$), а послерестовых особей с гонадами VI стадии зрелости — с апреля по июнь ($34.5 \pm 9.7\%$) и с августа по сентябрь ($37.8 \pm 8.0\%$).

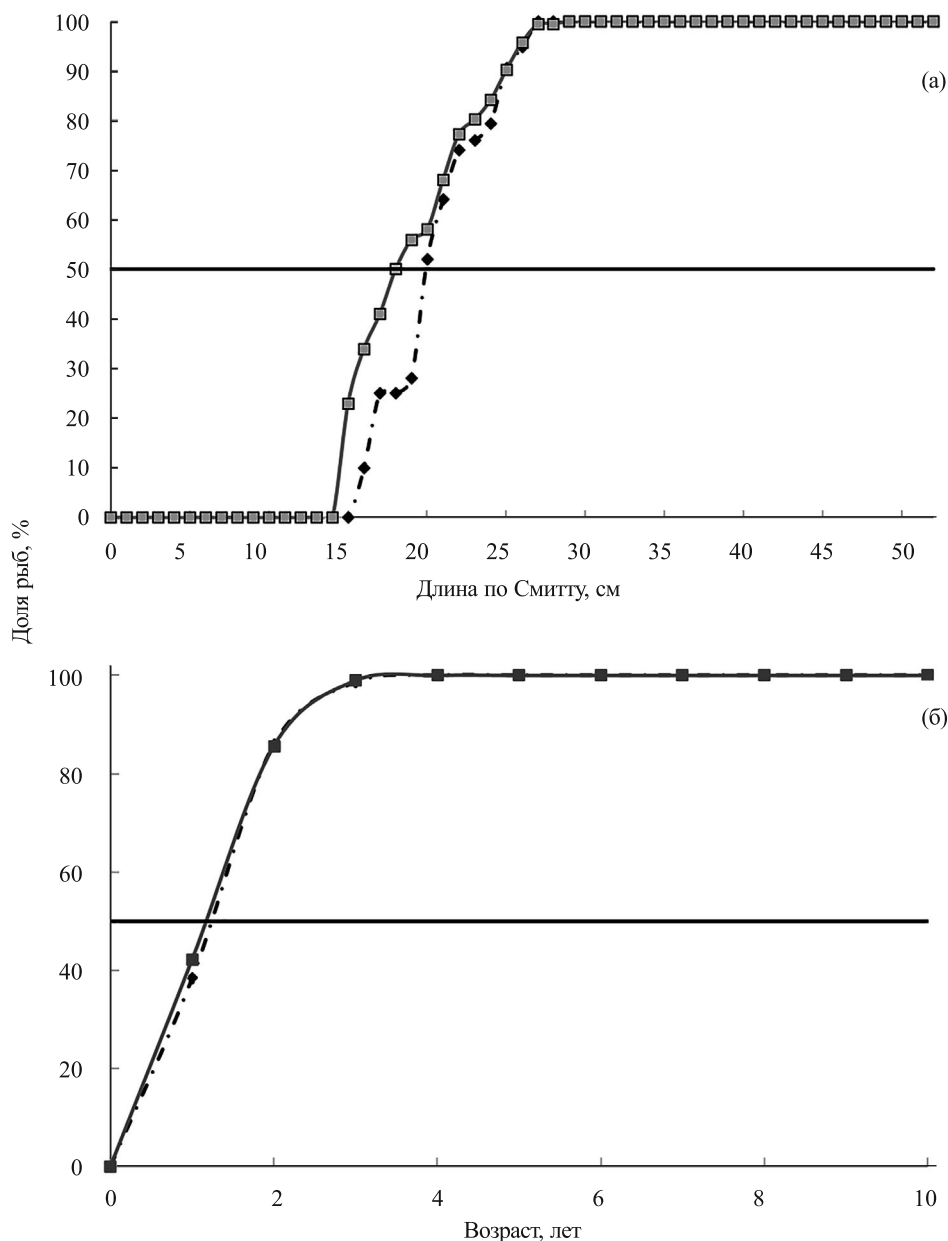


Рис. 1. Огивы созревания африканской скумбрии *Scomber colias* различных длины (а) и возраста (б) в Центрально-Восточной Атлантике с февраля по ноябрь 2004–2017 гг.: (—♦—) — самцы, (—■—) — самки, (—) — 50%-ная доля половозрелых особей.

Если рассматривать только нерестовых особей скумбрии, отчётливо видны значимые отличия ($p \leq 0.001$) их возросшей доли с февраля по март и с июня по июль относительно пониженной доли с апреля по май ($9.4 \pm 2.4\%$) и с августа по ноябрь ($7.7 \pm 0.9\%$). Аналогичная ситуация отмечена для посленерестовой скумбрии, у которой частота встречаемости особей ($p \leq 0.001$) с февраля по март ($10.0 \pm 3.2\%$) была статистически значимо ниже, чем в июле–октябре ($20.7 \pm 1.4\%$). В ноябре посленерестовые особи скумбрии в уловах не встречены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Половая и размерно-возрастная структура популяции, рост и созревание относятся к ключевым параметрам, которые характеризуют жизненный цикл рыб. Отмеченные показатели пластичны в зависимости от экологических условий обитания (Никольский, 1974). Поэтому понимание эколого-географической изменчивости биологических характеристик представляет интерес для выявления адаптационных способностей и закономерностей эволюционного процесса вида.

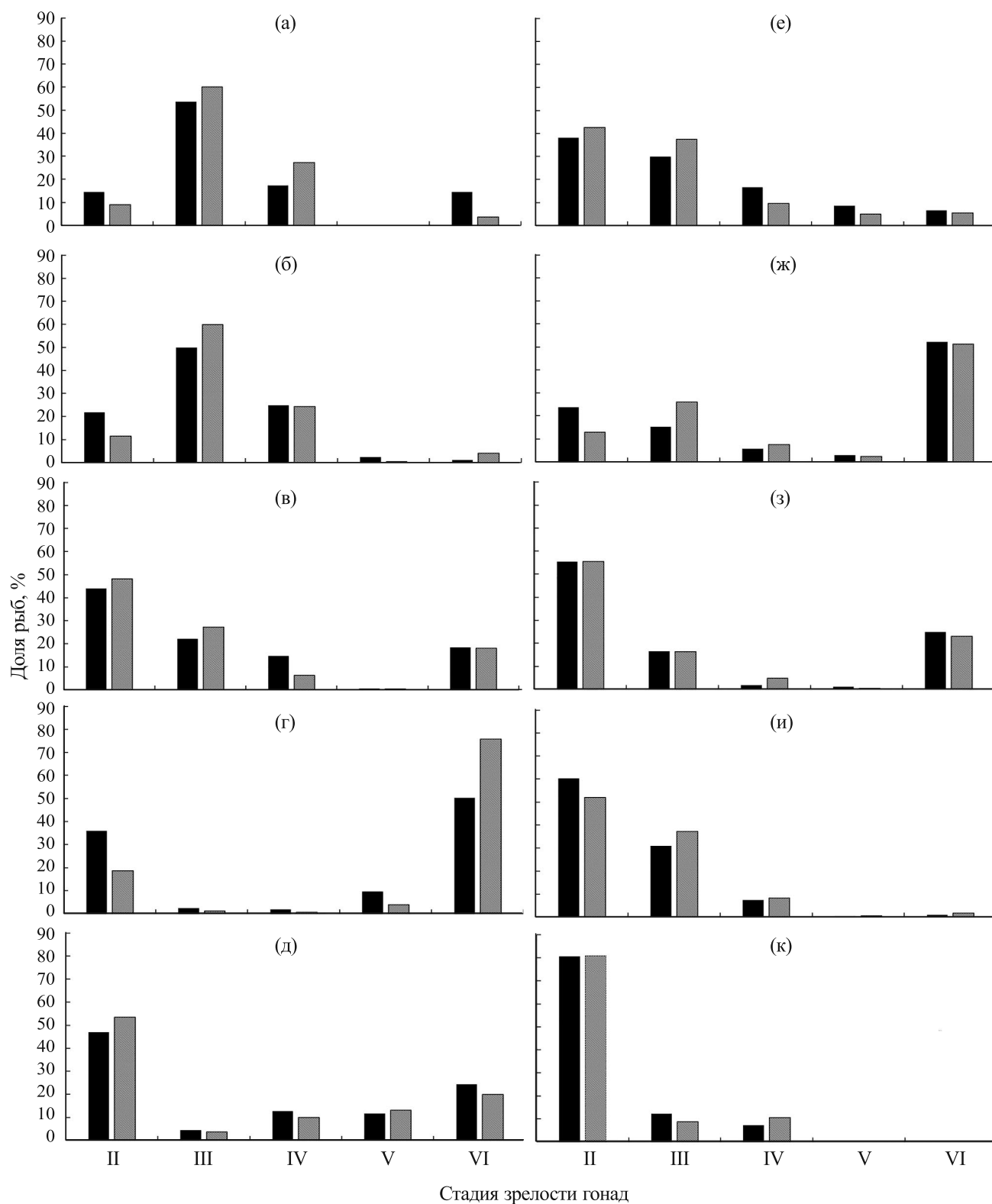


Рис. 2. Сезонное изменение соотношения в Центрально-Восточной Атлантике самцов (■) и самок (▒) африканской скумбрии *Scomber colias* с гонадами разных стадий зрелости в 2004–2017 гг.: а – февраль, б – март, в – апрель, г – май, д – июнь, е – июль, ж – август, з – сентябрь, и – октябрь, к – ноябрь.

Согласно многочисленным данным (Nespereira, 1992; Nespereira, Pajuelo, 1993; Silva, 1993; Lorenzo, Pajuelo, 1996; Martins, 1996; Lucio, 1997; Carvalho et al., 2002; Vasconcelos et al., 2012; настоящее исследование), половой диморфизм у африканской скумбрии в размерно-возрастной структуре на всём протяжении видового ареала не выражен. Значимых отличий в соотношении полов от 1 : 1 в 2004–2005 и 2014–2017 гг. не наблюдали. В некоторые годы отмечено преобладание самок или самцов, вероятно, ввиду селективности орудий лова по отношению к определенному полу (Касаткина и др., 2018; Кухоренко, 2020), например, в связи с эволютическими различиями или дифференциальной смертностью молоди (Čikeš Keč, Zorica, 2013).

Показатели длины (FL_{50}) и возраста (TM_{50}), при которых происходит созревание половинки самок и самцов, полученные в нашем исследовании, оказались ниже, чем у особей из вод материковой Португалии (Martins et al., 1983), Азорских о-вов (Carvalho et al., 2002), Южной Африки (Crawford, 1981) и Бискайского залива (Lucio, 1993), но оказались близки к таковым из вод у Канарских о-вов (Nespereira, 1992; Nespereira, Pajuelo, 1993; Lorenzo, Pajuelo, 1996), северной части Марокко (Bouzzammit et al., 2022) и архипелага Мадейра (Vasconcelos et al., 2012) (табл. 2, 3). Более раннее созревание скумбрии в ЦВА, вероятно, связано с оптимальными экологическими условиями в уникальной экосистеме Канарского течения, которое является одним из четырёх главных высокопродуктивных апвеллинговых экосистем Мирового

океана (Ould-Dedah et al., 1999; Shepherd, 1999). Высокая продуктивность вод ЦВА характеризуется повышенной относительной численностью и биомассой гидробионтов в сравнении с другими океаническими районами подобного типа (Ryther, 1969; Чернышков и др., 2005).

По результатам наших исследований, нерестовый период скумбрии в ЦВА отмечен с февраля по март и с июня по июль. Это частично согласуется с данными Данилевского и Ревина (1962), которые у северозападного побережья Африки наблюдали нерест скумбрии два раза в год: с января по февраль и с июня по июль. Отмеченные частичные различия, вероятнее всего, связаны с особенностями гидрологической ситуации в условиях глобальных климатических изменений и могут быть обусловлены различиями в продолжительности и пике нереста скумбрии в разных географических районах. Нерест вида у Канарских о-вов проходит зимой с максимальной активностью в декабре и январе (Nespereira, 1992; Nespereira, Pajuelo, 1993; Lorenzo, Pajuelo, 1996), тогда как у берегов Португалии он наблюдается с февраля по март и с мая по июнь (Martins et al., 1983; Martins, 1996). В водах у Азорских о-вов скумбрия нерестится с марта по август (Westhaus-Ekau, Ekau, 1982; Carvalho et al., 2002), а у аргентинского побережья в районе Мар-дель-Плата (Forciniti, Perrota, 1988) и в Бискайском заливе (Lucio, 1993, 1997) — в весенний и летний сезоны аналогично популяции, обитающей в водах у материковой Португалии.

Таблица 2. Длина тела по Смитту, при которой созревают 50% особей (FL_{50}) африканской скумбрии *Scomber colias* в разных частях видового ареала

Район	FL_{50} , см		Источник информации
	Самки	Самцы	
Центрально-Восточная Атлантика (Марокко и Мавритания)	18.40	20.00	Наши данные
О. Мадейра	21.55	22.12	Vasconcelos et al., 2012
Азорский архипелаг	27.78		Carvalho et al., 2002
Канарские о-ва	19.90	19.80	Lorenzo, Pajuelo, 1996
Бискайский залив	29.00	30.80	Lucio, 1997
Португалия	27.00		Martins, 1996
Канарские о-ва	19.90	19.85	Nespereira, Pajuelo, 1993
Канарские о-ва	19.90	19.85	Nespereira, 1992
Канарские о-ва	23.00	22.00	Silva, 1993
Марокко	21.10	20.80	Bouzzammit et al., 2022

Таблица 3. Возраст, в котором созревают 50% особей (TM_{50}) африканской скумбрии *Scomber colias* в разных частях видового ареала

Район	TM_{50} , лет		Источник информации
	Самки	Самцы	
Центрально-Восточная Атлантика (Марокко и Мавритания)	1.18	1.24	Наши данные
Южная Африка	3.00		Crawford, 1981
Азорский архипелаг	2.23		Carvalho et al., 2002
Бискайский залив	4.00		Lucio, 1997
Португалия	3.00		Martins, 1996
О. Мадейра	0.82	1.05	Vasconcelos et al., 2012

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования свидетельствуют, что африканская скумбрия в прибрежных водах ЦВА по особенностям жизненного цикла схожа со скоплениями вида в водах у Канарских о-вов и архипелага Мадейра, но отличается более быстрыми половым созреванием и темпом роста от скоплений в водах у материковой Португалии, Азорских о-вов, Южной Африки и Бискайского залива. Длина тела по Смитту, при которой созревают 50% особей в возрасте 1+, составила для самок 18.4 см, для самцов – 20.0 см. 100% рыб созревают в возрасте 3+ при длине самок и самцов 32.3 и 30.8 см соответственно. По всей видимости, это связано с гидрологическими условиями и продуктивностью исследуемого района. Сведения о возрасте, в котором происходит половое созревание особей скумбрии, и периоде их нереста (с февраля по март и с июня по июль), представленные в нашей работе, существенно дополняют имеющиеся данные о закономерностях адаптации рассматриваемого вида к условиям обитания в ЦВА, что особенно актуально в свете происходящих глобальных климатических изменений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам ВНИРО, которые принимали участие в сборе первичного материала на промысловых судах в ЦВА в 2004–2005 и 2014–2017 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 72 с.

Алексеева Е.И. 1973. Оогенез скумбрии *Scomber colias* Gmelin северо-западного побережья Африки // Сб. науч. тр. АтлантНИРО. Вып. 53. С. 86–88.

Артеменков Д.В., Михайлов А.И., Никитенко А.И. и др. 2021. Динамика популяции скумбрии *Scomber colias* в условиях многовидового промысла // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 6. С. 657–668.

<https://doi.org/10.31857/S0042875221060011>

Беляев В.А., Никитенко А.И., Артеменков Д.В. и др. 2022. Промысел скумбрии *Scomber colias* в районе побережья Западной Африки // Рыб. хоз-во. № 5. С. 21–27.

<https://doi.org/10.37663/0131-6184-2022-5-21-27>

Выскребенцев Б.В. 1970. Данные по биологии скумбрии (*Scomber japonicus colias* Gmelin, 1789) западного побережья Африки // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 29. С. 144–168.

Данилевский Н.Н., Ревин А.С. 1962. Распределение скумбрии у западного побережья Африки // Там же. Вып. 20. С. 48–56.

Доманевский Л.Н. 1998. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 196 с.

Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. 2004. М: Изд-во ВНИРО, 299 с.

Касаткина С.М., Тимошенко Н.М., Малышко А.П. 2018. Анализ влияния пространственно-временной изменчивости распределения пелагических рыб на результаты акустических съемок в атлантической рыболовной зоне Марокко // Тр. АтлантНИРО. Т. 2. № 1 (5). С. 89–96.

Кухоренко К.Г. 2020. Научно-поисковые исследования и перспективы развития отечественного океанического рыболовства в Атлантике и юго-восточной части Тихого океана // Рыб. хоз-во. № 6. С. 30–33. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2020-6-30-33>

Мельников С.П., Артеменков Д.В., Никитенко А.И., Сухарев Д.С. 2016. Изучение популяционной структуры восточной скумбрии в центрально-восточной Атлантике на основе анализа формы ее отоликов // Тр.

IV Междунар. балт. мор. форума “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 40–43.

Никитенко А.И., Артеменков Д.В. 2017. К возможности использования метода отолиометрии в изучении популяционной организации восточной скумбрии *Scomber japonicus* в Западно-Африканских водах // Матер. II Всерос. науч. конф. молодых ученых “Комплексные исследования Мирового океана”. М.: Изд-во ИО РАН. С. 390–392.

Никитенко А.И., Артеменков Д.В., Беляев В.А. и др. 2020. Особенности миграций, распределения и промысла скумбрии (*Scomber colias*) в районе ЦВА // Вопр. рыболовства. Т. 21. № 3. С. 302–312.

<https://doi.org/10.36038/0234–2774–2020–21–302–312>

Никитенко А.И., Пронина Г.И., Орлов А.М. и др. 2022. О периферической крови у трех видов рыб с разной экологией (*Scombridae* и *Berycidae*) // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 661–667.

<https://doi.org/10.31857/S1026347022060117>

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.

Новоженкин Н. П., Старосельская А. Г. 1964. К биологии скумбрии северо-западного побережья Африки // Тр. АтлантНИРО. Вып. 11. С. 65–70.

Промысловое описание продуктивных районов Атлантического океана (к югу от параллели 50° с.ш.) и юго-восточной части Тихого океана. 2013. Калининград: Капрос, 415 с.

Строганов А.Н., Никитенко А.И., Ракицкая Т.А., Беляев В.А. 2023. Изучение популяционно-генетической структуры атлантической скумбрии *Scomber colias* Gmelin, 1789 (*Scombridae*) в Центрально-Восточной Атлантике // Генетика. Т. 59. № 1. С. 80–88.

<https://doi.org/10.31857/S0016675823010113>

Чернышков П.П., Сирота А.М., Тимохин Е.Н. 2005. Структура и динамика вод в районах Канарского и Бенгельского апвеллингов и их влияние на популяции пелагических рыб. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 198 с.

Bouzzammit N., El Habouz H., Ben-Bani A., El Ouizgani H. 2022. Spawning season, size at first maturity, and fecundity in chub mackerel (*Scomber colias* Gmelin, 1789) from the Atlantic coast of Morocco // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 53. Article 102451.

<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102451>

Carvalho N., Perrota R.G., Isidro E.J. 2002. Age, growth and maturity in the chub mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) from the Azores // Arquipélago. Life Mar. Sci. V. 19A. P. 93–99.

Čikeš Keč V., Zorica B. 2013. Length–weight relationship, age, growth and mortality of Atlantic chub mackerel *Scomber colias* in the Adriatic Sea // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 93. № 2. P. 341–349.

<https://doi.org/10.1017/S0025315412000161>

Collette B.B., Nauen C.E. 1983. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date // FAO Fish. Synop. V. 2. № 125. 137 p.

Crawford R.J.M. 1981. Distribution, availability and movements of mackerel *Scomber japonicus* off South Africa, 1964–1976 // Fish. Bull. S. Afr. V. 15. P. 123–166.

Forciniti L., Perrota R.G. 1988. Sobre la edad y el crecimiento de la caballa (*Scomber japonicus*) del area Marplatense // Rev. Invest. Des. Pesq. V. 8. P. 19–32.

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 05/2023).

Habashi B., Wojciehowski J. 1973. Observations on the biology of *Scomber japonicus* off Northwest Africa // ICES CM 1973/J:20. Copenhagen: ICES, 9 p.

Habashi B.B., Kompowski A., Wojciehowski J. 1987. Food and feeding of chub mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782 in the north-west African shelf // Acta Ichthyol. Piscat. V. 17. № 1. P. 77–92.

<https://doi.org/10.3750/AIP1987.17.1.06>

Manual of fisheries science. Pt. 2. Methods of resource investigation and their application. 1974. FAO Fish. Tech. Pap. № 115 (Rev.1). Rome: FAO, 255 p.

Infante C., Blanco E., Zuasti E. et al. 2007. Phylogenetic differentiation between Atlantic *Scomber colias* and Pacific *Scomber japonicus* based on nuclear DNA sequences // Genetica. V. 130. № 1. P. 1–8.

<https://doi.org/10.1007/s10709–006–0014–5>

Kiparissis S., Tserpes G., Tsimenidis N. 2000. Aspects on the demography of chub mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) in the Hellenic seas // Belgian J. Zool. V. 130. Suppl. 1. P. 3–7.

Lorenzo J.M., Pajuelo J.G. 1996. Growth and reproductive biology of chub mackerel *Scomber japonicus* off the Canary Islands // South Afr. J. Mar. Sci. V. 17. № 1. P. 275–280.

<https://doi.org/10.2989/025776196784158635>

Lucio P. 1993. Biological notes of Spanish mackerel (*Scomber japonicus*) in the Bay of Biscay, 1990–1993 // Work. Doc. ICES Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy Working Group. Copenhagen: ICES, 92 p.

Lucio P. 1997. Biological aspects of Spanish (chub) mackerel (*Scomber japonicus*, Houttuyn, 1782) in the Bay of Biscay from the Basque Country Catches // ICES CM 1997/BB:10. Copenhagen: ICES, 31 p.

Martins M.M. 1996. New biological data on growth and maturity of Spanish mackerel (*Scomber japonicus*) off the Portuguese coast (ICES Division IX a) // ICES CM 1996/H.23. Copenhagen: ICES, 17 p.

Martins M.M.B., Jorge I.M., Gordo L.S. 1983. On the maturity, morphological characteristics and growth of *Scomber japonicus* Houttuyn, 1780 of west continental coast of Portugal // ICES CM 1983/H.39. Copenhagen: ICES, 9 p.

Nespereira J.M.L. 1992. Crecimiento de la caballa *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) en aguas del archipiélago Canario: PhD Thesis. Las Palmas de Gran Canaria: Univ. Las Palmas de Gran Canaria, 199 p.

Nespereira J.M.L., Pajuelo J.M.G. 1993. Determinación de la talla de primera madurez sexual y período reproductivo de la caballa *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) de las islas Canarias // Bol. Inst. Esp. Oceanogr. V. 9. № 1. P. 15–21.

- Ogle D.H. 2011. FSA: fisheries stock analysis. R package v. 0.4.30 (<http://www.rforge.net/FSA/>. Version 01/2023).
- Ould-Dedah S., Wiseman W.J.Jr., Shaw R.F. 1999. Spatial and temporal trends of sea surface temperature in the northwest African region // *Oceanol. Acta*. V. 22. № 3. P. 265–279.
[https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(99\)80051-6](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80051-6)
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing (<http://www.R-project.org/>. Version 01/2023).
- Rodriguez-Roda J. 1982. Biología de la cabala (o estornino), *Scomber (Pneumatophorus) japonicus* Houttuyn (1782) del golfo de Cádiz // *Invest. Pesq.* V. 46. № 1. P. 143–159.
- Ryther J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the World Ocean // *Science*. V. 166. № 3901. P. 72–76.
<https://doi.org/10.1126/science.166.3901.72>
- Scoles D.R., Collette B.B., Graves J.E. 1998. Global phylogeography of mackerels of the genus *Scomber* // *Fish. Bull.* V. 96. № 4. P. 823–842.
- Shepherd J.G. 1999. Extended survivors analysis: an improved method for the analysis of catch-at-age data and abundance indices // *ICES J. Mar. Sci.* V. 56. № 5. P. 584–591.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0498>
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrosoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // *Jpn. Agric. Res. Quart.* V. 44. № 2. P. 197–206.
<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Silva M.N.G. 1993. Aspectos da Biologia da Cavala, *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) da Madeira // Relatório de Estágio Profissionalizante da Licenciatura em recursos Faunísticos e Ambiente. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 143 p.
- Vasconcelos J., Afonso-Dias M., Faria G. 2012. Atlantic chub mackerel (*Scomber colias*) spawning season, size and age at first maturity in Madeira waters // *Arquipelago. Life Mar. Sci.* V. 29. P. 43–51.
- Veiga P., Ribeiro J., Gonçalves J.M.S., Erzini K. 2010. Quantifying recreational shore angling catch and harvest in southern Portugal (north-east Atlantic Ocean): implications for conservation and integrated fisheries management // *J. Fish Biol.* V. 76. № 9. P. 2216–2237.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02665.x>
- Westhaus-Ekau P., Ekau P.W. 1982. Preliminary report of the investigations on “cavala” (*Scomber japonicus*) and “chicharro” (*Trachurus picturatus*) // Internal Rep. Dept. Oceanogr. Fish. Horta: Univ. Azores, 24 p.

SEXUAL MATURATION OF THE CHUB MACKEREL *SCOMBER COLIAS* (SCOMBRIDAE) IN THE EAST-CENTRAL ATLANTIC

A. I. Nikitenko^{1, *}, D. V. Artemenkov², A. M. Orlov^{3, 4, 5, 6, 7}, A. N. Stroganov⁸,
and V. A. Belyaev²

¹Branch for the Freshwater Fisheries of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Rybnoye, Moscow Oblast, Russia

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

³Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁴Dagestan State University, Makhachkala, Russia

⁵Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

⁶Tomsk State University, Tomsk, Russia

⁷Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁸Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: alexey_nikitenko90@mail.ru

Scientific monitoring of pelagic fish stocks in 2004–2005 and 2014–2017 provided information on characteristics of sexual maturation of Atlantic chub mackerel *Scomber colias* in the coastal waters of the Central-Eastern Atlantic. Based on these results we describe ecological and geographical variability of some biological characteristics of the species. Features of sexual maturation of females and males of the mackerel can be described by a logistic equation obtained in the R programming environment. Fork length, at which 50% of individuals aged 1+ are mature, is 18.4 cm for females and 20.0 cm for males; 100% of individuals are mature at age 3+ with a fork length of 32.3 and 30.8 cm for females and males, respectively. A high proportion of spawning chub mackerel individuals in the Central-Eastern Atlantic have been recorded from February to March and from June to July. Chub mackerel in the coastal waters of this region are similar in life cycle characteristics to the populations of the waters off the Canary Islands and the Madeira Archipelago, but differ from the populations of the waters off mainland Portugal, the Azores, South Africa, and the Bay of Biscay in faster sexual maturation and growth rates.

Keywords: Atlantic chub mackerel, growth, spawning season, fisheries, sex ratio.

УДК 597.584.591.465.1.591.463.11

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОЛОВЫХ КЛЕТОК *PARUPENEUS HEPTACANTHUS* (MULLIDAE) ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ Г. НЯЧАНГ (ВЬЕТНАМ)

© 2024 г. Н. Г. Емельянова¹, Д. А. Павлов^{1, *}, Дин Тхи Хай Йен²

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

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

Поступила в редакцию 30.08.2023 г.

После доработки 29.09.2023 г.

Принята к публикации 30.10.2023 г.

Приведена информация о размерном составе рыб, состоянии гонад и ультраструктуре ооцитов и сперматозоидов *Parupeneus heptacanthus* прибрежной зоны г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама). В феврале и марте особи находились в преднерестовом состоянии. Самцы крупнее самок, соотношения длина–масса тела у них значительно различаются. Состояние яичников свидетельствует о непрерывном типе оогенеза. Порционная плодовитость составляет в среднем 11056 шт. Оболочка ооцита в конце периода вителлогенеза диаметром ~300 мкм представлена зона radiata толщиной 5.0 мкм и хорионом (0.5 мкм). Ультраструктура головки сперматозоида близка к таковой, описанной у других представителей рода *Parupeneus*, но жгутик имеет большую длину, составляющую в среднем 63 мкм.

Ключевые слова: *Parupeneus heptacanthus*, плодовитость, ооциты, сперматозоиды, ультраструктура, южная часть Центрального Вьетнама.

DOI: 10.31857/S0042875224040111 **EDN:** EXKHIN

Представители семейства барабулевых рыб (Mullidae) широко распространены преимущественно в тропических и субтропических водах от верхней литорали до верхней зоны материкового склона. Многие виды являются объектами рыболовства или вылавливаются в качестве прилова, имеют высокую экономическую ценность и повсеместно присутствуют на рыбных рынках. Морфологическая изменчивость этих рыб очень высока, их таксономический состав интенсивно исследуют: в течение последних лет описано большое число видов преимущественно в роде *Upeneus*. Общее число видов семейства увеличилось от 66 (Uiblein, 2007) до 101 (Echreshavi et al., 2022). Их биология описана чрезвычайно неравномерно. Например, жизненному циклу обыкновенной султанки *Mullus barbatus* посвящено большое число работ (Овен, 2004; Kokokiris et al., 2014; Talet et al., 2016; Куцын, 2022), в то время как данные для большинства видов фрагментарны или отсутствуют.

Виды рода *Parupeneus* обитают только в Индо-Тихоокеанском регионе и повсеместно являются объектами локального промысла (Randall, 2004; Randall, King, 2009; Uiblein, 2021). По числу видов это второй род в семействе после рода *Upeneus* (соответственно 35 и 48 видов) (Echreshavi et al., 2022). Объект нашей работы – *P. heptacanthus*, входит в “*heptacanthus group*” вместе с *P. janseni* из акваторий у Сулавеси, Индонезии и Филиппин и пятью видами из Индийского океана (Uiblein et al., 2017). Эта группа видов характеризуется округлым задним краем maxillare и близкими меристическими признаками. *P. heptacanthus* имеет широкое распространение: от восточного побережья Африки до Красного моря, Персидского залива, Макранского побережья и Андаманского моря, на восток до Самоа и Маршалловых о-вов, Каролинских о-вов и Фиджи, к северу до Южной Японии и на юг до Австралии и о-ва Лорд-Хау (Ketabi et al., 2017).

Сведения, относящиеся к виду *P. heptacanthus*, ограничены главным образом таксономически-

ми работами (Randall, Heemstra, 2009; Bogorodsky et al., 2011; Ketabi et al., 2017; Uiblein et al., 2017). Рыбы достигают общей длины (TL) 37 см (обычно 25 см). Особи встречаются поодиночке или образуют малочисленные группы, обычно приуроченные к илистым, песчаным или каменистым участкам, покрытым растительностью. Часто обитают в мутной воде около коралловых рифов и редко непосредственно на рифах, встречаются на глубинах 12–350 м, обычно — 15–60 м (Myers, 1999; Randall, 2001; Gell, Whittington, 2002). Предпочитаемые температуры 23–28°C (Froese, Pauly, 2023). Для нескольких регионов приведена связь между массой и длиной тела особей (Froese, Pauly, 2023). Имеются данные по размножению *P. heptacanthus* Красного моря и морфологии его ооцитов и сперматозоидов (Saeed et al., 2018), но описание чрезвычайно краткое и содержит ошибки. В прибрежной зоне Вьетнама вид отмечен только в южных регионах (Nguyen, Mai, 2020), а сведения по биологии рыб отсутствуют. Наряду с другими представителями рода *Parupeneus* его рассматривают как важный промысловый объект, обычный для прибрежной акватории г. Нячанг (Muda et al., 2001).

Цель работы — представить биологическую характеристику особей, включая описание цитологического состояния гонад и ультраструктуры половых клеток, *P. heptacanthus* прибрежной зоны окрестностей г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особи *P. heptacanthus* приобретены на рыбных рынках г. Нячанг в феврале–марте 2022 г. Биологический анализ и фиксацию материала проводили на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг). Измеряли длину тела особей: стандартную (SL) — от конца рыла до конца чешуйного покрова, по Смитту (FL) — до развилки хвостового плавника и общую — до окончания наиболее длинных лучей хвостового плавника. Определяли массу тела, общую (W) и без внутренностей (w), гонад (g) и печени (h). Стадию зрелости гонад оценивали по шестибалльной шкале (Макеева, 1992). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали по формуле: $ГСИ = 100g/w$; гепатосоматический индекс (ГПСИ) — по формуле: $ГПСИ = 100h/w$. Коэффициент упитанности (K) определяли по унифицированной формуле (Мурза, Христофоров, 2009): $K = W \times 100/FL^3$. Соотношение между массой тела (W , г) и его длиной (FL , см) аппроксимировали,

используя степенную функцию (Sparre, Venema, 1998): $W = a(FL)^b$. Для сравнения соотношений длина–масса у самок и самцов значения преобразовывали в натуральные логарифмы. Различия между линейными зависимостями $\ln W$ от $\ln FL$ оценивали посредством критерия Фишера.

Для анализа размерного состава ооцитов использовали фрагменты гонад, помещённые в физиологический раствор. Изображения клеток получали под микроскопом Olympus CX41 (Япония) с применением цифровой камеры Canon EOS650D (Япония). Диаметры ооцитов измеряли в программе ImageJ (<https://imagej.net/ij/index.html>), ооциты диаметром < 50 мкм не учитывали. Для гистологического исследования фрагменты гонад самок и самцов фиксировали в смеси Буэна, дальнейшую обработку проводили общепринятыми методами (Роскин, Левинсон, 1957). Срезы яичников окрашивали по Маллори, семенников — железным гематоксилином по Гейденгайну. Порционную плодовитость определяли путём подсчёта ооцитов периода созревания в фрагментах яичников массой 0.08–0.10 г и последующего пересчёта на полную массу гонад.

Для сканирующей электронной (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) микроскопии использовали фрагменты яичников и семенников. Фиксатором служила смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере (pH 7.4) с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахарозы (1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокси осмия. Дальнейшую обработку для СЭМ и ТЭМ проводили общепринятыми методами (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в растровом электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Статистическую обработку данных проводили в программе GraphPad Prism 5.03 (“GraphPad Software”, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерный состав особей и состояние гонад. Биологические показатели изученных особей представлены в таблице. Самцы в целом крупнее самок как по длине, так и по массе тела (критерий Манна–Уитни: $p < 0.0001$). Соотношения

Биологические показатели *Parupeneus heptacanthus*

Показатель	Самки (<i>n</i> = 22)	Самцы (<i>n</i> = 37)
Длина тела, мм:		
– стандартная (<i>SL</i>)	$\frac{127-240}{153 (26)}$	$\frac{143-241}{180 (24)}$
– по Смитту (<i>FL</i>)	$\frac{140-260}{167 (29)}$	$\frac{160-262}{196 (23)}$
– общая (<i>TL</i>)	$\frac{159-290}{192 (29)}$	$\frac{180-301}{223 (27)}$
Масса, г:		
– тела (общая)	$\frac{53.00-356.90}{109.80 (65.80)}$	$\frac{85.60-419.80}{165.50 (66.40)}$
– тела без внутренностей	$\frac{47.80-329.50}{100.20 (60.70)}$	$\frac{82.30-401.90}{158.20 (63.50)}$
– гонад	$\frac{1.75-13.34}{4.23 (2.85)}$	$\frac{0.02-1.01}{0.37 (0.28)}$
Гонадосоматический индекс, %	$\frac{2.52-6.07}{4.01 (0.81)}$	$\frac{0.02-0.44}{0.22 (0.13)}$
Гепатосоматический индекс, %	$\frac{0.75-2.55}{1.89 (0.47)}$	$\frac{0.47-1.43}{0.89 (0.24)}$
Коэффициент упитанности, %	$\frac{1.78-2.95}{2.22 (0.29)}$	$\frac{1.77-2.57}{2.09 (0.18)}$

Примечание. *n* – число рыб, экз. Над чертой – пределы варьирования, под чертой – среднее значение, в скобках – среднее квадратическое отклонение.

между *SL*, *TL* и *FL* (мм; оба пола объединены) следующие: $SL = 0.9283FL - 1.565$, $R^2 = 0.9769$; $TL = 1.0666FL + 13.975$, $R^2 = 0.9637$ (*n* = 59). Соотношения длина–масса тела представлены на рис. 1. Наклоны прямых, характеризующих линейные зависимости $\ln W$ от $\ln FL$, для самок и самцов значимо различаются (критерий Фишера: $p = 0.043$): темп прироста массы у самцов выше, чем у самок. Соотношение между массой (*W*, г) и длиной тела (*FL*, см) для обоих полов: $W = 0.035FL^{2.8284}$.

Значения ГПСИ самок значительно выше, чем у самцов (таблица). У самок наблюдается положительная корреляция между ГСИ и ГПСИ: коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.447$ ($p = 0.037$). У самцов корреляция между этими показателями отсутствует: $r = -0.039$ ($p = 0.822$). Коэффициент упитанности самок значимо не отличается от такового самцов (критерий Стьюдента: $p = 0.054$).

Гонады самок преимущественно IV, реже IV–V стадии зрелости. Яичники парные, сросшиеся на протяжении примерно 2/3 их длины и отдельные в передней части. Яйцеводы ко-

роткие, в каудальной части сливаются. В яичниках IV стадии зрелости присутствуют половые клетки разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза, включая завершившие рост (рис. 2). В яичниках IV–V стадии зрелости имеются также ооциты начала периода созревания с начавшимися сливаться жировыми каплями. Диаметр ооцитов, завершивших вителлогенез, составляет ~ 350 мкм. Очевидно, такие клетки могут переходить к периоду созревания, так как между этими ооцитами и более крупными (> 400 мкм) отсутствуют клетки одного размерного класса. В ооцитах диаметром 400–500 мкм наблюдается слияние жировых капель и начинают сливаться гранулы желтка; гидратация цитоплазмы незначительна, в связи с чем в проходящем свете ооциты малопрозрачны. Распределение ооцитов по диаметру свидетельствует о преобладании клеток минимального размера и наличии клеток промежуточного размера между превителлогенными и максимальными вителлогенными (рис. 3). Овулировавшие или близкие к овуляции ооциты отсутствуют. Порционная плодовитость составляет 5950–15333 ($M = 11056$, $n = 14$) ооцитов.

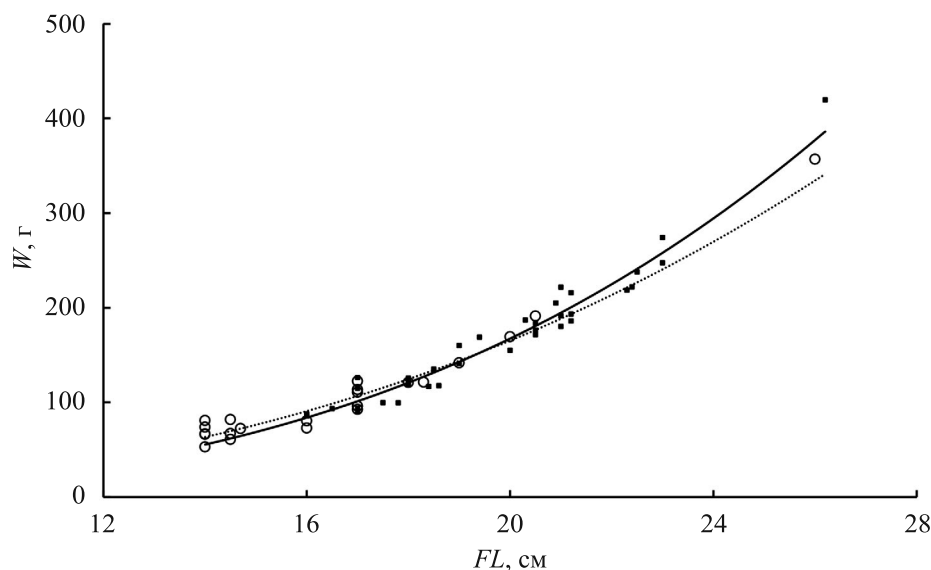


Рис. 1. Соотношение между массой (W) и длиной тела по Смитту (FL) *Parupeneus heptacanthus*: (○, ...) – самки: $W = 0.0532FL^{2.6844}$; (■, —) – самцы: $W = 0.0157FL^{3.0956}$.



Рис. 2. Фрагмент яичника *Parupeneus heptacanthus* FL 140 мм (IV стадия зрелости, гонадосоматический индекс 3.63%): 1–3 – ооциты: 1 – превителлогенные, 2 – вителлогенный в процессе накопления липидных и желточных включений, 3 – заполненный желтком; 4 – липидные капли. Масштаб: 100 мкм.

Гонады самцов в основном IV стадии зрелости и лишь у трёх особей III–IV стадии. Небольшие удлинённые семенники часто асимметричны, обычно бурого цвета; гонады IV стадии зрелости беловато-бурые или бледно-розовые. Семяпроводы узкие, длина их обычно не превышает длину семенников; они сливаются лишь перед

мочевым отверстием. Сперматозоиды обнаружены в семенниках всех исследованных самцов, локализуются в основном в ампулах семенных канальцев ближе к семяпроводу, у более зрелых особей присутствуют и в других частях семенников (рис. 4). В семяпроводах сперматозоиды наиболее многочисленны.

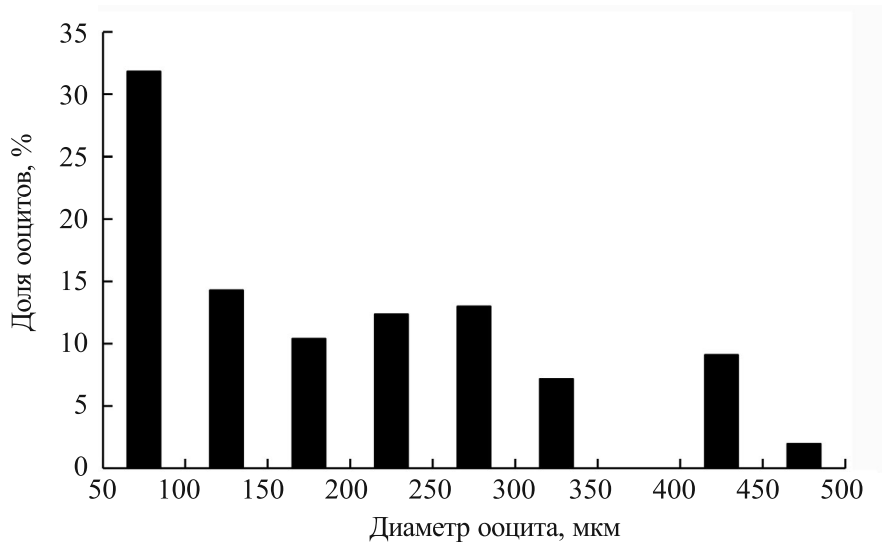


Рис. 3. Распределение ооцитов *Parupeneus heptacanthus* FL 160 мм (IV–V стадия зрелости, гонадосоматический индекс 4.71) по диаметру ($n = 154$).

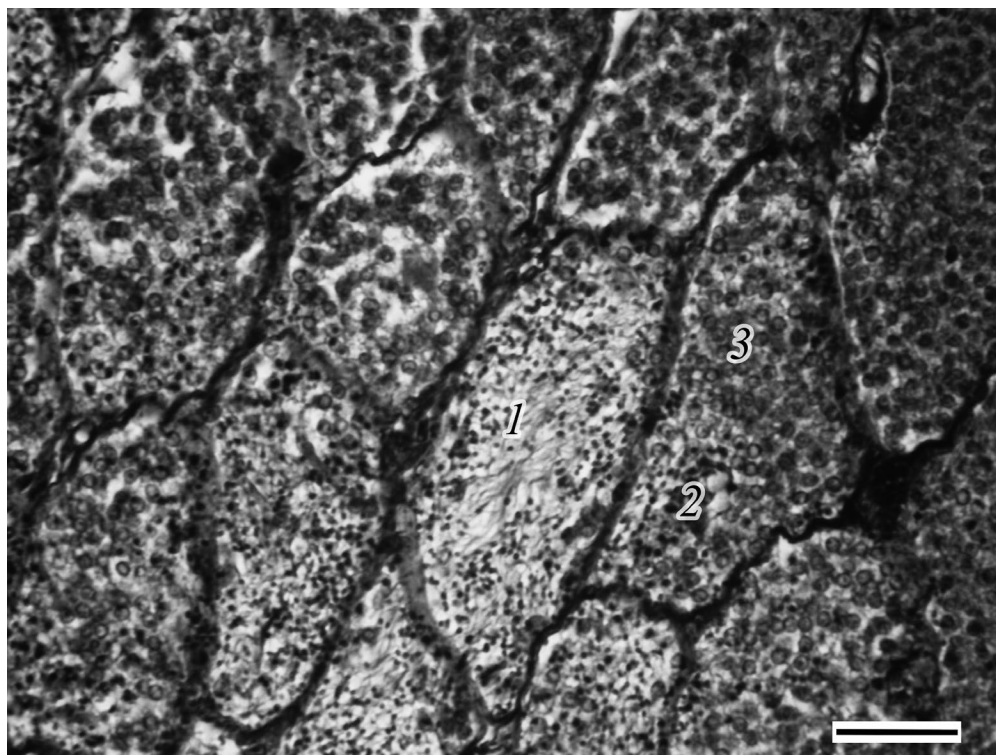


Рис. 4. Фрагмент семенника *Parupeneus heptacanthus* FL 209 мм (гонадосоматический индекс 0.35%): 1 – сперматозоиды, 2 – сперматиды, 3 – сперматоциты II порядка. Масштаб: 25 мкм.

Ультраструктура оболочки и цитоплазмы вителлогенного ооцита. В ооцитах диаметром ~300 мкм в конце периода вителлогенеза оболочка представлена лучистой (*zona radiata*) и, очевидно, слабо выраженным хорионом. *Zona radiata* толщиной ~5.0 мкм состоит из гомогенного вещества средней электронной плотности.

В нём различимы пять несколько более электронно-плотных полос, чередующихся с шестью менее плотными и располагающимися параллельно плазмалемме. В *zona radiata* видны каналцы, в которых находятся макро- и микроворсинки. К внешней части *zona radiata* прилегает узкий наружный слой шириной около 0.5

мкм (хорион), имеющий по периферии высокую электронную плотность, а в основной части состоящий из отдельных рыхлых волоконцев (рис. 5а). В периферической цитоплазме ооцита имеются редко расположенные кортикальные альвеолы, гранулы желтка, многочисленные округлые и (реже) удлинённые митохондрии, везикулы гладкой и цистерны гранулярной эндоплазматической сети, а также комплексы пористых пластинок. Пористые пластинки обычно локализуются в виде концентрических образований. Гранулы желтка разноразмерные, гомогенные, всегда имеют округлую форму, иногда узкая периферическая часть гранулы более электронно-плотная (рис. 5б).

Ультраструктура сперматозоида. Сперматозоид имеет овальную головку (1.63×1.22 мкм) и жгутик, длиной в среднем 63 мкм ($n = 11$). Средняя часть на изображениях СЭМ не выражена (рис. 6а, 6б). Головка слегка уплощена на одной стороне, что не всегда выявляется и зависит от положения сперматозоида. Она окружена ядерной мембраной, не содержащей пор, и плазмалеммой. Хроматиновый материал головки плотно упакован. В центральной её части имеется углубление, достигающее до апикальной части, в котором расположены центриольный комплекс и базальная часть жгутика. Проксимальная центриоль расположена над дистальной коаксиально, она видна, как правило, в виде небольшой полоски (рис. 6в). В цитоплазме средней части на продольных срезах имеются два сечения митохондрий (рис. 6в, 6г). Аксонема жгутика состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных микротрубочек, все микротрубочки электронно-прозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика, это отчётливо выражено на поперечных срезах.

ОБСУЖДЕНИЕ

В нашей выборке *P. heptacanthus* самцы крупнее самок, а максимальная длина тела (TL) у самца с гонадами IV стадии зрелости составила 301 мм (FL 262 мм). Максимальная для этого вида TL 360 мм отмечена у самца из акватории у Гавайских о-вов (Randall, 2004). У двух других видов рода, полосатой *P. multifasciatus* и тёмно-полосой *P. barberinus* зубатых барабуль, самцы также крупнее самок (Павлов и др., 2011; Reed, Taylor, 2020). В то же время самцы мельче самок в следующих родах семейства Mullidae: *Upeneus*

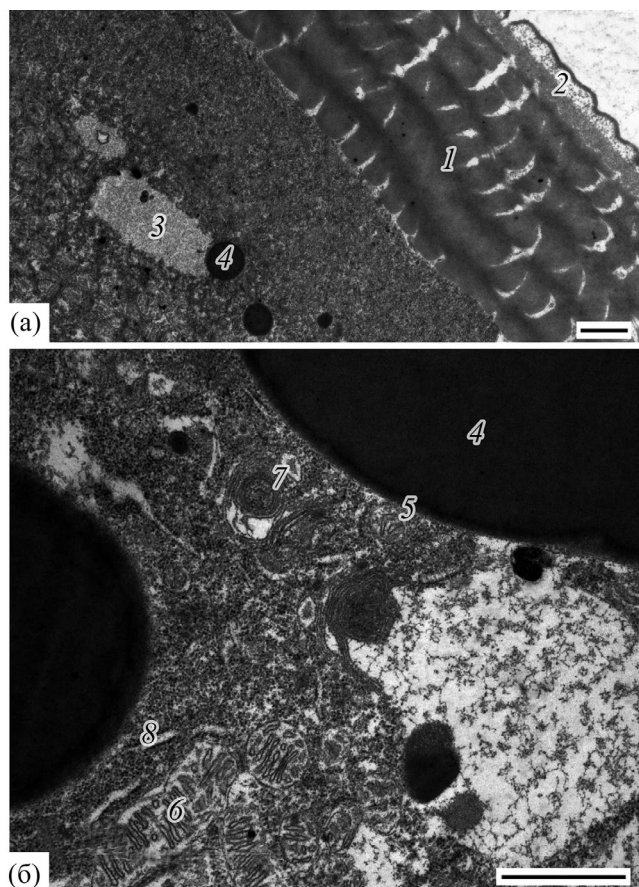


Рис. 5. Ультраструктура яйцевых оболочек (а) и цитоплазмы (б) *Parupeneus heptacanthus*: 1 – zona radiata, 2 – хорион, 3 – кортикальная альвеола, 4 – желточная гранула, 5 – электронно-плотная периферическая часть гранулы, 6 – митохондрии, 7 – пористые пластинки, 8 – гранулярная эндоплазматическая сеть. Масштаб: 1 мкм.

(İşmen, 2005, 2006; Ozvarol et al., 2010), *Mullus* (Reñones et al., 1995; Talet et al., 2016; Куцын, 2022), *Mulloidichthys* (Wahbeh, 1992; Reed, Taylor, 2020; Samejima et al., 2021). Видоспецифичность в соотношении темпа роста у самцов и самок может быть связана со стратегией размножения, с особенностями нереста и выбора нерестовых партнёров. В частности, по наблюдениям Овен (2004), в аквариуме в осеменении икры одной самки черноморской султанки *M. barbatus ponticus* принимали участие несколько самцов, в то время как представители рода *Parupeneus* размножаются парами, а самцы проявляют территориальное поведение (Sancho et al., 2000).

Соотношение длина–масса тела *P. heptacanthus* в нашей выборке у самцов соответствует правилу куба ($b \approx 3$). То же отмечено для самцов этого вида из вод у Таиланда (Yanagawa, 1994). По значениям этого коэффициента для обоих полов

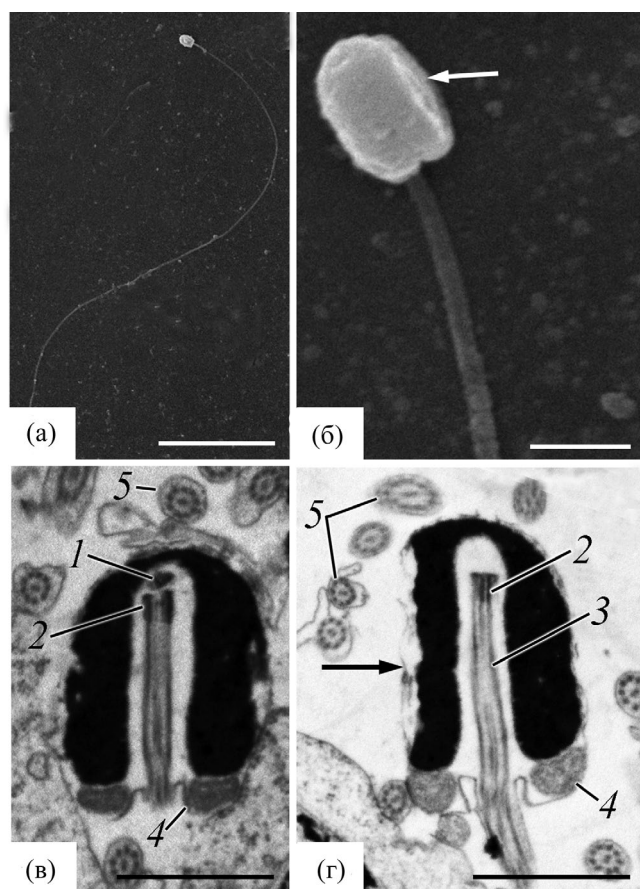


Рис. 6. Ультраструктура сперматозоидов *Parupeneus heptacanthus*: а – общий вид, б – фрагмент; в, г – продольные срезы; 1, 2 – проксимальная и дистальная центриоли соответственно; 3 – аксонема, 4 – митохондрии в средней части сперматозоида, 5 – поперечные срезы жгутиков, (→) – уплощённая сторона головки. Масштаб, мкм: а – 10; б–г – 1.

($b = 2.828$) особи нашей выборки несущественно отличаются от рыб из акваторий у американского Самоа ($b = 3.070$) (Matthews et al., 2019) и Филиппин ($b = 2.912$) (Gumanao et al., 2016).

Отмеченная нами положительная корреляция между ГСИ и ГПСИ у самок *P. heptacanthus* наблюдается также у *U. sulphureus* Бенгальского залива Индийского океана, где имеются два пика нереста (Akter et al., 2020). По мнению авторов, такая корреляция свидетельствует об активном питании рыб во время размножения и использовании пищевых компонентов в качестве ресурсов, поступающих в гепатоциты для реализации вителлогенеза половых клеток. Синхронное изменение этих показателей отмечено также у *M. barbatus* Эгейского моря (Kokokiris et al., 2014).

Средние и максимальные значения ГСИ самок *P. heptacanthus* из нашей выборки составили соответственно ~ 4 и 6%, самцов – 0.2 и 0.4%;

у этого же вида из Красного моря ГСИ самок и самцов в период размножения – 2.0 и 0.4% (Saeed et al., 2018), но из статьи неясно, приведены средние или максимальные значения. У самок *P. multifasciatus* из зал. Нячанг средние и максимальные значения ГСИ составили 2.4 и 7.9% (Павлов и др., 2011). У видов семейства Mullidae, относящихся к другим родам, значения ГСИ самок в период размножения не превышают 10% (Sabrah, El-Ganainy, 2009; El-Drawany, 2013; Kokokiris et al., 2014; Pavlov et al., 2014; Abu El-Regal, 2018; Akter et al., 2020; Samejima et al., 2021) – это свидетельствует о порционном икрометании (Макеева, 1992; Овен, 2004). Тем не менее, данные о порционной плодовитости рыб семейства Mullidae единичны: *P. heptacanthus* прибрежной акватории у г. Нячанг – 5950–15333 ооцитов (настоящее исследование); *P. multifasciatus* зал. Нячанг – 1537–26423 шт., *U. tragula* зал. Нячанг – 5915–13663 шт. (Pavlov et al., 2014); черноморская султанка – 1800–24100 шт. (Овен, 2004). Порционная плодовитость существенно зависит от размера и физиологического состояния самок, а многократное икрометание и продолжительный сезон размножения компенсируют высокую смертность пелагической икры и личинок.

Небольшая доля самок с ооцитами периода созревания свидетельствует о том, что размножение *P. heptacanthus* у южной части Центрального Вьетнама, вероятно, начинается в марте–апреле. Анализ морфологии яичников у этого же вида из Красного моря показал, что нерестовый сезон длится с февраля по июнь (Saeed et al., 2018). Другой представитель рода, *P. multifasciatus*, в зал. Нячанг размножается в течение всего года с максимальной интенсивностью с ноября по май (Павлов и др., 2011).

Анализ морфологии ооцитов *P. heptacanthus* и их распределение по диаметру в яичниках IV–V стадии зрелости характеризуют непрерывный тип оогенеза с преобладанием ооцитов младших возрастных групп и наличием клеток промежуточного размера между превителлогенными и завершившими рост вителлогенными (Götting, 1961; Овен, 2004). Такой же тип оогенеза и асинхронное развитие ооцитов отмечены у *P. multifasciatus* зал. Нячанг (Емельянова и др., 2013), *P. heptacanthus*, *P. cyclostomus* (Saeed et al., 2018) и *P. barberinus* (Reed, Taylor, 2020) Красного моря, а также у подавляющего большинства других тропических и субтропических видов семейства Mullidae (Lucano-Ramírez et al., 2006; Kokokiris et al., 2014; Емельянова и др., 2015; Reed, Taylor,

2020). Тем не менее, существует значительная межвидовая и внутривидовая вариабельность динамики оогенеза. Например, *M. surmuletus* из акватории у южного побережья Великобритании имеет короткий сезон размножения (май–июнь) и характеризуется прерывистым типом оогенеза (N'Da, Déniel, 1993). Несмотря на значительно более южное распространение, такой же тип оогенеза с двумя бимодальными группами (превителлогенные и созревающие ооциты) отмечен у *M. flavolineatus* у о-ва Окинава (Южная Япония). Такой состав ооцитов связан с коротким нерестовым сезоном (май–июль) при максимальном прогреве воды (Samejima et al., 2021). *U. tragula* в зал. Нячанг размножается в течение всего года, но у части половозрелых самок в формировании вителлогенных ооцитов наблюдаются перерывы, не связанные с сезонностью. В зал. Халонг размножение *U. tragula* полностью прекращается на протяжении зимних месяцев (Pavlov et al., 2014). Таким образом, особенности оогенеза видоспецифичны и существенно зависят от факторов среды.

Ультраструктурное исследование оболочки вителлогенного ооцита *P. heptacanthus* показало, что в ней выделяются два слоя: внутренний – широкий и сравнительно гомогенный (*zona radiata*) и внешний – узкий (по-видимому, хорион). Общая толщина оболочки (~5 мкм) в процессе созревания ооцита, очевидно, уменьшается вследствие увеличения его диаметра и растяжения оболочки в результате гидратации, что наблюдается и у других видов рыб (Matsuyama et al., 1991; Muñoz et al., 2002; Berois et al., 2011). Похожая структура оболочки овулировавших ооцитов с тонкой (~2 мкм) *zona radiata* и очень узким электронно-плотным внешним слоем (хорионом) неровной структуры (в связи с разной длиной отходящих волоконцев) отмечена у *P. multifasciatus*, *U. tragula* и *U. cf. margarethae* (= *U. heterospinus*) (Емельянова, Павлов, 2012, 2014). По мнению арабских авторов (данные СЭМ), у *P. heptacanthus* Красного моря лучистая оболочка вителлогенного ооцита толщиной 7.8 мкм состоит из шести слоёв (Saeed et al., 2018). В подписях под рисунком (Fig. 2), тем не менее, выделены *zona radiata interna* и “external lay of *zona radiata*” (очевидно, *zona radiata externa*). Последняя зона обозначена лишь на одном фрагменте рисунка (Fig. 2b), но, исходя из её толщины (~10 мкм), такой зоной не является. Очевидно, что обозначенные авторами в *zona radiata interna* “слои” представляют собой структуру оболочки

разной электронной плотности, что возможно выявить лишь при помощи ТЭМ.

Следует отметить, что иногда исследователи выделяют в оболочке ооцита *zona radiata externa*, даже если точно известно, что этот слой выполняет адгезивную функцию, например у демерсальных яиц (Giulianini, Ferrero, 2001; Huysen-truut, Adriaens, 2005), и, таким образом, является вторичной оболочкой или хорионом.

По ультраструктуре сперматозоиды *P. heptacanthus* в целом сходны с таковыми у других представителей этого рода: *P. spilurus*, *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* и *P. cyclostomus* (Gwo et al., 2004; Емельянова, Павлов, 2012; Saeed et al., 2018). Некоторые отличия касаются размерных характеристик клеток. У *P. heptacanthus* длина и ширина головки практически не отличаются от таковых у *P. spilurus* – 1.61×1.11 мкм (Gwo et al., 2004), но меньше, чем у *P. multifasciatus* и *P. barberinoides*, – 1.9×1.4 мкм (Емельянова, Павлов, 2012). Длина жгутиков сперматозоидов *P. heptacanthus* (~63 мкм) существенно больше, чем у *P. multifasciatus* и *P. barberinoides*, у которых она составляет ~50 мкм (Емельянова, Павлов, 2012). По данным арабских авторов (Saeed et al., 2018), длина жгутиков у *P. heptacanthus* и *P. cyclostomus* составляет соответственно 8.7 и 5.3 мкм. Не вызывает сомнения, что эти промеры выполнены лишь на фрагментах жгутиков.

Основываясь на сведениях о видах с исследованной ультраструктурой сперматозоидов, можно выделить следующие плезиоморфные признаки для рода *Parupeneus*: головка умеренно удлинённая, с уплощением на одной стороне, углубление в основании головки составляет ~90% её длины, центриольный комплекс и основание жгутика расположены в терминальной части углубления, центриоли коаксиальные, хотя могут быть незначительно смещены друг относительно друга, средняя часть слабо развита и на продольных срезах содержит два сечения митохондрий. В целом видовая специфика ультраструктуры сперматозоидов представителей рода *Parupeneus* остаётся неясной. Для её выявления необходим статистический анализ формы сперматозоидов, предполагающий получение большого числа изображений клеток с использованием идентичной методики СЭМ и ТЭМ. В частности, эллиптический анализ Фурье, проведённый для видов рода *Upeneus*, позволил выявить видоспецифичность в форме головки сперматозоида: головка имеет узкий апикальный

конец с разной степенью изгиба (Емельянова, Павлов, 2020).

Таким образом, впервые приведены сведения по репродуктивным характеристикам *P. heptacanthus* побережья южной части Центрального Вьетнама в период, непосредственно предшествующий размножению. Описана ультраструктура половых клеток — вителлогенных ооцитов и сперматозоидов. Эти данные могут быть использованы для последующих сравнительных работ и уточнения таксономического положения *P. heptacanthus*. Оценка динамики репродуктивных показателей вида на протяжении года в пределах широкого ареала — предмет дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны за содействие в организации работ во Вьетнаме содиректорам Приморского отделения Тропического центра Н.Л. Филичеву и Нгуен Ны Хынг. Исследования ультраструктуры клеток (СЭМ и ТЭМ) выполнены в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. Благодарим сотрудников этой лаборатории за помощь в работе. Благодарим двух анонимных рецензентов за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания Московского государственного университета CITIS № 121032300100—5 и при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, проект “Эколан Э-3.1, задача 6”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2012. Ультраструктура гамет некоторых видов семейства Mullidae Южно-Китайского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 52. № 6. С. 701–707.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2014. Ультраструктура гамет двух видов рода *Upeneus* (Mullidae) Южно-Китайского моря // *Там же*. Т. 54. № 3. С. 352–358. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030023>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2020. Морфология сперматозоидов рыб семейства Mullidae: *Upeneus sulphureus* // *Там же*. Т. 60. № 1. С. 74–81. <https://doi.org/10.31857/S004287522001004X>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2013. Некоторые данные по состоянию гонад полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) залива Нячанг Южно-Китайского моря // *Там же*. Т. 53. № 5. С. 603–612. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050032>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2015. Состояние гонад, подвижность сперматозоидов и начальные стадии эмбрионального развития *Upeneus tragula* (Mullidae) // *Там же*. Т. 55. № 2. С. 196–206. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020071>
- Куцын Д.Н. 2022. Возраст, рост, созревание и смертность султанки *Mullus barbatus* (Mullidae) Крыма, Чёрное море // *Там же*. Т. 62. № 2. С. 188–197. <https://doi.org/10.31857/S0042875222010088>
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 2009. Об унификации расчёта коэффициента упитанности у лососевых рыб // *Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера”*. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 376–380 (<http://www.krc.karelia.ru/publ.php?plang=r&id=7222>. Version 08/2023).
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2011. Размножение и начальное развитие полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51. № 5. С. 628–641.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Уикли Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.
- Abu El-Regal M.A. 2018. Reproductive biology of the yellow-striped goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Lacepède, 1801) (Perciformes: Mullidae) in the Red Sea, Egypt // *Egypt. J. Aquat. Biol. Fish.* V. 22. № 4. P. 233–247. <https://doi.org/10.21608/ejabf.2018.17159>
- Akter M., Sharifuzzaman S.M., Shan X., Rashed-Un-Nabi Md. 2020. Reproduction, growth, mortality and yield of the goatfish *Upeneus sulphureus* in Northern Bay of Bengal, Bangladesh // *J. Ichthyol.* V. 60. № 3. P. 441–452. <https://doi.org/10.1134/S0032945220030017>
- Berois N., Arezo M.J., Papa N.G. 2011. Gamete interactions in teleost fish: the egg envelope. Basic studies and perspectives as environmental biomonitor // *Biol. Res.* V. 44. № 2. P. 119–124. <https://doi.org/10.4067/S0716-97602011000200002>
- Bogorodsky S.V., Randall J.E., Golani D. 2011. Four new records of shore fishes for the Red Sea, with notes on *Parupeneus heptacanthus* and *Diodon liturosus* // *Zootaxa*. V. 3057. № 1. P. 49–60. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3057.1.2>
- Echreshavi S., Esmaeili H.R., Al Jufaili S.M. 2022. Goatfishes of the world: an updated list of taxonomy, distribution and conservation status (Teleostei: Mullidae) // *FishTaxa*. № 23. P. 1–29 (<https://fishtaxa.com/article-view/?id=58>. Version 08/2023).

- El-Drawany M.A. 2013. Age, growth and reproduction of the gold band goatfish, *Upeneus moluccensis* off the Elkhoms coast of Libya // Delta J. Sci. V. 36. № 2. P. 1–5. <https://doi.org/10.21608/djs.2013.139578>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2023).
- Gell F.R., Whittington M.W. 2002. Diversity of fishes in seagrass beds in the Quirimba Archipelago, northern Mozambique // Mar. Freshw. Res. V. 53. № 2. P. 115–121. <https://doi.org/10.1071/MF01125>
- Giulianini P.G., Ferrero E.A. 2001. Ultrastructural aspects of the ovarian follicle and egg envelope of the sea-grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* (Osteichthyes, Gobiidae) // Ital. J. Zool. V. 68. № 1. P. 29–37. <https://doi.org/10.1080/11250000109356380>
- Götting K.J. 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen // Helgoländ. Wiss. Meeresunters. V. 8. № 1. P. 1–41. <https://doi.org/10.1007/BF01609945>
- Gumanao G.S., Saceda-Cardoza M.M., Mueller B., Bos A.R. 2016. Length–weight and length–length relationships of 139 Indo-Pacific fish species (Teleostei) from the Davao Gulf, Philippines // J. Appl. Ichthyol. V. 33. № 2. P. 377–385. <https://doi.org/10.1111/jai.12993>
- Gwo J.-C., Yang W.-T., Kuo M.-C. et al. 2004. Spermatzoal ultrastructures of two marine perciform teleost fishes, the goatfish, *Paraupeneus spilurus* (Mullidae) and the rabbit fish, *Siganus fuscescens* (Siganidae) from Taiwan // Tissue Cell. V. 36. № 1. P. 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2003.10.001>
- Huysentruyt F., Adriaens D. 2005. Adhesive structures in the eggs of *Corydoras aeneus* (Gill, 1858; Callichthyidae) // J. Fish Biol. V. 66. № 3. P. 871–876. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00647.x>
- İşmen A. 2005. Age, growth and reproduction of the goldband goatfish, *Upeneus moluccensis* (Bleeker, 1855), in İskenderun Bay, the Eastern Mediterranean // Turk. J. Zool. V. 29. № 4. P. 301–309 (<https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol29/iss4/3>. Version 08/2023).
- İşmen A. 2006. Growth and reproduction of por's goatfish (*Upeneus pori* Ben-Tuvia & Golani, 1989) in İskenderun Bay, the eastern Mediterranean // Ibid. V. 30. № 1. P. 91–98 (<https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol30/iss1/12>. Version 08/2023).
- Ketabi R., Esmaeili H.R., Echreshavi S., Jamili S. 2017. A note on the cinnabar goatfish, *Parupeneus heptacanthus* (Lacepède, 1802) from northern parts of the Persian Gulf and the Makran Sea (Teleostei: Mullidae) // FishTaxa. V. 2. № 4. P. 195–200 (<https://fishtaxa.com/article-view/?id=9>. Version 08/2023).
- Kokokiris L., Stamoulis A., Monokrousos N., Doulgeraki S. 2014. Oocytes development, maturity classification, maturity size and spawning season of the red mullet (*Mullus barbatus barbatus* Linnaeus, 1758) // J. Appl. Ichthyol. № 30. № 1. P. 20–27. <https://doi.org/10.1111/jai.12292>
- Lucano-Ramírez G., Ruiz-Ramírez S., Rojo-Vázquez J.A. 2006. Composición portallas y ciclo reproductivo de *Pseudupeneus grandisquamis* (Pisces: Mullidae) en el Pacífico central Mexicano // Rev. Biol. Trop. V. 54. № 1. P. 195–207. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i1.13996>
- Matsuyama M., Nagahama Y., Matsuura S. 1991. Observation on ovarian follicle ultrastructure in the marine teleost, *Pagrus major*, during vitellogenesis and oocyte maturation // Aquaculture. V. 92. P. 67–82. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90009-V](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90009-V)
- Matthews T., Ochavillo D., Felise S. et al. 2019. Length-weight relationships for 71 reef and bottomfish species from Tutuila and Aunu'u, American Samoa // PIFSC Admin. Rept. H-19-03. 9 p. <https://doi.org/10.25923/r3wq-ax31>
- Muda O., Isa M.M., Vinh C.T. et al. 2001. Fish taxonomic studies in the South China Sea, Area IV: Vietnamese waters // Proc. 4th Techn. Seminar on marine fishery resources survey in the South China Sea, Area IV: Vietnamese waters. Bangkok: Secretariat, SEAFDEC. P. 41–54 (<http://hdl.handle.net/20.500.12066/4368>. Version 08/2023).
- Muñoz M., Casadevall M., Bonet S. 2002. Gametogenesis of *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Teleostei, Scorpaenidae) // Sarsia. V. 87. № 2. P. 119–127. <https://doi.org/10.1080/003648202320205193>
- Myers R.F. 1999. Micronesian reef fishes: a comprehensive guide to the coral reef fishes of Micronesia. Barrigada, Guam: Coral Graphics, 330 p.
- N'Da K., Déniel C. 1993. Sexual cycle and seasonal changes in the ovary of the red mullet, *Mullus surmuletus*, from the southern coast of Brittany // J. Fish Biol. V. 43. № 2. P. 229–244. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00425.x>
- Nguyen L.V., Mai D.X. 2020. Reef fish fauna in the coastal waters of Vietnam // Mar. Biodivers. V. 50. № 6. Article 100. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01131-2>
- Ozvarol Z.A.B., Balci B.A., Tasli M.G.A. et al. 2010. Age, growth and reproduction of goldband goatfish (*Upeneus moluccensis* Bleeker (1855)) from the Gulf of Antalya (Turkey) // J. Anim. Vet. Adv. V. 9. № 5. P. 939–945. <https://doi.org/10.3923/javaa.2010.939.945>
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Luong Thi Bich Thuan, Vo Thi Ha. 2014. Reproduction of freckled goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the coastal zone of Vietnam // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 893–904. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100129>
- Randall J.E. 2001. Mullidae. Goatfishes (surmullets) // The living marine resources of the western Central Pacific. V. 5. Bony fishes. Pt. 3. (Menidae to Pomacentridae). Rome: FAO. P. 3175–3200.
- Randall J.E. 2004. Revision of the goatfish genus *Parupeneus* (Perciformes: Mullidae), with descriptions of two new species // Indo-Pac. Fish. V. 36. 64 p.

- Randall J.E., Heemstra E. 2009. Three new goatfishes of the genus *Parupeneus* from the western Indian Ocean, with resurrection of *P. seychellensis* // *Smithiana Bull.* № 10. P. 37–50.
- Randall J.E., King D.R. 2009. *Parupeneus fraserorum*, a new species of goatfish (Perciformes: Mullidae) from South Africa and Madagascar // *Ibid.* № 10. P. 23–29.
- Reed E.M., Taylor B.M. 2020. Life history of two data-poor but commercially valuable tropical reef fishes, *Parupeneus barberinus* and *Mulloidichthys flavolineatus*, from the Saipan fishery, Northern Mariana Islands // *Mar. Freshw. Res.* V. 72. № 3. P. 383–397.
<https://doi.org/10.1071/MF20049>
- Reñones O., Massutí E., Morales-Nin B. 1995. Life history of the red mullet *Mullus surmuletus* from the bottom-trawl fishery on the Island of Majorca (north-west Mediterranean) // *Mar. Biol.* V. 123. № 3. P. 411–419.
<https://doi.org/10.1007/BF00349219>
- Sabrah M.M., El-Ganainy A.A. 2009. Observation on biological traits of striped goatfish (*Upeneus vittatus*) and freckled goatfish (*Upeneus tragula*) from the Gulf of Suez, Egypt // *World J. Fish Mar. Sci.* V. 1. № 2. P. 121–128.
- Saeed A.A.R., Moharram S.G., Al-Abbasi F.A. 2018. Comparative gametogenesis and biochemical differentiation of goatfish (*Parupeneus heptacanthus* and *Parupeneus cyclostomus*) from Red Sea // *Russ. J. Mar. Biol.* V. 44. № 2. P. 141–148.
<https://doi.org/10.1134/S1063074018020086>
- Samejima S., Uehara M., Tachihara K. 2021. Life-history traits of a widely distributed coral reef fish, *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae), Okinawa Island, southern Japan // *Environ. Biol. Fish.* V. 104. № 12. P. 1559–1574.
<https://doi.org/10.1007/s10641-021-01168-7>
- Sancho G., Solow A.R., Lobel P.S. 2000. Environmental influences on the diel timing of spawning in coral reef fishes // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 206. P. 193–212.
<https://doi.org/10.3354/meps206193>
- Sparre P., Venema C.S. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Pt. I: Manual // *FAO Fish. Tech. Pap. Rev.* № 306/1. Rev. 2. 407 p.
- Talet L.B., Talet A.B., Boutiba Z. 2016. Population dynamic parameters of the red mullet *Mullus barbatus* (Mullidae) in the Arzew Gulf, Algeria // *Int. J. Aquat. Biol.* V. 4. № 1. P. 1–10.
<https://doi.org/10.22034/ijab.v4i1.116>
- Uiblein F. 2007. Goatfishes (Mullidae) as indicators in tropical and temperate coastal habitat monitoring and management // *Mar. Biol. Res.* V. 3. № 5. P. 275–288.
<https://doi.org/10.1080/17451000701687129>
- Uiblein F. 2021. Taxonomic review of the “*posteli*-species group” of goatfishes (genus *Parupeneus*, Mullidae), with description of a new species from the northern Red Sea // *Cybum.* V. 45. № 1. P. 63–77.
<https://doi.org/10.26028/cybum/2021-451-008>
- Uiblein F., Hoang T.A., Gledhill D. 2017. Redescription and new records of Jansen’s goatfish, *Parupeneus janseni* (Mullidae), from the Western Pacific and Eastern Indian Ocean // *Zootaxa.* V. 4344. № 3. P. 541–559.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4344.3.6>
- Wahbeh M.I. 1992. Aspects of the reproduction biology and growth of two species of goatfish (Mullidae) from Aqaba, Red Sea // *Seckenberg. Marit.* V. 22. № 3–6. P. 255–264.
- Yanagawa H. 1994. Length weight relationship of Gulf of Thailand fishes // *Naga, ICLARM Q.* V. 17. № 4. P. 48–52.

REPRODUCTIVE PARAMETERS AND SEX CELL ULTRASTRUCTURE IN CINNABAR GOATFISH *PARUPENEUS HEPTACANTHUS* (MULLIDAE) FROM THE COASTAL ZONE OF NHA TRANG (VIETNAM)

N. G. Emel'yanova¹, D. A. Pavlov^{1, *}, and Dinh Thi Hai Yen²

¹Moscow State University, Moscow, Russia

²Coastal Branch of Joint Vietnam—Russia Tropical Science and Technology Research Center,
Nha Trang, Vietnam

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

The size composition of the fish, gonadal condition, and oocyte and spermatozoon ultrastructure are studied in *Parupeneus heptacanthus* from the coastal zone of Nha Trang (southern Central Vietnam). The males are larger than the females, and the body length—body weight relationship is significantly different in the representatives of both sexes. Based on ovarian condition, oogenesis is continuous. Average batch fecundity is 11 056 oocytes. The egg envelope in the end of vitellogenesis (~300 µm in diameter) includes zona radiata 5.0 µm in width and chorion (0.5 µm). Based on spermatozoon head ultrastructure, the species is similar to other species of the genus *Parupeneus*, but the flagellum is substantially longer reaching on average 63 µm.

Keywords: *Parupeneus heptacanthus*, fecundity, oocytes, spermatozoa, ultrastructure, southern Central Vietnam.

УДК 57.022.591.131.1.591.185.31.597.551.2

ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ПИЩЕВЫХ ХИМИЧЕСКИХ АТТРАКТАНТОВ ДЛЯ САЗАНА *CYPRINUS CARPIO* (CYPRINIDAE) В УСЛОВИЯХ ПРИРОДНОГО ВОДОЁМА

© 2024 г. А. О. Касумян¹, *, К. В. Кузищин¹, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 11.09.2023 г.

После доработки 18.09.2023 г.

Принята к публикации 04.10.2023 г.

Приведены результаты полевых экспериментов по оценке эффективности химических аттрактантов для лова сазана *Cyprinus carpio* удобными донными орудиями лова (карповый монтаж с бойлами и макушанка) в естественном водоёме (р. Ахтуба) 19.06–05.09.2018 г. Использованы насадки: подсолнечный шрот и бойлы “Клубника”, “Слива”, “Тутти-фрутти”, “Сладкая кукуруза” и “Мидия”. Через 2–3 сут после начала внесения прикормки (подсолнечный шрот, зёрна кукурузы и пшеницы, глина в соотношении 1 : 1 : 1 : 5) количество сазана на полигоне и его улов повысились и через неделю достигли уровня, остававшегося стабильным до завершения исследования. Всего выловлено 1048 сазанов массой тела 2–14 кг, средний суточный улов составил 7.23 ± 2.13 экз. Уловы при использовании подсолнечного шрота не менялись на протяжении всего исследования (13–15% суммарного вылова), динамика уловов донками с бойлами с разными ароматизаторами различалась. С применением бойлов “Мидия” в начале исследования поймано большинство рыб, затем уловы стали снижаться и прекратились. Но начали повышаться уловы донками с бойлами “Сладкая кукуруза”, достигнув 70–75% вылова в период массового появления на водоёме рыболовов-любителей, использующих зерновые прикормки. Уловы при использовании бойлов с фруктово-ягодными ароматизаторами оставались невысокими. Рыбы, выловленные с применением разных насадок, по размерам не различались. Результаты подтверждают сведения из литературы о важной роли хеморецепции в поведении сазана. Привлечение рыб к месту лова предположительно обеспечивали запаховые вещества приманки, тогда как уловы зависели от запаховых, вкусовых и текстурных качеств насадок. Меняющаяся эффективность пищевых аттрактантов (летний сезон) указывает на пластичность хемосенсорно регулируемых предпочтений рыб.

Ключевые слова: аттрактанты, ароматизаторы, приманки, насадки, бойлы, пищевое поведение, обоняние, вкус, хеморецепция, карповые рыбы.

DOI: 10.31857/S0042875224040128 EDN: EXGPBW

Сведения о хемосенсорных системах рыб (обонятельной, вкусовой и общем химическом чувстве) получены в подавляющем числе случаев в лабораторных условиях с использованием морфологических, электрофизиологических, иммунологических, молекулярно-генетических, поведенческих и других экспериментальных методов и подходов. Такие исследования позволили выяснить структурную организацию, базовые функциональные характеристики и специализацию хемосенсорных систем, темпы их онтогенетического развития, зависимость от внешних факторов и особенности реагирования рыб на химические стимулы различной природы. Лабораторные исследования дали возможность оценить роль

хеморецепции в поведении, коммуникации и миграциях рыб (Kasumyan, 2004; Hamdani, Døving, 2007; Burnard et al., 2008; Caprio, Derby, 2008; Lastein et al., 2015; Morais, 2017; Korsching, 2020; da Silva et al., 2021).

Специфика лабораторных экспериментов предполагает регистрацию ответов рыб на предъявляемые стимулы в строго контролируемых условиях. Однако в природных водоёмах реакции рыб на действующие раздражители протекают на сложном и постоянно меняющемся многофакторном фоне, влияние которого на результирующий ответ рыб трудно прогнозируем. Имитировать эту особенность природной обстановки в искусственных условиях затруднительно, и поэ-

тому такие эксперименты выполняют редко, хотя их результаты важны для понимания поведения рыб (Павлов и др., 1997; Pavlov et al., 2000).

Другим путём получения необходимых сведений являются полевые эксперименты, в которых действие стимулов на рыб исследуют непосредственно в природных водоёмах. Для изучения ориентации и поискового поведения акул, вызванного пищевыми запахами и другими химическими раздражителями, выполнены эксперименты в отгороженных от океана крупных лагунах коралловых островов (Gilbert, Springer, 1963; Hobson, 1963). Для определения скорости и дальности распространения пищевых запахов и дистанции поиска рыбами их источника эксперименты проведены в море, в том числе на больших глубинах (Wilson, Smith, 1984; Stoner, 2004). Наблюдения за перемещениями мигрирующих лососей вблизи устьев нерестовых рек позволили обнаружить важные особенности ориентации рыб, проявляющих хоминг (Døving et al., 1985; Tanaka et al., 2001; Ueda, 2016). В речных условиях исследовали распространение феромона тревоги и реакцию рыб на него (Mathis, 2009). Аверсивное действие на рыб другого химического сигнала опасности — алломона тревоги мраморной соеи *Pardachirus marmoratus* — изучали в прибрежной зоне тропических морей с использованием крючковых орудий лова (Clark, 1983). Аттрактивное действие искусственных насадок, содержащих различные химические компоненты, выясняли с использованием промышленных ярусов, установленных в местах промысла (Sutterlin et al., 1982; Løkkeborg et al., 1989). Для оценки эффективности природных вкусовых детеррентов, накапливаемых водными животными для защиты от рыб, выполнены эксперименты в биотопах с высокой плотностью рыбного населения — в мангровых зарослях и на коралловых рифах (Bobzin, Faulkner, 1992; Wilson et al., 1999; Kubanek et al., 2000). Особенностью этих и других трудоёмких полевых экспериментов является сочетание многих одновременно действующих внешних факторов и слабое или почти полное отсутствие возможности их контролировать. Как следствие, это приводит к низкой воспроизводимости и сложностям при интерпретации получаемых данных. Несмотря на очевидные методические недостатки, результаты полевых испытаний крайне востребованы, поскольку они важны для верификации выводов и заключений, формулируемых на основании лабораторных исследований.

Карп (одомашненная форма сазана *Cyprinus carpio*) относится к традиционным объектам экспериментальных исследований в области хеморецепции рыб. На примере карпа изучали обонятельные и вкусовые спектры, уровень чувствительности и скорость адаптации к различным стимулам, способность рыб различать близкие по структуре вещества, функцию мозговых центров и многие другие характеристики хемосенсорных систем (Marui et al., 1983; Yoshii, Kurihara, 1983; Irvine, Sorensen, 1993; Kasumyan, Marusov, 2005; Satou et al., 2005, 2006; Chervova, Lapshin, 2010; Wood, Azócar, 2013; Kirino et al., 2013; Девицина, Головкина, 2020). С использованием поведенческих тестов выяснены запаховые и вкусовые предпочтения и стереотипы реагирования карпа на различные вещества, влияние абиотических факторов и состояния рыб на их восприимчивость к хемосенсорным стимулам (Saglio, Blanc, 1983; Кружалов, 1986; Лебедева, Головкина, 1988; Касумян, Пономарев, 1990; Saglio et al., 1990; Касумян, Морси, 1996; Callan, Sanderson, 2003; Kasumyan, Marusov, 2005; Касумян и др., 2009; Касумян, Сидоров, 2010; Касумян, 2012).

Сведения о проявляемых в водоёмах реакциях сазана на химические раздражители крайне малочисленны (Lim, Sorensen, 2012; Carl et al., 2016). Вопрос, в какой мере результаты лабораторных исследований роли хеморецепции в пищевом поведении карпа соотносятся с хемосенсорно обусловленным поведением сазана в природных условиях, остаётся невыясненным. Цель настоящей работы — оценить эффективность различных пищевых хемосенсорных аттрактантов для сазана по результатам длительных полевых испытаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проведены 19.06–05.09.2018 г. на полигоне, расположенном на левом берегу р. Ахтуба в 150 км выше по течению от верхней границы дельты р. Волга (Харабалинский р-н, Астраханская обл.) и по своим параметрам соответствующим участкам реки выше и ниже по течению (рис. 1) (Николаев, 1962).

Полигон. Река в месте расположения полигона представляет собой плёс шириной 360 м (в межень 190–420 м), верхним краем примыкающий к русловой яме (глубина >20 м). Прибрежные заросли высшей водной растительности на полигоне и на удалении не менее 5 км вверх и вниз по течению отсутствуют. Речное

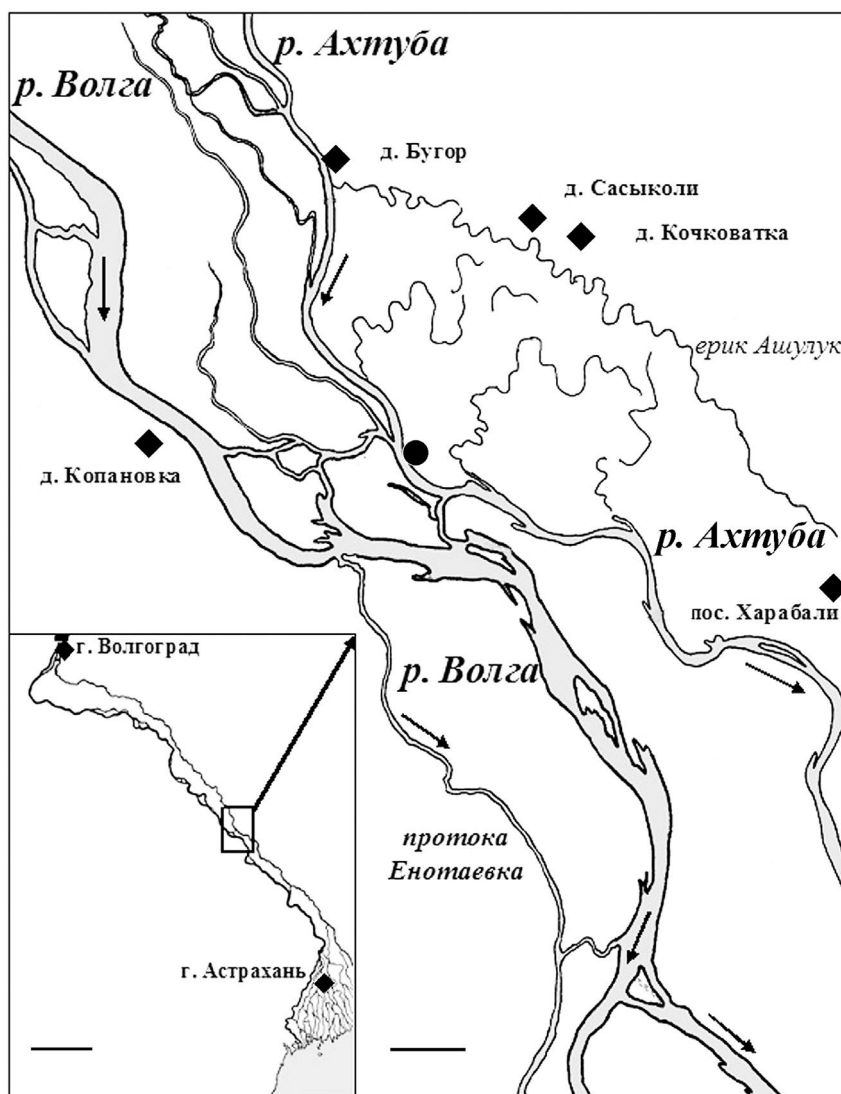


Рис. 1. Карта-схема района работ: (●) — местоположение полигона на левом берегу р. Ахтуба, (→) — направление течения, (◆) — населённые пункты. Масштаб, км: основная карта — 30, выноска — 3.

ложе имеет резкий уклон, на удалении 35–40 м от левого берега глубина составляет 6.0–6.5 м, далее профиль ложа остаётся неизменным на протяжении ~ 30–35 м, образуя “полку”. Затем глубина постепенно нарастает, на середине реки она составляет 7.5 м и постепенно уменьшается в направлении противоположного пологого берега (рис. 2). Профиль ложа реки определяли с применением эхолотов Lowrance Gen3 Carbon (“Navico Inc.”, США) и Hummingbird HDSI (“Hummingbird Electronics Inc.”, Австралия), имеющих функцию картплоттера — построения двумерного изображения донного рельефа. Дно глинисто-песчаное, с большой долей песка у обоих берегов и резким преобладанием глины на глубинах ≥ 2 м. Скорость течения воды сни-

жалась с 0.6 м/с в конце июня до 0.4 м/с в середине июля и до начала сентября.

Полигон имел форму прямоугольника размером 80×30 м, располагался в границах “полки” реки и был обозначен сигнальными якорными буями для предотвращения прохождения через него моторных лодок. Судовой ход был удалён не менее чем на 30 м от границы полигона в сторону стрежня реки. В течение всего светлого времени суток на участке реки, где располагался полигон, движение маломерных судов было интенсивным (до 20–30 судов в час, мощность двигателей до 220 л.с., скорость 30–50 км/ч). Крупнотоннажные речные суда с большой осадкой по реке не проходили.

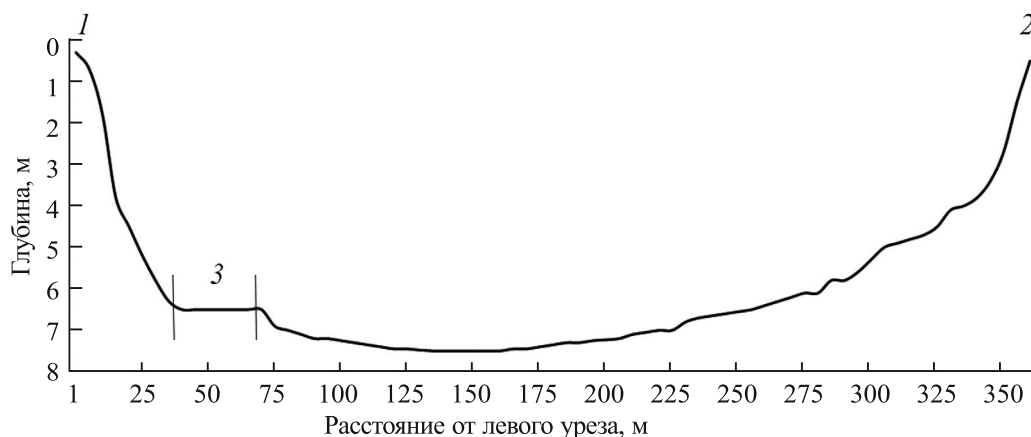


Рис. 2. Профиль ложа р. Ахтуба на участке расположения полигона: 1, 2 — соответственно левый и правый берег, 3 — “полка”.

Глубина и ложе полигона одинаковы по всей площади, коряги и иные крупные объекты на дне отсутствовали. В пределах полигона до полудня регистрировали температуру воды на глубине 0.8 (ежедневно) и 5 м (еженедельно) по показаниям температурных датчиков эхолотов.

Для мониторинга встречаемости рыб ежедневно в светлое время суток проводили гидроакустическое обследование акватории полигона и прилегающих к нему участков реки с применением эхолотов, установленных на катере Alumacraft Competitor 175 (“Alumacraft Boat Co”, США) (длина 5.4 м) или Crestliner Raptor 180 (“Brunswick”, США) (длина 5.2 м), движущемся по определённой траектории со скоростью 3–4 км/ч при 800 об/мин двигателя (рис. 3). При такой скорости уровень шума от мотора минимален. Функция бокового сканирования эхолотов позволяла обнаруживать рыб в полосе 20 м по обе стороны от катера. Присутствие сазана определяли по овальным контрастно-белым крупным эхо-отметкам на мониторе эхолота, хорошо отличимым от эхо-отметок других рыб согласно предварительно выполненным авторами калибровкам.

Приманка. Для привлечения сазана к полигону использовали прикормочные ядра-приманки, изготовленные из глиняно-зерновой смеси, состоявшей из зёрен кукурузы и пшеницы, подсолнечного шрота (= жмых или макуха) и сырой красной карьерной глины в объёмном соотношении 1 : 1 : 1 : 5 (рис. 4а). Кукурузу предварительно варили в течение 1 ч, пшеницу замачивали в речной воде (1 : 1) и использовали на третий день после выдерживания при температуре 20–25°C и появления характерного запаха брожения. Прессованный подсолнечный шрот

размачивали в речной воде 5–10 мин. Готовые компоненты перемешивали, затем к 150–170 кг смеси добавляли 5 л концентрата свекольной патоки (= меласса). Смесь вновь тщательно перемешивали и формировали 80–90 ядер-приманок диаметром ~ 15 см и массой 1.5–2.0 кг каждое. После подсушивания на воздухе в течение 3–4 ч ядра-приманки сбрасывали с борта катера, равномерно распределяя их по всей площади полигона. Ядра-приманки вносили ежедневно в 14:00–15:00 начиная с 23.06.2018 г. Компоненты смеси хранили при температуре ≤ 10°C.

Орудия лова. Сазана ловили забрасываемыми с берега донками: самодельными макушанками (местное название) и донками с карповым монтажом для бойлов (рис. 4б, 4в). В обоих типах донков использовали леску Berkley Trilene XL Smooth Casting (“Berkley”, США) диаметром 0.45 мм. Макушанка представляла собой снасть с жёстко закреплённым кубиком (длина ребра 5 см) прессованного подсолнечного шрота и одним рыболовным крючком с круглым цевьём № 10 или 12 (по отечественной классификации). Донку с карповым монтажом оснащали одним бойлом (диаметр 2.2–2.4 см) из пшеничного теста с ароматизатором и одним крючком с такими же цевьём и размером, что и в макушанке. Для лова применяли бойлы с популярными среди рыболовов-любителей фруктово-ягодными ароматизаторами — “Клубника” (содержит этилбутират, *цис*-3-гексенол, этилкапроат, фуранеол, этилацетат, диметилсульфид¹), “Тутти-фрутти” (мультифруктовая, с ароматом ананаса, груши, персика и дыни; содержит гуммиарабик E414,

¹ Здесь и далее информация о составе приведена на основе сведений, указанных производителем на упаковке бойлов.

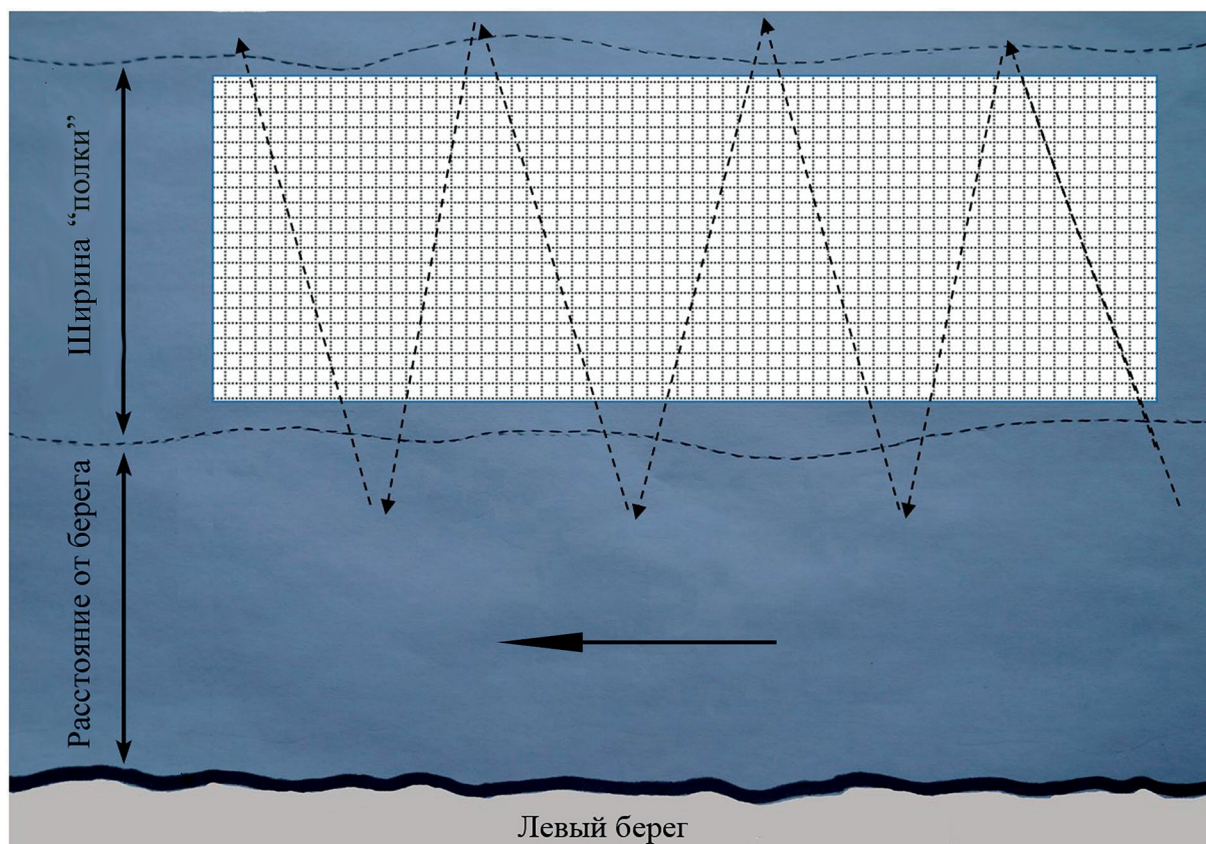


Рис. 3. Границы полигона (■) и «полки» (---) в реке р. Ахтуба: (---▶) — траектория гидроакустической съёмки, (←) — направление течения.

пропиленгликоль E1520, 3-метил-1-бутилацетат, β -пинен, β -мирцен, гексилацетат, 3-метилбутилбутират, 3,7-диметил-2,6-октадиеналь [E], 3,7-диметил-2,6-октадиен-1-ил ацетат (Z), этил-2,4-декадиеноат, деканаль, ацетат 3,7-диметил-1,6-октадиен-3-ола, этил-2-деценоат, лимонен и другие) и «Слива» (содержит 3-метил-1-бутилацетат, β -пинен, β -мирцен, гексилацетат, 3-метилбутилбутират, 3,7-диметил-2,6-октадиеналь [E], 3,7-диметил-2,6-октадиен-1-ил ацетат (Z), этил-2,4-декадиеноат, этилванилин), а также бойлы с компонентами животного происхождения — «Мидия» (содержит порошок из лиофилизата мяса мидии *Mytilus edulis*) и бойлы с зерновыми материалами — «Сладкая кукуруза» (содержит сахарозу в количестве 10 г на 100 г бойла и дроблёные зёрна кукурузы размером частиц ~ 1 мм). Все бойлы, а также прессованный подсолнечный шрот и концентрат свекольной патоки предоставлены производителем — ООО «Фирма Миненко» (г. Краснодар, Россия). Бойлы относились к одной партии, до использования их хранили в герметичной полиэтиленовой упаковке при температуре 4°C.

Лов проводили круглосуточно на протяжении 71 сут (27.06–05.09.2018 г.) 10 донными удобными снастями одновременно — пятью макушанками и пятью снаряжёнными бойлами пяти разных типов донками. Донки забрасывали таким образом, чтобы их оснастка попадала в зону, в которую вносили ядра-приманки. Оснастки разных донков в зоне лова распределяли случайным образом и с интервалом 3–4 м между ними. Расположение донков сохраняли постоянным в течение всего периода работы. О поклевках сигнализировали звуковые и световые индикаторы Radar Solar Strike Indicator («JRC-PureFishing Inc.», Великобритания). Дату и время поимки сазана, массу тела, орудие лова и тип насадки (для бойлов), а также погодные и другие внешние условия (уровень и цветение воды) регистрировали в журнале наблюдений. Пойманного сазана снимали с крючка, а снасть оснащали свежей насадкой того же типа и забрасывали в реку. При отсутствии поклёвок снасти проверяли с частотой 1 раз каждые 2–3 ч вне зависимости от времени суток, в случае необходимости насадку заменяли свежей. Лов на протяжении всего периода исследований проводил один и тот же оператор. При-

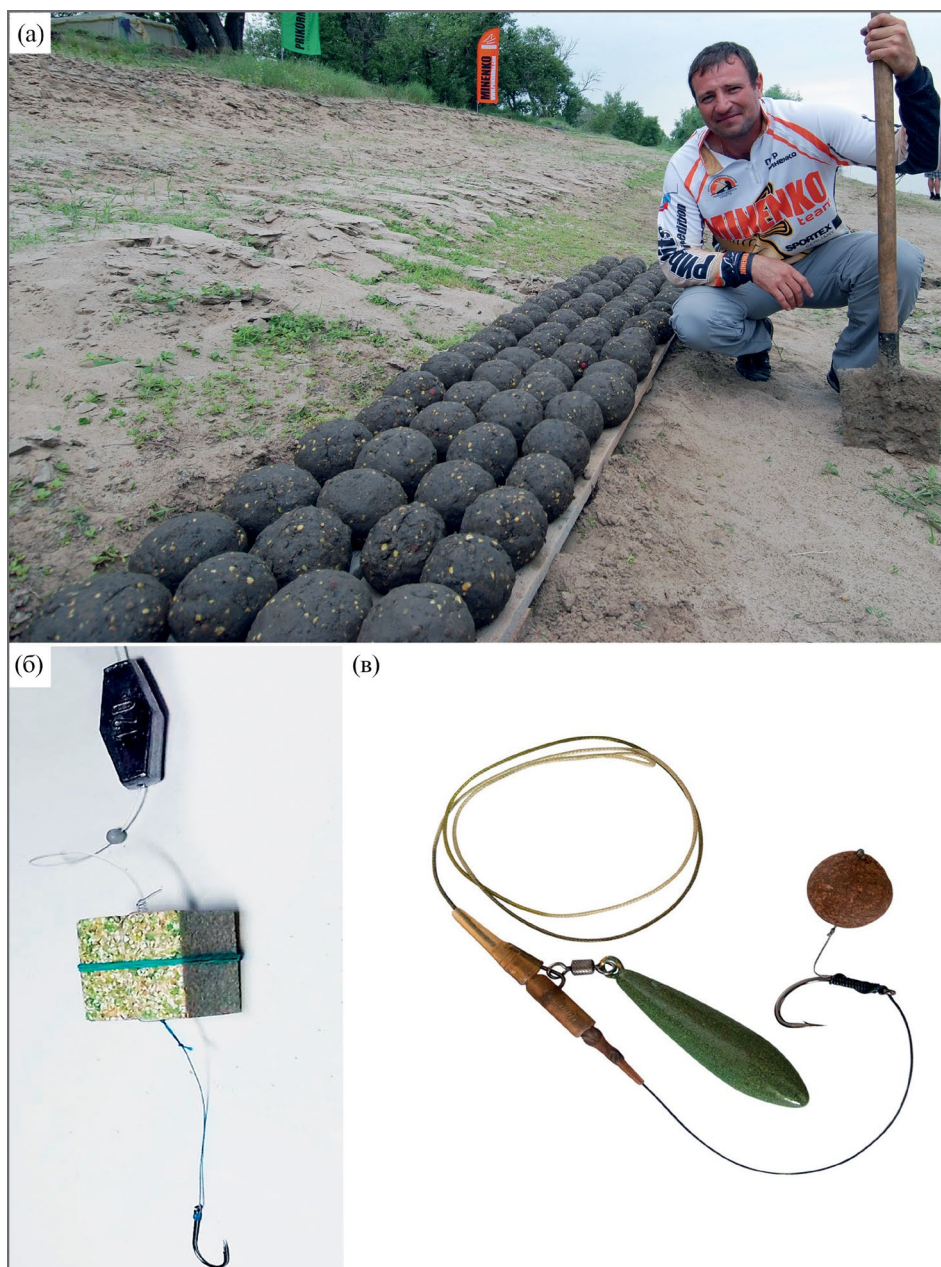


Рис. 4. Прикормочные ядра-приманки из глиняно-зерновой смеси (а); донки: б — макушанка, в — с карповым монтажом для бойлов.

лов рыб (серебряного карася *Carassius gibelio*, синца *Ballerus ballerus*, густеры *Blicca bjoerkna*, леща *Abramis brama* и некоторых других видов) не регистрировали². После взвешивания большинство рыб отпущено в реку вблизи полигона.

Материал обработан методами стандартного унивариантного анализа, для сравнения рядов данных использовали непараметрический *U*-критерий Манна–Уитни, корреляционные

связи между переменными определяли по рассчитанным коэффициентам корреляции Пирсона с применением программы Statistica, для построения диаграмм использовали программу Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологический режим. В начале периода работ дневная температура воды в реке быстро повышалась и в первой половине июля достигла максимальных значений — 26.7°C. С конца второй декады июля температура очень медленно

² Чаще других вылавливали серебряного карася, в начале июля до 50 экз/сут суммарно всеми орудиями лова.

понижалась и к концу периода работ составляла чуть менее 25°C. Разница температуры воды на глубинах 0.8 и 5.0 м составляла не более 0.2°C во второй половине дня при максимальной дневной температуре воздуха и не различалась в ранние рассветные часы. Уровень воды в реке быстро и монотонно снижался до середины июля, перепад уровня за первые 3 нед. наблюдений составил > 150 см (рис. 5). С середины июля наступила летняя межень, когда уровень воды менялся незначительно, не более чем на 2–3 см в отдельные дни. Изменения уровня в р. Ахтуба обусловлены работой Волгоградской ГЭС. В период исследований состояние воды в реке оставалось примерно сходным, за исключением последней недели июля, когда наблюдалась вспышка численности фитопланктона, особенно в непроточных затонах и у берега (по визуальным оценкам).

Гидроакустический мониторинг. На полигоне и прилегающих участках реки 09–23.06.2018 г., когда глиняно-зерновые ядра-приманки ещё не вносили, эхолотами ежедневно регистрировали небольшие скопления мелких рыб, по-видимому, серебряного карася, густеры, синца, леща и плотвы *Rutilus rutilus* на глубине < 4 м, а также единичных особей судака *Sander lucioperca* на глубине 5–6 м. Сазаны с 19 по 25 июня отмечены только дважды (19 и 22 июня) – не более чем по 2–3 экз. на глубине 4–5 м. Утром 26 июня, т.е. на третий день после начала ежедневных внесений ядер-приманок, на полигоне обнаружено 10 групп сазана небольшого размера (масса тела ~ 2–3 кг) по 6–10 экз. в каждой, а также шесть одиночных крупных сазанов (масса тела > 5 кг).

Резко увеличилось количество рыб других видов вплоть до полной засветки экрана сонара на глубинах 3–7 м. В последующие дни при гидроакустических съёмках обычно обнаруживали не менее 9–10 групп относительно небольших сазанов по 5–12 экз. в каждой, а также не менее 12–13 крупных одиночных сазанов. При каждой гидроакустической съёмке расположение мелких и крупных сазанов было разным, но рыбы всегда были у дна. Одиночные особи, как правило, подходили в зону прикормки через 2–3 ч после внесения очередной дневной порции ядер-приманок и оставались здесь ~ 3–4 ч, после чего смещались в сторону стрежня реки на глубину > 7 м. Группы мелкого сазана перемещались в зоне прикормки вверх и вниз по течению и в сторону стрежня или к берегу, но не заходили на глубину < 4 м. Выявить тенденции в перемещениях групп не крупного сазана не удалось. В последние дни работы (первые числа сентября) регистрировали меньше групп мелкого сазана – четыре–шесть, но они состояли не менее чем из 15 особей, число крупных одиночных сазанов сократилось в среднем до семи–восьми.

Гидроакустические наблюдения не выявили сколько-нибудь заметных двигательных реакций у сазана и других видов рыб на приближающийся катер с эхолотом или на проходящие по реке с большой скоростью моторные лодки и катера: скопления рыб или одиночные крупные сазаны не совершали бросков, не уходили в сторону от источника шума и не меняли своего местоположения.

Уловы. До внесения ядер-приманок и через 2–3 сут после начала их применения уловы сазана

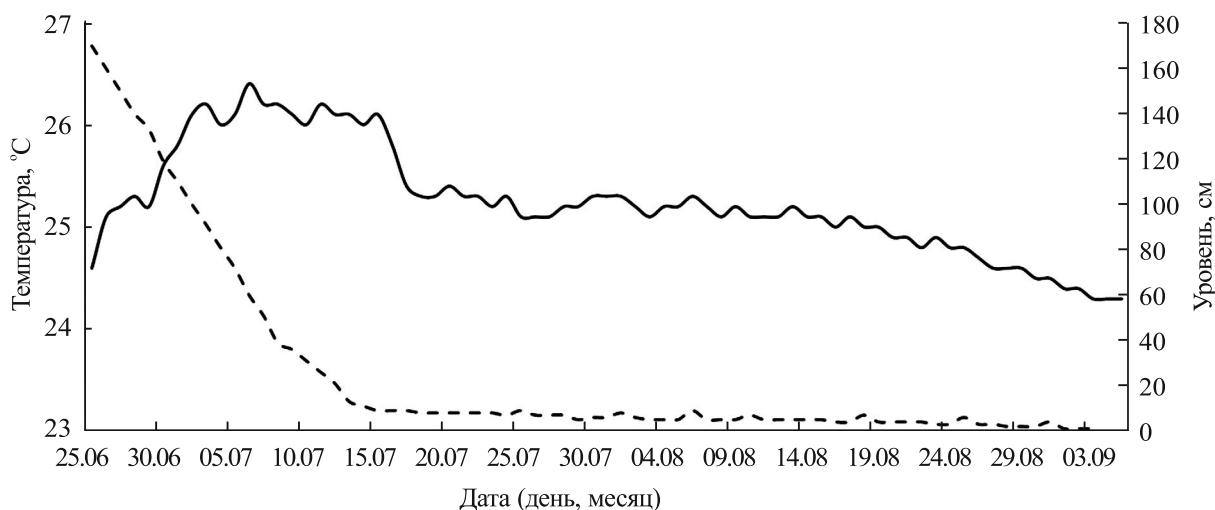


Рис. 5. Динамика температуры воды на глубине 0.8 м (—) и уровня воды относительно ординара среднегогодовой межени (---) в р. Ахтуба на полигоне в 2018 г.

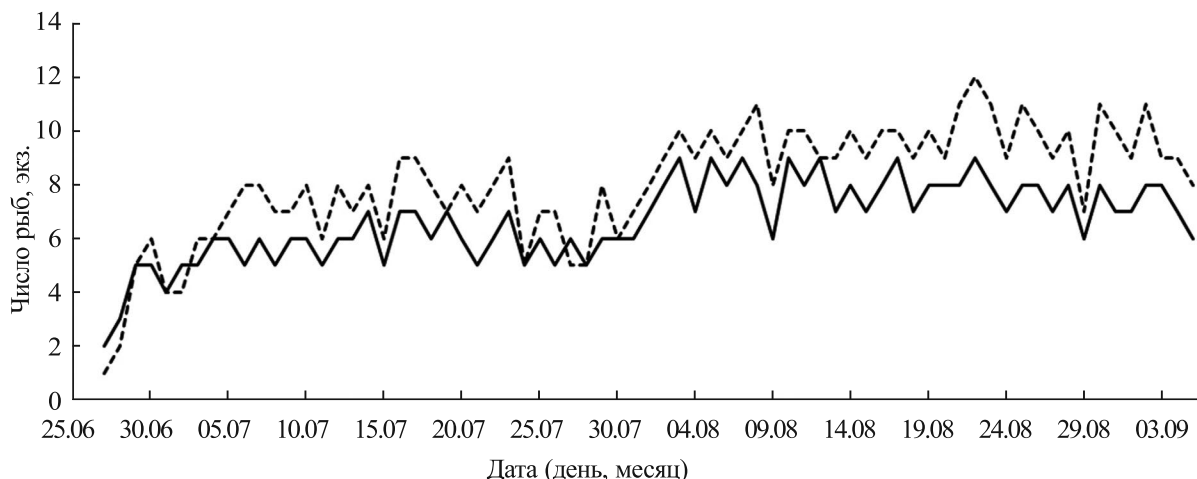


Рис. 6. Динамика уловов сазана *Cyprinus carpio* разными донками в 2018 г.: (—) — макушанка, (---) — с карповым монтажом для бойлов.

на были низкими, но быстро повышались и примерно через неделю достигли высокого и относительно стабильного уровня. В последнюю неделю июля, когда в реке наблюдали интенсивное цветение воды, уловы несколько снизились, но затем стали ещё больше и сохранялись на новом уровне в течение всего августа и начала сентября, т.е. до завершения работы (рис. 6).

В целом погодные условия не оказывали существенного влияния на среднесуточные уловы, но изменяли время поимки рыб. На фоне преобладающих в регионе восточного и юго-восточного ветра и солнечной погоды ~ 50% поимок приходилось на дневное время (10:00–18:00), 35–40% — на ночные часы и 10–15% — на период от утренних сумерек до момента, когда солнечный диск полностью поднимался над линией горизонта. В конце августа ночных поимок рыб стало меньше — не более 20%, но существенно возросла доля рыб, пойманных в рассветные часы — 25–30%. При пасмурной погоде и юго-западном ветре большинство рыб выловлено в дневное и вечернее время. Как правило, увеличение уловов совпадало с частыми подъёмами сазана к поверхности, шумными всплесками и прыжками.

Всего за период работ поймано 1048 сазанов, средний суточный улов составил 7.23 ± 2.13 экз. Рыбы были пойманы донками обоёго типа, общая динамика поимок, несмотря на вариабельность суточных уловов, была сходной (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.90$, $p < 0.01$) (рис. 6). Однако уловистость донки с бойлами была выше, чем макушанками — 575 против 473 экз., в среднем соответственно по 8.09 ± 2.02 и 6.67 ± 1.87 экз/сут ($p < 0.01$). В августе, ког-

да было поймано 543 экз. (51.8% всех сазанов), средний суточный улов составлял 8.72 экз/сут, при этом 9.68 и 7.84 экз/сут соответственно для донки с бойлами и для макушанок ($p < 0.01$).

Масса тела выловленных сазанов варьировала от 2 до почти 14 кг, и по этому параметру их можно разделить на три условные группы (рис. 7). Наиболее многочисленными в уловах были рыбы массой 2.2–3.5 (в среднем 3.02) кг — 89% всех рыб. В этой группе из 27 исследованных особей 14 оказались неполовозрелыми самками, остальные были неполовозрелыми ($n = 9$) и половозрелыми ($n = 4$) самцами, последние имели массу тела > 3 кг. Существенно реже в уловах присутствовали рыбы массой 5–8 (в среднем 6.9) кг — обычно не более 2–3 экз/сут. Это были половозрелые самки и самцы ($n = 11$), принимавшие, по-видимому, участие в нересте весной текущего года. Рыбы третьей условной группы массой тела > 10 кг в уловах были редкими, их общее число — 13, частота поимок 1 экз/5.3 сут. Все рыбы этой группы были выпущены в реку. Разные по размеру рыбы присутствовали в уловах всеми типами донки.

Макушанки и бойлы. Удельный улов сазанов макушанками (улов на одну условную макушанку) не менялся в течение сезона и составлял 13–15% суммарного вылова одной донкой каждого типа (рис. 8). Уловы сазана донками, снабжёнными бойлами с разными ароматизаторами, различались и имели разную динамику на протяжении периода исследований. В начале периода (конец июня–начало июля) большинство пойманных рыб, а в первые два дня лова все рыбы, были выловлены донками с бойлами

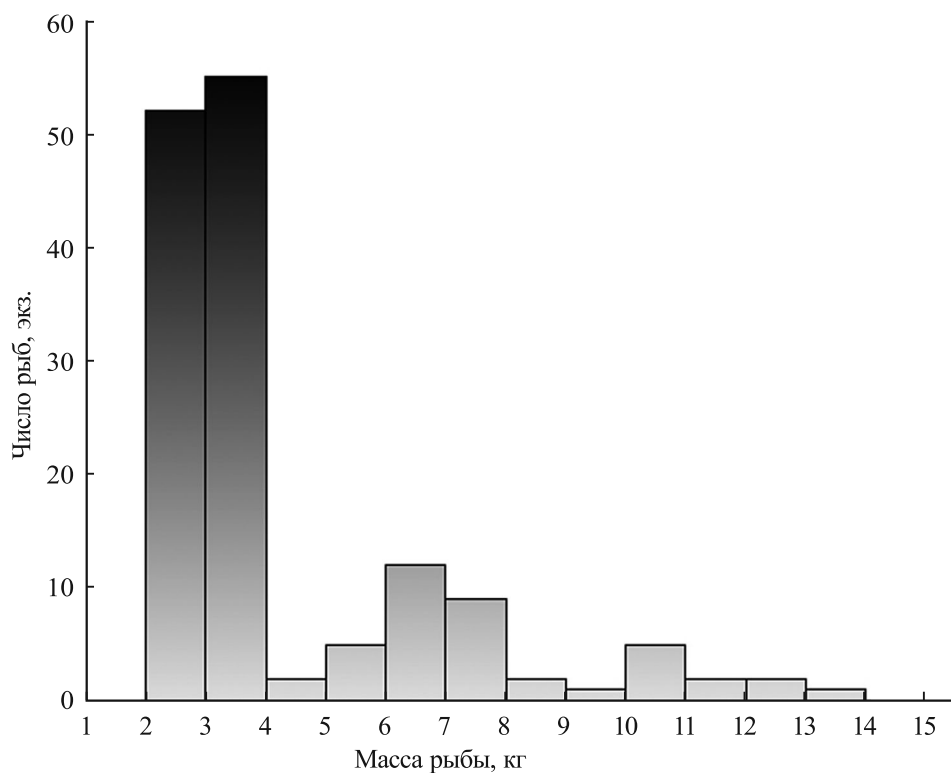


Рис. 7. Распределение по массе особей сазана *Cyprinus carpio* в объединённой выборке из уловов 2018 г.

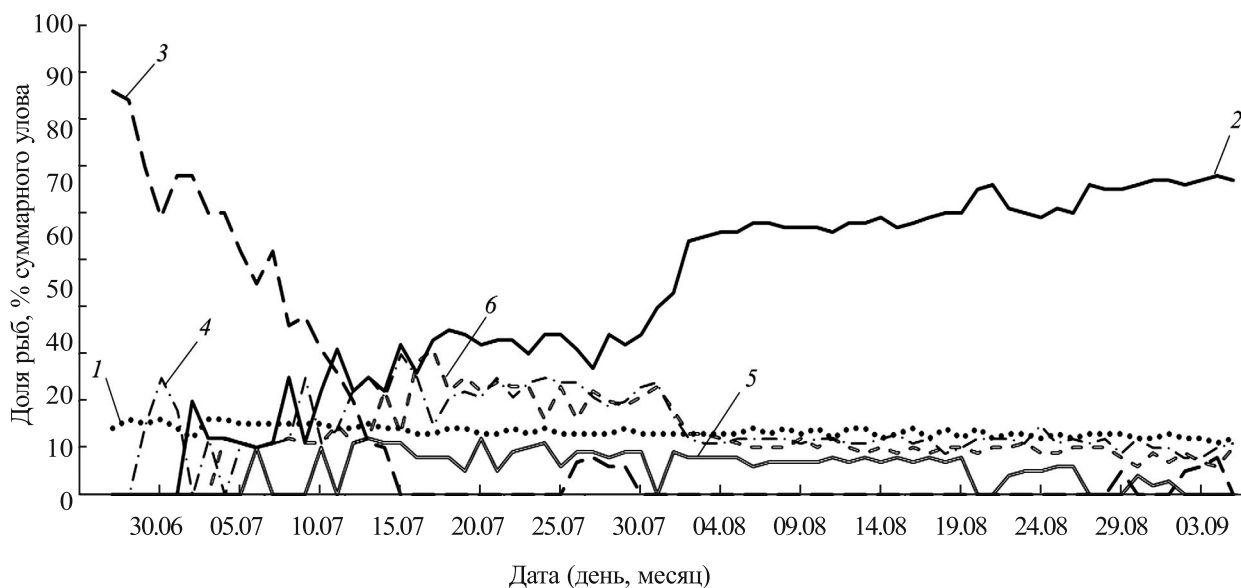


Рис. 8. Динамика уловов сазана *Cyprinus carpio* разными донками в 2018 г.: 1 — макушанка; донки с карповым монтажом с разными бойлами: 2 — “Сладкая кукуруза”, 3 — “Мидия”, 4 — “Тутти-фрутти”, 5 — “Клубника”, 6 — “Слива”.

“Мидия”. Уловы сазана этими донками быстро снижались и после середины июля почти полностью прекратились, за исключением поимок небольшого числа рыб в конце июля и в начале сентября (рис. 8). С первых чисел июля и до конца периода работ последовательно возрастали уловы донками, снабжёнными бойлами “Слад-

кая кукуруза”, особенно резко в начале августа, когда доля рыб, выловленных этими донками, превысила 60%, а к концу августа достигла 70–75% суммарного улова донками с бойлами всех типов. При использовании бойлов с фруктовыми ароматизаторами самыми низкими были уловы донками с бойлами “Клубника”.

Уловы донками с бойлами “Тутти-фрутти” и “Слива” повышались в июле, но не превышали 30% суммарного улова, с наступлением августа уловы быстро сократились и продолжали медленно снижаться до завершения работ. Каких-либо заметных различий размеров рыб, выловленных донками с разными типами бойлов, не выявлено. Как правило, наиболее крупных сазанов вылавливали донками с теми бойлами, при использовании которых улов сазанов в конкретный день был наибольшим. Наиболее крупный сазан, массой тела 13.73 кг, был выловлен в начале июля донкой, снабжённой бойлом “Мидия”.

ОБСУЖДЕНИЕ

Запаховая эффективность аттрактантов. Выполненное нами исследование показало, что пищевые химические аттрактанты являются эффективными регуляторами поведения сазана в природных водоёмах. Согласно результатам гидроакустического мониторинга, до начала использования ядер-приманок сазан на полигоне встречался эпизодически, т.е. не каждый день и лишь единично. После начала регулярного внесения ядер-приманок число сазанов, одновременно регистрируемых на полигоне, многократно увеличилось и их общее количество достигло ≥ 100 экз. Несомненно, что привлечение сазана к полигону обеспечивалось обонятельной рецепцией — хемосенсорной системой, обладающей наибольшей дистантностью и позволяющей рыбам обнаруживать приманки и другие удалённые запаховые объекты (Wilson, Smith, 1984; Stoner, 2004). Другие хемосенсорные системы — вкусовая и общее химическое чувство — такой дистантностью не обладают (Atema, 1980). На полигоне сазаны располагались у дна, что типично для карпа и других рыб-бентофагов при пищевом поиске — направленном следовании к источнику пищевого запаха (Касумян, Пономарев, 1989; Павлов, Касумян, 1998).

Внесение ядер-приманок привлекало на полигон не только сазана, но и других карповых рыб (Cyprinidae), большие и плотные скопления которых на разных глубинах отображались на экране эхолота в виде сплошной засветки. Эти скопления образовывали, наиболее вероятно, серебряный карась, лещ, густера, синец, плотва, попадавшие в прилове донками. Концентрирование на полигоне сазана и других карповых рыб указывает на то, что вещества, вымывающи-

еся из ядер-приманок, не являются аттрактантами, специфичными для сазана. Это универсальные аттрактанты, эффективные для карповых рыб, а также, возможно, и для других рыб. Такие результаты соответствуют представлениям об ограниченной видовой специфичности обонятельных спектров у близкородственных видов рыб (Kasumyan, 2004).

Привлечение сазана к полигону стало заметным не сразу, а спустя двое суток после начала внесения ядер-приманок, что указывает на относительно низкую плотность популяции сазана на данном участке р. Ахтуба. Учитывая скорость течения (0.4–0.6 м/с), запах, исходящий от ядер-приманок, распространялся вниз по реке на большое расстояние. Однако определить даже примерные размеры активной запаховой зоны без данных о темпах высвобождения запаховых веществ из ядер-приманок в воду, турбулентности и скоростной структуре потока и знаний о пороговой концентрации запаховых веществ для сазана не представляется возможным (Westerberg, Westerberg, 2011; Masilan et al., 2022). Тем не менее, запаховая зона, создаваемая ядрами-приманками, по-видимому, имела протяжённость не менее нескольких километров, чтобы обеспечить привлечение рыб с большого участка реки и создать благодаря этому высокую концентрацию сазана на полигоне.

Имеются данные, что породные и одичавшие двух- и трёхлетние карпы после однократного вылова крючковой снастью и последующего возвращения в экспериментальный пруд обычно не попадают повторно в течение длительного времени. Считается, что карп, однократно испытавший сильный стресс от вылова, запоминает это событие (инсайт) и память о нём сохраняется до нескольких месяцев или не менее года (Beukema, 1970; Czapla et al., 2023). Общее число выловленных нами на полигоне сазанов составило 1048, основная их часть была возвращена в реку. С большой вероятностью можно считать, что всех этих рыб вылавливали лишь однократно, и после высвобождения они скорее всего покидали район лова. Сведения о реакции этих рыб на поимку, низкая плотность популяции сазана в реке, а также то, что концентрация сазана на полигоне была высокой в течение всего периода работ, а общее количество выловленных нами рыб было значительным, указывают на то, что запах ядер-приманок действительно распространялся по реке на большое расстояние и привлекал сазана издалика.

В течение периода наблюдений среднее число сазанов на полигоне поддерживалось на относительно стабильном уровне, даже несмотря на частичную элиминацию отловленных рыб и вероятное покидание места лова высвобожденными особями. По-видимому, привлечённые к полигону рыбы не покидают в поисках корма этот участок реки сразу же и задерживаются здесь на какое-то время, поскольку было замечено, что после внесения очередной дневной порции ядер-приманок сазан скапливался в зоне прикормки уже через 2–3 ч, т.е. значительно быстрее, чем в первые дни наблюдений. Ранее методами телеметрии было показано, что одичавший карп в небольшом замкнутом озере (40 га) обнаруживает место прикормки на 3–4 сут, запоминает его расположение и регулярно возвращается к нему из участков, предпочитаемых для дневного отдыха (Bajer et al., 2010). С применением радиометок показано, что карп может придерживаться определённых участков какое-то время, но для него возможны и протяжённые кочёвки и миграции — на расстояние до 120 км за месяц наблюдений (Koehn, Nikol, 2016). Такие же результаты получены ранее для полозрелого сазана дельты Волги (Неловкин, 1963).

Было замечено также, что спустя 3–4 ч после привлечения сазан начинал перемещаться по полигону или выходить за его пределы. Можно предположить, что время пребывания сазана на полигоне связано с длительностью сохранения ядрами-приманками физической целостности. Каких-либо наблюдений за устойчивостью ядер-приманок в реке мы не выполняли. Скорее всего, они разрушаются уже через несколько часов потоком воды и рыбами, пытающимися отыскать в глиняной массе частицы корма. По нашим оценкам, это время может составлять ~ 5–7 ч.

Хемосенсорная эстафета пищевого поведения, сравнение насадок. Запахи, привлекающие рыб, поступали в воду не только из ядер-приманок, но и из подсолнечного шрота и бойлов, которыми снаряжали донки. Учитывая значительную разницу в размерах, запаховый вклад насадок (шрота и бойлов) в дальний поиск и привлечение рыб к полигону следует считать минимальным по сравнению с ядрами-приманками. Однако роль запаха насадки в ближнем пищевом поиске и поведении рыб, т.е. в пределах полигона, может быть важной, поскольку этот запах будет влиять на привлечение и выбор (схватывание) рыбами конкретной насадки. Ещё большее значение, но не для выбора и схватывания, а для заглатывания схвачен-

ной насадки и, следовательно, для вылова имеют вкусовые и текстурные качества шрота и бойлов. Именно эти свойства, воспринимаемые рыбами при оросенсорном тестировании схваченного пищевого объекта, определяют, какое число раз рыба будет схватывать насадку для тестирования, как долго она её будет удерживать в ротовой полости и в итоге проглотит рыба насадку или отвергнет (Kasumyan, Isaeva, 2022). Запаховые свойства пищи могут влиять на некоторые из этих действий, но не изменяют итогового решения рыб о заглатывании пищи или отказе от неё (Касумян и др., 2009; Касумян, Марусов, 2015).

Сравнение динамики уловов с применением разных насадок. Донки, снаряжённые разными насадками, заметно различались по числу выловленных сазанов. Уловы донками с бойлами “Клубника”, “Тутти-фрутти” и “Слива” варьировали, особенно в первой половине лета, но в целом оставались на сравнительно невысоком уровне. Интересно, что наиболее низкими были уловы при использовании бойлов “Клубника”, хотя ароматизатор “Strawberry” считается наиболее известным и часто используемым для лова карпа³. Примерно такими же низкими, как при использовании бойлов с фруктово-ягодным ароматом, но более стабильными были уловы с применением в качестве насадки подсолнечного шрота (макушанки), часто используемого отечественными рыболовами-любителями для лова сазана и карпа донками.

Наиболее сильно изменялись уловы донками, снаряжёнными бойлами “Мидия” и “Сладкая кукуруза”. В отдельные дни в начале периода лова все рыбы или их большинство были отловлены донками с бойлами “Мидия”, но уловы быстро снижались и через полмесяца почти полностью прекратились (рис. 8). Известно, что сазан — типичный зообентофаг, питающийся разнообразными представителями эпи- и инфауны (Huser, Bartels, 2015). По нашим наблюдениям, в мае при весеннем подъёме уровня воды сазан в пойме Волги и Ахтубы предпочитает держаться в границах стариц, протоков и затонов, где дно илистое или илисто-песчаное. Как правило, в таких биотопах формируют плотные скопления двустворчатые моллюски (*Bivalvia*): *Unio*, *Anodonta* и *Dreissena*, а также другие организмы макрозообентоса — личинки амфибиотических насекомых (стрекозы (*Odonata*), ручейники (*Trichoptera*)), брюхоногие моллюски

³ Ричардсон Т. Секреты карповых приманок. Краснодар: ООО “Редакция журнала Карп Элит”, 2011. 172 с.

(Gastropoda), речные раки *Astacus* sp. По опросным данным в мае–июне сазан в р. Ахтуба питается крупными беспозвоночными, включая двустворчатых моллюсков, среди потребляемых объектов встречаются также головастики лягушек рода *Rana* (устные сообщения экспертов рыболовной базы “Успех” О.Н. Лыкова, Д.А. Сакаева, С.Н. Попова и А.А. Золотухина). Известно, что у рыб, питающихся определённой пищей, через некоторое время формируются запаховые образы объектов питания. Такие запахи для рыб становятся наиболее привлекательными и служат сигналами (ориентирами) при поиске мест откорма (Atema et al., 1980). Вполне вероятно, что запах и вкус бентосных животных, в частности двустворчатых моллюсков, ассоциировался у сазана с потребляемой в это время года привычной пищей и стимулировал интенсивный поиск, схватывание и удержание бойлов “Мидия”, что приводило к высоким уловам. Важно подчеркнуть, что это происходило при одновременном присутствии на полигоне насадок всех типов, но рыбы отдавали предпочтение бойлу “Мидия”. Именно донкой с этим бойлом был выловлен сазан, рекордный по массе тела – 13.73 кг.

Однако к середине июля уловы донками с бойлами “Мидия” почти полностью прекратились, но стали последовательно возрастать уловы донками с бойлами “Сладкая кукуруза” и к концу августа они достигли 2/3 суммарного улова донками всех типов (рис. 8). Кукурузу в разном виде традиционно используют в качестве приманки при лове сазана и карпа, её эффективность признают рыболовы-любители³ и подтверждают при проведении других исследований (Vajer et al., 2010). Но уловы при использовании бойлов “Сладкая кукуруза” не были высокими в течение всего июня и начали расти позднее. Может быть несколько причин, объясняющих эту динамику.

В середине лета, с установлением летней межени, сазан уходит из всех или почти из всех водоёмов придаточной системы Ахтубы и держится в русле реки. Это время совпадает с периодом массового появления на реке рыболовов-любителей, использующих большое количество прикорма для приманивания рыбы. Так, по нашим данным, рыболовы, находящиеся в одной лодке, используют при лове некрупных карповых рыб (густера, синец, лещ, карась) от 10 до 20 кг кормовых смесей за один выход на лов. В июле–августе на участке реки длиной 6 км ежедневно в среднем присутствует не менее 30 лодок с ры-

баками. Таким образом, за 1 сут только на этом участке реки в воду может попадать до 600 кг прикормки. В кишечнике сазана, вылавливаемого в это время на участке реки вверх и вниз по течению от полигона (между населёнными пунктами Бугор и Харабали, протяжённость по реке ~ 35 км), почти всегда находят зёрна (пшеница, кукуруза, ячмень, просо, горох, подсолнечник, конопля), подсолнечный шрот и различные прикормочные смеси (устное сообщение экспертов базы “Успех” О.Н. Лыкова и Д.А. Сакаева). Известно, что в искусственных водоёмах, имитирующих природную среду, карп (сазан) питается детритом и донными беспозвоночными, но при внесении зерна и других растительных компонентов почти сразу начинает потреблять только их (Adamek, Sukop, 2001; Rahman et al., 2010). Поэтому вполне возможно, что массовое появление в реке аллохтонной, но доступной и хемосенсорно привлекательной пищи приводит к привыканию сазана к ней и избирательному выбору бойла “Сладкая кукуруза”. Привыкание могло облегчаться тем, что вылавливаемые нами рыбы, возраст которых по приблизительным оценкам был от 3 до 5–8 лет, сталкиваются с используемыми рыболовами прикормками ежегодно. Рыбы обладают длительной памятью к запахам (Виноградова, Мантейфель, 1984; Zippel et al., 1993). Поэтому с наступлением очередного сезонного пика любительского рыболовства навык реагировать на запах и вкус пищи у рыб может не формироваться заново (*de novo*), а лишь восстанавливаться. Вполне вероятно также, что закономерный рост уловов при использовании бойлов “Сладкая кукуруза” обусловлен тем, что рыбы охотно потребляли содержащуюся в ядрах-приманках кукурузу, в большом количестве ежедневно вносимую с бойлами на полигон.

Важно ещё отметить, что дроблёные зёрна кукурузы в составе бойлов изменяли текстуру последнего, а это в свою очередь должно было влиять на реакцию рыб и, как следствие, на уловистость донок с бойлами. Экспериментами на карпе ранее было показано, что механические свойства схваченного пищевого объекта являются важным фактором для рыб, особенно если объект обладает для них благоприятным вкусом. Установлено, что по мере повышения твёрдости вкусовая привлекательность объекта быстро падает и может полностью теряться (Касумян, 2012). Исходя из этих данных, вполне правомочно предположить, что частицы зёрен кукурузы могли неблагоприятно влиять на привлекательность бойлов “Сладкая кукуруза” и что уловистость бойлов могла быть

выше, если бы вместо дроблёной кукурузы была применена, например, кукурузная мука. Сахароза, которую вносили в состав этих бойлов, вряд ли изменяла их хемосенсорные качества в силу её нейтрального вкуса для карпа — это было выявлено ранее в серии лабораторных тестов (Касумян, Морси, 1996).

Обнаруженные и схваченные пищевые объекты рыбы подвергают оросенсорной оценке, длительность которой, а значит, и длительность пребывания объекта в ротовой полости зависит от его вкусовых качеств. Обычно наиболее длительной оценке подвергается пища со слабо выраженным для рыб вкусом (Kasumyan, Isaeva, 2022). Поэтому неодинаковые уловы с применением разных насадок, использованных в нашей работе, могут являться следствием их различающихся оросенсорных качеств для рыб, прежде всего вкусовых, поскольку насадки, за исключением бойлов “Сладкая кукуруза” и подсолнечного шрота, были сходными по механическим свойствам, т.е. по текстуре. Если пренебречь возможным влиянием небольших конструктивных различий макушанок и донок с карповым монтажом, можно утверждать, что бойлы “Сладкая кукуруза” оказались наиболее эффективными для лова сазана. Уловы донками с бойлами этого типа были в несколько раз выше, чем с использованием любых других бойлов или подсолнечного шрота, особенно к концу периода исследований. В целом это подтверждает многочисленные существующие сведения (Vajer et al., 2010), в том числе отзывы рыболовов-любителей^{3, 4}, о высокой привлекательности зёрен кукурузы для карпа и сазана.

Внешние факторы. Настоящее исследование выполняли непрерывно на протяжении более двух месяцев, в течение которых внешние условия не оставались постоянными. В р. Ахтуба, как и по всей нижней Волге, уровень воды регулируется водосбросом из Волгоградского водохранилища через плотину ГЭС. Обычно максимальный уровень наблюдается в начале—середине мая, а с начала июня он закономерно снижается до начала июля и наступления летней межени. С падением уровня воды тесно коррелировали уловы при использовании бойлов “Мидия” ($r = 0.97$; $p < 0.01$). Эта связь, как мы предположили выше, по-видимому, опосредованно отражает распределение сазана в реке и его питание.

Можно, однако, уверенно утверждать, что, несмотря на изменения внешних условий (уровня и температуры воды), вспышки численности планктонных микроводорослей и смену погодных условий, ядра-приманки надёжно привлекали рыб к месту лова на протяжении всего периода наблюдений. Слабо менялось и число скапливающихся на полигоне рыб. Как отмечено выше, стабильными оставались уловы макушанками и донками при использовании бойлов с фруктово-ягодными ароматизаторами “Слива”, “Клубника”, “Тутти-фрутти”.

Явная реакция беспокойства на шумы, создаваемые моторными лодками, проходящими недалеко по расположенному от полигона судовому ходу, у сазана в ходе исследования не выявлена. Скорее всего, это следствие привыкания рыб к постоянному движению маломерных судов в летнее время по участку р. Ахтуба, на берегах которой расположены шесть рыболовных туристических баз со значительным числом используемых катеров. Применение для таких наблюдений эхолотов позволяет прийти лишь к ориентировочным заключениям. Однако существует большое число наблюдений и экспериментальных данных, указывающих на то, что подводные шумы антропогенного происхождения, в том числе создаваемые маломерными судами, вызывают у рыб различные нарушения в поведении, распределении и коммуникациях (Porper, Hawkins, 2019). Показано, в частности, что шум моторных лодок подавляет пищевую активность рыб, причём этот эффект проявляется значительно сильнее у рыб, имеющих акцессорные слуховые структуры и обладающих в силу этого повышенной чувствительностью к звукам (слуховые специалисты). К ним в том числе относятся сазан и все остальные рыбы с развитым Веберовым аппаратом (Ostariophysi) (Magnhagen et al., 2017; Pieniazek et al., 2020). Это даёт основание предположить, что при отсутствии шумового фона действенность испытывавшихся нами химических приманок и насадок могла быть более высокой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По итогам наших работ можно заключить, что результаты лабораторных исследований хеморецепции карпа хорошо соотносятся с хемосенсорно обусловленным поведением сазана в природных водоёмах. Полевые испытания различных химических аттрактантов демонстрируют, что сазан проявляет избирательность при выборе насадок, различающихся по химическо-

⁴ Wood J. Carp: location, fishing and baits. Sarn: Fishing Booksender, 2012. 248 p.

му составу. Эти предпочтения могут меняться в течение относительно непродолжительного времени (летний сезон), что указывает на пластичность хемосенсорно регулируемого поведения сазана. О причинах этих изменений пока можно говорить лишь предположительно. Скорее всего, основной причиной может быть меняющийся пищевой опыт рыб, связанный с сезонными и иными сдвигами спектра потребляемых кормовых организмов. Влияние может оказывать и питание искусственными кормами, вносимыми рыболовами-любителями в больших количествах в водоём в качестве прикормки, что указывает на существенное влияние антропогенного фактора на пищевое поведение рыб даже в условиях природных водоёмов.

Успешность вылова сазана с использованием насадок с химическими аттрактантами определяется двумя основными хемосенсорными системами — обонятельной и вкусовой. Запаховые предпочтения более лабильны по сравнению со вкусовыми и могут преобразовываться у рыб в соответствии с потребляемой пищей (Atema et al., 1980). Вкусовые предпочтения более устойчивы и не претерпевают каких-либо существенных изменений под влиянием многих внешних факторов, в том числе после длительного питания разной пищей (Kasumyan, 2019). Несмотря на то что вкусовая рецепция замыкает сенсорный контроль пищевого поведения, результативность лова рыбы крючковой снастью с насадками, обогащёнными химическими аттрактантами, определяется, как следует из результатов настоящего исследования, не только вкусовой, но и обонятельной системой. Благодаря лабильному обонянию и сдвигам запаховых предпочтений вероятность обнаружения и схватывания насадок рыбами может меняться. Но уловистость снастей с насадками будет зависеть не только от запаховой, но одновременно и от вкусовой привлекательности последних. Для каждой из насадок вклад этих хемосенсорных компонентов в уловистость может быть разным. Нельзя исключать варианты, когда насадка будет вызывать у рыб сильную аттрактивную реакцию, но обладать для них неблагоприятными вкусовыми качествами или будет иметь слабое аттрактивное действие, но обладать привлекательным вкусом, стимулирующим заглатывание. Возможны и другие комбинации этих компонентов, взаимодействие которых определит итоговый результат — величину улова. Чтобы выяснить вклад каждого из хемосенсорных компонентов, требуются специальные исследования.

Однако уже сейчас можно говорить о том, что на пищевую привлекательность тех или иных насадок значительное влияние оказывает текущая обстановка в водоёме. Это подтверждает адаптивную пластичность сенсорного обеспечения пищевого поведения рыб, позволяющую им наиболее эффективно осваивать кормовую базу водоёма. При этом следует учитывать, что пищевое поведение рыб имеет мультисенсорную основу и в его регуляции принимают участие не только хемосенсорные системы, но и все остальные имеющиеся органы чувств без исключения.

Сазан многочислен во многих водоёмах России и остальной Евразии (Берг, 1949; Kohlman, 2015). Из-за использования в аквакультуре одомашненная форма сазана (каarp) широко распространилась вне пределов естественного ареала вида (Balon, 1995; Hicks, Ling, 2015). Высокий инвазийный потенциал и негативное влияние карпа на аборигенные ихтиоцены требуют создания методов борьбы с этим нежелательным вселенцем, в том числе за счёт вылова карпа с использованием эффективных химических приманок и насадок (Elkins et al., 2009; Carl et al., 2016; Ghosal et al., 2018). Несмотря на то что дикий и культивируемый карп имеют некоторые различия в поведении и при лове (Beukema, 1969; Klefoth et al., 2013), результаты, полученные нами, могут способствовать решению этой задачи. В частности, полученные нами данные могут быть полезными для разработки и оптимизации методов целевого вылова карпа в тех водоёмах, где необходим контроль его численности.

Во многих странах лов сазана и карпа стал популярным занятием, видом спорта и отдыха, при которых широко используют различные химические приманки, ароматизаторы, аттрактанты. Их создают многие увлечённые рыболовы-любители, часто не владеющие базовыми знаниями биологии рыб, их физиологии, поведения и функционирования сенсорных систем. Специальные исследования в области любительского рыболовства остаются крайне редкими (Klefoth et al., 2013; Monk, Arlinghaus, 2017). Полученные нами данные позволяют дополнить представления об эффективности химических приманок и насадок при лове рыб в природных водоёмах и в какой-то мере могут компенсировать дефицит знаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.А. Марусову (МГУ) за ценные замечания, высказанные к тексту статьи; М.А. Арифиллину, О.Н. Лыкову, Д.А. Сакае-

ву, С.Н. Попову и А.А. Золотухину (рыболовная база отдыха “Успех”, ЗАО “Дельта Ахтубы”), А.А. Нитиевскому и Ю.А. Ступакову (“Фирма Миненко”, г. Краснодар, Россия) за всестороннее содействие в выполнении работы. Особую благодарность авторы выражают П.П. Миненко (“Фирма Миненко”, г. Краснодар, Россия) за предоставленные приманки и аттрактанты. Авторы искренне благодарны П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное и конструктивное редактирование текста и иллюстраций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100–5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Виноградова В.М., Мантейфель Ю.Б. 1984. Запоминание химических раздражителей молодью гуппи *Poecilia reticulata* Peters (Poeciliidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 5. С. 836–842.
- Девицина Г.В., Головкина Т.В. 2020. Вкусовые рецепторы ротовой полости у молоди карпа *Cyprinus carpio* и беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* // Там же. Т. 60. № 1. С. 95–105.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220010038>
- Касумян А.О. 2012. Исследование внутриротовой тактильной рецепции и ее взаимодействия с вкусовой системой у рыб // Докл. РАН. Т. 447. № 5. С. 579–581.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015. Избирательное питание рыб: влияние пищевой и оборонительной мотиваций, вызванных натуральными запахами // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 3. С. 195–211.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 386–399.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1989. Значение хеморецепции в пищевом поведении карповых рыб // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб. М.: Наука. С. 123–131.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1990. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 3. С. 447–456.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2010. Влияние голодания на вкусовые предпочтения и поведение тестирования пищевых объектов у карпа *Cyprinus carpio* // Там же. Т. 50. № 3. С. 388–399.
- Касумян А.О., Марусов Е.А., Сидоров С.С. 2009. Влияние запахового фона на вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карпа *Cyprinus carpio* и трески *Gadus morhua* // Там же. Т. 49. № 4. С. 528–540.
- Кружалов Н.Б. 1986. Поведенческие реакции сеголетков карпа *Cyprinus carpio* L. на аминокислоты // Там же. Т. 26. № 6. С. 1016–1022.
- Лебедева Н.Е., Головкина Т.В. 1988. Влияние химических сигналов опасности на углеводный обмен у сеголеток карпа // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 24. № 1. С. 103–106.
- Неловкин П.Д. 1963. Результаты мечения сазана *Cyprinus carpio* L. в низовьях и дельте Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 3. № 1. С. 163–170.
- Николаев В.А. 1962. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. М.: Изд-во МГУ, 110 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Павлов Д.С., Садковский Р.В., Костин В.В., Лунандин А.И. 1997. Влияние фото-, термо- и барогradientов на поведение и вертикальное распределение молоди карповых рыб // Там же. Т. 37. № 1. С. 72–77.
- Adamek Z., Sukop I. 2001. The role of supplementary feeding in food competition between common carp (*Cyprinus carpio*) and perch (*Perca fluviatilis*) in a pond culture // Krmiva. V. 43. № 4. P. 175–184.
- Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behavior in fish // ICLARM Conf. Proc. V. 5. Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. Manila: ICLARM. P. 57–101.
- Atema J., Holland K., Ikehara W. 1980. Olfactory responses of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors: chemical search image // J. Chem. Ecol. V. 6. № 2. P. 457–465.
<https://doi.org/10.1007/BF01402922>
- Bajer P.G., Lim H., Travaline M.J. et al. 2010. Cognitive aspects of food searching behavior in free-ranging wild common carp // Environ. Biol. Fish. V. 88. № 3. P. 295–300.
<https://doi.org/10.1007/s10641-010-9643-8>
- Balon E.K. 1995. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers // Aquaculture. V. 129. № 1–4. P. 3–48.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)00227-F](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00227-F)
- Beukema J.J. 1969. Angling experiments with carp (*Cyprinus carpio* L.). I. Differences between wild, domesticated, and hybrid strains // Neth. J. Zool. V. 19. № 4. P. 596–609.
<https://doi.org/10.1163/002829669X00044>
- Beukema J.J. 1970. Angling experiments with carp (*Cyprinus carpio* L.). II. Decreasing catchability through one-trial learning // Ibid. V. 20. № 1. P. 81–92.
<https://doi.org/10.1163/002829670X00088>
- Bobzin S.C., Faulkner D.J. 1992. Chemistry and chemical ecology of the Bahamian sponge *Aplysilla glacialis* // J. Chem. Ecol. V. 18. № 3. P. 309–332.
<https://doi.org/10.1007/BF00994234>

- Burnard D., Gozlan R.E., Griffiths S.W. 2008. The role of pheromones in freshwater fishes // J. Fish Biol. V. 73. № 1. P. 1–16.
https://doi.org/10.1111/j.1095–8649.2008.01872.x
- Callan W.T., Sanderson S.L. 2003. Feeding mechanisms in carp: crossflow filtration, palatal protrusions and flow reversals // J. Exp. Biol. V. 206. № 5. P. 883–892.
https://doi.org/10.1242/jeb.00195
- Caprio J., Derby C.D. 2008. Aquatic animal models in the study of chemoreception // The senses: a comprehensive reference. V. 4. San Diego: Acad. Press. P. 97–134.
https://doi.org/10.1016/B978–012370880–9.00073–6
- Carl D.D., Weber M.J., Brown M.L. 2016. An evaluation of attractants to increase catch rates and deplete age-0 common carp in shallow South Dakota lakes // N. Am. J. Fish. Manag. V. 36. № 3. P. 506–513.
https://doi.org/10.1080/02755947.2016.1141125
- Chervova L.S., Lapshin D.N. 2010. The effect of olfactory deprivation on the thresholds of sensitivity of skin chemoreceptors of carp *Cyprinus carpio* // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 1030–1035.
https://doi.org/10.1134/S0032945210110081
- Clark E. 1983. Shark repellent effect of the Red Sea Moses sole // Shark repellents from the sea: new perspectives. N.Y.: CRC Press. P. 135–150.
https://doi.org/10.1201/9780429305955–6
- Czapla P., Wallerius M.L., Monk C.T. et al. 2023. Reexamining one-trial learning in common carp (*Cyprinus carpio*) through private and social cues: no evidence for hook avoidance lasting more than seven months // Fish. Res. V. 259. Article 106573.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106573
- da Silva M.C., Canário A.V.M., Hubbard P.C., Gonçalves D.M.F. 2021. Physiology, endocrinology and chemical communication in aggressive behaviour of fishes // J. Fish Biol. V. 98. № 5. P. 1217–1233.
https://doi.org/10.1111/jfb.14667
- Døving K.B., Westerberg H., Johnsen P.B. 1985. Role of olfaction in the behavioural and neural responses of Atlantic salmon, *Salmo salar*, to hydrographic stratification // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. № 10. P. 1658–1667.
https://doi.org/10.1139/f85–207
- Elkins A., Barrow R., Rochfort S. 2009. Carp chemical sensing and the potential of natural environmental attractants for control of carp: a review // Environ. Chem. V. 6. № 5. P. 357–368.
https://doi.org/10.1071/EN09032
- Ghosal R., Eichmiller J.J., Witthuhn B.A., Sorensen P.W. 2018. Attracting common carp to a bait site with food reveals strong positive relationships between fish density, feeding activity, environmental DNA, and sex pheromone release that could be used in invasive fish management // Ecol. Evol. V. 8. № 13. P. 6714–6727.
https://doi.org/10.1002/ece3.4169
- Gilbert P.W., Springer S. 1963. Testing shark repellents // Sharks and survival. Boston: D.C. Heath and Co. P. 477–494.
- Hamdani E.H., Døving K.B. 2007. The functional organization of the fish olfactory system // Prog. Neurobiol. V. 82. № 2. P. 80–86.
https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.02.007
- Hicks B.J., Ling N. 2015. Carp as invasive species // Biology and Ecology of carp. Boca Raton: CRC Press. P. 244–281.
https://doi.org/10.1201/b18547–18
- Hobson E.S. 1963. Feeding behavior in three species of sharks // Pac. Sci. V. 17. № 2. P. 171–194.
- Huser B., Bartels P. 2015. Feeding ecology of carp // Biology and Ecology of carp. Boca Raton: CRC Press. P. 217–243.
https://doi.org/10.1201/b18547–17
- Irvine I.A.S., Sorensen P.W. 1993. Acute olfactory sensitivity of wild common carp, *Cyprinus carpio*, to goldfish hormonal sex pheromones is influenced by gonadal maturity // Can. J. Zool. V. 71. № 11. P. 2199–2210.
https://doi.org/10.1139/z93–309
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kasumyan A.O. 2019. The taste system in fishes and the effects of environmental variables // J. Fish Biol. V. 95. № 1. P. 155–178.
https://doi.org/10.1111/jfb.13940
- Kasumyan A.O., Isaeva O.M. 2022. Timeline of orosensory food testing in cyprinid fishes (Cyprinidae) // J. Ichthyol. V. 62. № 6. P. 1170–1189.
https://doi.org/10.1134/S0032945222060133
- Kasumyan A.O., Marusov E.A. 2005. Behavioral responses to alimentary chemical signals in the carp *Cyprinus carpio* in the norm and after acute and chronic anosmia // Ibid. V. 45. Suppl. 2. P. S315–S323.
- Kirino M., Parnes J., Hansen A. et al. 2013. Evolutionary origins of taste buds: phylogenetic analysis of purinergic neurotransmission in epithelial chemosensors // Open Biol. V. 3. № 3. Article 130015.
https://doi.org/10.1098/rsob.130015
- Klefoth T., Pieterek T., Arlinghaus R. 2013. Impacts of domestication on angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio*: the role of learning foraging behaviour and food preferences // Fish. Manag. Ecol. V. 20. № 2–3. P. 174–186.
https://doi.org/10.1111/j.1365–2400.2012.00865.x
- Koehn J.D., Nikol S.J. 2016. Comparative movements of four large fish species in a lowland river // J. Fish Biol. V. 88. № 4. P. 1350–1368.
https://doi.org/10.1111/jfb.12884
- Kohlman K. 2015. The natural history of common carp and common carp genetics // Biology and Ecology of carp. Boca Raton: CRC Press. P. 2–27.
https://doi.org/10.1201/b18547–6
- Korsching S.I. 2020. Taste and smell in zebrafish // The senses: a comprehensive reference. V. 3. Amsterdam: Acad. Press. P. 466–492.
https://doi.org/10.1016/B978–0–12–809324–5.24155–2

- Kubanek J., Pawlik J.R., Eve T.M., Fenical W. 2000. Triterpene glycosides defend the Caribbean reef sponge *Erylus formosus* from predatory fishes // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 207. P. 69–77.
<https://doi.org/10.3354/meps207069>
- Lastein S., Hamdani E.H., Døving K.B. 2015. Olfactory discrimination of pheromones // *Fish pheromones and related cues*. Chichester: John Wiley and Sons, Inc. P. 159–195.
<https://doi.org/10.1002/9781118794739.ch8>
- Lim H., Sorensen P.W. 2012. Common carp implanted with prostaglandin F_{2α} release a sex pheromone complex that attracts conspecific males in both the laboratory and field // *J. Chem. Ecol.* V. 38. № 2. P. 127–134.
<https://doi.org/10.1007/s10886-012-0062-5>
- Løkkeborg S., Bjørndal Å., Fernö A. 1989. Responses of cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) to baited hooks in the natural environment // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. № 9. P. 1478–1483.
<https://doi.org/10.1139/f89-189>
- Magnhagen C., Johansson K., Sigray P. 2017. Effects of motorboat noise on foraging behaviour in Eurasian perch and roach: a field experiment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 564. P. 115–125.
<https://doi.org/10.3354/meps11997>
- Marui T., Harada S., Kasahara Y. 1983. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L // *J. Comp. Physiol.* V. 153. № 3. P. 299–308.
<https://doi.org/10.1007/BF00612584>
- Masilan K., Neethiselvan N., Shakila R.J. et al. 2022. Development of fish gelatin-based artificial fish baits incorporating bioattractants from seafood processing waste // *J. Indian Chem. Soc.* V. 99. № 3. Article 100376.
<https://doi.org/10.1016/j.jics.2022.100376>
- Mathis A. 2009. Alarm responses as a defense: chemical alarm cues in Nonostariophysan fishes // *Fish defenses*. V. 2. Pathogens, parasites and predators. Boca Raton: CRC Press. P. 323–386.
<https://doi.org/10.1201/9780429187285-11>
- Monk C.T., Arlinghaus R. 2017. Encountering a bait is necessary but insufficient to explain individual variability in vulnerability to angling in two freshwater benthivorous fish in the wild // *PLoS One*. V. 12. № 3. Article e0173989.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173989>
- Morais S. 2017. The physiology of taste in fish: potential implications for feeding stimulation and gut chemical sensing // *Rev. Fish. Sci. Aquac.* V. 25. № 2. P. 133–149.
<https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1249279>
- Pavlov D.S., Sadkovskii R.V., Kostin V.V., Lupandin A.I. 2000. Experimental study of young fish distribution and behaviour under combined influence of baro-, photo- and thermo-gradients // *J. Fish Biol.* V. 57. № 1. P. 69–81.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00776.x>
- Pieniazek R.H., Mickle M.F., Higgs D.M. 2020. Comparative analysis of noise effects on wild and captive freshwater fish behavior // *Anim. Behav.* V. 168. P. 129–135.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.08.004>
- Popper A.N., Hawkins A.D. 2019. An overview of fish bioacoustics and the impacts of anthropogenic sounds on fishes // *J. Fish Biol.* V. 94. № 5. P. 692–713.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13948>
- Rahman M.M., Kadowaki S., Balcombe S.R., Wahab M.A. 2010. Common carp (*Cyprinus carpio* L.) alters its feeding niche in response to changing food resources: direct observations in simulated ponds // *Ecol. Res.* V. 25. № 2. P. 303–309.
<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0657-7>
- Saglio Ph., Blanc J.M. 1983. Etude en olfactomètre de la réponse comportementale aux L. acides aminés chez le juvénile de carpe, *Cyprinus carpio* L. // *Biol. Behav.* (Paris). V. 8. № 4. P. 359–370.
- Saglio Ph., Fauconneau B., Blanc J.M. 1990. Orientation of carp, *Cyprinus carpio* L., to free amino acids from *Tubifex* extract in an olfactometer // *J. Fish Biol.* V. 37. № 6. P. 887–898.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03592.x>
- Satou M., Anzai S., Huruno M. 2005. Long-term potentiation and olfactory memory formation in the carp (*Cyprinus carpio* L.) olfactory bulb // *J. Comp. Physiol. A.* V. 191. № 5. P. 421–434.
<https://doi.org/10.1007/s00359-005-0600-5>
- Satou M., Hoshikawa R., Sato Y., Okawa K. 2006. An in vitro study of long-term potentiation in the carp (*Cyprinus carpio* L.) olfactory bulb // *Ibid.* V. 192. № 2. P. 135–150.
<https://doi.org/10.1007/s00359-005-0056-7>
- Stoner A.W. 2004. Effects of environmental variables on fish feeding ecology: implications for the performance of baited fishing gear and stock assessment // *J. Fish Biol.* V. 65. № 6. P. 1445–1471.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00593.x>
- Sutterlin A.M., Solemdal P., Tilseth S. 1982. Baits in fisheries with emphasis on the North Atlantic cod fishing industry // *Chemoreception in fishes*. Amsterdam: Elsevier. P. 293–305.
- Tanaka H., Takagi Y., Naito Y. 2001. Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating adult chum salmon *Oncorhynchus keta* revealed by speed/depth/acceleration data logger // *J. Exp. Biol.* V. 204. № 22. P. 3895–3904.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.22.3895>
- Ueda H. 2016. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration of Pacific salmon // *Aqua-BioSci. Monogr.* V. 9. № 1. P. 1–27.
<https://doi.org/10.5047/ABSM.2016.00901.0001>
- Westerberg H., Westerberg K. 2011. Properties of odour plumes from natural baits // *Fish. Res.* V. 110. № 3. P. 459–464.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.06.002>
- Wilson D.M., Puyana M., Fenical W., Pawlik J.R. 1999. Chemical defense of the Caribbean reef sponge *Axinella corrugata* against predatory fishes // *J. Chem. Ecol.* V. 25. № 12. P. 2811–2823.
<https://doi.org/10.1023/A:1020811810223>

Wilson R.R., Smith K.L. 1984. Effect of near-bottom currents on detection of bait by the abyssal grenadier fishes *Coryphaenoides* spp., recorded *in situ* with a video camera on a free vehicle // Mar. Biol. V. 84. № 1. P. 83–91.
<https://doi.org/10.1007/BF00394530>

Wood J.D., Azócar P.S.A. 2013. Gustatory response of common carp *Cyprinus carpio* to variable concentrations of two stimulatory amino acids // Croatian J. Fish. V. 71. № 1. P. 1–10.
<https://doi.org/10.14798/71.1.620>

Yoshii K., Kurihara K. 1983. Role of cations in olfactory reception // Brain Res. V. 274. № 2. P. 239–248.
[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(83\)90701-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(83)90701-1)

Zippel H. P., Voigt R., Knaust M., Luan Y. 1993. Spontaneous behaviour, training and discrimination training in goldfish using chemosensory stimuli // J. Comp. Physiol. A. V. 172. № 1. P. 81–90.
<https://doi.org/10.1007/BF00214717>

EVALUATION OF THE EFFECTIVENESS OF FOOD CHEMICAL ATTRACTANTS FOR WILD COMMON CARP, *CYPRINUS CARPIO* (CYPRINIDAE) UNDER CONDITIONS IN THE NATURAL WATER BODY

A. O. Kasumyan^{1, *}, K. V. Kuzishchin¹, and M. A. Gruzdeva¹

¹Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

The effectiveness of the food chemosensory attractants for attraction and angling of wild common carp, *Cyprinus carpio* by the bottom tackle of two types (carp “boil” device and “makushanka” device) was evaluated in the experiments, done in 2018 in the natural water reserve—the Akhtuba River (polygon of 80x30 m). There were 6 types of the bait used: sunflower meal, and boils with flavor of “Strawberry,” “Plum,” “Tutti-frutti,” “Sweet corn” and “Mussel.” The wild common carp was attracted to the polygon by inserting into the river the attracting groundbait, combined from sunflower meal cake, corn and wheat kernels and red clay (ratio 1:1:1:5). In 2–3 days after beginning of the attraction, the number of carp and its daily catch increased sharply and in a week reached the level which stay stable up to the end of experiment, that lasted for 79 days, from June, 19 through September, 5. Total catch was 1048 fish of body weight from 2 to 14 kg, average daily catch was 7.23 ± 2.13 specimens. The catch on the makushanka was stable during the whole time of the experiment and was about 13–15% of the total catch, while the catch on the boils of the different flavors vary. At the beginning of the experiment the most of carps were caught on the boils having “Mussel” flavor. Then the catch on this boil type decreased to the middle of July, but the catch on the boil having “Sweet corn” flavor tended to increase up to 70–75% of the total catch on the boils of all types. The maximal catch on the boils with “Sweet corn” flavor correlated with the appearance of many anglers on the river, who used kernel for fish attraction. The catch on the boils of fruit and berry flavor vary, but stay relatively low, the minor catch was on the boils of “Strawberry” flavor. There was no plausible difference in the fish body weight, landed on different baits. The obtained data support the results of other studies showing important role of chemoreception in common carp behavior. We suppose that attraction of the wild common carp to the study polygon was due to the substances released by groundbait and accepted through the olfactory system, while the catch on the particular bait was a function of its smell, taste and textural features. It was found out that effectiveness of the food attractants can change during relatively short timeline (summer season), thereafter indicates the plasticity of the fish preferences mediated by chemosensory systems.

Keywords: attractants, flavors, bait, boils, feeding behavior, olfaction, taste, chemoreception, cyprinid fishes.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.574.584

**ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ПОИМКИ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ
CARASSIUS GIBELIO (CYPRINIDAE) В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ,
КАМЧАТКА**

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

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

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

*E-mail: sgri@inbox.ru

Поступила в редакцию 24.10.2023 г.

После доработки 14.12.2023 г.

Принята к публикации 14.12.2023 г.

Описан первый случай поимки серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) в Авачинской губе. Экземпляр абсолютной длиной 125 мм пойман 12.06.2023 г. в приливной луже при высокой солёности воды. Приведены морфологические признаки пойманной особи. Предполагается, что серебряный карась попал в Авачинскую губу из оз. Култучное, которое с ней соединяется протокой, находящейся в 5 км от места поимки.

Ключевые слова: ихтиофауна, серебряный карась, распространение, морфологические признаки, Авачинская губа, Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875224040135 **EDN:** EXFJDC

Обобщение имеющихся материалов с 1990 по 2005 г. с привлечением литературных и опросных сведений, а также информации о промысловых и любительских уловах позволило дать характеристику современного состава ихтиофауны Авачинской губы (Токранов, Шейко, 2015). По этим данным, в водах Авачинской губы зарегистрированы один вид круглоротых и 76 видов рыб из 23 семейств. Серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) в этом списке отсутствует.

Серебряный карась отличается удивительной экологической пластичностью, благодаря которой легко приспосабливается к новым условиям среды обитания и активно расширяет свой ареал. Появление серебряного карася в новых акваториях часто является следствием искусственной интродукции и последующей натурализации, связанной с высокими адаптивными свойствами и пластичностью вида.

Серебряный карась – не нативный вид в ихтиофауне Камчатки. Наиболее подробная история его интродукции представлена в работах Токра-

нова (2002, 2021). Впервые его вселили в проточные озёра в бассейне р. Камчатка в конце июня 1930 г. из р. Седанка, расположенной близ г. Владивосток. Небольшая часть карасей из числа завезённых для интродукции в р. Камчатка была выпущена в озёра, расположенные в окрестностях г. Петропавловск-Камчатский. В сентябре–октябре 1954 г. карась, натурализовавшийся в бассейне р. Камчатка, был вселён в озёра и бассейны других рек полуострова (Куренков, 1954; Бугаев, Вронский, 2005; Бугаев и др., 2006; Бугаев, 2007).

В 1976 г. серебряный карась завезён в озёра о-ва Беринга. В настоящее время вид встречается в р. Камчатка от её устья до р. Малая Ключевная (640 км от устья р. Камчатка), выше в озёрах отсутствует. Основные запасы карася сосредоточены в озёрах Усть-Камчатского р-на на удалении 94 и 150 км от устья р. Камчатка (Камакская и Кованская системы озёр) и нижнего течения левобережного её притока – р. Еловка (Кандейская система озёр) (Бугаев, Вронский, 2005). В бассейне р. Камчатка промысел серебряного карася имеет местное значение и осуществля-

ется как закидными неводами, так и вентерями (Бугаев, 2007).

В водоёмах юго-восточного побережья Камчатки карасей значительно меньше (Токранов, 2021). Одно из наиболее известных мест его обитания на юго-востоке Камчатки — это оз. Култучное, находящееся в черте г. Петропавловск-Камчатский и соединённое с Авачинской губой протокой. Вселение карасей в это озеро помимо единичных экземпляров, вселённых в 1930 г., осуществили сотрудники Камчатского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии по личной инициативе. В 2002 г. И.С. Куренков, С.В. Шубкин и Н.П. Лошников выпустили в оз. Култучное выловленных в Ушковском озере 37 половозрелых карасей длиной 24–25 см (Введенская и др., 2013). Несмотря на то что численность особей серебряного карася, выпущенных в озеро, была невелика, вид в водоёме натурализовался. Так, 15.09.2010 г. молодёжь карасей в оз. Култучное отмечали в уловах невода в восточном и западном районах озера (Введенская, 2017). В восточном районе за один зачёт выловили около 100 экз. карасей длиной 1.4–3.9 см, массой 0.060–1.005 г. В западном районе озера растительность не образует таких мощных зарослей, как в восточном, и здесь молодёжь карасей встречалась единично. В северном районе из-за высокой воды лов неводом не проводили, а в южном районе караси в уловах не обнаружены. В примыкающем к озеру болоте за два зачёта было выловлено 120 экз. молоди карасей, их размерно-массовые показатели не отличались от таковых у особей из озера (Введенская и др., 2013; Введенская, 2017). Кроме того, имеются сведения о распространении карася в бассейне р. Паратунка, впадающей в Авачинскую губу (Токранов, 2002).

Известно, что карась из р. Камчатка выходит в опреснённые воды Камчатского залива, о чём свидетельствует его встречаемость в июне–июле в уловах ставных неводов, расположенных более чем в 10 км от устья р. Камчатка (Бугаев, 2007). Выноса карасей в Авачинскую губу до настоящего времени не наблюдали.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

12.06.2023 г. на побережье Авачинской губы в приливной луже вблизи уреза воды во время отлива мы обнаружили зажатую между крупных камней живую особь серебряного карася. Солёность воды в месте поимки была довольно вы-

сокой. Её не измеряли, но, по предыдущим наблюдениям, солёность воды в Авачинской губе варьирует в широком диапазоне в зависимости от сезона и приливных течений и составляет от 2.04 (в устьях рек) до 32.32‰. В июне в бухтах Авачинской губы солёность в подповерхностном слое не опускалась ниже 26.52‰ (Качество морских вод ..., 2016). Температура воды в месте поимки составила 10.2°C.

Пойманный экземпляр зафиксировали 70%-ным этанолом. В соответствии с общепринятыми методами (Правдин, 1966; Котляр, 2004; Флёрова и др., 2019) провели измерения пластических и подсчёт меристических признаков; определили пол, возраст, стадию зрелости гонад, наполнение кишечника и состав пищи, коэффициент упитанности по Фультону. Возраст установили по чешуе (Кафанова, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пойманный экземпляр имеет короткое высокое тело, покрытое золотистой чешуёй, что нетипично для серебряного карася, но встречается (Веселов, 1977). Форма тела угловатая. Спина сплюснутая с боков, тёмно-зеленоватая с золотистым отливом. Бока золотистые. Брюхо серебристое (рис. 1).

Спинной плавник длинный, чешуя крупная. Глаза относительно большие, круглые. Рот конечный, без усиков. Последние неветвистые лучи спинного и анального плавников сильные, по заднему краю с зубчиками. Зубчики грубые и малочисленные. Чешуя крупная, шероховатая.

Абсолютная длина тела особи составляет 125, стандартная — 97 мм, масса тела 28.4 г. Результаты измерений и подсчёта меристических признаков пойманного экземпляра в сравнении с имеющимися данными литературы приведены в таблице.

Величины пластических признаков экземпляра из Авачинской губы в основном сходны с таковыми серебряного карася из водоёмов Урала и Сибири (Янкова, 2006; Зиновьев и др., 2011). Экземпляр из Авачинской губы незначительно отличается от особей из Прикамья большей относительной шириной головы (17.9 против 9.5–14.9% *SL*) и меньшей относительной длиной рыла (5.3 против 6.8–13.4% *SL*).

Известно, что величины пластических признаков серебряного карася могут значительно варьировать в зависимости от условий среды обитания, что является показателем нестабиль-



Рис. 1. Серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) из Авачинской губы.

Пластические и меристические признаки серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), пойманного в Авачинской губе 12.06.2023 г., в сравнении с данными литературы

Признак	Авачинская губа	Зиновьев и др., 2011	Янкова, 2006	Веселов, 1977
В% SL				
<i>c</i>	29.4	26.4–40.8		
<i>cH</i>	26.3	15.0–28.4	24.6–25.7	
<i>sw</i>	17.9	9.5–14.9		
<i>H</i>	38.9	28.4–45.5	45.7–48.5	
<i>aD</i>	51.6	41.5–55.4	53.3–54.4	
<i>aA</i>	73.3	51.9–81.5	78.2–79.9	
<i>aP</i>	28.4		28.8–29.8	
<i>aV</i>	47.9	45.1–54.8	48.7–48.9	
<i>io</i>	12.6	9.5–14.5		
<i>o</i>	7.4	5.1–9.2		
<i>ao</i>	5.3	6.8–13.4		
<i>lm</i>	11.6			
<i>Pw</i>	6.3			
<i>lP</i>	18.9	14.3–21.3	16.7–19.2	
Меристические признаки				
<i>D</i>	III 15	III–IV 14–19		III–IV 15–19
<i>A</i>	II 6	II–III 5–7		II–III 5–6
<i>P</i>	15	13–18		
<i>C</i>	22			
<i>ll</i>	28	29–37		28–34
<i>sp.br.</i>	40	34–51		39–50

Примечание. *SL* – стандартная длина тела, *c* – длина головы, *cH* – высота головы на уровне затылка, *sw* – ширина головы, *H* – наибольшая высота тела; *aD*, *aA*, *aP*, *aV*, *io* – соответственно антедорсальное, антеанальное, антепекторальное, антевентральное, межглазничное расстояния; *o* – горизонтальный диаметр глаза, *ao* – длина рыла, *lm* – длина верхней челюсти, *lP* – длина грудного плавника, *Pw* – длина основания грудного плавника; *D*, *A*, *P*, *C* – число лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и хвостовом плавниках; *ll* – число чешуй в боковой линии, *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге.

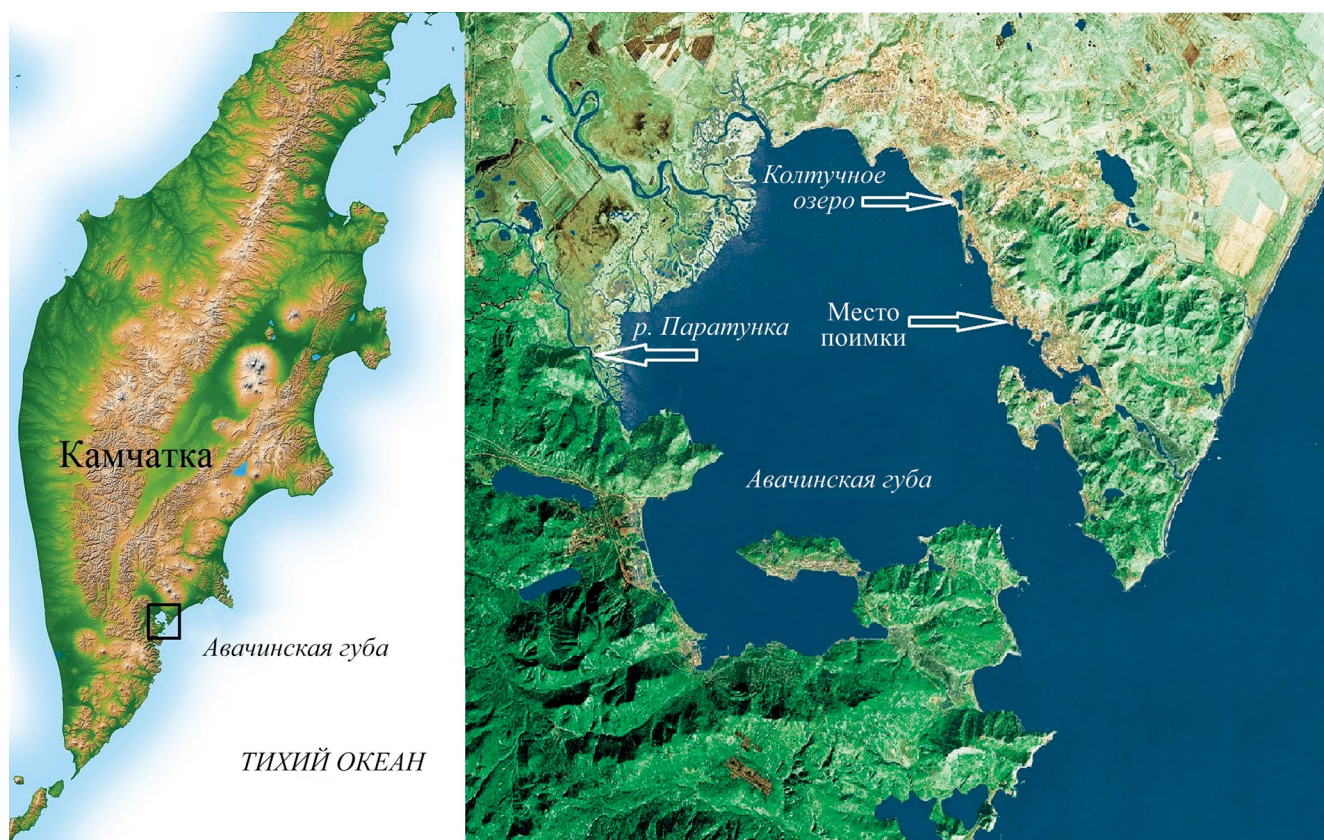


Рис. 2. Место поймки серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) в Авачинской губе 12.06.2023 г.

ности последней (Шаргина, Сидорова, 2011). По сходству большинства из измеренных величин пластических признаков можно полагать, что условия обитания серебряного карася в водоёмах бассейна Авачинской губы и Прикамья различались несущественно.

Количественные значения меристических признаков находятся в пределах, указанных в литературе (Веселов, 1977), что является дополнительным подтверждением правильности видовой идентификации.

Коэффициент упитанности по Фультону довольно высокий — 2.6. Так, средние значения этого коэффициента для карповых рыб составляют 1.5–1.7 (Флёрова и др., 2019). Для серебряного карася из водоёмов Прикамья известно, что средние значения упитанности по Фультону варьируют в пределах 2.6–3.7 как у самцов, так и у самок (Зиновьев и др., 2011).

Обнаруженная особь является самкой с гонадами II стадии зрелости. Экто- и эндопаразиты не обнаружены. Возраст 2+. Кишечник слабо наполнен пищей, состоящей из растительных волокон.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пойманный в Авачинской губе экземпляр серебряного карася, вероятно, попал туда из оз. Колтучное, так как место его поймки находится на расстоянии всего 5 км от протоки, соединяющей озеро с губой (рис. 2). Пока неясно, в каком возрасте серебряный карась в Авачинскую губу попал и как долго он там обитал.

Нельзя исключать другой вариант попадания серебряного карася в Авачинскую губу. Он мог попасть туда из бассейна р. Паратунка. Однако этот вариант менее вероятен, так как устье р. Паратунка находится на противоположной от места поймки стороне Авачинской губы и в этом случае карась должен был бы либо преодолеть центральную её часть, наиболее солёную и глубоководную, либо проделать весьма долгий путь вдоль береговой линии бухты.

Известно, что в Камчатском заливе серебряный карась нередко встречается в прибрежной акватории (Бугаев, 2007). Можно предположить, что в Авачинской губе этот вид также появляется. В Камчатском заливе караси попадают в ставные невода. В отличие от Камчатского за-

лива в Авачинской губе крупномасштабный промышленный лов не ведётся. В краткосрочные периоды вылавливают лишь небольшое количество анадромных видов рыб для обеспечения традиционного образа жизни и хозяйственной деятельности родовых общин коренных и малочисленных народов (https://www.fishnet.ru/news/promysel_i_pererabotka/v-kamchatskom-krae-ustanovili-sroki-nachala-promyshlennogo-vylova-tihookeanskikh-lososy/). Вероятно, по этой причине карасей в Авачинской губе не обнаруживали ранее или данные по их поимке не были опубликованы. По-видимому, в Авачинской губе единственный экземпляр карася удалось обнаружить только потому, что эта особь попала в западню между крупных камней, задержалась в прибрежье и осталась изолированной в приливной луже.

Специалисты признали, что вселение карася в реки Камчатки является примером удачной натурализации (Токранов, 2002). Высокая пластичность этого вида позволила ему широко расселиться в водоёмах Камчатки и проникнуть в прибрежные солоноватые и даже солёные воды. Поимка серебряного карася в Авачинской губе позволяет дополнить список ихтиофауны этого водоёма новым видом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бугаев В.Ф. 2007. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 192 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б. 2005. Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* р. Камчатка // Матер. VI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 25–29.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Базаркин Г.В., Введенская Т.Л. 2006. Серебряный карась *Carassius auratus* и амурский сазан *Cyprinus carpio* бассейна Камчатка // Докл. VI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 22–42.
- Введенская Т.Л. 2017. Современное состояние озера Култучного // Матер. XXXIV Крашенинниковских чтений “Во все концы достигнет россов слава”. Петропавловск-Камчатский: Камчат. краев. науч. б-ка им. С. П. Крашенинникова. С. 253–260.
- Введенская Т.Л., Улатов А.В., Бонк Т.В. 2013. Экологическое состояние озера Култучного (восточное побережье, Камчатка) // Докл. XII–XIII Междунауч. конференций “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 72–92.
- Веселов Е.А. 1977. Определитель пресноводных рыб фауны СССР. М.: Просвещение, 238 с.
- Зиновьев Е.А., Литвиненко Н.И., Кузнецова А.С. 2011. О серебряном карасе в Пермском Прикамье // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. Вып. 3–4. С. 29–34.
- Качество морских вод по гидрохимическим показателям. 2016. М.: Наука, 184 с.
- Кафанова В.В. 1984. Методы определения возраста рыб. Томск: Изд-во ТГУ, 56 с.
- Котляр О.А. 2004. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология). Рыбное, Московская обл.: Изд-во ДФ АГТУ, 180 с.
- Куренков И.И. 1954. Результаты акклиматизации карася в водоёмах Камчатки // Тр. совещ. по проблеме акклиматизации рыб и водных беспозвоночных. Л.: Изд-во АН СССР. С. 130–134.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. промышленность, 376 с.
- Токранов А.М. 2002. О “бесчешуйном звере” и других обитателях камчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пасифика, 162 с.
- Токранов А.М. 2021. Появление и распространение новых видов гидробионтов в водоёмах Камчатки в конце XX – начале XXI веков // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 9. С. 184–190. <http://doi.org/10.25221/levanidov.09.19>
- Токранов А.М., Шейко Б.А. 2015. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 36. С. 48–54. <http://doi.org/10.15853/2072–8212.2015.36.48–54>
- Флёрова Е.А., Малин М.И., Ключников А.С. и др. 2019. Видовой состав и биологическая характеристика рыб малых рек государственного природного заказника “Ярославский” в постнерестовый и нагульный периоды 2018 года // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 87 (90). С. 12–30. <https://doi.org/10.24411/0320–3557–2019–10015>
- Шаргина М.Г., Сидорова К.А. 2011. Сравнение пластических и меристических признаков серебряного карася в различных популяциях // Междунауч. прикл. и фундамент. исследований. № 3. С. 86–87.
- Янкова Н.В. 2006. Эколого-морфологические особенности диплоидно-триплоидных комплексов серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на примере озёр междуречья Тобол–Тавда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень: ТюмГУ, 24 с.

THE FIRST CAPTURE OF THE PRUSSIAN CARP *CARASSIUS GIBELIO* (CYPRINIDAE) IN AVACHA BAY, KAMCHATKA

S. S. Grigoriev^{1, *} and N. A. Sedova²

¹*Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia*

²*Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia*

**E-mail: sgri@inbox.ru*

The first capture of the Prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) in Avacha Bay is described. The specimen TL 125 mm was caught on June 12, 2023 in a tidal puddle with high water salinity. Morphological characters of the caught specimen are given. It is suggested that the Prussian carp entered Avacha Bay from Lake Kultuchnoye, which is connected to Avachinskaya Bay by a channel located 5 km from the place of capture.

Keywords: ichthyofauna, Prussian carp, distribution, morphological features, Avacha Bay, Kamchatka.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.35.591.157(265.53)

**О ПЕРВОМ СЛУЧАЕ ПОИМКИ ОСОБИ-ЛЕЙКИСТА
ЧЁРНОГО ПАЛТУСА *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*
(PLEURONECTIDAE) В ВОДАХ У СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО САХАЛИНА
(ОХОТСКОЕ МОРЕ)**

© 2024 г. Ю. Н. Полтев¹, *, А. В. Лученков¹

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

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

Поступила в редакцию 05.06.2023 г.

После доработки 17.08.2023 г.

Принята к публикации 17.08.2023 г.

Зарегистрирован первый случай лейкизма у чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* из вод у северо-восточной оконечности о-ва Сахалин. Половозрелая самка длиной по Смитту 83 см была лишена пигмента почти по всему телу. На верхней стороне тела пигментированными оставались глаза, мелкое пятно на хвостовом плавнике, пятно вокруг грудного плавника и окаймление жаберной щели.

Ключевые слова: чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, лейкизм, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875224040147 **EDN:** EXELWI

Представители семейства камбаловых (Pleuronectidae) начинают жизнь как пелагические формы и с двусторонней симметрией (Jackman et al., 2016). Во время метаморфоза билатеральность в их структурной организации постепенно исчезает в результате миграции глаза с одной стороны тела на другую и последующего наклона дорсовентральной оси тела (Minami, 1982). После метаморфоза у камбаловых устанавливается выраженная асимметрия в окраске верхней (глазной) и нижней (слепой) сторон тела (Matsumoto, Seikai, 1992). В результате нарушений на фазе метаморфоза возникают цветовые аберрации. Типичной цветовой аномалией плоских рыб является мальпигментация, которая характеризуется либо недостатком пигментных клеток на части глазной стороны (альбинизм), либо избыточной пигментацией на обычно светлой слепой стороне (ambicoloration) (Bolker, Hill, 2000). Вместе с тем у камбал (*Trinectes maculatus*) встречается окрашивание глазной стороны подобно слепой стороне (inverse ambicoloration) (Dawson, 1969) и симметричное отсутствие пигментации на обеих сторонах (Dawson, 1967), подобно рыбам с вертикальной ориентацией в воде.

Если у камбал мальпигментация описана для многочисленных видов из различных мест обитания, то у палтусов она отмечена единично. Из пяти их видов (белокорые атлантический *Hippoglossus hippoglossus* и тихоокеанский *H. stenolepis*; стрелозубые азиатский *Atheresthes evermanni* и американский *A. stomias*, а также чёрный (синекорый) *Reinhardtius hippoglossoides*) цветовые аномалии известны для двух — атлантического белокорого (Gudger, Firth, 1935, 1937; Chabot, Miller, 2007) и американского стрелозубого (Токранов, Орлов, 2005), у аномальных особей которых слепая сторона частично или почти полностью была окрашена так же, как и зрячая.

Детальный обзор случаев аберраций окраски представителей подотряда камбаловидных (Pleuronectoidei) приведён в работах Доусона (Dawson, 1964, 1966, 1971; Dawson, Neal, 1976). Случаи аномалий окраски у тихоокеанских камбаловидных приведены в работах Орлова и Ульяновского (2002) и Орлова (2006). Для дальневосточных российских вод аномальная окраска описана у северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* из вод у северных Курильских о-вов (Орлов, Ульяновский, 2002; Токранов, Орлов, 2005) и американ-

ского стрелозубого палтуса из беринговоморских вод (Токранов, Орлов, 2005; Орлов, 2006). В настоящей работе мы сообщаем о первом случае лейкизма среди палтусов – у чёрного палтуса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Аномально окрашенная особь длиной по Смитту 83 см и массой тела 6.4 кг выловлена на рыболовной шхуне “Корал Стар” при промысле чёрного палтуса в июле–августе 2008 г. в водах у северо-восточной оконечности о-ва Сахалин (55°36' с.ш., 145°27'30"–143°30'36" в.д.) на глубинах 649–710 м (рис. 1). Орудиями лова служили донные сети, установленные порядком, продолжительность застоя которого составляла 5 сут. Число палтусов (15556 экз.), выловленных за период проведения промысла, определили, исходя из общего вылова (56 т) и средней массы особи (3.6 кг).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Чёрный палтус от других камбал и палтусов отличается тёмной окраской как глазной, так и слепой сторон тела (Фадеев, 2005). Глазная сторона от серовато-коричневой до синеватой, слепая несколько светлее (Долгов, 2016). У выловленной самки с гонадами IV стадии зрелости была полностью лишена пигмента слепая сторона (рис. 2). На верхней стороне пигментированными были глаза, мелкое пятно на хвостовом плавнике, пятно вокруг грудного плавника и окаймление жаберной щели. Окраска этой особи более подходит под определение альбинизма, характерного для рыб с вертикальным расположением тела в воде. Если придерживаться мнения о двух формах альбинизма – полного (отсутствие меланина в коже и глазах) и частичного или лейкизма (уменьшение или отсутствие пигмента в коже при его наличии в глазах) (Muto et al., 2013), то рассматриваемая самка является лейкистом. Альбинизм наследуется аутосомно-рецессивно и проявляется в частичной или полной потере окраски (Reum et al., 2008), вызванной нарушением выработки меланина из-за отсутствия или дефекта фермента тирозиназы (Wang et al., 2007; Bigman et al., 2015).

Окраска животных служит инструментом их приспособленности к окружающей среде (Mills, Patterson, 2009), включая, в частности, камуфляж, избегание хищников, распознавание особей вида, успешное спаривание (Endler, 1980, 1983). По мнению одних исследователей, из-за

меньшей привлекательности для противоположного пола и более высокой вероятности гибели от хищников (Sandoval-Castillo et al., 2006), большей восприимчивости к болезням, а также плохого зрения (Wakida-Kusunoki, 2015) у альбиносов относительно сородичей меньше шансов достичь половозрелости (Brown, Nunez, 1998) и/или успешно воспроизвестись. Другие считают, что если у дневных видов альбинизм увеличивает риск нападения хищников и может нарушать межвидовую коммуникацию у видов, использующих цвета для визуальной сигнализации, то на жизнь ночных рыб, таких как сомы, пользующихся преимущественно осязанием и хеморецепцией, он практически не влияет (Sazima, Pombal, 1986). Относительно камбал полагают, что на них альбинизм в естественных условиях влияния также не оказывает, поскольку их взрослые особи часто зарываются в субстрат (Bolker, Hill, 2000). Косвенно эти мнения подтверждаются поимками взрослых особей-альбиносов среди пресноводных сомов *Rhinelepis aspera* (Nobile et al., 2016) и *Genidens planifrons* (Leal et al., 2013), камбалы *Pseudopleuronectes americanus* (Dawson, 1967) и скатов (которые так же, как и камбалы, зарываются в субстрат) *Hypanus americanus* (= *Dasyatis americana*) (Wakida-Kusunoki, 2015) и *Raja brachyura* (Quigley et al., 2018). Отмечены альбиносы и среди хищников: у мурены *Muraena clepsydra* (Béarez, 2002), акул *Cephaloscyllium ventriosum* (Becerril-García et al., 2017) и *Sphyrna mokarran* (Fontes et al., 2023). Лейкизм не стал препятствием и для достижения половозрелости рассматриваемой нами самки чёрного палтуса, резко выделяющейся окраской на фоне собратьев. Известно, что массовая половая зрелость у самок чёрного палтуса наступает при длине тела 65–70 см (Николенко, 1998). Исходя из размера самки-лейкиста, можно полагать, что она уже не раз принимала участие в воспроизводстве.

Считают, что в естественных условиях альбинизм у рыб может быть вызван загрязнением района местообитания, а также генетическими изменениями, как случайными, так и вследствие небольшого размера популяции (Leal et al., 2013). Обитающая в водах у Северо-Восточного Сахалина субпопуляция палтуса охотоморской популяции (Николенко, 1998) не относится к малым популяциям, а сами воды не подвержены какому-либо загрязнению. Следовательно, можно предположить, что отмеченная аномалия окраски палтуса вызвана случайными генетическими изменениями. Причём, они могли возникнуть как непосредственно

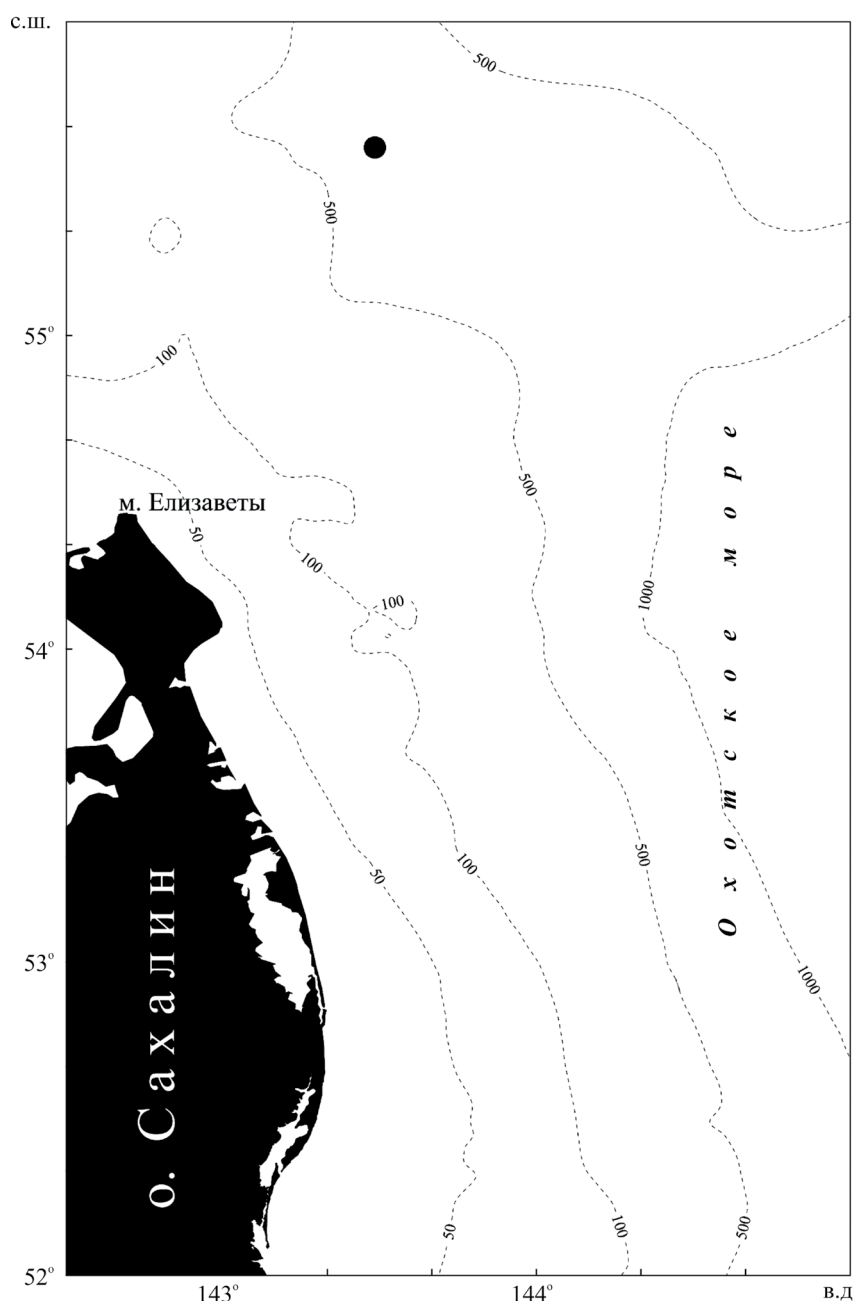


Рис. 1. Место поимки особи-лейкиста чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides*: (•) — порядок донных сетей, (---) — изобаты.

у этой особи, так и в результате наследования дефектных по тирозиназе генов от гетерозиготных родителей (Clark, 2002).

У некоторых представителей камбал, в том числе атлантического белокорого палтуса, аберрации окраски тела сопровождаются морфологическими аномалиями, в частности, не полностью перешедшим глазом со слепой стороны на глазную и развитием “крючка” или “выемки” у начала спинного плавника, который не соединя-

ется с головой обычным образом (Gudger, Firtch, 1937). Однако палтус-лейкист морфологически не отличался от своих нормальных сородичей.

Ограниченные на сегодняшний день данные по всем известным формам альбинизма среди людей показывают распространённость 1 на 17000 жителей для Северной Америки и Европы, 1 на 4000 для Зимбабве и 1 на 1400 — для Танзании (Choi, Bossuyt, 2020). У диких позвоночных альбинизм варьируется в соотношении от 1 : 10000

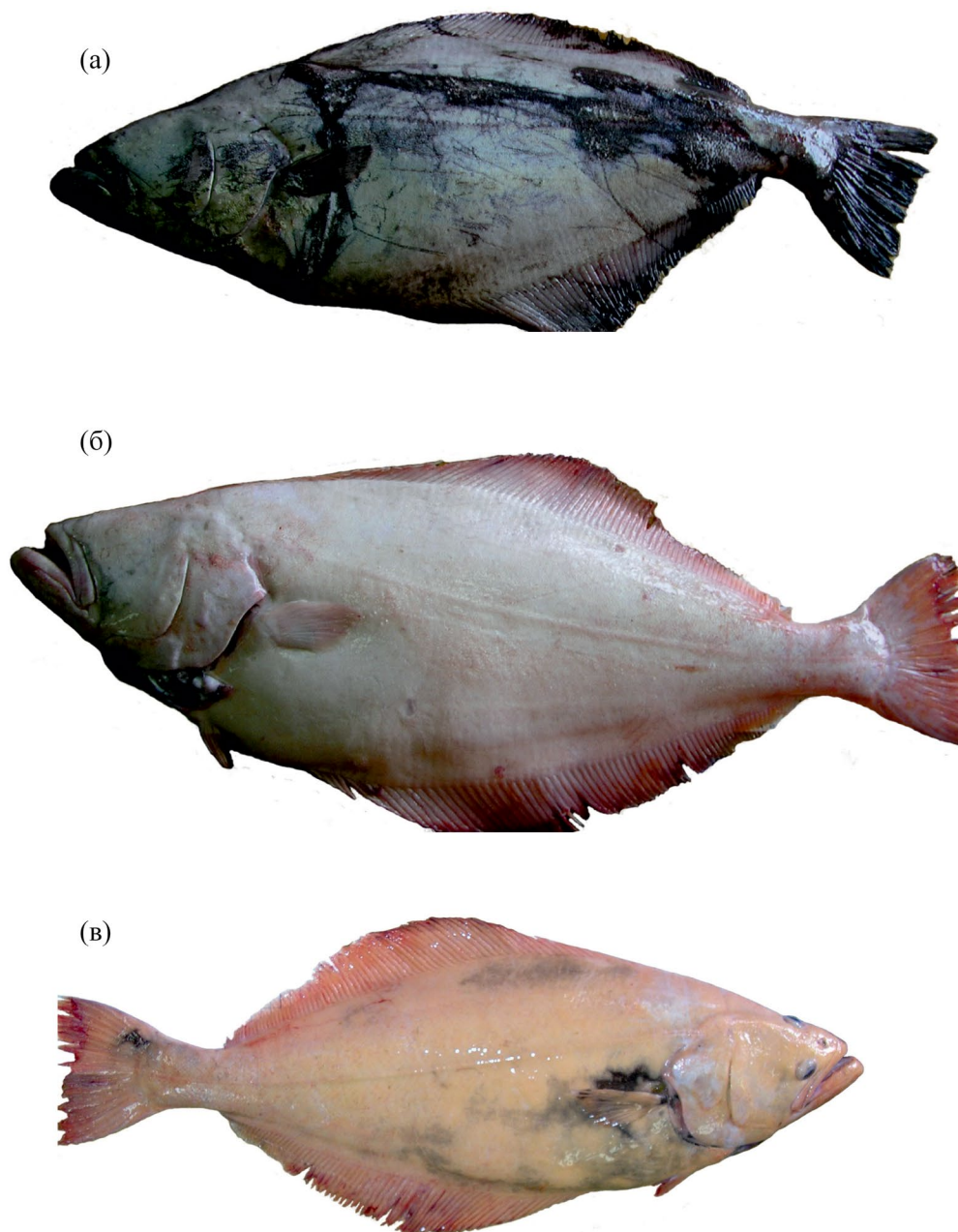


Рис. 2. Слепая сторона нормально окрашенного чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (а) и особи-лейкиста FL 83 см (б), глазная сторона особи-лейкиста (в).

до 1 : 30000 (Bechtel, 1995 — по: Deshmukh et al., 2020). Эти данные предполагают, что у различных видов рыб и их популяций встречаемость альбинизма может значительно варьировать. У палтуса из вод у Восточного Сахалина, если исходить из результатов промысла за рассматриваемый период, встречаемость альбинизма составляет 1 на 15556 экз. Вместе с тем отсутствие случаев альбинизма среди палтусов, постоянно встречавшихся в прилове при промысле длиннополого шипощёка *Sebastolobus macrochir* в водах у Юго-Восточного Сахалина с 1996 по 2012 гг., указывает на то, что

в действительности встречаемость этой цветовой аномалии ещё ниже.

ВЫВОДЫ

Лейкизм не является препятствием для достижения половозрелости и участия в воспроизводстве, по крайней мере у отдельных особей чёрного палтуса.

Самка-лейкист морфологически не отличается от своих нормальных сородичей.

Частота встречаемости лейкизма среди особей чёрного палтуса в водах у Северо-Восточного Сахалина составляет 1 на 15556 экз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долгов А.В. 2016. Полевой определитель рыб Баренцева моря, встречающихся в донных уловах (для использования на промысловых судах). Мурманск: Изд-во ПИНРО; WWF, 42 с.
https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13878.91207
- Николенко Л.П. 1998. Биология и промысел чёрного палтуса Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Орлов А.М. 2006. Первая поимка американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* (Pleuronectidae, Teleostei) с аномальной окраской // Бюл. МОИП. Отд. биологии. Т. 111. Вып. 2. С. 79–81.
- Орлов А.М., Ульченко В.А. 2002. О редких аномалиях северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* Orr et Matarese, 2000 (Pleuronectidae, Teleostei) из прибрежных вод северных Курильских островов // Тр. СахНИРО. Т. 3. Ч. 1. С. 178–183.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2005. Уклонившиеся от “рыбных” стандартов // Природа. № 8 (1080). С. 22–28.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 366 с.
- Béarez P. 2002. First record of albinism in a moray eel, *Muraena clepsydra* (Muraenidae) from Ecuador // Cybium. V. 26. № 2. P. 159–160.
https://doi.org/10.26028/cybium/2002-262-013
- Becerril-García E.E., Tamburin E., González-Armas R., Galván-Magaña F. 2017. First record of albinism in the swell shark, *Cephaloscyllium ventriosum* (Elasmobranchii: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) // Acta Ichthyol. Piscat. V. 47. № 2. P. 201–204.
https://doi.org/10.3750/AIEP/02175
- Bigman J.S., Knuckey J.D.S., Ebert D.A. 2015. Color aberrations in chondrichthyan fishes: first records in the genus *Bathyraja* (Chondrichthyes: Rajiformes: Arhynchobatidae) // Mar. Biodivers. V. 46. № 3. P. 579–587.
https://doi.org/10.1007/s12526-015-0403-z
- Bolker J.A., Hill C.R. 2000. Pigmentation development in hatchery-reared flatfishes // J. Fish Biol. V. 56. № 5. P. 1029–1052.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02121.x
- Brown C.L., Nunez J.M. 1998. Disorders of development // Fish diseases and disorders. V. 2. Non-infectious disorders. Wallingford: CABI. P. 1–18.
- Chabot D., Miller R. 2007. A rare case of completely ambicoloured Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, from the lower St. Lawrence estuary, Quebec // Can. Field-Nat. V. 121. № 1. P. 35–39.
https://doi.org/10.22621/cfn.v121i1.390
- Choi J., Bossuyt A. 2020. Albinism // Hereditary chorioretinal disorders. Singapore: Springer. P. 139–147.
https://doi.org/10.1007/978-981-15-0414-3_11
- Clark S. 2002. First report of albinism in the white-spotted bamboo shark, *Chiloscyllium plagiosum* (Orectolobiformes: Hemiscyllidae), with a review of reported color aberrations in elasmobranchs // Zoo Biol. V. 21. № 6. P. 519–524.
https://doi.org/10.1002/zoo.10068
- Dawson C.E. 1964. A bibliography of anomalies of fishes // Gulf Res. Rep. V. 1. № 6. P. 308–399.
https://doi.org/10.18785/grr.0106.01
- Dawson C.E. 1966. A bibliography of anomalies of fishes. Suppl. 1 // Ibid. V. 2. № 2. P. 169–176.
https://doi.org/10.18785/grr.0202.03
- Dawson C.E. 1967. Three new records of partial albinism in American Heterosomata // Trans. Am. Fish. Soc. V. 96. № 4. P. 400–404.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1967)96[400:tnropa]2.0.co;2
- Dawson C.E. 1969. Three unusual cases of abnormal coloration in northern Gulf of Mexico flatfishes // Ibid. V. 98. № 1. P. 106–108.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1969)98[106:tucoac]2.0.co;2
- Dawson C.E. 1971. A bibliography of anomalies of fishes. Suppl. 2 // Gulf Res. Rep. V. 3. № 2. P. 215–239.
https://doi.org/10.18785/grr.0302.05
- Dawson C.E., Heal E. 1976. A bibliography of anomalies of fishes. Suppl. 3 // Ibid. V. 5. № 2. P. 35–41.
https://doi.org/10.18785/grr.0502.05
- Deshmukh R.V., Deshmukh S.A., Badhekar S.A. et al. 2020. First records of albinism or leucism in six species of snakes from Central India // Reptil. Amphib. V. 26. № 3. P. 174–179.
https://doi.org/10.17161/randa.v26i3.14398
- Endler J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata* // Evolution. V. 34. № 1. P. 76–91.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04790.x
- Endler J.A. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes // Environ. Biol. Fish. V. 9. № 2. P. 173–190.
https://doi.org/10.1007/BF00690861
- Fontes J., Dachelet J., Santos R.S. et al. 2023. New additions to black and white fish mutants // Ecol. Indic. V. 151. Article 110295.
https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110295
- Gudger E.W., Firth F.E. 1935. An almost totally ambicolorate halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, with partially rotated eye and hooked dorsal fin – the only recorded specimen // Am. Mus. Novit. № 811. 7 p.
- Gudger E.W., Firth F.E. 1937. Two reversed partially ambicolorate halibuts: *Hippoglossus hippoglossus* // Ibid. № 925. 10 p.

- Jackman G., Limburg K.E., Waldman J. 2016. Life on bottom: the chemical and morphological asymmetry of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) sagittae // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 1. P. 27–38.
https://doi.org/10.1007/s10641-015-0451-z
- Leal M.E., Schulz U.H., Albornoz P.L. et al. 2013. First record of partial albinism in two catfish species of *Genidens* (Siluriformes: Ariidae) in an estuary of Southern Brazil // Braz. Arch. Biol. Technol. V. 56. № 2. P. 237–240.
https://doi.org/10.1590/S1516-89132013000200008
- Matsumoto J., Seikai T. 1992. Asymmetric pigmentation and pigment disorders in Pleuronectiformes (Flounders) // Pigment Cell Res. V. 2. P. 275–282.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0749.1990.tb00385.x
- Mills M.G., Patterson L.B. 2009. Not just black and white: pigment pattern development and evolution in vertebrates // Semin. Cell Dev. Biol. V. 20. № 1. P. 72–81.
https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2008.11.012
- Minami T. 1982. The early life history of a flounder *Paralichthys olivaceus* // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 48. № 11. P. 1581–1588.
https://doi.org/10.2331/suisan.48.1581
- Muto N., Noda T., Kai Y., Nakabo T. 2013. First record of albinism in the rockfish *Sebastes pachycephalus* complex (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) // Ichthyol. Res. V. 60. № 2. P. 195–197.
https://doi.org/10.1007/s10228-012-0320-0
- Nobile A.B., Freitas-Souza D., de Lima F.P. et al. 2016. Partial albinism in *Rhinelepis aspera* from the upper Paraná Basin, Brazil, with a review of albinism in South American freshwater fishes // Rev. Mex. Biodivers. V. 87. № 2. P. 531–534.
https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.04.005
- Quigley D.T.G., de Carlos A., Barros-Garcia D., MacGabhann D. 2018. Albinism and leucism in blonde rays (*Raja brachyuran* Lafont, 1871) (Elasmobranchii: Batoidea) from the Irish Sea // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. V. 38. № 2. P. 79–88.
- Reum J.C.P., Paulsen C.E., Pietsch T.W., Parker-Stetter S.L. 2008. First record of an albino chimaeriform fish, *Hydrolagus coliei* // Northwest. Nat. V. 89. № 1. P. 60–62.
https://doi.org/10.1898/1051-1733(2008)89[60:FROAAC]2.0.CO;2
- Sandoval-Castillo J.E., Mariano-Melendez C., Villavicencio-Garayzar C. 2006. New records of albinism in two elasmobranchs: the tiger shark *Galeocerdo cuvier* and the giant electric ray *Narcine entemedor* // Cybium. V. 30. № 2. P. 191–192.
https://doi.org/10.26028/cybium/2006-302-014
- Sazima I., Pombal J. Jr. 1986. Um albino de *Rhamdella minuta*, com notas sobre comportamento (Osteichthyes, Pimelodidae) // Rev. Brasil. Biol. V. 46. № 2. P. 377–381.
- Wakida-Kusunoki A.T. 2015. First record of total albinism in southern stingray *Dasyatis americana* // Rev. Biol. Mar. Oceanogr. V. 50. № 1. P. 135–139.
https://doi.org/10.4067/S0718-19572015000100011
- Wang J., Hou L., Zhang R. et al. 2007. The tyrosinase gene family and albinism in fish // Chin. J. Oceanol. Limnol. V. 25. № 2. P. 191–198.
https://doi.org/10.1007/s00343-007-0191-9

THE FIRST CAPTURE OF A LEUCISTIC INDIVIDUAL OF THE GREENLAND HALIBUT *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES* (PLEURONECTIDAE) IN THE WATERS OFF NORTHEASTERN SAKHALIN (SEA OF OKHOTSK)

Yu. N. Poltev^{1, *} and A. V. Luchenkov¹

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

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

The first recorded case of leucism is reported in the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* from the waters off the northeastern tip of Sakhalin Island. The caught individual, a sexually mature female with a fork length of 83 cm, had depigmentation over almost entire body. The only pigmented parts on the eyed side of the body were pupils, a small spot on the caudal fin, a spot around the pectoral fin, and a border of the gill slit.

Keywords: Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*, leucism, Sea of Okhotsk.