

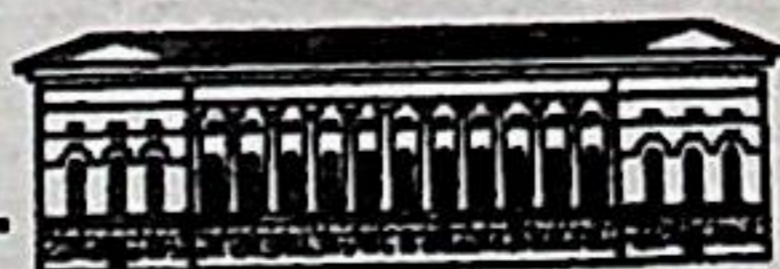
П-58

ISSN 0206—0477

213

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО ЗООЛОГИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ



11-53

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА, ТОМ 213
Выпускаются с 1932 года

155

ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО ЗООЛОГИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ

Под редакцией А. В. Салманова и И. С. Даревского

ЛЕНИНГРАД
1990

INVESTIGATIONS ON VERTEBRATES ZOOLOGY

Edited by A. V. Salmanov and I. S. Darevsky

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

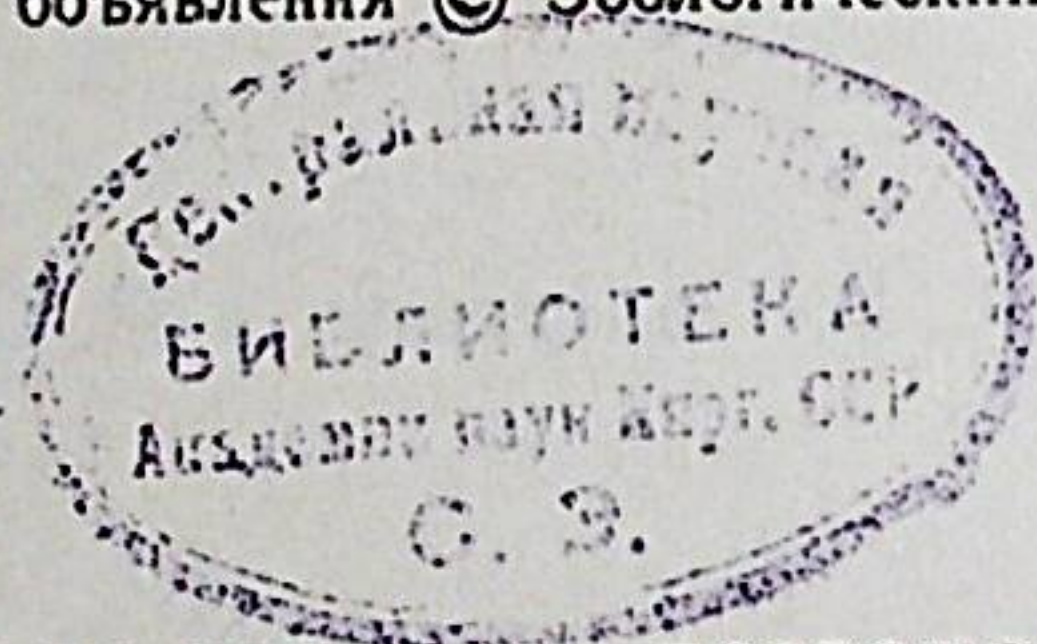
Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович (зам. редактора), С. Я. Цалолыхин

Рецензенты:

И. М. Фокин, Р. А. Сагитов

И 2001060000—03
055(02)3—90 Без объявления © Зоологический институт АН СССР, 1990



ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 213

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1990 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник Д. А. Грозный
Технический редактор Г. С. Шаповалова

Подписано к печати 12.02.90. М-34001. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага тип. Гарнитура
литер. Печать офсетная. Печ. л. 9.5+вкл. Уч.-изд. л. 10.0. Тираж 600 экз. Заказ 363.
Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55

ПРЕДИСЛОВИЕ

Публикация молодежных сборников научных работ в трудах Зоологического института АН СССР становится хорошей традицией. Очередной выпуск этой серии, как и опубликованный в 1989 г. предшествующий том 192, включает в себя результаты исследований молодых ученых и аспирантов ЗИН АН СССР, возраст каждого из которых не превышает 30 лет. Вместе с тем большинство авторов сборника не являются новичками в науке и ранее уже публиковались на страницах как отечественной, так и зарубежной специальной печати. Подборка материалов сборника по принципу молодости авторов полезна, в частности, в том отношении, что может дать цельное представление об уровне научных исследований молодого поколения «зиновцев», приходящего на смену своим учителям и старшим товарищам по работе.

Настоящий том трудов Зоологического института АН СССР, выходящий под общим названием «Исследования по зоологии позвоночных», объединяет 13 статей, касающихся различных сторон систематики, фаунистики, экологии, морфологии и палеобиологии некоторых групп рыб, земноводных, птиц и млекопитающих, главным образом отечественной фауны. Большинство этих исследований включает в себя материалы кандидатских диссертаций, защищенных или представляемых к защите на ученом совете ЗИН АН СССР.

И. С. Даревский

УДК: 597 (471.23):551.734

А. О. Аверьянов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ СРЕДНЕДЕВОНСКИХ ПОЗВОНОЧНЫХ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Из нового местонахождения среднедевонских (буртниецкое время) позвоночных близ ст. Новинка (Ленинградская область, Гатчинский район) описываются остатки псаммостеид, панцирных рыб пиктодонтид, артродир (гетеростеиды, гомостеиды и коккостеиды) и антиарх (астеролепиды), акантод, кистеперых и двоякодышащих рыб. Пиктодонтиды ранее не отмечались в среднедевонских континентальных отложениях Главного девонского поля. Присутствие в Новинке этих рыб свидетельствует о том, что местонахождение образовалось в бассейне с соленостью, приближающейся к нормальной морской.

В 1929—1931 гг. Д. В. Обручевым и Р. Ф. Геккером проводились комплексные исследования восточной половины Главного девонского поля (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Собранные ими многочисленные остатки позвоночных заложили основы современных представлений о стратиграфии континентальных толщ девона этого региона. Успеху сборов в те годы в значительной степени способствовала хорошая обнаженность девонских слоев (Геккер, 1955). В последующие десятилетия обнаженность по берегам рек Ленинградской, Псковской и Новгородской областей значительно ухудшилась. В настоящее время большинство выходов «древнего красного песчаника» заросло, и крупнейшие местонахождения девонских позвоночных (Столбово на р. Сясь, Ям-Тесово на р. Оредеж и др.) недоступны для изучения. В сложившейся ситуации перспективно изучение искусственных обнажений девонских отложений, вскрытых различными песчаными и глиняными карьерами.

В данной работе приводятся сведения о комплексе среднедевонских позвоночных (живетский век, буртниецкое время), собранных автором в 1985—1989 гг. в песчаном карьере близ станции Новинка (Ленинградская область, Гатчинский район). Это самое восточное местонахождение буртниецских позвоночных. Ранее позвоночные этого возраста были известны из Латвии и Эстонии, в Ленинградской области — на р. Еглине восточнее Псковского озера (Обручев, 1933; Обручев, Марк-Курик, 1965).

В карьере близ станции Новинка вскрыта 4—6-метровая толща белого, розового, реже красного косослоистого песчаника. На разных уровнях, но главным образом в нижней части этой толщи найдены остатки следующих позвоночных: * *Tartuosteus* cf. *T. maximus* (о), *Pycnosteus tuberculatus* (мм), *Ganosteus stellatus* (о), *Psammolepis* cf. *P. abavica* (м), *Ptyctodus* sp. (р), *Heterostius* sp. (мм), *Homostius* sp. (мм), *Cocosteus* cf. *C. markae* (о), *Asterolepis* sp. (р), *Haplacanthus marginalis* (о), *Devononchus concinnus* (м), *Homacanthus gracilis* (р), *Glyptolepis* sp. (о), ? *Gyroptychius* sp. (о), Osteolepididae indet., чешуи (м), *Conchodus* sp. (е), *Dipnoi* indet., чешуи (р).

Мелкие кости (шпы акантод, чешуи и зубы остеолепидид, кости коккостеид и др.) встречаются иногда в большом количестве в основании косых серий. Крупные кости относительно редки, преобладают щитки псаммостеид, чаще неполные и сильно окатанные. В тонких прослоях крупной глиняной гальки встречаются окатанные кости крупных артродир (*Homostius* и *Heterostius*), превращенные иногда в костяную гальку. Тонкие чешуи голоптихий захоронялись в относительно спокойных участках водоема, где отлагались горизонтальные прослойки песчаника. По всему разрезу довольно обычны переотложенные из ордовикских отложений мшанки, членики морских лилий и фрагменты раковин брахиопод (возраст беспозвоночных по определению М. А. Ржонсницкой и Л. Е. Попова, ВСЕГЕИ).

Песчаная толща отлагалась, видимо, на авандельте крупного речного потока, вблизи берега в условиях нестабильного гидродинамического режима. Трупы позвоночных приносились, вероятно, из более высоких участков этой реки, т. е. местонахождение имеет аллохтонное происхождение. Захоронение происходило иногда очень быстро. Например, довольно крупный фрагмент бронхальной пластинки *Ganosteus stellatus* встречен в средней части косоугольной слойки мощностью 12 см. Этот фрагмент был засыпан песком быстрее, чем успел сползти к основанию песчаного барханчика.

Ниже приведено описание в систематическом порядке найденных остатков позвоночных. Автор благодарен Л. А. Налбандяну и М. В. Владимирову за помощь при сборе материала. Рисунки и фотографии автора.

* В скобках указана частота встречаемости различных видов: мм — очень многочисленный (более 1000 остатков), м — многочисленный (100—1000 остатков), о — обычный (10—100), р — редкий (1—10), е — единичные находки.

ВЕТВЬ AGNATHA. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ.
 КЛАСС PTERASPIDOMORPHI. ПТЕРАСПИДОМОРФЫ
 ПОДКЛАСС HETEROSTRACI
 ОТРЯД PSAMMOSTEIDA
 СЕМЕЙСТВО PSAMMOSTEIDAE

Род *Tartuosteus* Obruchew, 1961

Tartuosteus cf. *T. maximus* Mark-Kurik, 1965

Крупный псаммостейд с очень мелкими кожными зубами. В материале имеется фрагмент бронхиальной пластинки (рис. 1, 1, *вклейка*), значительно превосходящий по толщине бронхиальные пластинки из типового местонахождения *T. maximus* (Каркси в Эстонии, буртниекие слои). Толщина этого фрагмента в 3.5 см от латерального края равна 2.1 см. У голотипа *T. maximus* толщина бронхиальной пластинки даже в медиальной части не превышает 1 см (Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 119). *Tartuosteus* cf. *T. maximus* встречается в Новинке заметно реже других видов псаммостейд (кроме *Ganosteus stellatus*). Несмотря на это, только на его пластинках обнаружены следы зубов кистеперых рыб (рис. 1, 1 и 2, *вклейка*). Вероятно, эти крупные хищники больше предпочитали нападать на относительно слабо защищенных тартуостейсов с маленькими кожными зубами на панцире.

Род *Pycnosteus* Preobrazhensky, 1911

Pycnosteus tuberculatus (Rohon, 1901)

Крупная форма с относительно большими кожными зубами, имеющими частые длинные дихотомирующие зубчики. В Новинке встречаются остатки гигантских особей с вентральной пластинкой, видимо, превышавшей в длину 60 см (рис. 2, а). Фрагмент бронхиальной пластинки (рис. 3) с широкой полоской плеромина и прямым латеральным краем, принадлежавший, видимо, очень старой особи, имеет толщину 1.8 см в 4 см от латерального края. Сравнительно мелкие кожные зубы большей частью слиты в короткие гребешки. Почти целая бронхиальная пластинка с более крупными обособленными кожными зубами (рис. 4, в) принадлежала, вероятно, молодой особи. Она более узкая, чем бронхиальные пластинки такого же размера из Каркси (Марк-Курик, 1968), задний край в отличие от пластинок взрослых особей вогнутый. Определенный интерес представляет находка правой посторбитальной пластинки (рис. 4, б), ранее не известной для пикностейсов (Обручев, Марк-Курик, 1965; Марк-Курик, 1968). Ее длина 10.8 см, максимальная толщина 3.5 мм. Найдены также фрагментарные дорзальная (рис. 4, а), орбитальная (рис. 1, 4, *вклейка*), часть вентральной пластинки молодой особи (рис. 2б) и, видимо, принадлежащие этому виду многочисленные коньковые чешуи (рис. 1, 5, *вклейка*).

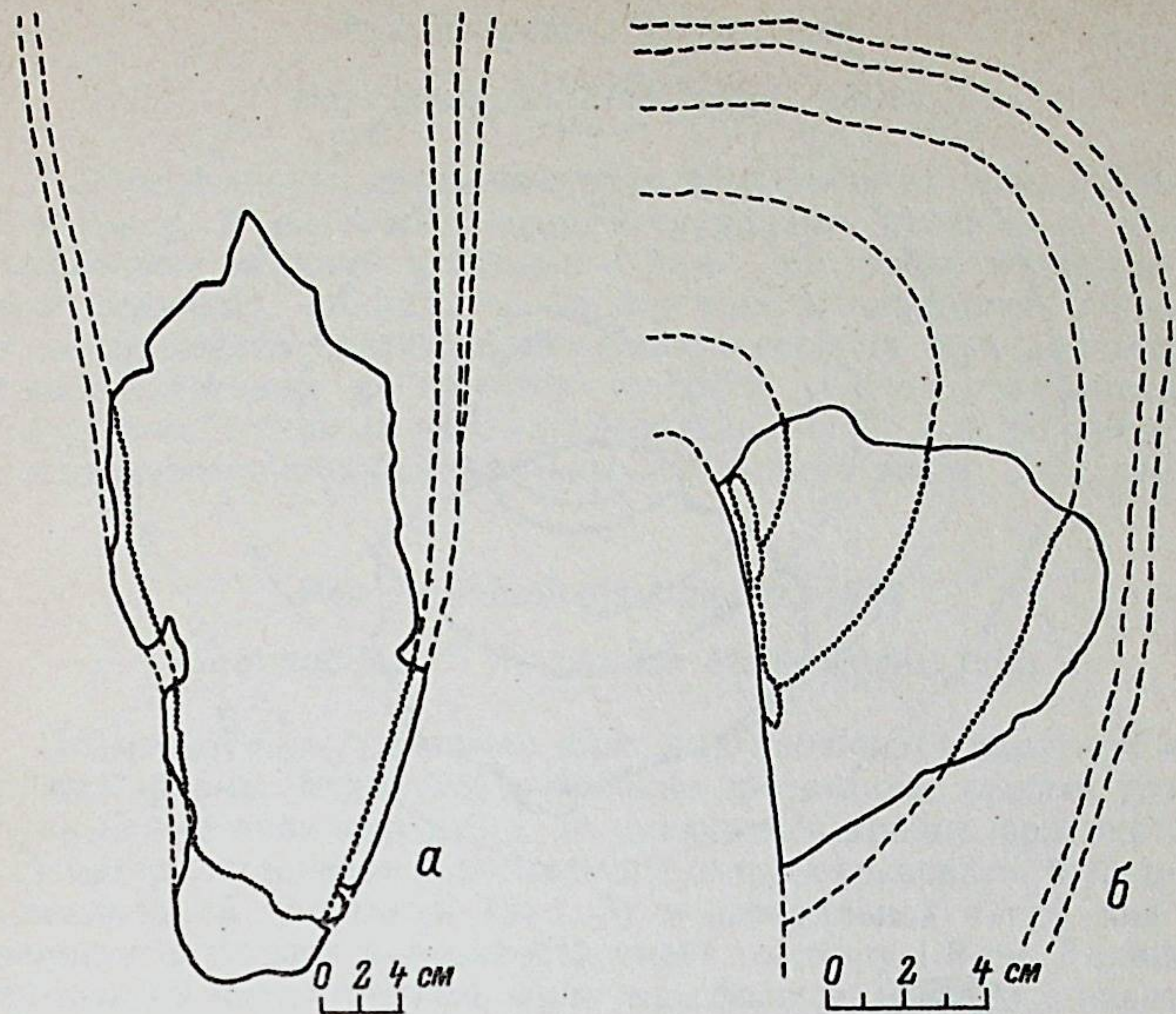


Рис. 2. Части вентральных пластинок взрослой (а) и молодой (б) особей *Pycnosteus tuberculatus*.

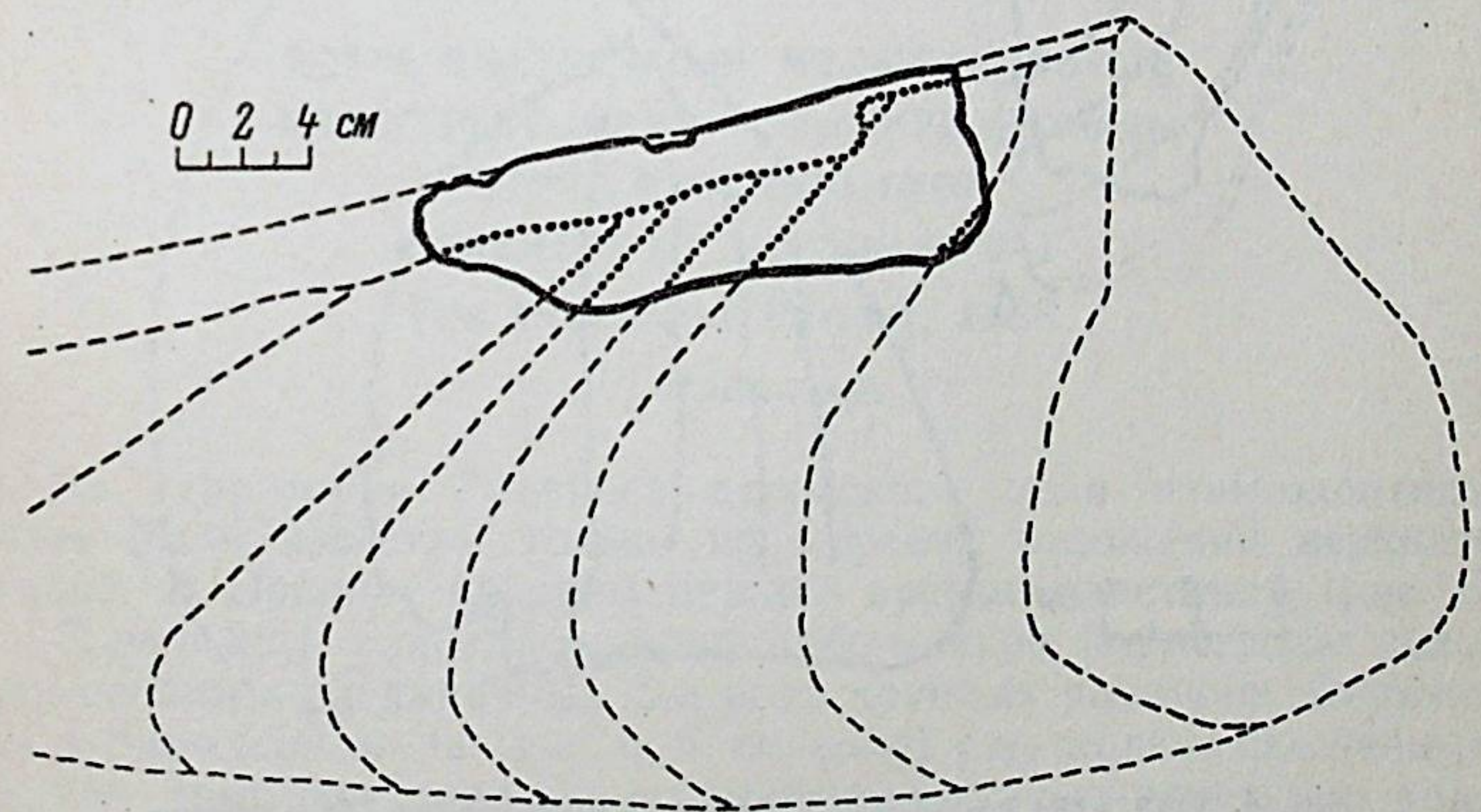


Рис. 3. Часть бронхиальной пластинки очень крупной особи *Pycnosteus tuberculatus*

Род *Ganosteus* Rahon, 1901

Ganosteus stellatus Rohon, 1901

Псаммостеиды средних размеров. Кожные зубы очень крупные и высокие, с длинными дихотомирующими зубчиками, часто окруженные мелкими кожными зубами. Эти зубы, несмотря на свою величину, видимо, слабо защищали пластинки панциря от механических повреждений. Практически на всех найденных немногочисленных фрагментах имеются участки, заполненные вторичными кожными зубами. Особенно сильно они развиты на латеральных концах бронхиальных пластинок (рис. 1, 3, *вклейка*).

Род *Psammolepis* Agassiz, 1845

Psammolepis cf. *P. abavica* Mark-Kurik, 1965

Псаммостеиды с мелкими кожными зубчиками округлой или близкой формы. Вероятно, в Новинке представлен особый, очень крупный вид псаммолеписов, но имеющийся крайне фрагментарный материал пока не позволяет его охарактеризовать. Фрагмент бронхиальной пластинки (рис. 5) в латеральной части еще до границы свободной поверхности имеет толщину 1.8 см. Толщина медиальной части, видимо, была еще больше. Обычно у псаммолеписов толщина бронхиальной пластинки не превышает 0.9 см и только у *P. abavica* и *P. paradoxa* Ag. достигает в медиальной части 1.5 см (Обручев, Марк-Курик, 1965). Задний край бронхиальной пластинки выпуклый.

ВЕТВЬ GNATHOSTOMI. ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ
КЛАСС PLACODERMI. ПАНЦИРНЫЕ РЫБЫ

ОТРЯД PTYCTODONTIDA

СЕМЕЙСТВО PTYCTODONTIDAE

Род *Ptyctodus* Pander, 1858

Ptyctodus sp.

На территории Главного девонского поля птыктодонтиды ранее были известны только из морских отложений верхнего девона. В Новинке найдены нижние зубные пластинки (рис. 6, 6 и 7, *вклейка*), принадлежавшие либо мелкой форме, либо молодым особям вида типичных для рода крупных размеров. Верхняя (?) зубная пластинка (рис. 6, 5, *вклейка*) с несколько скошенным наружу тритором напоминает по форме зубные пластинки рода *Rhynchodus*.

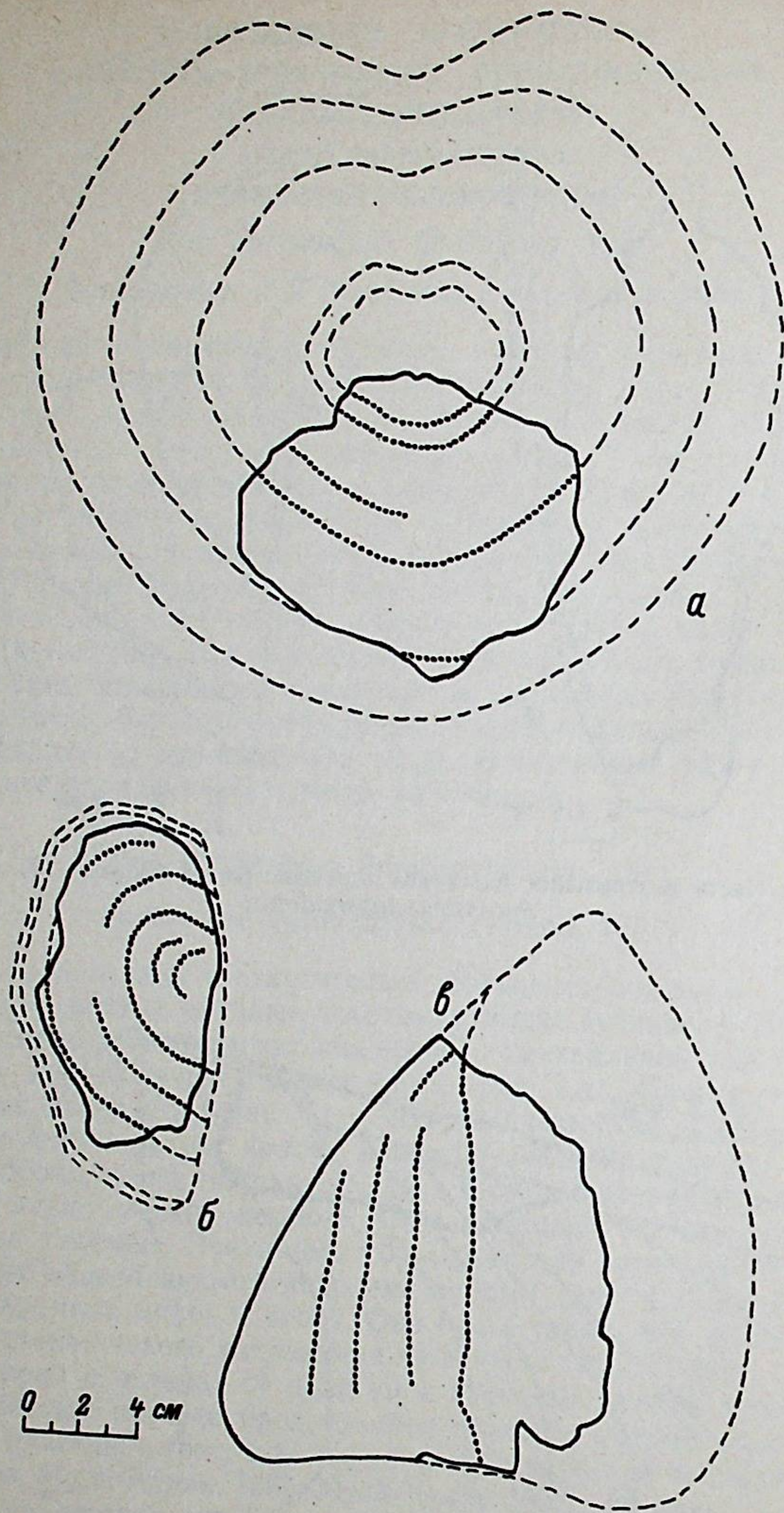


Рис. 4. Фрагмент дорзальной (а), посторбитальная (б) и бронхиальная (в) пластинки *Rhynchosteus tuberculatus*

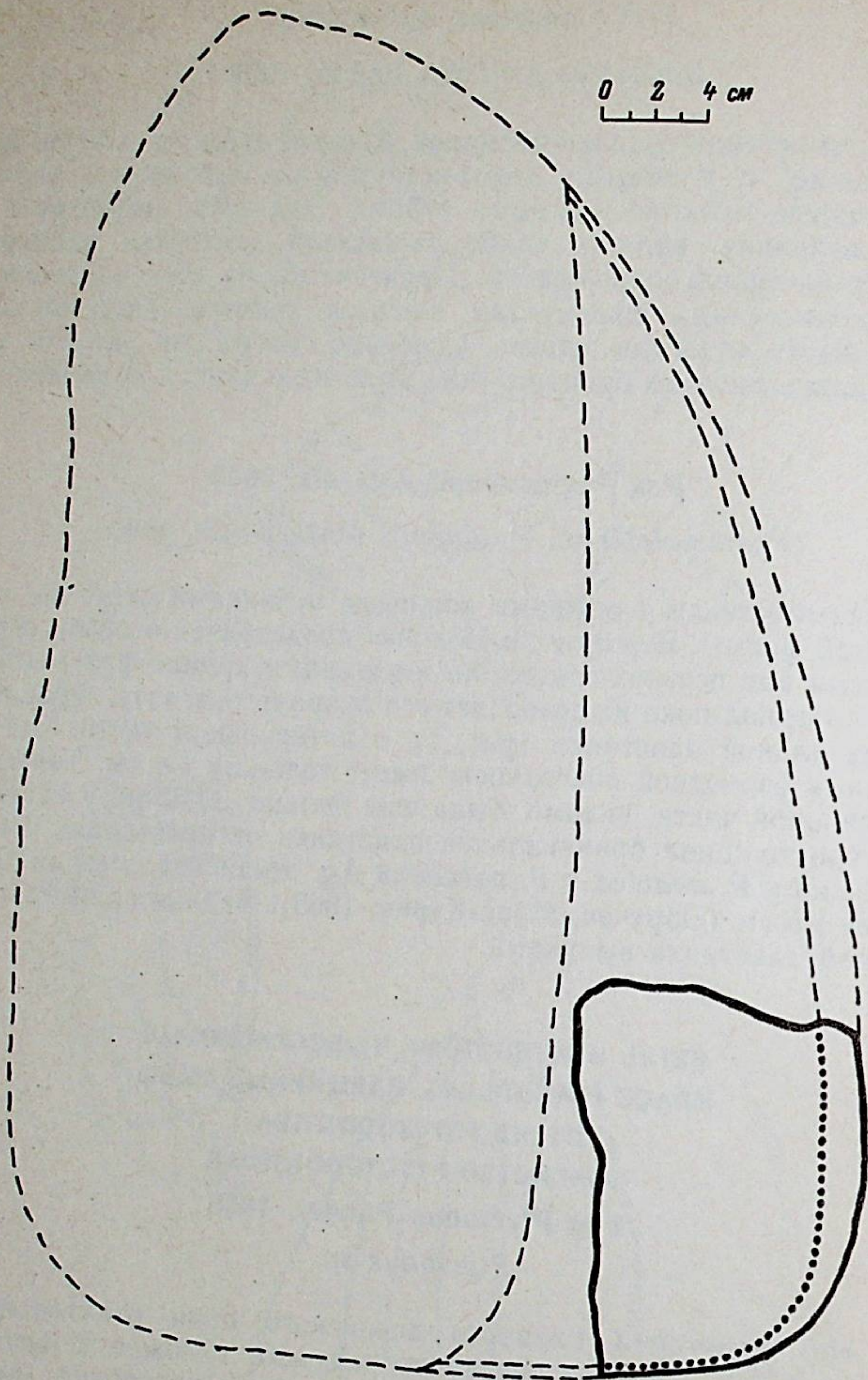


Рис. 5. Гигантская брахиальная пластинка *Psammolepis* cf *P. abavica*

ОТРЯД ARTHRODIRA
 ПОДОТРЯД HETEROSTEINA
 СЕМЕЙСТВО HETEROSTEIDAE
 Род *Heterostius* Asmuss, 1856
Heterostius sp.

Представлен очень многочисленными, но большей частью крайне неполными фрагментами панциря с характерной скульптурой из крупных и мелких редких бугорков. Наиболее полный фрагмент — соединенные вместе *postorbitale* и *marginale* неотличимы по построению от соответствующих костей *H. ingens* Asmuss.

ПОДОТРЯД COCCOSTEINA
 СЕМЕЙСТВО HOMOSTEIDAE
 Род *Homostius* Asmuss, 1856
Homostius sp.

Представлен, как и предыдущий вид, многочисленными, но обычно мелкими фрагментами, отличающимися от фрагментов панциря гетеростиуса скульптурой: бугорки только мелкие, тесно сближенные, покрывают всю свободную поверхность костей. Наиболее полно сохранились задне-медиальная часть *medio-dorsale* с вогнутым задним краем (рис. 7, а, б), медиальная часть *interlaterale* (рис. 6, 8, *вклейка*), фрагмент *antero-dorso-laterale* (рис. 7, в), напоминающей по форме *ADL* у *H. formosissimus* Asmuss (Heintz, 1934, табл. 16, 2), но с более крупными бугорками (принадлежит, видимо, молодой особи). Гомостиусу может принадлежать задняя часть крупной *infragnathale* (рис. 6, 1, *вклейка*).

СЕМЕЙСТВО COCCOSTEIDAE
 Род *Coccosteus* Agassiz, 1844
Coccosteus cf. *C. markae* Obrutcheva, 1962

Более или менее определимые кости мелких коккостеид больше напоминают кости *C. markae*. *Infragnathale* (рис. 6, 2, *вклейка*) с 4 зубчиками на конце режущего края более грацильная, чем экземпляр с р. Еглина (Обручева, 1962, рис. 23), с менее высокой лопастной частью. Имеются два задних фрагмента *medio-dorsale*. На одном (рис. 6, 3, *вклейка*) каринальный отросток, как у большинства коккостеид, постепенно увеличивается в высоту спереди назад, на другом (рис. 6, 4, *вклейка*) он имеет одинаковую высоту по всей длине. Последний экземпляр, возможно, принадлежит особому виду, он также отличается более острым углом схождения горизонтальных пластин. *Anterior-dorso-laterale* и *posterior-medio-ventrale* (рис. 6, 9 и 10, *вклейка*) обычного типа.

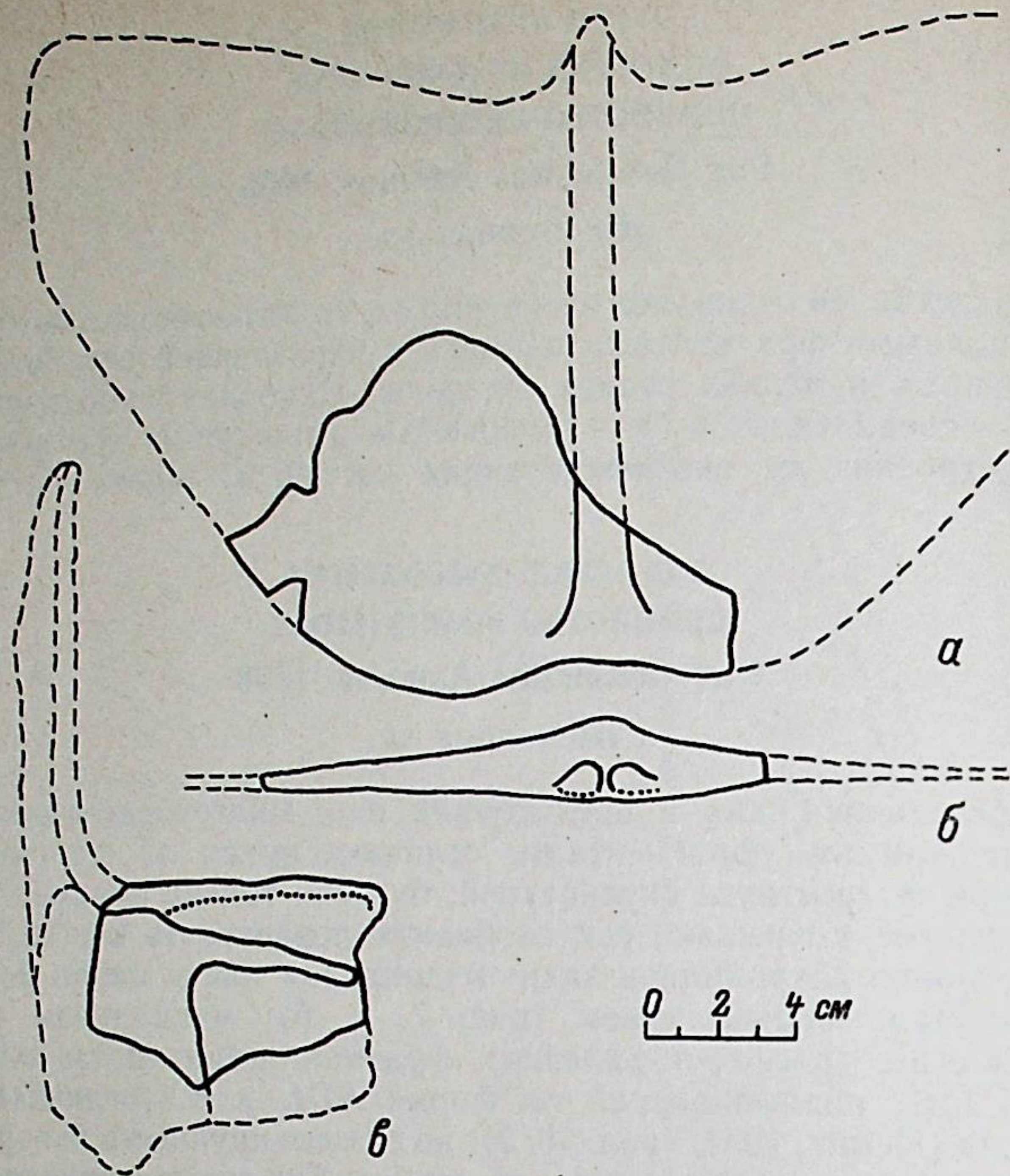


Рис. 7. Кости гигантской панцирной рыбы *Homostius* sp.;
 а — medio-dorsale, изнутри; б — то же, сзади; в — anterior-dorso-laterale

ОТРЯД ANTIARCHA

СЕМЕЙСТВО ASTEROLEPIDAE

Род *Asterolepis* Eichwald, 1840

Asterolepis sp.

Астеролепиды в Новинке представлены фрагментарными остатками, что не позволяет определить их видовую принадлежность. Известны medio-ventrale, видимо, молодой и взрослой особей (рис. 6, 11 и 12, *вклейка*), элементы грудного плавника — centrale-ventrale 1, centrale-dorsale 1 и terminale (рис. 6, 13—15, *вклейка*). На terminale крупные бугорки на латеральном ребре идут до самого конца. На проксимальных элементах, образующих сочленовную впадину плавника, рельеф в виде мелких бугорков, собранных в радиальные ребрышки.

КЛАСС ACANTHODEI. АКАНТОДЫ

ACANTHODEI INCERTAE SEDIS

Род *Haplacanthus* Agassiz, 1845

Haplacanthus marginalis Agassiz, 1845

Плавниковые шипы (рис. 1, 6, *вклейка*) маленькие, слабо изогнутые, сдавлены с боков. Переднее ребро гладкое, отделено от боковых сторон шипа глубокими бороздками. Боковые стороны гладкие или со слабыми продольными струйками. Задних зубчиков нет. Иногда под передним ребром имеется тонкий канал. Такие же шипы, но с 2 рядами шипиков по заднему краю (рис. 1; 7, *вклейка*), возможно, принадлежат особому виду.

Род *Devononchus* Gross, 1940

Devononchus concinnus (Gross, 1930)

Плавниковые шипы (рис. 1, 10, *вклейка*) крупные и средние по размерам, прямые или слабо изогнутые, сильно сдавленные с боков. Боковая поверхность шипа покрыта 5—6 гладкими округлыми продольными ребрами, постепенно утончающимися к заднему краю. Переднее ребро не крупнее остальных. Шип пронизан мелкими нерегулярными продольными каналами, под первым ребром нет крупного канала.

Род *Homacanthus* Agassiz, 1845

Homacanthus gracilis (Eichwald, 1844)

Плавниковые шипы (рис. 1, 8 и 9, *вклейка*) маленькие, слабо изогнутые, сильно уплощенные, с 3—4 продольными гладкими ребрами на боковой стороне. По заднему краю проходят два супротивных ряда обращенных к основанию зубчиков. В центре шипа проходит большой пульпарный канал, впереди от него имеются 1—2 более мелких каналов.

КЛАСС OSTEICHTHYES. КОСТНЫЕ РЫБЫ

ПОДКЛАСС SARCOPTERYGII. МЯСИСТОЛОПАСТНЫЕ

НАДОТРЯД CROSSOPTERYGII. КИСТЕПЕРЫЕ

ОТРЯД POROLEPIFORMES

СЕМЕЙСТВО HOLOPTYCHIIDAE

Род *Glyptolepis* Agassiz, 1844

Glyptolepis sp.

Крупные чешуи, до 45 мм в диаметре и 1.6 мм толщины (рис. 8, 1, *вклейка*). Передняя часть свободной поверхности покрыта маленькими бугорками, собранными в короткие продольные

ребрышки, переходящие на остальной части свободной поверхности в длинные тонкие гребешки. Эти гребешки у края чешуи обычно отклоняются вверх или вниз. Глиптолепису или другим крупным голоптихидам, видимо, принадлежат крупный *Sogopoid I* (рис. 8, 2, *вклейка*) и гигантские «клыки» (рис. 8, 3, *вклейка*) с хорошо выраженными латеральными гребнями.

ОТРЯД OSTEOLEPIFORMES
СЕМЕЙСТВО OSTEOLEPIDIDAE
Род *Gyroptychius* McCoy, 1848

?*Gyroptychius* sp.

Фрагментарность остатков остеолепиформных кистеперых не позволяет их точно определить; возможно, они представлены в Новинке несколькими родами. Очень крупный сошник (рис. 8, 12, *вклейка*) с коротким задним отростком несколько напоминает сошник *Gyroptychius pauli* Vorobyeva из арукюласких слоев Эстонии (Воробьева, 1977). Клейтрум (рис. 8, 8, *вклейка*) обычной для остеолепиформов формы практически неотличим от клейтрума *G. elgae* Vorobyeva из буртниеких слоев Эстонии (Воробьева, 1977, табл. IV, фиг. 5). Гироптихису могут принадлежать многочисленные мелкие ромбические чешуи (рис. 8, 4—7, *вклейка*).

Интересна находка фрагментов нижней челюсти неизвестной кистеперой рыбы с очень сильно развитой сейсмо-сенсорной системой (рис. 8, 10 и 11, *вклейка*). Многочисленные выводные поры сгруппированы в несколько вытянутых продольно полей, расположенных на месте *canalis mandibularis*. Каждое такое поле окружено короткими концентрическими желобками. На остальной поверхности кости скульптура отсутствует.

НАДОТРЯД DIPNOI. ДВОЯКОДЫШАШИЕ

ОТРЯД DIPTERIDA

СЕМЕЙСТВО DIPTERIDAE

Род *Conchodus* McCoy, 1848

Conchodus sp.

Крупная форма. Правая верхняя зубная пластинка (рис. 8, 9, *вклейка*) с относительно большим количеством ребер (6). Симфизный край очень тонкий, верхние пластинки, вероятно, не сливались в одну непарную.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1947.— Т. 163.— 237 с.
Геккер Р. Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля // Тр. Палеонтол. ин-та, 1983.— Т. 190.— 140 с.
Обручев Д. В. К стратиграфии среднего девона Ленинградской области // Зап. Всерос. минерал. о-ва, 1933.— Ч. 62.— № 2.— С. 405—420.
Обручев Д. В., Марк-Курик Э. Ю. Псаммостейды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР.— Таллинн, 1965.— 304 с.
Обручева О. П. Панцирные рыбы девона СССР (коккостейды и динихтииды).— М.: Изд. МГУ, 1962.— 189 с.
Heintz A. Revision of the Estonian Arthrodira. Pt. 1. Family Homostiidae Jaekel // Tartu ülikooli geologia-instituudi Toimetused.— Tartu, 1934.— N 38.— 115 p.
Mark-Kurik E. New finds of psammosteids (Heterostraci) in the devonian of Estonia and Latvia // Eesti NSV Teaduste Akademia Toimetised, 1968.— Т. 17.— N 4.— P. 409—423.

A. O. Averianov

A NEW LOCALITY OF MIDDLE DEVONIAN VERTEBRATES
IN LENINGRAD REGION

Remains of psammosteids, ptyctodontid (Ptycodontidae), arthrodir (Heterosteiidae, Homosteiidae and Coccosteiidae) and antiarch (Asterolepidae) placoderms, acanthods, crossopterygian and dipnoan fishes are described from the new locality of the Middle Devonian (Givetian, Burtniek beds) vertebrates near village Novinka (Leningrad region). It is the first finding in the Middle Devonian continental deposits of the Old Red Continent for ptyctodontids.

УДК: 597.585+591.487.9

С. А. Мандрица

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
СТРОЕНИЯ СЕЙСМОСЕНСОРНЫХ КАНАЛОВ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА CONGIOPODIDAE
(PISCES: SCORPAENIFORMES)

В статье приведено описание каналов сейсмодатчика системы 8 видов семейства Congiopodidae. Полученные данные подтверждают справедливость представлений об объеме этого семейства в составе 4 родов (*Congiopodus*, *Perryena*, *Zanclorhynchus*, *Alertichthys*) с 9 видами. Предлагается уточненный диагноз семейства Congiopodidae.

Семейство Congiopodidae — немногочисленная по числу видов и мало изученная группа рыб из Южного полушария. Большинство исследователей принимают объем этого семейства в составе 4 родов и 9 видов (Regan, 1913; Moreland, 1960; Андрияшев, 1964; Hureau, 1971; Raulin, Moreland, 1979). В то же время ряд ученых, основываясь на классических работах Мацубары (Matsubara, 1943, 1955) по скорпенообразным рыбам Японии, включает в это семейство дополнительно несколько родов скорпеноподобных рыб из Индо-Пацифики (Jordan, 1923; Chyung, 1977; Masuda et al., 1984; Moeuget et al., 1985; Линдберг, Красюкова, 1987). К сожалению, сравнительно-морфологическое изучение правомочности этих точек зрения об объеме семейства Congiopodidae до сих пор не проводилось.

В настоящей работе для уточнения состава семейства Congiopodidae используются особенности строения каналов сейсмодатчика системы, что еще не изучалось у данной группы рыб.

Пользуясь случаем выразить свою искреннюю благодарность за предоставленные материалы и помощь в работе А. В. Неелову (Ленинград), Ю. Н. Щербачеву (Москва), И. А. Веригиной (Москва), доктору Бошо (M.-L. Bauchot, France), доктору Уилеру (A. Wheeler, England), доктору Пэкстону (J. R. Paxton, Australia), доктору Паулину (C. D. Paulin, New Zealand).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для написания данной работы послужила коллекция скорпенообразных рыб Зоологического института АН СССР и материалы ряда зарубежных музеев. Сейсмодатчики исследовались у следующих видов рыб:

Congiopodidae

- Congiopodus torvus* (Gronovius, 1772) (3 экз.; SL 206, 5—400 mm)
Congiopodus spinifer (Smith, 1849) (3; 160—260)
Congiopodus kieneri (Sauvage, 1878) (1; 75)
Congiopodus peruvianus (Cuvier, 1829) (8; 80—248)
Congiopodus leucopaecilus (Richardson, 1846) (37; 38—228)
Congiopodus coriaceus Paulin et Moreland, 1979 (1; 111)
Zanclorhynchus spinifer Günther, 1880 (56; 93, 2—205)
Alertichthys blacki Moreland, 1960 (39; 93—188)

Tetrarogidae

- Tetraroge barbata* (Cuvier, 1829) (1; 61, 3)
Richardsonichthys leucogaster (Richardson, 1848) (4; 25—65)
Cottapistes cottoides (Linnaeus, 1754) (8; 37, 2—89, 5)
Ablabys taenianotus (Cuvier, 1829) (2; 42, 2—47, 5)
Ocosia ramaraoi Ross et Eschmeyer, 1976 (3; 75, 6—83, 2)
Neocentropogon profundus (Smith, 1958) (1; 86, 2)
Paracentropogon rubripinnis (Temminck et Schlegel, 1943)
Vespicula trachinoides (Cuvier, 1829) (5; 25—45, 7)
Gymnapistes marmoratus (Cuvier, 1829) (2; 73, 3—101, 8)
Liocranium praepositum Ogilby, 1903 (1; 91, 2)

Aploactinidae

- Aploactis aspera* Richardson, 1844 (1; 55, 8)
Erisphex potti (Steindachner, 1896) (3; 67, 5—94, 5)

Scorpaenidae

- Helicolenus lengerichi* Norman, 1937 (5; 236—290)

Для выявления морфологических особенностей каналов сейсмодатчика системы окрашивали введением в них водного раствора метиленового синего по методике Уэно (Ueno, 1970), после чего их зарисовывали.

Сравнение особенностей сейсмодатчика системы у представителей различных семейств требует использования единой системы обозначений. Предлагаемый ниже вариант такой системы учитывает опыт предшествующих исследователей (Allis, 1909; Макушок, 1958, 1961; Андрияшев, 1961; Неелов, 1967, 1970, 1979; Сиделева, 1982; Балушкин, 1984; и др.) и включает ряд новых дополнений. Необходимо отметить, что для групп с очень сложным строением сейсмодатчика системы, например для трибы Eporhgyini, Cottidae (Неелов, 1979), использование рациональных систем обозначений деталей строения сейсмодатчика системы имеет ряд, на наш взгляд, непреодолимых, ограничений, которые возможно компенсировать только специальными описаниями и подробными иллюстрациями. В дальнейшем для краткости различные морфологические структуры сейсмодатчика системы будут обозначаться определением «сенсорный», например «сенсорный канал», как это было предложено А. В. Нееловым (1979).

Учитывая, что сенсорные каналы открываются наружу через отверстия (фонтанели) в их костном своде или на границах костей, где, как правило, канал

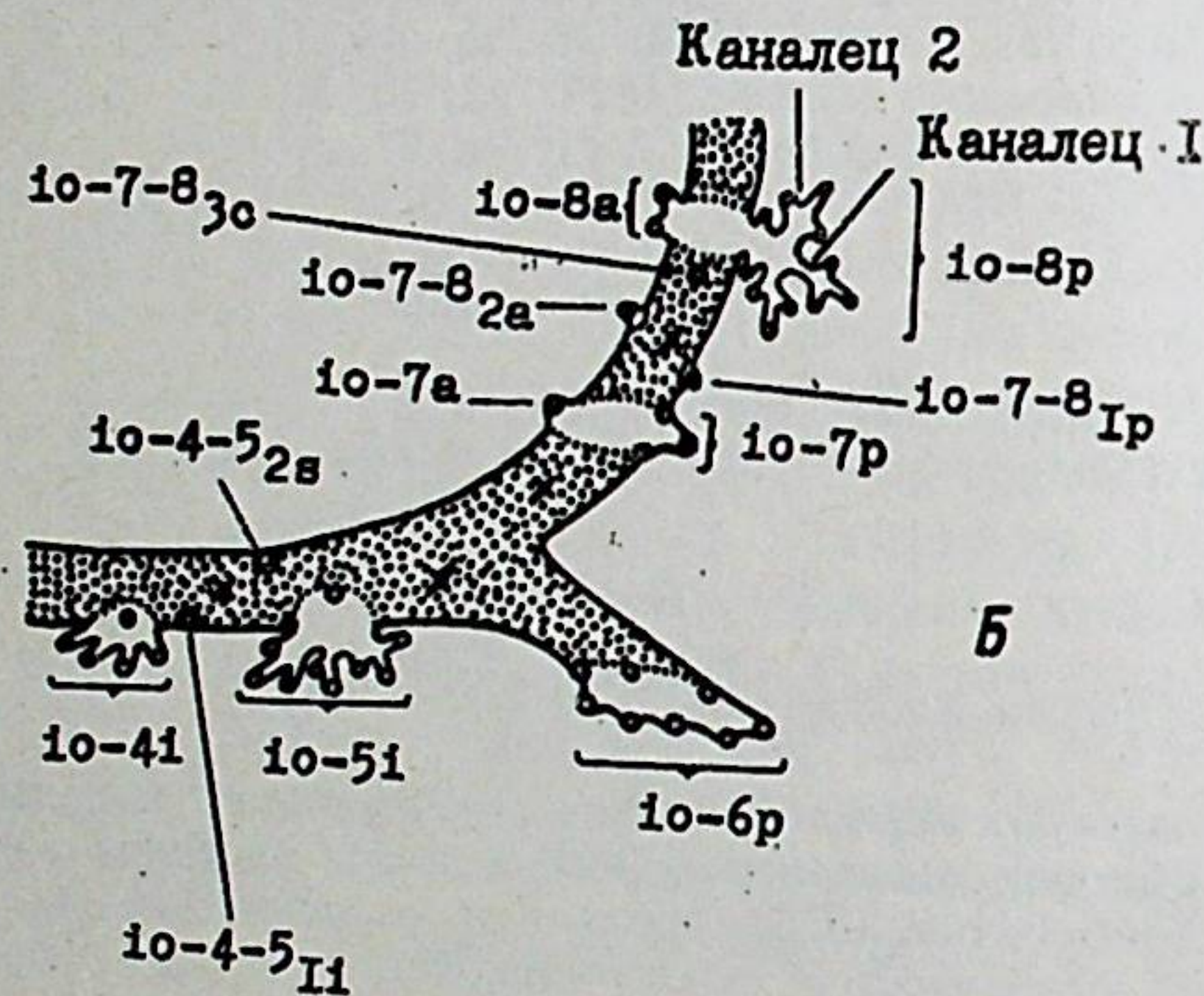
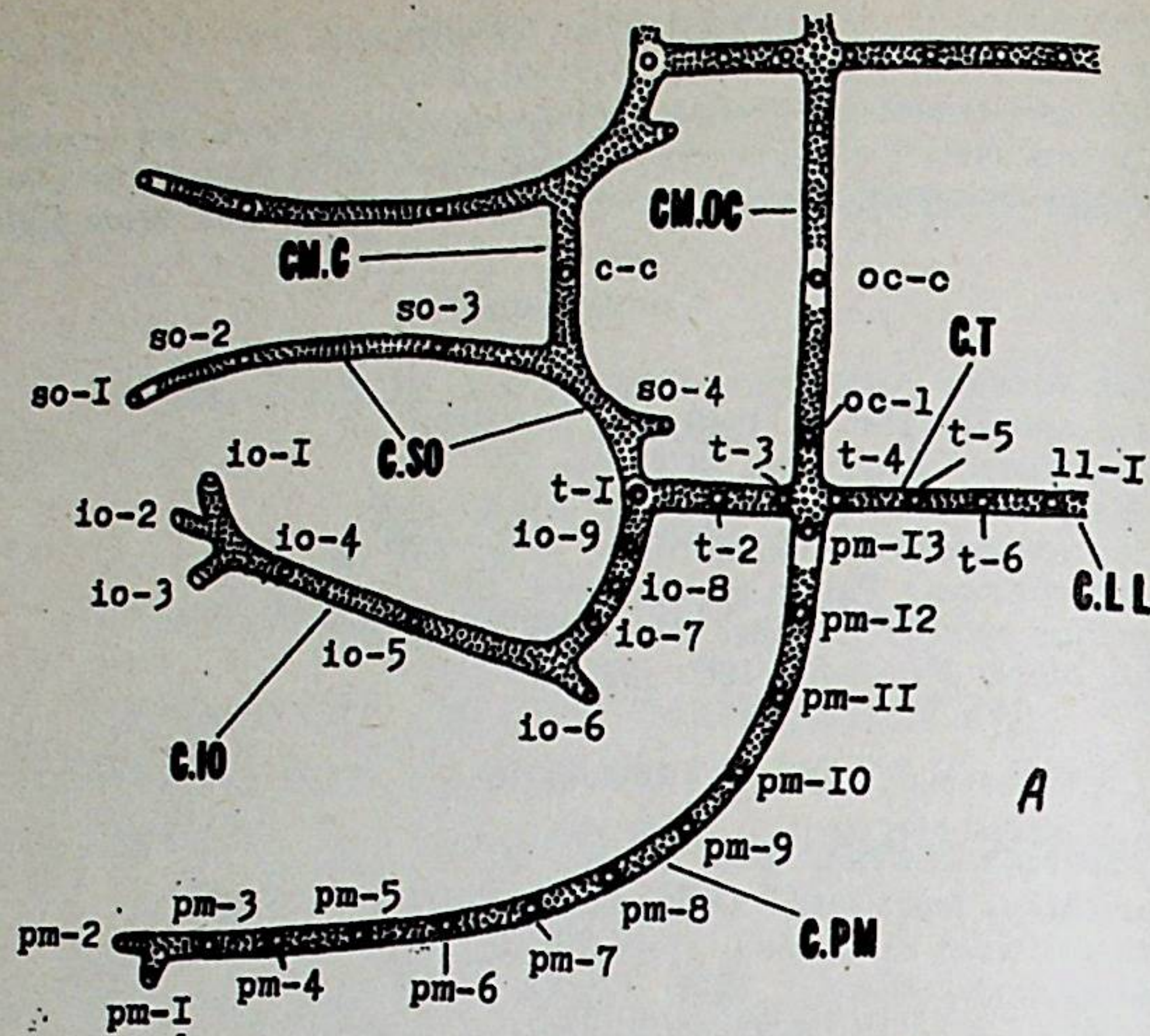


Рис. 1. Схема обозначений каналов, канальцев и пор:
 А — общая схема; Б — участок подглазничного канала. C.S.O, C.I.O, C.P.M, C.T, C.L.L — надглазничный, подглазничный, предкрышечно-нижнечелюстной, темпоральный и туловищный каналы; C.M.C и C.M.O.C — корональная и затылочная комиссуры. Основные поры: с *so-1* по *so-4* — надглазничные; с *io-1* по *io-9* — подглазничные, *io-4i*, *io-5i*, *io-7i*, *io-8a*, *io-6p*, *io-7p* и *io-8p* — 4-я, 5-я нижние, 7-я, 8-я передние, 6-я, 7-я и 8-я задние подглазничные; с *pm-1* по *pm-13* — предкрышечно-нижнечелюстные; с *t-1* по *t-6* — темпоральные; с *c-c* — центральная корональная; *oc-c* — центральная затылочная; *oc-l* — боковая затылочная; *ll-1* — первая туловищного канала; Дополнительные поры: *io-4-5₁₁* и *io-4-5_{2a}* — первая нижняя и вторая верхняя подглазничные 4-го сенса; *io-7-8_{1p}*, *io-7-8_{2a}* и *io-7-8_{3c}* — первая задняя, вторая передняя и третья центральная подглазничные 7-го сенса. Крестики — положение внутриканальных невромастов

проходит через полость в соединительной ткани, необходимо различать два главных типа пор: основные и дополнительные.

В первую очередь, к основным относятся поры в фонтанелях на границах костей, а, во-вторых, поры, не отделенные от соседних внутриканальных невромастов ни одной другой порой. Если между двумя соседними невромастами имеются две или более поры, открывающиеся через самостоятельные фонтанели, то основной из них считается первая от невромаста, ближайшего к началу данного сенсорного канала.

Дополнительные поры обязательно отделены хотя бы от одного соседнего невромаста (или от основной поры на границе костей) другой порой, открывающейся через фонтанель в костной крыше канала (рис. 1).

В свою очередь, основные и дополнительные поры могут видоизменяться в систему кожных канальцев, открывающихся самостоятельно одной или несколькими порами. Для этих случаев удачная система обозначений была предложена А. В. Нееловым (1979:36), которая и принимается в данной работе. Необходимо отметить, что при образовании канальцев 3-го и более порядка и системы анастомозов между ними, а иногда и окостенения их стенок, рациональная система записи утрачивает в определенной степени свой смысл из-за громоздкости, и в этих случаях следует основываться на графических иллюстрациях.

Названия основных пор или соответствующих им канальцев 1 обозначаются начальными строчными латинскими буквами от названия данного канала с добавлением через дефис порядкового номера поры по направлению спереди назад и указанием ее положения относительно сенсорного канала: центральная (*c* — от *centralis*, верхняя (*s* — от *superior*), нижняя (*i* — от *inferior*), передняя (*a* — от *anterior*), задняя (*p* — от *posterior*), внешняя (*l* — от *lateralis*), внутренняя (*m* — от *medialis*). Обозначения дополнительных пор включают собственную порядковую нумерацию между соответствующими основными порами в том же направлении, что и для основных пор (рис. 1, Б). Участки каналов, проходящие в кости, на рисунках покрыты точками, варьирующие пары и канальцы обозначены прерывистой линией. Местоположение внутриканальных невромастов указывается знаком «x» (рис. 1, Б), а поверхностных невромастов — крупной точкой. Учитывая неизбежность пространственных искажений при изображении каналов и канальцев при их плоскостном изображении на контуре головы в двух видах (сбоку и сверху), целесообразно совмещать их на одном рисунке, опуская контур головы. В большинстве случаев имеет смысл давать изображение каналов только одной из симметричных сторон головы.

Выделение элементарных структурных единиц сенсорных каналов крайне важно для гомологизации их участков при сравнительно морфологическом изучении. В настоящей работе принимается с некоторыми изменениями система обозначений, предложенная А. В. Балушкиным (1984) и являющаяся развитием работ Якубовского (1970, 1971). К сожалению, установление количества и топографии внутриканальных невромастов обычно требует детальных остеологических исследований, которые часто бывают невозможны из-за редкости некоторых видов. В этих случаях возникают определенные трудности при гомологизации отдельных участков сенсорных каналов.

Сенсорные каналы обозначаются латинскими литерами от названия данного канала, как это предлагалось ранее многими авторами (Allis, 1909; Макушок, 1958, 1961; Андрияшев, 1961; Якубовски, 1970, 1971; Неелов, 1967, 1970, 1979; Балушкин, 1984; и др.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сенсорные каналы у всех изученных нами видов семейства *Congiorodidae* узкие. Имеются только основные поры.

Род *Congiopodus* Perry, 1811

В надглазничном сенсорном канале 4 поры: *so-1a* у переднего края *nasale so-2l* на границе *nasale* и *frontale*, *so-3l* несколько впереди, а *so-4p* позади корональной комиссуры (рис. 2).

Подглазничный канал имеет 6 основных пор: *io-1a* и *io-2i* в *lacrimale*, *io-3i* на границе *lacrimale* и 1-й подглазничной кости (у 2 экз. *C. peruvianus* пора *io-3i* представлена двумя короткими канальцами 1, открывающимися на конце самостоятельными порами), *io-4i* между первой и второй подглазничными костями (у 2 из 3 изученных нами экземпляров *C. spinifer* пора *io-4i* в виде двух коротких канальцев 1, открывающихся самостоятельными

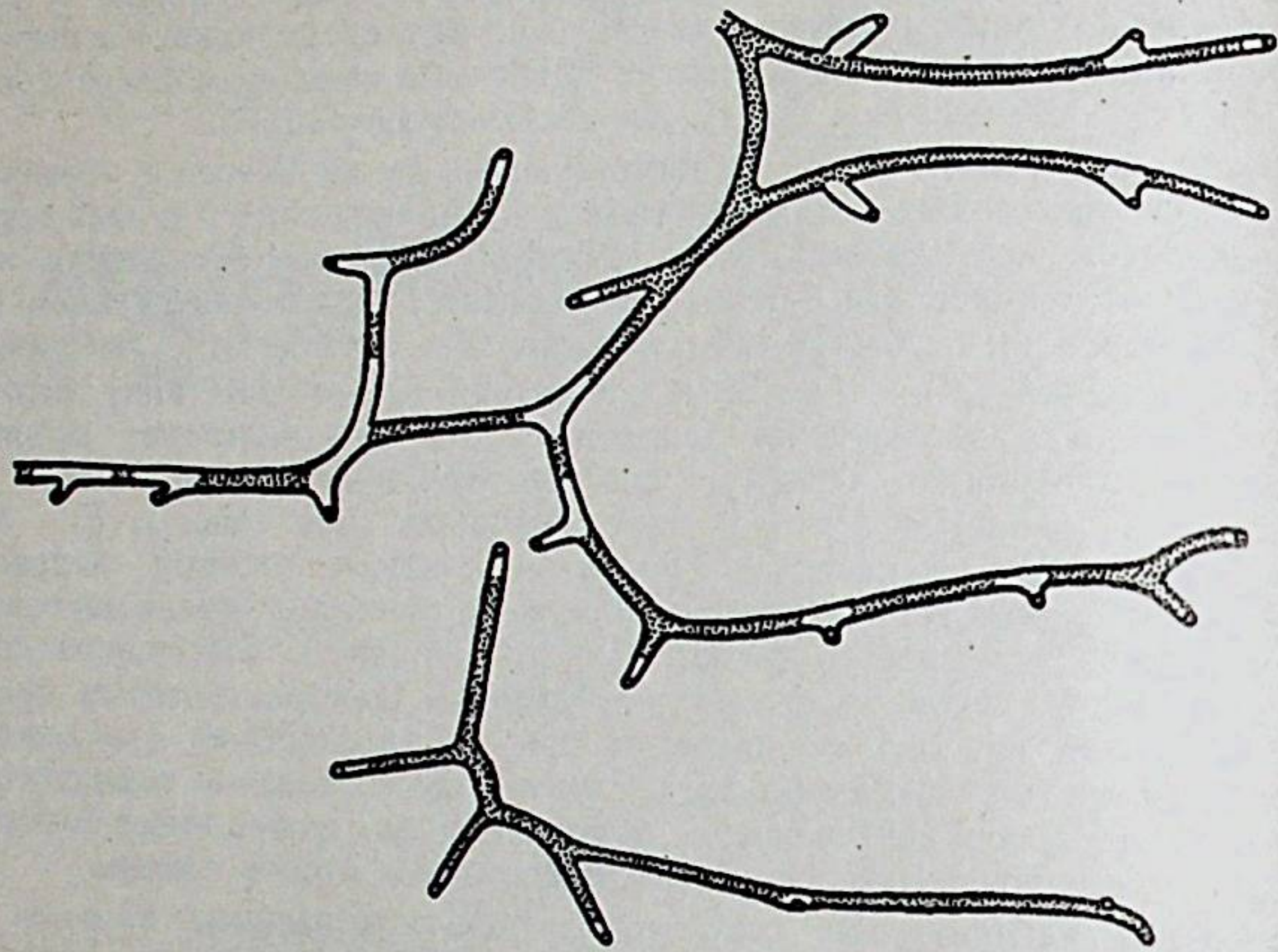


Рис. 2. Схема сенсорных каналов *Congiopodus peruvianus* SL 195 мм

порами), *io-5i* во 2-й подглазничной кости и пора *io-6p* между 2-м *suborbitale* и *postorbitale*. Необходимо отметить, что у *C. leucoraecilus* и *C. coriaceus* пора *io-6p* объединяется с порой *pt-7s*, и образуется устойчивое (отсутствует с одной стороны лишь у 1 из 37 изученных экземпляров *C. leucoraecilus*) соединение подглазничного и предкрышечно-нижнечелюстного сенсорных каналов (рис. 3).

В предкрышечно-нижнечелюстном канале 7 пор: *pt-1a* и *pt-2l* в *dentale*, *pt-3i* на границе *articulare* и *praeorbitale*, *pt-4i*, *pt-5i*, *pt-6p* и *pt-7s* в предкрышке.

В темпоральном канале обычно имеются две нижних поры: одна между *ptericum* и *posttemporale* и вторая — позади *posttemporale*. Пора в месте соединения над- и подглазничного каналов имеется с одной стороны у 2 из 3 изученных экземпляров *C. spinifer* и у 3 из 8 изученных экземпляров *C. peruvianus*. Супра-

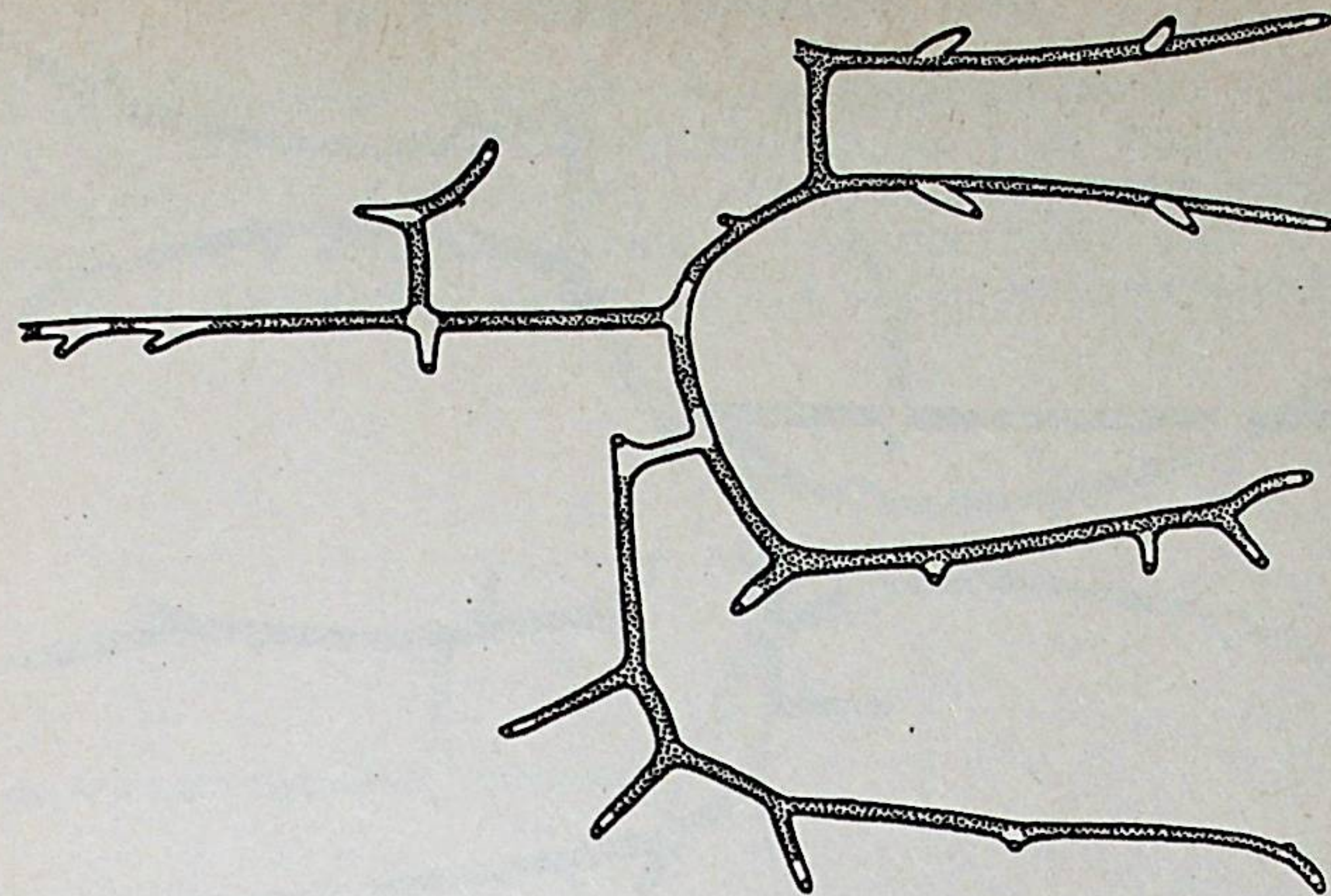


Рис. 3. Схема сенсорных каналов *Congiopodus coriaceus* SL 111,0 мм

cleithrum не участвует в образовании темпорального сенсорного канала.

В корональной комиссуре нет ни поры, ни фонтанели.

Затылочная комиссура разорвана на левую и правую половины над *supraoccipitale*. В ней имеется по 1 поре между *tabulare* и *parietale* и по 1 поре у медиального края *parietale* обеих сторон головы.

Туловищный канал у *C. spinifer* и *C. torvus* непрерывный и содержит соответственно 19—21 и 12—18 нижних (кроме последней каудальной) основных пор. У других видов рода между последними 1—5 члениками туловищного сенсорного канала имеются разрывы.

Род *Zanclorhynchus* Günther, 1880

В надглазничном канале 3 поры: *so-1a* у переднего края *nasale*, *so-2l* между *nasale* и *frontale* и *so-3l* слегка впереди корональной комиссуры. Обычная для видов рода *Condiopodius* пора *so-4p* и соответствующая ей фонтанель в костном своде канала отсутствуют.

Подглазничный канал состоит из 2 изолированных друг от друга участков, образовавшихся в результате его разрыва между 2-м *suborbitale* и *postorbitale* (рис. 4). Всего в подглазничном канале имеются 7 пор: *io-1a* и *io-2i* в *lacrimale*, *io-3i* между *lacrimale* и 1-м *suborbitale*, *io-4i* между 1-м и 2-м *suborbitale*, *io-5i* во 2-м *suborbitale*, *io-6s* у верхнего края 2-го *suborbitale* и *io-7i* у

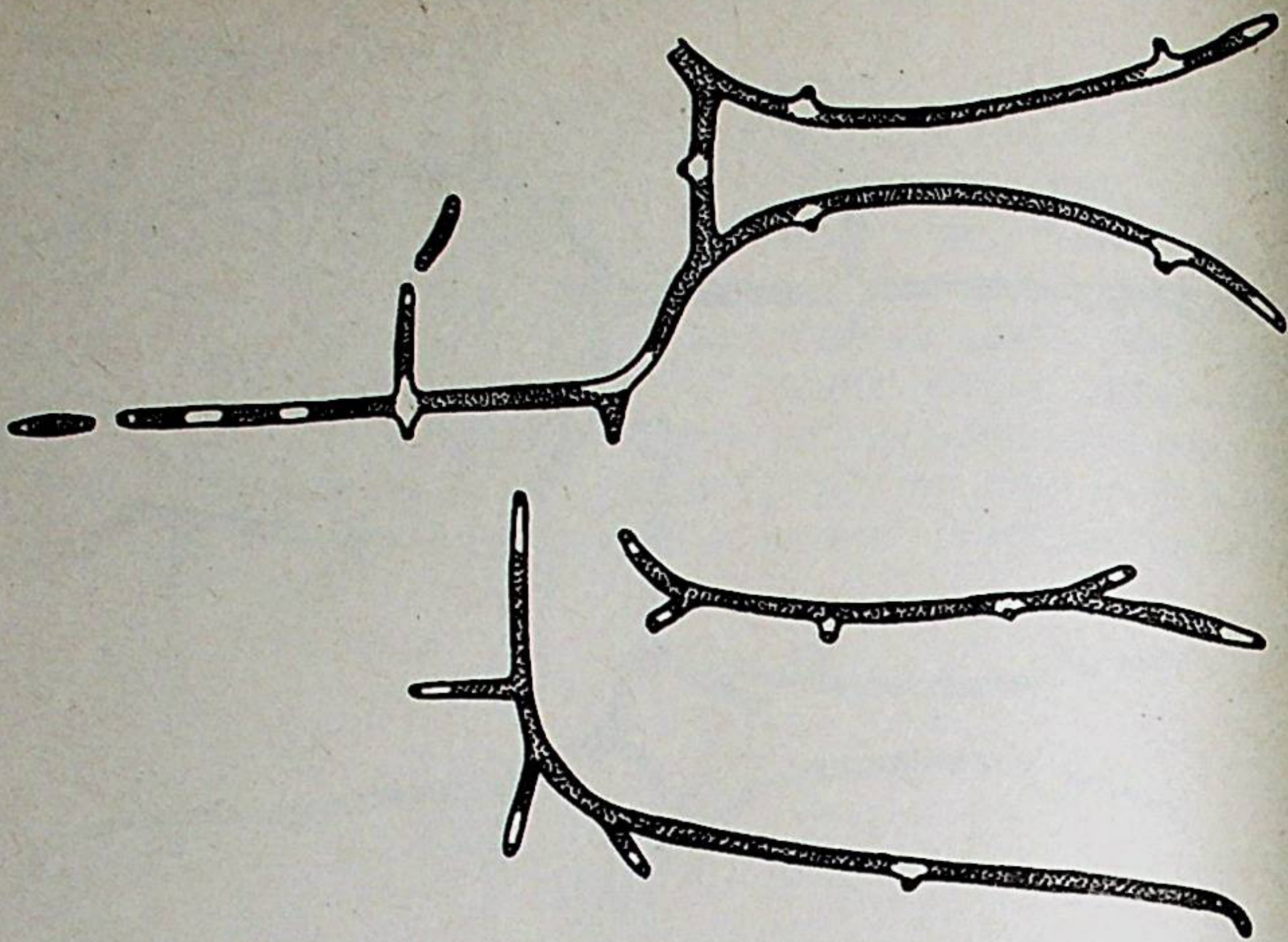


Рис. 4. Схема сенсорных каналов *Zanclorhynchus spinifer* SL 216 мм

нижнего края postorbitale. Поры *io-6s* и *io-7i* гомологичны поре *io-6r* у видов рода *Congiropodus*.

В предкрышечно-нижнечелюстном канале 6 пор: *pt-1a* в dentale, *pt-2i* между articulare и праеорегкулум, *pt-3i*, *pt-4i*, *pt-5r* и *pt-6s* в предкрышке. Предкрышечно-нижнечелюстной сенсорный канал не соединяется ни с каким другим сенсорным каналом.

В темпоральном канале имеется обычно лишь одна нижняя пора между pteroticum и posttemporale. Пора в месте соединения над- и подглазничного канала обычно отсутствует, но отмечена с одной стороны у 6 из 56 изученных экземпляров. Supracleithrum участвует в образовании темпорального канала, но поры в фонтанелях между posttemporale и supracleithrum и между supracleithrum и 1-м члеником туловищного канала отсутствуют.

В корональной комиссуре обычно имеется задняя центральная пора *s-cr*. У 4 из 56 изученных экземпляров она отсутствует, и вместо нее имеется лишь «слепой» каналец 1, а еще у 4 экз. осталась лишь фонтанель, не имеющая ни поры, ни заднего каналца 1.

Затылочная комиссура состоит из 4 изолированных друг от друга участков, образовавшихся в результате разрывов комиссуры между левой и правой parietalia и между parietale и tabulare обеих сторон головы (см. рис. 4).

Первый членик туловищного канала соединен с темпоральным, а далее туловищный канал состоит из 10—15 изолированных друг от друга члеников.

Род *Alertichthys* Moreland, 1960

В целом строение головных и туловищных сенсорных каналов такое же, как и у рода *Zanclorhynchus*, но у *A. blacki* всегда имеется пора *t-1a*, и образуется дополнительный разрыв подглазничного канала между lacrimale и 1-м suborbitale (рис. 5). У *A. blacki* в туловищном канале 11—14 изолированных члеников.

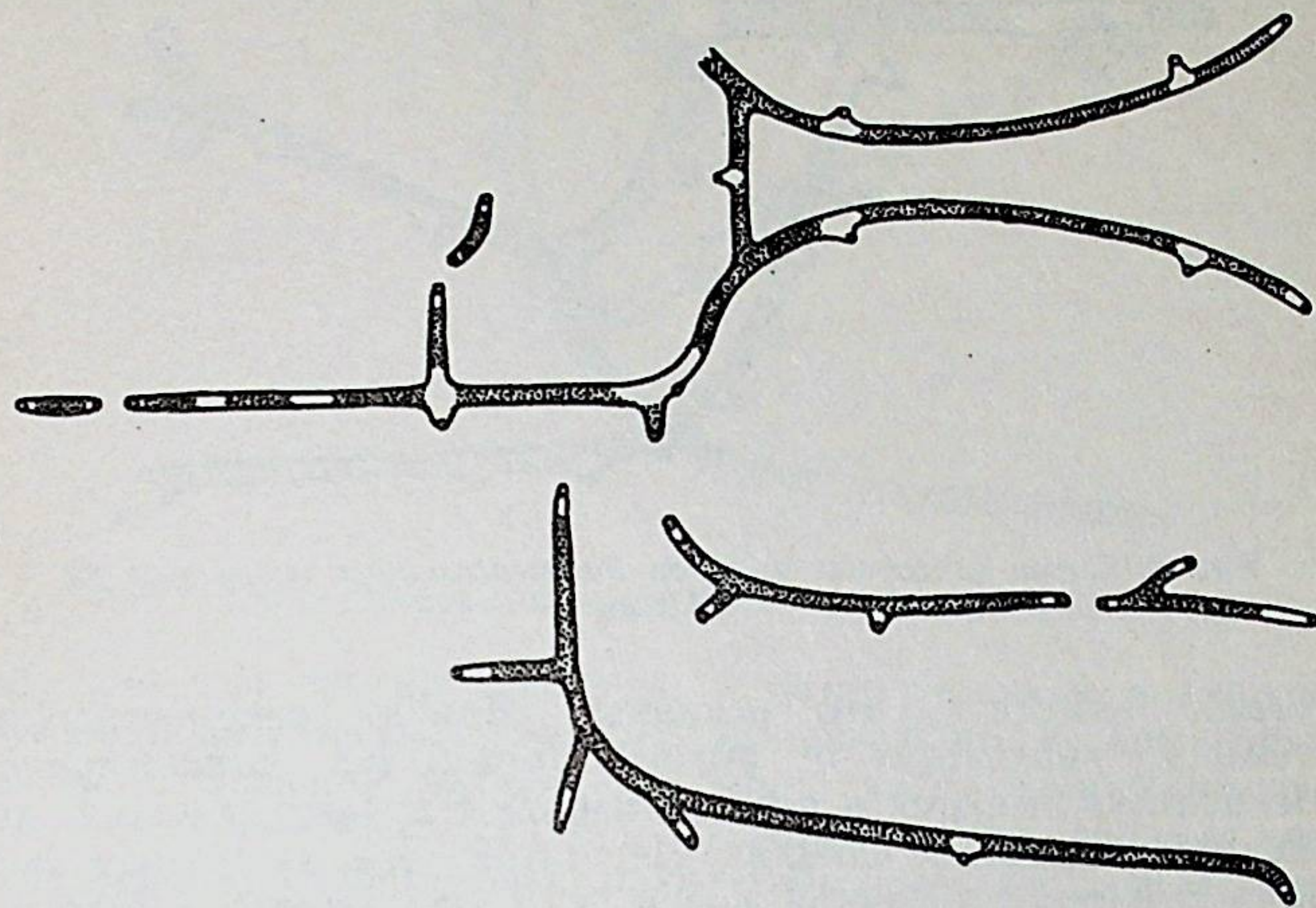


Рис. 5. Схема сенсорных каналов *Alertichthys blacki* SL 154,5 мм

ОБСУЖДЕНИЕ

Очень слабая изученность строения сейсмодатчика системы у разных представителей отряда ScoGraeniformes и невозможность достаточно полного изложения в рамках одной статьи собственных материалов автора по другим группам ScoGraeniformes заставляет остановиться лишь на сравнении особенностей сейсмодатчика системы у описанных выше родов Congiropodidae с видами семейства Tetragogidae, многие из которых ошибочно относятся к первому семейству.

На рис. 6 показано строение сенсорных каналов *Paracentropogon rubripinnis* — вида, наиболее часто включаемого в Congiropodidae (Matsubara, 1943, 1955; Chyung, 1977; Masuda et al., 1984; Линдберг, Красюкова, 1987). Строение сейсмодатчика системы других изученных нами видов, обычно включаемых в семейства Tetragogidae и Aploactinidae, соответствует в основных своих чертах *P. rubripinnis* и не будет детально обсуждаться в данной статье.

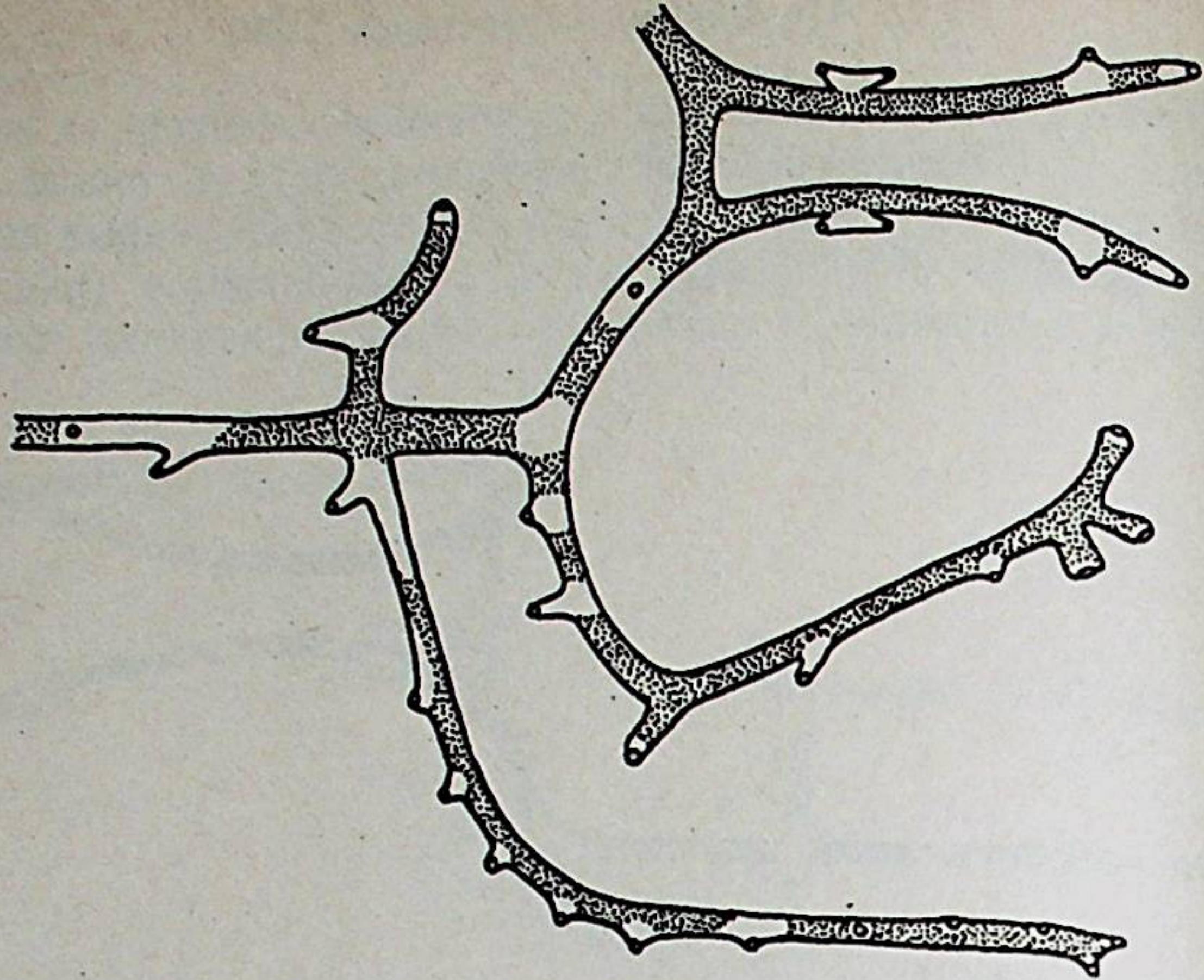


Рис. 6. Схема сенсорных каналов *Paracentropogon rubripinnis* SL
64,8 мм

Легко заметить, что основные отличия сейсмодатчика системы *P. rubripinnis* от родов *Congiopodus*, *Zanclorhynchus* и *Alertichthys* имеются в подглазничном и предкрышечно-нижнечелюстном сенсорных каналах. Не считая поры на границе lacrimale и 1-й подглазничной кости, у *P. rubripinnis* в lacrimale имеются 3 (против 2 у изученных нами видов *Congiopodidae*) основные поры. Наличие 3 основных пор в lacrimale характерно для всех изученных нами видов *Tetrarogidae* и *Aploactinidae*, и по этому признаку они сходны со *Scorpaenidae* (рис. 7), куда первых нередко и включают в ранге подсемейства (Poss, Eschmeyer, 1975; Springer, 1982). Указание Мацубары (1943) на наличие у изученных им видов *Scorpaenoidei* 4, а не 3 основных пор в lacrimale противоречит данным других авторов (Garman, 1899; Allis, 1909; Poss, 1975) и не подтверждается на нашем материале. Судя по иллюстрациям Мацубары (1943), вероятно, он принимал за еще одну пору в lacrimale имеющееся в ее верхней части на границе с глазом «слепое» углубление, затянутое сверху прочной соединительной тканью. Такую ошибку легко понять, так как Мацубара работал с остеологическими препаратами и не использовал методики «продувания» сенсорных каналов раствором красителя, что позволило бы ему избежать этой систематически повторяющейся ошибки. По литературным данным (Garman, 1899; Allis, 1909; Matsubara, 1943, 1955; Poss 1975; Неелов, 1979; Сиделева, 1982; Yabe, 1985) и неопубликованным материалам автора, наличие 2 или 3 основных пор в lacrimale является признаком высокого таксономического ранга и, как правило,

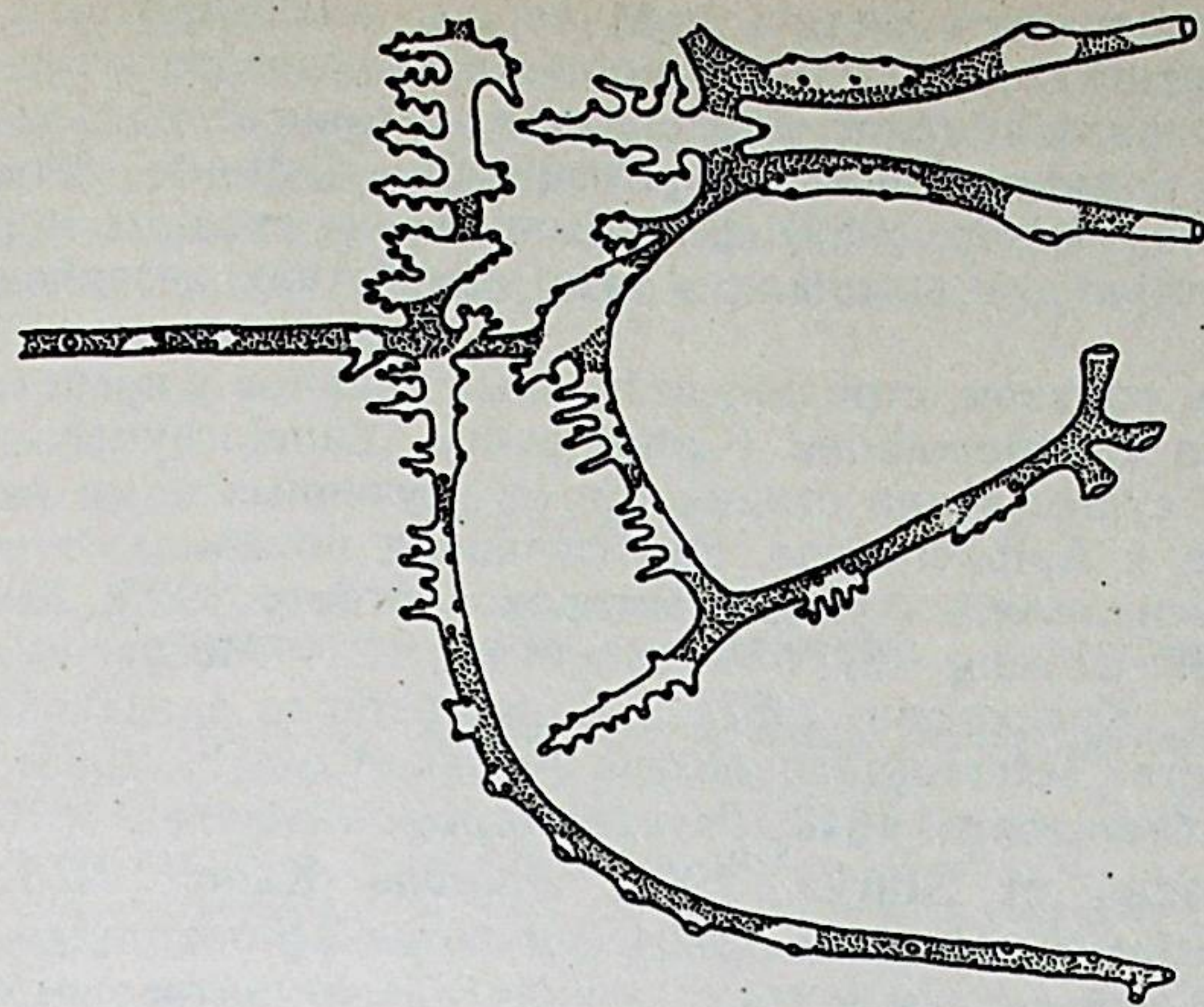


Рис. 7. Схема сенсорных каналов *Helicolenus lengerichi* SL 255 мм

стабильно для группы семейств. Другие различия в строении подглазничного канала между *Congiopodidae* и *Tetrarogidae* связаны с большим числом (на одну) заглазничных косточек и соответственно основных пор у *Tetrarogidae*. Эти различия менее существенны, по сравнению с количеством основных пор в lacrimale, так как число postorbitalia иногда варьирует на видовом и родовом уровне (Matsubara, 1943). Необходимо отметить наличие разрыва в подглазничном канале у *Zanclorhynchus* и *Alertichthys*, тогда как у всех изученных нами видов *Tetrarogidae* и *Aploactinidae* подглазничный канал является непрерывным.

Очень существенные различия между изученными нами видами *Congiopodidae* и *Tetrarogidae* имеются в строении предкрышечно-нижнечелюстного сенсорного канала. Во-первых, он никогда не соединяется у *Congiopodidae* с темпоральным каналом в области между pteroticum и posttemporale, тогда как у *Tetrarogidae* такое соединение имеется у всех изученных нами видов, кроме *Tetraroge barbata* и *Ablabys taenianotus*, у которых оно, на наш взгляд, утрачено вторично. Во-вторых, нижнечелюстной участок этого канала у *Congiopodidae* имеет всего 1—2 (не считая поры на границе articulare и ptraeperculum) основные поры, тогда как все изученные нами виды *Tetrarogidae* имеют на этом участке 5 основных пор. Такое значительное уменьшение числа основных пор на нижнечелюстном участке этого канала, как у *Congiopodidae*, не отмечалось ни у каких других представителей отряда *Scorpaeniformes*. И, в-третьих, у *Congiopodidae* сокращается до 5 (против 6—7 у *Tetrarogidae*, кроме *Vespacula* с 5 основными порами) число основных пор в предкрышке.

Особо следует отметить наличие у *C. leucoraecilus* и *C. conigaceus* соединения предкрышечно-нижнечелюстного и подглазничного сенсорных каналов, аналогичное описанному недавно у большинства родов семейства Psychrolutidae, Cottoidei (Poss, 1975; Yabe, 1985; Nelson, 1989). Возможно, такие сходные морфологические структуры возникли в этих семействах независимо друг от друга.

Таким образом, строение сенсорных каналов у представителей семейства Congiopodidae (*Congiopus*, *Zanclorhynchus* и *Alertichthys*) существенно отличается от изученных нами видов Tetragogidae и Arloactinidae. Эти различия показывают необоснованность включения рядом авторов (Jordan, 1923; Matsubara, 1943, 1955; Chyung, 1977; Masuda et al., 1984; Moeuget et al., 1985; Линдберг, Красюкова, 1987) в Congiopodidae следующих родов из семейства Tetragogidae: *Ocosia* Jordan et Starks, 1904; *Neocentropogon* Matsubara, 1943; *Paracentropogon* Bleeker, 1876; *Snyderina* Jordan et Starks, 1901; *Ablabys* Kaup, 1973 и рода *Erisphex* Jordan et Starks, 1904 семейства Arloactinidae. Следует признать справедливой точку зрения других авторов (Moreland, 1960; Андрияшев, 1964; Hureau, 1971; Paulin, Moreland, 1979; и др.), рассматривающих семейство Congiopodidae в составе 4 родов: *Congiopus*, *Perryena* Whitley, 1940, *Zanclorhynchus* и *Alertichthys*, из которых первый содержит 6 видов, а остальные являются монотипическими.

К сожалению, недоступность автору для изучения *Perryena leucometoron* (Waite, 1922) не позволяет дать завершённую характеристику строения сейсмодатчика системы семейства Congiopodidae. Несмотря на это, следует отметить более специализированный характер строения сенсорных каналов у родов *Zanclorhynchus* и *Alertichthys*, по сравнению с *Congiopus* и, вероятно, *Perryena*, близким к *Congiopus* по внешней морфологии (Waite, 1922; Whitley, 1940; Hureau, 1971). Эти различия, с учетом и ряда других морфологических признаков, свидетельствуют о целесообразности выделения в семействе Congiopodidae двух подсемейств: первое включало бы роды *Congiopus* и *Perryena*, а второе — роды *Zanclorhynchus* и *Alertichthys*, однако для этого необходимо изучение *P. leucometoron*.

С учетом полученных новых данных по морфологии видов семейства Congiopodidae можно представить диагноз этого семейства следующим образом:

Congiopodidae Gill, 1889

Диагноз. В спинном плавнике всегда имеются настоящие колючки; рыло значительно удлинено; на каждой стороне головы по 1 ноздре; брюшной плавник находится слегка (*Congiopus*, *Perryena*) или значительно позади (у взрослых) основания грудного плавника (*Zanclorhynchus*, *Alertichthys*); жаберных лучей

5—6. В lacrimale 2 основных поры (не считая поры между lacrimale и 1-м suborbitale); в 1-й подглазничной кости только 2 поры: по 1 на переднем и заднем крае кости. Предкрышечно-нижнечелюстной сейсмодатчик не соединяется с темпоральным. В нижней челюсти 1—2 основных поры, не считая поры на границе articulare и praeperculum. Затылочная комиссура разорвана над supraoccipitale.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А. П. Обзор бычков-крючкорогов рода *Artediellus* Jord. (Pisces, Cottidae) Берингова моря // *Вопр. ихтиологии*, 1961.— Т. 1.— Вып. 2(19).— С. 231—242.
- Андрияшев А. П. Обзор фауны рыб Антарктики. // *Исслед. фауны морей*.— М.; Л.: Наука, 1964.— № 2.— С. 335—386.
- Балушкин А. В. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб — Л.: изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1984.— 142 с.
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Teleostomi. Osteichthyes. Actinopterygii XXX. Scorpaeniformes. (CLXXV Сем. Scorpaenidae — CXCV. Сем. Liparididae).— Л.: Наука, 1987.— 526 с.
- Макушок В. М. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeidae, Blennioidei, Pisces). // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1958.— Т. 25.— С. 3—129.
- Макушок В. М. Некоторые особенности строения сейсмодатчика системы северных бленниид Stichaeidae, Blennioidei, Pisces. // *Тр. Ин-та океанологии АН СССР*, 1961.— Т. 43.— С. 225—269.
- Неелов А. В. О систематическом положении япономорского бахромчатого бычка (*Porocottus japonicus* Schmidt). // *Вопр. ихтиологии*, 1967.— Т. 7.— Вып. 3(44).— С. 458—462.
- Неелов А. В. «*Myoxocephalus*» quadricornis — отдельный род от *Myoxocephalus* s. str. и вероятные пути образования пресноводных форм. // *Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое*.— Л.: Наука, 1970.— С. 126—161.
- Неелов А. В. Сейсмодатчик и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae).— Л.: Наука, 1979.— 208 с.
- Сиделева В. Г. Сейсмодатчик и экология байкальских подкаменщичковых рыб (Cottoidei).— Новосибирск: Наука, 1982.— 149 с.
- Якубовски М. Особенности морфологии системы органов боковой линии у представителей антарктического рода *Trematomus* Boul. (Nototheniidae, Pisces). // *Вопр. ихтиологии*, 1970.— Т. 10.— Вып. 2.— С. 385—390.
- Якубовски М. Морфологические особенности системы органов боковой линии у представителей рода *Notothenia* Rich. и других родов семейства Nototheniidae (Pisces). // *Вопр. ихтиологии*, 1971.— Т. 11.— Вып. 4.— С. 595—601.
- Allis E. P. The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. // *Zoologica*, 1909.— Vol. 22.— N 57.— P. 1—219.
- Chyung M.-K. The Fishes of Korea. // Il. Ji. SA Publishing Co., Seoul, 1977.— 727 p.
- Garman S. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission steamer «Albatross», during 1891, Lient. Commander Z. L. Tanner U. S. N., commanding XXVI. // *The fishes. Ibid.*, 1899.— Vol. 24.— P. 1—431.
- Hureau J. C. Notes sur la famille des Congiopodidae (Téléostéens, Perciformes): redéconvertie de *Zanclorhynchus spinifer* Günther, 1880, auxiles Kerguelen et ré habilitation de *Congiopus kieneri* (Sauvage, 1878). // *Bull. Mus. Nat.*

- Hist. Nat., Paris (2nd Ser.), 1971.— Vol. 42.— N 5.— P. 1019—1026.
- Jordan D. S. A classification of fishes. Including families and genera as far as known. // Stanf. Univ. Publ., Univ. ser., Biol. Sci., 1923.— Vol. 3.— N 2.— P. 79—167.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C., Uyeno T., Yoshino T. (Eds.) The Fishes of the Japanese Archipelago // Tokai Univ. Press, 1984.— XXII+437 p. (text) + 370 pls.
- Matsubara K. Studies on the scorpaenoid fishes of Japan. // Trans. Sigenkagaku Kenkyusyo, 1943.— Vol. 1—2.— 486 p.
- Matsubara K. Fish morphology and hierarchy. // Ishizaki Shoten, Tokyo, 1955.— XI+V+1605+VIII p.
- Moeyer J. T., Yoshikawa T., Asoh K. Spawning behavior and social organization of the congiopodid fish *Ablabys taenianotus* at Miyakejima, Japan. // Jap. J. Ichthyol., 1985.— Vol. 32.— N 2.— P. 265—267.
- Moreland J. M. A new genus and species of congiopodid fish from southern New Zealand. // Rec. Dominion Mus., 1960.— Vol. 3.— N 3.— P. 241—246.
- Nelson J. S. *Cottunculus nudus*, A. New Psychrolutid Fish from New Zealand (Scorpaeniformes: Cottoidei). // Copeia, 1989.— N 2.— P. 401—408.
- Paulin C. D., Moreland J. M. *Congiopodus coriaceus*, a new species of pigfish and a redescription of *C. leucopaecilus* (Richardson), from New Zealand (Pisces: Congiopodidae) // N. Z. Journ. Zool., 1979.— Vol. 6.— N 4.— P. 601—608.
- Poss S. G., Infraorbital bones in cottoid and hexagrammoid fishes. // Thesis.— San Francisco, 1975.— XXI+262 p.
- Poss S. G., and Eschmeyer W. N. The Indo-West Pacific scorpionfish genus *Ocosia* Jordan and Starks (Scorpaenidae, Tetraroginae), with description of three new species. // Matsya, 1975.— N 1.— P. 1—18.
- Regan C. T. The Osteology and Classification of the Teleostean Fishes of the Order Scleroparei. // Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8, 1913.— Vol. 11.— N 62.— P. 169—184.
- Springer V. G. Pacific Plate Biogeography, with Special Reference to Shorefishes. // Smithsonian Contrib. Zool., 1982.— N 367.— 182 p.
- Ueno T. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). // Acad. Press Japan, Tokyo, 1970.— 233 p.
- Waite E. R. Description of a new Australian fish of the genus *Congiopodus* // Rec. Sth. Austr. Mus., 1922.— Vol. 2.— P. 215—217.
- Whitley G. P. Illustrations of some Australian fishes. // Austral. Zool., 1940.— Vol. 9.— N 4.— P. 428.
- Yabe M. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification. // Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 1985.— Vol. 32.— N 1.— 130 p.

S. A. Mandrytsa

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LATERAL SENSORY SYSTEM OF THE FAMILY CONGIPODIDAE (PISCES: SCORPAENIFORMES)

Structure of lateral sensory canals of 8 congiopodid species is described. A study of the family Congiopodidae shows that it includes 4 genera (*Congiopodus*, *Perryena*, *Zanclorhynchus*, *Alertichthys*) and 9 species. A more detailed diagnosis of the family Congiopodidae is given.

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ.
Л., 1990 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, Т. 213)

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad, 1990, VOL. 213

УДК: 597.585.2

С. А. Мандрица

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

**К ВАЛИДНОСТИ *Ectreposebastes niger*
И РАСПРОСТРАНЕНИЮ ВИДОВ
РОДА *Ectreposebastes* GARMAN
(PISCES, SCORPAENIDAE)**

Обосновывается валидность и приводится описание *Ectreposedastes niger* (Fourmanoir). Обобщены данные по распространению *E. niger* и *E. imus*.

К настоящему времени в роде *Ectreposebastes* Garman, 1899 описаны 2 вида — *E. imus* Garman, 1899 и *E. niger* (Fourmanoir, 1970). Сравнивая первописание *E. niger* с экземплярами *E. imus* от Японии и Гавайских островов, Коллетт и Уэно (Collette, Uyeno, 1972) пришли к выводу, что *E. niger* является младшим синонимом *E. imus*. Однако позднее были опубликованы работы (Eschmeyer, Randall, 1975; Щербачев и др., 1978; Paulin, 1982), указывающие на наличие в Индо-Пацифике, помимо *E. imus*, еще 1 вида, за которым сохранили название *E. niger*, но его отличия от *E. imus* приводились только в предположительной форме. Во время экспедиций АзЧерНИРО и ТИНРО в 1970—80-х годах были пойманы несколько экземпляров 2 видов рода *Ectreposebastes* в Индийском и западной части Тихого океана. Их изучение и сравнение с голотипом *E. niger* позволяет сделать вывод о его валидности и уточнить распространение обоих видов рода *Ectreposebastes*. Описание *E. niger* приводится в соответствии с работой Эшмайера и Коллетта (Eschmeyer, Collette, 1966).

Автор благодарен Ю. Н. Щербачеву (Москва), И. А. Веригиной (Москва) и доктору Бошо (M.-L. Bauchot, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris — MNHN) за любезно предоставленные материалы.

Ectreposebastes niger (Fourmanoir)

Pontinus niger Fourmanoir, 1970: 42—43, fig. 6 (первописание, Западная Пацифика).

Ectreposebastes sp. Щербачев, Левитский и Порцев, 1978: 192—193 (юго-западная часть Индийского океана).

Материал. MNHN 1970—34, голотип *Pontinus niger*, SL 118 мм, 9°56' ю. ш., 141°52' з. д., горизонт лова 8—1200 м, 9 ноября 1965 г.; ЗММГУ Р—18044, 1 экз. SL 134,5 мм, банка Сая-де-Малья, 08°00' ю. ш., 59°28' в. д., глубина 1200—1320 м, донный трал, 9 ноября 1976 г., НПС «Звезда Крыма»; ЗИН № 49421, 1 экз. SL 92 мм, Мозамбик, 26°41' ю. ш., 34°06' в. д., глубина 100 м, донный трал, 27 сентября 1973 г., НПС «Фиолент»; ЗИН № 49422, 2 экз. SL 116,8 мм и 125,8 мм, банка Сая-де-Малья, 08°42' ю. ш., 60°23' в. д., глубина 658—723 м, пелагический трал, 18 июня 1976 г., НПС «Звезда Крыма»; ЗИН № 49423, 3 экз. SL 83—141,5 мм, о. Ява, 13°06' ю. ш., 115°31' в. д., глубина 390—435 м, пелагический трал, 26 апреля 1982 г., НПС «Фиолент».

Сравнительный материал. *E. imus*: ЗММГУ Р-14054, 1 экз. SL 76 мм, 2°35'8 ю. ш., 8°49'8 в. д., глубина 975 м, 21 апреля 1976 г.; ЗММГУ Р-14055, 1 экз. SL 96 мм, 3°30'2 ю. ш., 9°11' в. д., глубина 1000 м, 4 февраля 1976 г.; ЗММГУ Р-14056; 1 экз. SL 116 мм, 6°29'2 ю. ш., 11°15'7 в. д., глубина 590 м, 1 апреля 1976 г.; ЗИН № 49436, 2 экз. SL 88,5 мм и 132,8 мм, 32°53'5 с. ш., 139°19'4 в. д., глубина 820—860 м, 14 апреля 1974 г., НПС «Шантар»; ЗИН № 49425, 1 экз. SL 158,5 мм, 37°43' с. ш., 142°08' в. д., глубина 595—600 м, 13 января 1973 г., НПС «Экватор»; ЗИН № 49424, 1 экз. SL 222 мм, 25°08'3 с. ш., 135°40'8 в. д., глубина 560—580 м, 17 июня 1971 г., НПС «Профессор Дерюгин»; ЗИН № 49438, 1 экз. SL 55 мм, 13°06' ю. ш., 115°31' в. д., глубина 390—435 м, пелагический трал 26 апреля 1982 г., НПС «Фиолент»; ЗИН № 49437, 1 экз. SL 191 мм, 00°57' с. ш., 56°32' в. д., глубина 800—820 м, пелагический трал, 16 июня 1976 г. НПС «Звезда Крыма».

Описание. D XII 10(9); A III 6; P 18(16—19); V 15. Чешуй в боковой линии 27—28. Под серединой колючего спинного плавника 8—10 горизонтальных рядов чешуй выше и 22—32 ниже боковой линии. Вертикальных рядов чешуй 55—63, предорсальных чешуй 8—10. Тычинок на первой жаберной дуге 5—7 + 1 + 8—10 = 15—18. Пилорических придатков 5. Позвонков 24.

Тело заметно сжато с боков. Глаза относительно небольшие, горизонтальный диаметр орбиты 2,2—2,3 раза в длине рыла. Межглазничный промежуток 2,8—3,5 раза в длине головы. Максилле заходит далеко за задний край орбиты, достигая уровня заднего края птеротикального шипа. На латеральной поверхности maxillae 3 продольных невысоких гребня: по 1-му по краям и вдоль ее средней линии. Имеется невысокий острый симфизимальный бугорок. Зубы на челюстях расположены в 3(2) ряда, средний из которых со значительно более длинными волосовидными зубами. Спинной плавник начинается над задней частью oregulum. Грудной плавник достигает основания 3—5-го ветвистых лучей анального. Туловище, подбородок до симфизимального выступа, щеки покрыты некрупной циклоидной чешуей. Подглазничных костей 4. На нижнем крае lacrimalе 2 небольших шипика, относительная величина которых уменьшается с возрастом. Шипы на голове развиты слабо, особенно у более крупных особей. Имеются небольшие носовой, надглазничный, нухальный, птеротикальный, посттемпоральный, супраклейтральный, оперкулярный и предкрышечные шипы. На заднем крае предкрышки 5 хорошо развитых шипов, из них 3-й сверху самый длинный. Измерения приведены в таблице.

Пластические признаки *E. niger* и *E. imus* (% SL)

Признаки	<i>E. niger</i>		<i>E. imus</i>
	ЗММГУ Р-18044, ЗИН 49421, ЗИН 49422, 49423	MNHN 1970-34	ЗИН 49436, 49437, 49438, 49424, 49425 ЗММГУ Р-14054, 14055, 14056
SL, мм	112.7	118.0	136.9
<i>c</i>	83.0—141.5 41.0	38.2	55.0—222.0 41.5
<i>ao</i>	38.5—42.9 12.5	13.2	38.6—44.1 13.2
<i>oo</i>	11.4—13.6 7.7	7.4	11.5—15.1 7.6
<i>po</i>	6.8—8.5 20.7	19.0	6.0—9.2 20.8
<i>io</i>	20.1—21.7 12.6	13.5	19.5—23.1 12.6
<i>l_{mx}</i>	10.8—13.7 25.3	23.4	11.4—14.2 24.1
<i>aD</i>	24.6—25.9 36.4	38.5	20.4—26.4 38.3
<i>aA</i>	34.9—38.6 69.5	77.0	30.5—43.3 70.6
<i>aP</i>	67.4—75.0 42.6	44.7	64.4—76.1 43.5
<i>H</i>	40.1—43.7 31.8	38.1	39.2—47.2 38.7
<i>h</i>	28.6—36.1 9.5	11.0	31.9—49.6 9.0
<i>ID</i>	8.6—10.0 54.8	50.4	8.0—9.6 51.7
<i>ID1</i>	50.5—57.4 6.3	4.1	49.2—59.1 7.0
<i>ID2</i>	5.1—7.3 10.6	—	6.6—7.2 10.6
<i>IP</i>	38.2	44.7	9.9—11.3 39.7
<i>IV</i>	35.3—40.7 18.2	18.8	32.3—43.6 23.4
<i>IA</i>	18.2 16.1	15.9	22.0—26.4 14.4
<i>IA1</i>	15.4—17.6 3.7	—	13.5—15.6 3.6
<i>IA2</i>	2.9—4.5 6.7	—	2.7—4.1 8.7
<i>IA3</i>	5.8—7.7 9.0	—	6.6—10.9 10.8
	8.4—9.6		9.0—12.7

Признаки	<i>E. niger</i>		<i>E. imus</i>
	ЗММГУ Р-18044, ЗИН 49421, ЗИН 49422, 49423	MNHN 1970-34	ЗИН 49436, 49437, 49438, 49424, 49425 ЗММГУ Р-14054, 14055, 14056
l_{ca}	17.6	16.1	15.8
l_{lacr}	15.5—18.7	0.8	13.9—18.4
	1.7		1.4
l_{2lacr}	1.3—2.0	0.8	0.9—2.0
	1.6		1.3
l_{1po}	1.1—2.0	1.3	1.0—2.9
	4.1		5.0
l_{2po}	3.6—4.5	1.9	3.6—5.8
	5.1		6.1
l_{3po}	3.9—6.1	2.5	3.9—10.0
	6.1		7.3
	5.9—6.3		5.6—9.6

Примечание. SL — стандартная длина тела; s — длина головы; ao — длина рыла; oo — горизонтальный диаметр орбиты; po — заглазничное расстояние; io — межглазничное расстояние; l_{mx} — длина верхней челюсти; aD , aA , aP — антедорсальное, антеанальное, антепекторальное расстояния; H — наибольшая высота тела; h — высота хвостового стебля; ID — длина основания спинного плавника; $ID1$, $ID2$ — длина 1-й и 2-й колючек спинного плавника; IP , IV — длина грудного и брюшного плавников; IA — длина основания анального плавника; $IA1$, $IA2$, $IA3$ — длина 1-й, 2-й, 3-й колючек анального плавника; l_{ca} — длина хвостового стебля; l_{lacr} , l_{2lacr} — длина 1-го и 2-го лакримальных шипов; l_{1po} , l_{2po} , l_{3po} — длина 1-го, 2-го, 3-го предкрышечных шипов.

Окраска при жизни неизвестна. После фиксации в 10% формалине и последующего хранения в 70° этаноле голова, плавники и туловище темные (рис. 1, вклейка). Перитонеум темный или светлый. Кишечник, желудок и пилорические придатки обычно светлые, но желудок, в целом, более темный.

Сравнительные замечания. *E. niger* отличается от *E. imus* заметно более крупной чешуей: у *E. niger* 8—10 преддорсальных чешуй (против 12—17 у *E. imus*), 8—10 (против 14—16) горизонтальных рядов чешуй выше и 22—32 (против 35—48) ниже боковой линии, вертикальных рядов чешуй 55—63 (против 83—95). *E. niger* имеет большую длину основания спинного плавника, меньшую высоту тела (особенно хорошо это заметно у особей менее 80 мм стандартной длины), более короткий брюшной плавник, более высокий хвостовой стебель и более короткие предкрышечные шипы (таблица). Указание Ю. Н. Щербачева с соавторами (1978) на меньшее число рядов зубов на челюстях у *E. niger* (2—3 против 3—6 у *E. imus*) в целом подтверждается на изученном нами материале, хотя у 2 из просмотренных нами экземпляров *E. imus* число рядов зубов и их длина сходны с *E. niger*.

Распространение. Обобщенная по нашим и литературным (Garman, 1899; Eschmeyer, Collette, 1966; Eschmeyer, 1969;

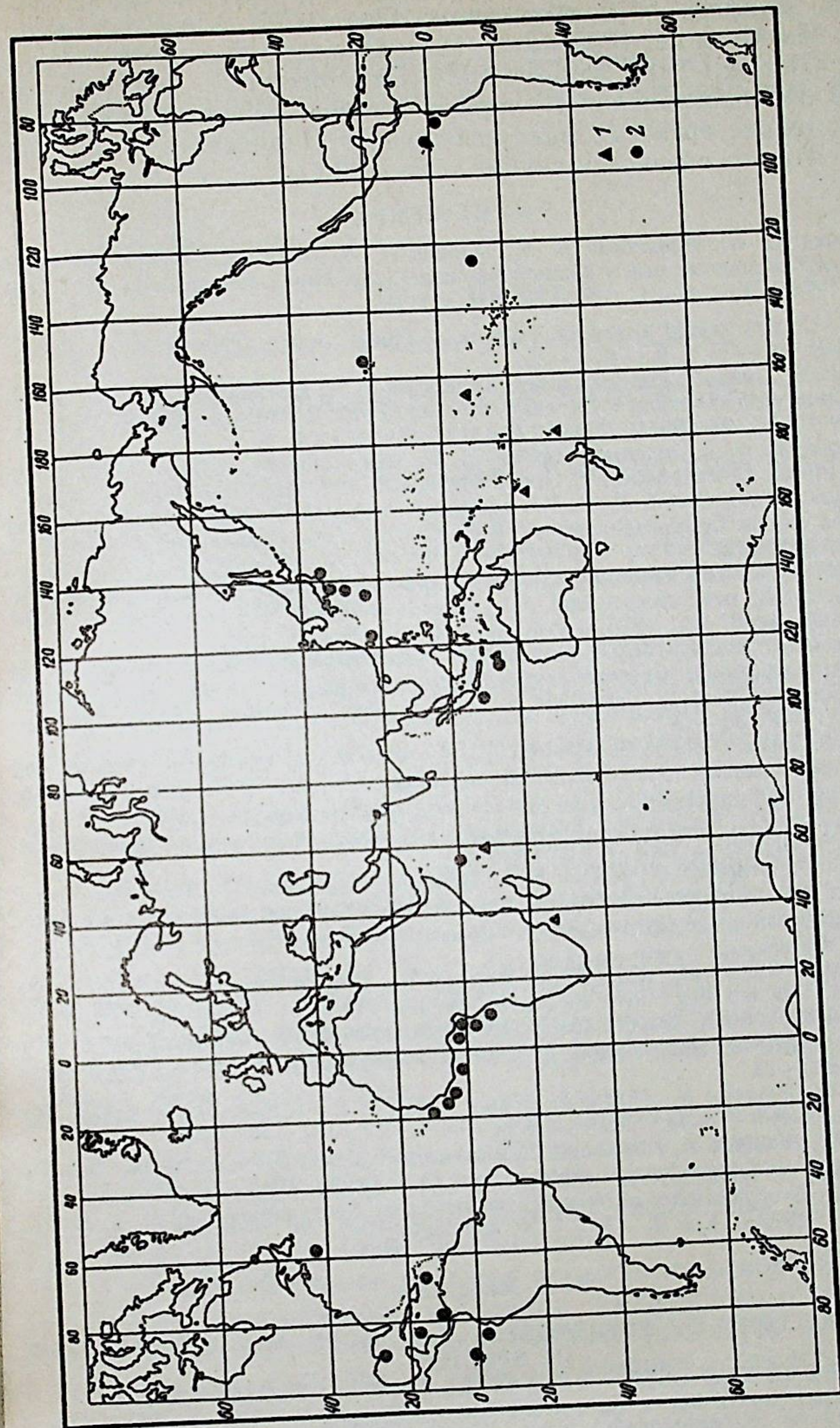


Рис. 2. Схема распространения *Ectreposebastes niger* и *E. imus*:
1 — *Ectreposebastes niger*, 2 — *E. imus*

Fourmanoir, 1970; Maruyama, 1970; Collett, Uyeno, 1972; Eschmeyer, Randall, 1975; Maruyama, Ono, 1975; Щербачев и др. 1978; Markle et al., 1980; Chen, 1981; Okamura et al., 1982; Paulin 1982; Gloerfelt-Tarp, Kailola, 1984; Okamura et al., 1985) данные о схеме распространения *E. niger* и *E. imus* приведена на рис. 2. В настоящее время *E. niger* известен из Индийского и западной части Тихого океанов с глубин 320—1320 м.

ЛИТЕРАТУРА

- Щербачев Ю. Н., Левитский В. Н., Порцев П. И. О нахождении редких видов глубоководных рыб у Южной Африки // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1978.— Т. 111.— С. 185—194.
- Chen L.-C. Scorpaenid fishes of Taiwan // Quart. Journ. Taiwan Mus., 1981.— Vol. 34.— N 1, 2.— P. 1—60.
- Collett B. B., Uyeno T. *Pontinus niger*, a synonym of the scorpionfish *Ectreposebastes imus*, with extension of its range to Japan // Jap. J. Ichthyol., 1972.— Vol. 19.— N 1.— P. 26—28.
- Eschmeyer W. N. A systematic review of the scorpionfishes of the Atlantic ocean (Pisces: Scorpaenidae) // Occas. Pap. Calif. Acad. Sci., 1969.— N 79.— 130 p.
- Eschmeyer W. N., Collett B. B. The scorpionfish subfamily Setarchinae, including the genus *Ectreposebastes* // Bull. Marine Sci., 1966.— Vol. 16.— N 2.— P. 349—375.
- Eschmeyer W. N. and Randall J. E. The scorpaenid fishes of the Hawaiian islands including new species and new records (Pisces: Scorpaenidae) // Proc. Calif. Acad. Sci., 1975.— Vol. 40.— N 11.— P. 265—334.
- Fourmanoir P. Notes ichthyologiques (II). 2. Deux espèces rares prises au chalu bathypelagique: *Oreosoma* sp. (Oreosomatidae), *Pontinus niger* nov. sp. (Scorpaenidae) // Cah. O. R. S. T. O. M., Sér. Océanogr., 1970.— Vol. 8.— N 3.— P. 35—43.
- Garman S. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands. XXVI. The fishes // Mem. Mus. Comparat. Zool. Harvard College., 1899.— Vol. 24.— 431 p.
- Gloerfelt-Tarp Th., Kailola P. J. Trawled fishes of Southern Indonesia and Northwestern Australia., 1984.— XVI+406 p.
- Markle D. F., Scott W. B., Kohler A. C. New and rare records of Canadian fishes and the influence of hydrography on resident and nonresident Scotian Shelf ichthyofauna // Canad. Journ. Fish. Aquat. Sci., 1980.— Vol. 37.— N 1.— P. 49—65.
- Maruyama K. Some deep-water fishes from off the Tohoku and adjacent regions // Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., 1970.— Vol. 30.— P. 43—66.
- Maruyama K., Ono K. On the specimens of scorpaenid fish *Ectreposebastes imus* from off Namaishi, Japan // Jap. J. Ichthyol., 1975.— Vol. 21.— N 4.— P. 233—234.
- Okamura O., Amaoka K., Mitani F. (Eds.) Fishes of the Kyushu-Palau Ridge and Tosa Bay.— Tokyo, 1982.— 435 p.
- Okamura O., Machida Y., Yamakawa T., Matsuura K., Yatou T. Fishes of the Okinawa trough and the adjacent waters. Part II.— Tokyo, 1985.— P. 417—781.
- Paulin C. D. Scorpionfishes of New Zealand (Pisces: Scorpaenidae) // N. Z. Journ. Zool., 1982.— Vol. 9.— N 4.— P. 437—450.

S. A. Mandrytsa

ON THE VALIDITY OF *ECTREPOSEBASTES NIGER* AND DISTRIBUTION OF SPECIES OF THE GENUS *ECTREPOSEBASTES* (PISCES: SCORPAENIDAE)

Validity of *Ectreposebastes niger* (Fourmanoir) is proved. New data on distribution of species of the genus *Ectreposebastes* are given.

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ. Л., 1990 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, Т. 213)

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1990, VOL. 213

УДК: 597.58 (109:265.53)

Д. Л. Питрук

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК ВИДОВОГО СОСТАВА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ СЕМЕЙСТВА LIPARIDIDAE В ОХОТСКОМ МОРЕ

В статье приводится предварительный список и распространение липаровых рыб в Охотском море. Указаны районы обитания 9 родов и 62 видов, расширяется представление об ареале 6 видов.

Семейство Liparididae насчитывает около 20 родов и более 200 видов, распространено по всему Мировому океану (исключая тропические и субтропические воды Индийского океана), однако наибольшее разнообразие свойственно северной части Тихого океана, где отмечены 15 родов и более 130 видов. Вероятным центром происхождения этого семейства Шмидт (1950) считал Охотское море, где сейчас известны 10 родов и около 60 видов.

Систематика липаридид разработана еще недостаточно: основой ее до сих пор является монография Бёрке (Burke, 1930). В последние годы интерес к этим рыбам значительно возрос. Глубоководным липаридидам северотихоокеанских берегов Америки посвящена работа Штейна (Stein, 1978); рыбы рода *Paraliparis* южного полушария ревизованы Андрияшевым (Andriashev, 1986); видовой состав липаридид Японии и филогения семейства разбираются Кидо (Kido, 1988).

Кидо произвел ряд существенных таксономических изменений. Некоторые из них мы не можем принять и считаем, что для окончательного решения этих вопросов необходим глубокий анализ на большом материале. В каждом конкретном случае точка зрения Кидо (Kido, 1988) указывается.

В настоящей работе делается попытка на основе имеющейся в нашем распоряжении коллекции из фондового хранилища лаборатории ихтиологии Зоологического института АН СССР и литературных источников дать современные представления о видовом составе и распространении рыб семейства Liparididae в Охотском море.

Типовой вид: *C. reinhardti* Kroyer, 1861
Кидо (Kido, 1988) в род *Careproctus* поместил младшим синонимом род *Temnocora* Burke, 1930.

Род *Careproctus* насчитывает примерно 60 видов; из них 29 обнаружено в Охотском море.

1. *C. abbreviatus* Burke, 1930. Типовое местонахождение: южнее п-ва Аляска, глуб. 1144 м (Burke, 1930:128). Северная часть Охотского моря, глуб. 325 м (Шмидт, 1950:207).

2. *C. acanthodes* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: северная часть Японского моря, глуб. 582 м (Gilbert, Burke, 1912в:363). Признан Кидо (Kido, 1988:217) младшим синонимом *C. rastrinus* Gilbert et Burke.

3. *C. attenuatus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: Берингово море, Алеутские о-ва, глуб. 882 м (Gilbert, Burke, 1912а: 79). Охотское море: восточное побережье о. Сахалин (Линдберг, 1955: 255).

4. *C. bathycoetus* Gilbert et Burke, 1912. Известен только по типовому местонахождению: южная часть Охотского моря, глуб. 3294 м (Gilbert, Burke, 1912а:368).

5. *C. colletti* Gilbert, 1896. Типовое местонахождение: Берингово море, южнее п-ва Аляска, глуб. 1143 м (Gilbert, 1896:442). Охотское море: южная часть, у побережья о. Хоккайдо, зал. Терпения, глуб. 404—1350 м (Gilbert, Burke, 1912в:370; Kido, 1988: 224). Наши данные: южная часть Охотского моря, восточное побережье о. Сахалин, западный берег Камчатки до зал. Шелихова, глуб. 400—1092 м. Обычен.

6. *C. cryptocanthoides* Schmidt, 1984. Типовое местонахождение: южная часть Охотского моря, у м. Анива, глуб. 207 м (Линдберг, 1959: 255 (nomen nudum); Красюкова, 1984: 15; Линдберг, Красюкова, 1987: 454). Признан Кидо (Kido, 1988: 224) младшим синонимом *C. colletti*.

7. *C. curilanus* Gilbert et Burke, 1912. Известен только по типовому местонахождению: Курильские о-ва, о. Симушир, глуб. 412 м (Gilbert, Burke, 1912в: 373).

8. *C. cyclocephalus* Kido, 1983. Типовое местонахождение: юг Охотского моря, северо-восток о. Хоккайдо, зал. Абашири, глуб. 380—950 м (Kido, 1983: 375). Наши данные: вся южная часть Охотского моря, вдоль западного побережья до устья реки Тымь (о. Сахалин), вдоль восточного — до о. Птичий (северо-восточная часть Охотского моря); глуб. 400—1100 м. Обычен и многочисленен.

9. *C. cypseluroides* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северная часть Охотского моря между о. Св. Ионы и м. Елизаветы, глуб. 500 м (Шмидт, 1950: 206).

10. *C. cypselurus* (Jordan et Gilbert, 1898). Типовое местонахождение: северо-западная часть Берингова моря, тихоокеанское побережье Америки (штат Вашингтон), глуб. 1215—1604 м (Jordan, Gilbert, in Jordon, Evermann, 1898: 2866).

Южная часть Охотского моря, глуб. 710—1340 (Gilbert, Burke, 1912в: 326, Kido, 1988: 213). Наши данные: южная часть Охотского моря: вдоль западного побережья до м. Ратманова (о. Сахалин), вдоль восточного до м. Левашова (Камчатка); глуб. 400—1290 м. Обычен.

11. *C. dentatus* Kido, 1988. Типовое местонахождение: северное побережье о. Хоккайдо (южная часть Охотского моря) и западное побережье Камчатки (восточная часть Охотского моря), глуб. 120—750 м (Kido, 1988: 194). Наши данные: восточное побережье о. Сахалин и вдоль западного побережья Камчатки на север до зал. Шелихова; глуб. 300—900 м. Обычен.

12. *C. entomelas* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: охотоморское побережье о. Хоккайдо, япономорское побережье о. Хонсю, глуб. 263—783 м (Gilbert, Burke, 1912в: 374). Признан Кидо (Kido, 1988: 224) младшим синонимом *C. colletti*.

13. *C. furcellus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: Берингово море, Алеутские о-ва, глуб. 882 м (Gilbert, Burke, 1912а: 80). В Охотском море: южная, восточная и северная части; к северо-востоку от м. Терпения; глуб. 152—790 м Шмидт, 1950: 205; Kido, 1988: 211). Наши данные: вдоль восточного побережья о. Сахалин, западного побережья Камчатки; северная часть Охотского моря; глуб. 300—810 м. Обычен, многочисленен.

14. *C. homopterus* Gilbert et Burke, 1912. Известен только по типовому местонахождению: южная часть Охотского моря, глуб. 805 м. (Gilbert, Burke, 1912в: 374).

15. *C. jordani* Burke, 1930. Типовое местонахождение: тихоокеанское побережье о. Хонсю Япония, зал. Сагами, глуб. неизвестна (Burke, 1930: 192). Наши данные: восточная часть Охотского моря: Курильские о-ва, от Урупа до Онекотана, глуб. 145—340 м.

16. *C. macrodiscus* Schmidt, 1950. Типовое местонахождение: северная часть Охотского моря, глуб. 355 м (Шмидт, 1950: 209). Охотское море — от южной до северной части, глуб. 130—465 м (Kido, 1983: 377; Kido, 1988: 208). Наши данные: повсеместно в Охотском море, глуб. 150—500 м. Обычен, многочисленен.

17. *C. marginatus* Kido, 1988. Типовое местонахождение: охотоморское и тихоокеанское побережье о. Хоккайдо, глуб. 338—950 м (Kido, 1988: 200). Из синонимии исключить *C. segaliensis* Schmidt, 1950.

18. *C. mederi* Schmidt, 1915. Типовое местонахождение: северо-западная часть Охотского моря, восточнее о. Св. Ионы, глуб. 202—350 м (Schmidt, 1915: 628). По данным Кидо (Kido, 1988: 206) у северного побережья о. Хоккайдо, глуб. 400—950 м.

19. *C. melanuroides* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северо-западная часть Охотского моря, к северо-востоку от м. Елизаветы (о. Сахалин), глуб. 525 м (Шмидт, 1950: 204).

20. *C. nigricans* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северная часть Охотского моря, между о. Св. Ионы и м. Елизаветы, и к северо-востоку от м. Елизаветы, глуб. 500—525 м (Шмидт, 1950: 213).

21. *C. ostentum* Gilbert, 1896. Типовое местонахождение: Берингово море, Алеутские о-ва, глуб. 218—700 м (Gilbert, 1896: 444). В Охотском море — у восточного берега о. Сахалин (Шмидт, 1950: 214). Данные нуждаются в проверке.

22. *C. phasma* Gilbert, 1896. Типовое местонахождение: юго-восточная часть Берингова моря, глуб. 84—90 м (Gilbert, 1896: 443). В Охотском море — у западного побережья Камчатки, глуб. 504 м (Шмидт, 1950: 203). Данные нуждаются в проверке.

23. *C. pycnosoma* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: Охотское море, Курильские о-ва, о. Симушир, глуб. 419 м (Gilbert, Burke, 1912в: 372).

24. *C. rastrinoides* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северная часть Охотского моря, у м. Елизаветы (о. Сахалин), глуб. 165 м (Шмидт, 1950: 211)

25. *C. rastrinus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: южная часть Охотского моря, глуб. 134—218 м (Gilbert, Burke, 1912в: 362). В Охотском море, по-видимому, распространен широко (кроме самой северной и восточной его частей), глуб. 100—582 м (Шмидт, 1950: 212; Kido, 1988: 217). Вид, по-видимому, сборный, нуждается в детальном изучении.

26. *C. roseofuscus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: юго-восточное и восточное побережье о. Сахалин, глуб. 183—218 м. Повсеместно в Охотском море, глуб. 85—450 м (Шмидт, 1950: 215; Kido, 1988: 227). Наши данные: повсеместно в Охотском море, глуб. 72—810 м. Обычен, многочисленен.

27. *C. segaliensis* Gilbert et Burke, 1912. Известен только по типовому местонахождению: юг Охотского моря, зал. Терпения (о. Сахалин), глуб. 218 м (Gilbert, Burke, 1912в: 367).

28. *C. seraphimae* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: центральная часть Охотского моря, глуб. 335 м (Шмидт, 1950: 202).

29. *C. trachysoma* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: северная часть Японского моря; у о. Садо, западное и северное побережье о. Хоккайдо, Татарский пролив, глуб. 582—285 м, (Gilbert, Burke, 1912в: 1364). Шмидт (1950: 212) ошибочно отмечает нахождение молодого экземпляра в северной части моря, севернее м. Елизаветы (о. Сахалин). По Кидо (Kido, 1988: 222): Японское море, Татарский прол. и Охотское море на глуб. 185—785 м.

Crystallias Jordan et Snyder, 1902

Типовой вид: *C. matsushimae* Jordan et Snyder, 1902. (Kido, 1988: 190) считает этот род синонимом рода *Crystallychthys* Jordan et Gilbert, 1898.

В роде насчитывается 3 вида, из них 1 в Охотском море.
1. *C. matsushimae* Jordan et Snyder, 1902. Типовое местонахождение: восточное побережье Японии, зал. Мацусима, глуб. 140 м (Jordan, Snyder, 1902: 350). Южная часть Охотского моря, глуб. 60—375 м (Burke, 1930: 151; Kido, 1988: 190). Наши данные: южная и восточная части Охотского моря, глуб. 35—700 м.

Crystallychthys Jordan et Snyder, 1898

Типовой вид: *C. mirabilis* Jordan et Gilbert, 1898. Кидо (Kido, 1988: 190) в синонимию этого рода поместил младшим синонимом род *Crystallias*.

В роде 2 вида, 1 известен в Охотском море.

1. *C. cyclospilus* Gilbert et Burke, 1912а. Типовое местонахождение: южная часть Берингова моря, глуб. 99—103 м (Gilbert, Burke, 1912а: 74). В Охотском море у западного побережья Камчатки и в северной части моря, глуб. 108—250 м (Шмидт, 1950: 217). Данные нуждаются в проверке.

Elassodiscus Gilbert et Burke

Типовой вид: *E. tremebundus* Gilbert et Burke.

Кидо (Kido, 1988: 230) считает этот род синонимом рода *Paraliparis* Collett.

В роде 2 вида, 1 известен в Охотском море.

1. *E. tremebundus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: юго-восточное побережье Камчатки, глуб. 1248 м (Gilbert, Burke, 1912а: 81). В северо-западной части Охотского моря, глуб. 500 м (Шмидт, 1950: 217). Наши данные: практически по всему Охотскому морю, кроме самой южной и северо-восточной частей, глуб. 500—1110 м. Обычен.

Liparis Scopoli, 1777

Типовой вид: *L. liparis* (Linnaeus, 1776).

Кидо (Kido, 1988: 165) в синонимию этого рода поместил младшим синонимом род *Polyprega* Burke, 1930.

В роде насчитывается около 60 видов, из них 19 известно в Охотском море.

1. *L. agassizi* Putnam, 1874. Типовое местонахождение: Татарский пролив, глуб. неизв. (Putnam, 1874: 339). В Охотском море у юго-восточного побережья о. Сахалин, северное побережье о. Хоккайдо, глуб. 14—60 м (Линдберг, Красюкова, 1987: 396; Kido, 1988: 185).

2. *L. alboventer* (Schmidt, 1984). Типовое местонахождение: Курильские о-ва, Южно-Курильский пролив, глуб. 74 м (Красюкова, 1984: 14). Кидо поместил его в род *Liparis* из рода *Careproctus*, считает синонимом *L. tessellatus* Gilbert et Burke (Kido, 1988: 176).

3. *L. curilensis* (Gilbert et Burke, 1912). Известен только по типовому местонахождению: Курильские о-ва, о. Симушир, охотская морская сторона, литоральная ванна (Gilbert, Burke, 1912в: 353).
4. *L. dubius* Soldatov, 1930. Типовое местонахождение: зал: Петра Великого (Японское море), глуб. 60 м (Солдатов, Линдберг, 1930: 366). В Охотском море — зал. Анива (Линдберг, 1959: 255). Кидо считает его синонимом *L. ochotensis* (Kido, 1988: 179).
5. *L. dulkeiti* Soldatov, 1930. Известен только по типовому местонахождению: западное побережье Камчатки, глуб. неизвестна. (Солдатов, Линдберг, 1930: 356).
6. *L. eos* Schmidt, 1984. Типовое местонахождение: восточное побережье о. Сахалин (Охотское море), юго-западное побережье о. Сахалин (Японское море), глуб. 36—110 м (Красюкова, 1984: 11). В Охотском море — зал. Анива (Линдберг, 1959: 255), южные Курильские о-ва (Уено, 1971: 97). Кидо считает его синонимом *L. latifrons* Schmidt.
7. *L. frenatus* (Gilbert et Burke, 1912). Типовое местонахождение: северо-западное побережье о. Хонсю (Японское море), глуб. 380 м (Gilbert, Burke, 1912в: 356). Южная часть Охотского моря — зал. Анива (Линдберг, 1959: 255). Кидо считает его синонимом *L. punctulatus* (Tanaka) (Kido, 1988: 169).
8. *L. latifrons* Schmidt, 1950. Типовое местонахождение: северо-западная часть Охотского моря, глуб. 65—165 м (Шмидт, 1950: 196). Сообщения о других находках нуждаются в проверке.
9. *L. lindbergi* Schmidt, 1984. Известен только по типовому местонахождению: восточное побережье о. Сахалин, глуб. 147—187 м (Линдберг, 1959: 255 (по *non nudum*); Красюкова, 1984: 12; Линдберг, Красюкова, 1987: 424). Принят Кидо (Kido, 1988: 183) синонимом *L. latifrons* Schmidt.
10. *L. maculatus* Schmidt, 1984. Известен только по типовому местонахождению: Охотское море, восточное побережье о. Сахалин, глуб. 27 м (Линдберг, 1959: 255 (по *non nudum*); Красюкова, 1984: 5; Линдберг, Красюкова, 1987: 388).
11. *L. marmoratus* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северная часть Охотского моря, у о. Сахалин, глуб. 100—165 м (Шмидт, 1950: 199).
12. *L. ochotensis* Schmidt, 1904. Типовое местонахождение: вдоль побережья о. Сахалин от лимана Амура до м. Терпения (Шмидт, 1904: 165). Практически по всему Охотскому морю, глуб. 58—350 м (Шмидт, 1950: 193; Линдберг, Красюкова, 1987: 420; Кидо, 1988: 178).
13. *L. pravdini* Schmidt, 1951. Известен только по типовому местонахождению: Охотское море, у восточного берега о. Сахалин, глуб. 80—99 м (Шмидт, 1951: 378; Линдберг, 1959: 255; Линдберг, Красюкова, 1987: 414).
14. *L. punctatus* Schmidt, 1950. Известен только по типовому

местонахождению: северо-западная часть Охотского моря, глуб. 58—165 м (Шмидт, 1950: 197).

15. *L. quasimodo* Schmidt, 1984. Известен только по типовому местонахождению: Охотское море, восточное побережье о. Сахалин, зал. Терпения, глуб. 60 м (Линдберг, 1959: 255 (по *non nudum*); Красюкова, 1984: 7; Линдберг, Красюкова, 1987: 393). Принят Кидо (Kido, 1988: 182) синонимом *L. latifrons*.

16. *L. rhodosoma* Burke, 1930. Типовое местонахождение: юго-западная часть Охотского моря, у побережья о. Сахалин, глуб. 117—137 м (Burke, 1930: 81). Охотское море, зал. Анива, глуб. 20—40 м (Линдберг, 1959: 254; Линдберг, Красюкова, 1987: 422). Принят Кидо (Kido, 1988: 179) синонимом *L. ochotensis*.

17. *L. rotundirostris* Schmidt, 1984. Известен только по типовому местонахождению: Охотское море, восточное побережье о. Сахалин, зал. Мордвинова и зал. Терпения, глуб. 60—80 м (Линдберг, 1959: 255 (по *non nudum*); Красюкова, 1984: 9; Линдберг, Красюкова, 1987: 408).

18. *L. tessellatus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: Японское море, южное побережье о. Хоккайдо; у берегов Кореи, глуб. 112—275 м (Gilbert, Burke, 1912в: 335). Южная часть Охотского моря, восточное побережье о. Сахалин (Линдберг, 1959: 255 (по *non nudum*); Линдберг, Красюкова, 1987: 406; Кидо, 1988: 176). Наши данные: южная часть Охотского моря, глуб. 60—80 м.

19. *L. schantarensis* (Lindberg et Dulkeit, 1929). Известен только по типовому местонахождению: северо-западная часть Охотского моря (зал. Константина, зал. Александра, Удская губа, Шантарские о-ва), у самого берега и в черте прилива (Линдберг, Дулькейт, 1929: 47; Шмидт, 1950: 200).

Lipariscus Gilbert, 1915

Типовой вид: *L. nanus* Gilbert, 1915. Кидо (Kido, 1988: 230) считает этот род синонимом рода *Paraliparis* Collett.

В роде один вид, по-видимому, ошибочно указанный для Охотского моря (Линдберг, 1959: 255).

L. nanus Gilbert, 1915. Типовое местонахождение: Калифорния (зал. Монтерей), глуб. 390 м (Gilbert, 1915: 358). Нахождение в южной части Охотского моря (Линдберг, 1959: 255) справедливо подвергается сомнению (Kido, 1988: 234), и мы его не указываем для Охотского моря.

Nectoliparis Gilbert et Burke, 1912

Типовой вид: *N. pelagicus* Gilbert et Burke, 1912. В роде один вид, обитающий в Охотском и Беринговом морях, а также в северо-восточной части Тихого океана.

1. *N. pelagicus* Gilbert et Burke, 1912. Типовое местонахождение: Берингово море, в Охотском море — к западу от о. Онекотан (Курильские о-ва) (Gilbert, Burke, 1912a: 82). Практически по всему Охотскому морю, глуб. 380—1000 м (Burke, 1930: 189; Шмидт, 1950: 224; Линдберг, 1959: 255; Линдберг, Красюкова, 1987: 468; Kido, 1988: 246). Наши данные: практически по всему Охотскому морю, глуб. 118—2000 м. Обычен и многочисленен.

Paraliparis Collett, 1874

Типовой вид: *P. bathybi* Collett, 1879.

Кидо (Kido, 1988: 230) младшими синонимами этого рода считает следующие рода: *Rhodichthys* Collett, 1879; *Rhinoliparis* Gilbert, 1895; *Elassodiscus* Gilbert et Burke, 1912; *Acantoliparis* Gilbert et Burke, 1912; *Lipariscus* Gilbert, 1915.

В роде около 60 видов, из них 7 известны в Охотском море.

1. *P. albeolus* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северная часть Охотского моря, приблизительно между о. Св. Ионы и Камчаткой, глуб. 33 м (Шмидт, 1950: 220).

2. *P. dactyloides* Schmidt, 1950. Известен только по типовому местонахождению: северная часть Охотского моря, к северо-востоку от м. Елизаветы (о. Сахалин), глуб. 592 м (Шмидт, 1950: 219).

3. *P. entochloris* Gilbert et Burke, 1912. Известен только по типовому местонахождению: южная часть Охотского моря (у юго-восточного побережья о. Сахалин), глуб. 183 м (Gilbert, Burke, 1912b: 378; Kido, 1988: 243).

4. *P. grandis* Schmidt, 1950. Типовое местонахождение: северная часть Охотского моря, глуб. 592 м (Шмидт, 1950: 218). Отмечен в северной и южной частях Охотского моря, глуб. 400—1000 м (Kido, 1988: 238). Кроме Охотского моря, был известен в Кроноцком заливе (Берингово море) (Kido, 1988: 238). Наши данные: практически по всему Охотскому морю, глуб. 600—1220 м, нами отмечен на Корякском шельфе (Берингово море) — ЗИН АН СССР: №№ 47790—47794, глуб. 700—1200 м.

5. *P. holomelas* Gilbert, 1896. Типовое местонахождение: Берингово море, у о-в Прибылова; к северу от о. Уналашка, глуб. 812—3250 м (Gilbert, 1896: 441). Отмечен в южной части Охотского моря на глубине 3350 м и в северной, напротив м. Елизаветы (о. Сахалин), глуб. 128 м (Шмидт, 1950: 222).

6. *P. melanobranchus* Gilbert et Burke, 1930. Известен только по типовому местонахождению: южная часть Охотского моря, глуб. 805 м (Gilbert, Burke, 1912b: 378; Kido, 1988: 224).

7. *P. rosaceus* Gilbert, 1890. Типовое местонахождение: южная Калифорния, глуб. 1801 м (Gilbert, 1890: 93). Обнаружен у охотоморских берегов о. Хоккайдо, глуб. 1050—1350 м (Kido, 1983: 382; 1988: 235).

Polypera Burke, 1912

Типовой вид: *Neoliparis greeni* Jordan et Starks, 1895.

Кидо (Kido, 1988: 230) считает этот род младшим синонимом рода *Liparis*.

Род включает 3 вида, 1 из которых известен в Охотском море.

1. *P. simushirae* (Gilbert et Burke, 1912). Известен только по типовому местонахождению: Курильские о-ва, о. Симушир, литоральная ванна (Gilbert, Burke, 1912: 354; Шмидт, 1950: 201). Без ссылки на экземпляры и источники указан в списке рыб для северного побережья о. Хоккайдо (Ueno, 1971: 97).

Rhinoliparis Gilbert, 1896

Типовой вид: *Rh. barbulifer* Gilbert, 1896.

Кидо (Kido, 1988: 230) считает этот род младшим синонимом рода *Paraliparis*.

Род насчитывает 2 вида, оба отмечены в Охотском море.

1. *Rh. barbulifer* Gilbert, 1896. Типовое местонахождение: Берингово море к северу от о. Уналашка, глуб. 412—1054 м (Gilbert, 1896: 445). В Охотском море встречается повсеместно, глуб. 250—880 м (Шмидт, 1950: 223; Линдберг, 1959: 255; Линдберг, Красюкова, 1987: 468; Burke, 1930: 185; Kido, 1988: 232). Наши данные: по всему Охотскому морю, глуб. 250—1500 м. Редок, малочисленен.

2. *Rh. attenuatus* Burke, 1912. Типовое местонахождение: Берингово море к северу от о. Уналашка, глуб. 1054 м (Burke, 1912: 573). Обнаружен в юго-западной части Охотского моря, глубина неизвестна (наши данные).

Таким образом, в Охотском море, по литературным и нашим данным, известны 9 родов и 62 вида семейства Liparididae. В настоящей работе впервые для Охотского моря указаны 2 вида: *Careproctus jordani*, ранее известный только по типовому экземпляру с восточного побережья о. Хонсю, и *Rhinoliparis attenuatus*, ранее известный только из Берингова моря и южнее у берегов Америки. Также расширяются сведения о географических ареалах 6 видов: *Careproctus colletti*, *C. cyclocephalus* и *C. cypselurus*, известные из южной части Охотского моря, обнаружены вдоль восточного побережья о. Сахалин и западного побережья Камчатки; *C. dentatus* (южная часть Охотского моря и западная Камчатка) — вдоль восточного побережья о. Сахалин; *Crystallias matsushimae* (южная часть Охотского моря) — восточная часть моря; *Elassodiscus tremebundus* (северо-западная часть Охотского моря) — практически повсеместно, кроме самой южной и северо-восточной ее частей. Сведения о глубинах обитания расширены для 11 видов, из них для 6 (*Careproctus roseofuscus*, *Crystallias matsushimae*, *Elassodiscus tremebundus*, *Liparis tessellatus*, *Nectoliparis pelagicus*, *Rhinoliparis barbulifer*) значительно.

Ряд видов семейства (*C. cryptacanthoides*, *C. ostentum*, *C. gastrinus*) и некоторые другие имеет невыясненный таксономический статус. Экземпляр, неверно определенный Шмидтом (1950) как *C. segaliensis*, нами не учитывается. Вид, описанный как *Careproctus alboventer* (Красюкова, 1984), мы считаем валидным и относим его к роду *Liparis*, как и предполагалось Шмидтом (Линдберг, 1959).

Для глубокого анализа ихтиофауны липаровых рыб необходимы дальнейшие работы на обширном материале из дальневосточных и других морей.

ЛИТЕРАТУРА

- Красюкова З. В. Новые виды липаровых рыб (Scorpaeniformes, Liparidae), описанные П. Ю. Шмидтом по материалам Курило-Сахалинской экспедиции Зоологического института Академии наук СССР (1947—1949). // Морфологические основы систематики костистых рыб и их биология.— Л., 1984.— С. 5—16.
- Линдберг Г. У. Список фауны морских вод Южного Сахалина и Южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР, 1959.— Вып. 6.— С. 173—256.
- Линдберг Г. У., Дулькейт Г. Д. Материалы по рыбам Шантарского моря // Изв. Тих. научно-пром. ст., 1929.— Т. 111.— С. 3—138.
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей.— Л., 1987.— Ч. 5.— 526 с.
- Солдатов В. К., Линдберг Г. У. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО, 1930.— Т. 5.— С. I—XLVII+1—576.
- Шмидт П. Ю. Рыбы восточных морей Российской империи.— СПб., 1904.— 466 с.
- Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря.— М.—Л., 1950.— 370 с.
- Шмидт П. Ю. Новый вид липариды из южной части Охотского моря *Liparis gravdini* sp. n. // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ, 1951.— Т. 3.— С. 378—380.
- Andriashev A. P. Revision of the snailfish genus *Paraliparis* (Scorpaeniformes: Liparididae) of The Southern Ocean. // Theses Zoologicae, Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Federal Republic of Germany, 1986.— Vol. 7.— iv+204 p.
- Burke C. V. Revision of the fishes of the family Liparidae. // Bull. U. S. Nat. Mus., 1930.— N 150.— 204 p.
- Gilbert C. H. A preliminary report on the fishes collected by the steamer Albatross on the Pacific coast of North America during the year 1889, with descriptions of twelve new genera and ninety-two new species. // Proc. U. S. Nat. Mus., 1890.— Vol. 13 (797).— P. 49—126.
- Gilbert C. H. Ichthyological collections of the United States Fish Commission steamer Albatross during the years 1890 and 1891. // Rep. U. S. Comm. Fish., 1895.— Vol. 19.— P. 393—476, pls. 20—35.
- Gilbert C. H. Fishes collected by the United States fisheries steamer «Albatross» in southern California in 1904. // Proc. U. S. Nat. Mus., 1915.— N 48 (2075).— P. 305—380, pls. 14—22.
- Gilbert C. H. and C. V. Burke. Fishes from Bering Sea and Kamchatka. // Bull. U. S. Bur. Fish. 1912a.— N 30.— P. 31—96.
- Gilbert C. H. and C. V. Burke. New cyclogasterid fishes from Japan. // Proc. U. S. Nat. Mus. 1912b.— N 42 (1907).— P. 351—380, pls 41—48.
- Jordan D. S. and B. W. Evermann. The fishes of North and Middle America. Part 2, 3. // Bull. U. S. Nat. Mus., 1898.— N 47.— P. 1241—3136.
- Kido K. New and rare liparidid species from the Okhotsk and Bering seas and their adjacent waters. // Japan J. Ichthyol., 1983.— N 29 (4).— P. 374—384.
- Kido K. Phylogeny of the family Liparididae, with the taxonomy of the species found around Japan. // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1988.— Vol. 35, N 2.— P. 125—256.

- Putnam F. W. Notes on Liparis and Cyclopterus and their allies. // Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., 1874.— N 22.— P. 335—340.
- Schmidt P. Yu. Ichthyological notes. II. On a new cyclogasterid fish with a rudimentary disk. // Ann. Mus. Zool. Russ., 1915.— N 20.— P. 627—630.
- Stein D. L. A review of the deepwater Liparidae (Pisces) from the coast of Oregon and adjacent waters. // Occ. Pap. Calif. Acad. Sci., 1978.— N 127.— P. 1—55.
- Ueno T. List of the marine fishes from the waters of Hokkaido and its adjacent regions. // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sth., 1971.— Vol. 13.— P. 61—102.

D. L. Pitruk

A PRELIMINARY LIST AND DISTRIBUTION OF SPECIES OF FISHES OF THE FAMILY LIPARIDAE IN THE OKHOTSK SEA

A preliminary list, distribution and depth of the 9 genera and 62 Okhotsk Sea species of the family Liparidae are presented. The 2 species are first reported for Okhotsk Sea. The new places of catching are noted for 6 species, and the new depths — for 11 species.

УДК: 597.58 (109:265.53)

Т. В. Лаврова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РЫБ СЕМЕЙСТВА STICHAEIDAE В ОХОТСКОМ МОРЕ

В статье приводятся предварительный список и распространение видов стихеевых рыб в Охотском море. Обнаружен новый вид для фауны СССР и указаны 64 новых места поймки для 17 видов. Всего в Охотском море насчитывается 19 родов и 28 видов рыб для данного семейства.

Стихеевые являются одним из наиболее богатых видами семейств морских рыб, широко распространенных в умеренных и холодных водах северного полушария. По видовому составу это самое многочисленное семейство северных представителей отряда *Blennioidea* (оно составляет около 8% из 20%, в целом приходящих на северных бленниид), в основном представленное прибрежной ихтиофауной. Преобладающее большинство видов распространено в северной части Тихого океана, от Берингова пролива до Южной Кореи по азиатскому, и до Южной Калифорнии по американскому побережьям. Всего в настоящее время насчитывается 33 рода и 67 видов и подвидов, из них в фауне СССР соответственно 24 рода и 47 видов, в Арктике — 4 и 5, в северной части Тихого океана — 33 и 64, у берегов Японии — 8 и 9, в Японском море — 20 и 38, Беринговом — 18 и 24, у берегов Северной Америки — 8 и 11.

Морфологические основы системы семейства были разработаны Макушом (1958). Им выделены 8 подсемейств, 30 родов и 54 вида стихеевых рыб в целом. Указаны границы ареалов подсемейств и некоторых родов. В последние годы этой группой начали активно интересоваться японские и американские исследователи, описаны новые роды и виды (Miki, 1985; Miki, Maruyama, 1986; Miki et al., 1987a; Miki et al., 1987b; Follett, Powell, 1988).

Сведения о распространении стихеевых рыб в Охотском море представлены в работах Шмидта (1904, 1950), Солдатов, Линдберга (1930), Таранца (1937), Андрияшева (1954), Линдберга, Красюковой, (1975). Недавно японскими авторами были описаны

2 новых рода и 3 вида стихеевых, обнаруженных с охотоморского и тихоокеанского побережий о. Хоккайдо. Один из видов *Stichaeus fuscus* Miki et Maruyama, 1986 ранее относили к *Stichaeus pozawae* Jordan et Snyder, 1902 (Hikita, 1957; Линдберг, Красюкова, 1975), в коллекциях лаборатории ихтиологии Зоологического института АН СССР нами было обнаружено 36 экз. этого вида, нового для фауны СССР. Расширены представления об ареалах 13 видов. Род *Neolumpenus* с единственным видом *n. unocelatus* Miki, Kanamagu et Amaoka, 1987, описанный пока лишь по 1 экз., найденному в желудке *Gadus macrocephalus* с тихоокеанской стороны о. Хоккайдо, включен нами в список как вероятный для Охотского моря вид.

В настоящей работе, основанной на анализе литературных и собственных материалов*, даны предварительный список, распространение и указаны глубины встречаемости видов рыб семейства Stichaeidae, известных в Охотском море.

Род *Acantholumpenus* Makuschok, 1958

Acantholumpenus Макушок, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 25, 1958: 61, 72, 87 (типовой вид: *Lumpenus maskayi* Gilbert, 1893 (1895) = *L. fowleri* Jordan et Snyder, 1903 = *Blennius anguillarum* (Pallas, 1811)). 1 вид.

A. maskayi (Gilbert, 1896). Описан из Бристольского залива. Охотское море: у северной оконечности о. Сахалин, в лимане Амура, в районе Шантарских о-в (Солдатов, Линдберг, 1930: 473); залив Анива (Шмидт, 1950: 79); залив Терпения, у о. Шикотан (Линдберг, Красюкова, 1975: 95). Глубина: 0—56 м.

Род *Alectrias* Jordan et Evermann, 1898

Alectrias Jordan a. Evermann, Bull. U. S. Nat. Mus., 47, 1898: 2869 (типовой вид: *Anoplarchus alectrolophus* (Pallas) = *Blennius alectrolophus* Pallas, 1811)). 3 вида, 2 — в Охотском море.

A. alectrolophus alectrolophus (Pallas, 1811). Описан из Пенжинского залива (ныне залив Шелихова). Также встречен у мыса Аян (Солдатов, Линдберг, 1930: 459); в северной части Охотского моря (Линдберг, 1938: 503); в Еринейской и Тауйской губах, бухте Нагаева, в районе Шантарских о-в (Шмидт, 1950: 70); у о-в Шикотан, Кунашир (Линдберг, Красюкова, 1975: 113); у о-в Шумшу (48852, 48853), Итурууп (35189, 37096, 37097), у западного побережья Камчатки (севернее о. Птичий) (41921). Глубина: 1—50 м

A. a. benjamini Jordan et Snyder, 1902. Описан у о. Хоккайдо. Охотское море: залив Анива (Okada a. Matsubara, 1938: 79). Глубина: литораль.

* В списке указаны инвентарные номера фондовой коллекции лаборатории ихтиологии Зоологического института АН СССР.

A. gallinus (Lindberg, 1938). Типовой экземпляр описан в Охотского моря у мыса Укой (район Шантарских о-в). Также найден в Еринейском заливе, Тауйской губе (Линдберг, 1938: 50) вдоль северного побережья Охотского моря (Шмидт, 1950: 70); в заливе Терпения (Линдберг, Красюкова, 1975: 111); в Удской губе (42279), бухте Аян (44515, 44743); в районе Шантарских о-в — Тугурский, Ульбанский заливы (44745, 44750), у Курильских о-в (Итуруп, Парамушир) (48854—48856). Глубина: 9—100 м

Род *Anisarchus* Gill, 1864

Anisarchus Gill, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 16: 210 (типовой вид: *Clinus medius* Reinhardt, 1838). 2 вида, 1 — в Охотском море.

A. medius (Reinhardt, 1838). Описан у Гренландии. Охотское море: Гижигинская губа (Солдатов, Линдберг, 1930: 471); Тауйская губа (Попов, 1931: 132); вдоль юго-восточного побережья о. Сахалин, залив Терпения, залив Анива, у тихоокеанского побережья о. Итуруп (Линдберг, Красюкова, 1975: 90); у мыса Аян (18824), к юго-востоку от г. Охотска (24267, 34896), южнее Тауйской губы (34901), у юго-западного побережья Камчатки (18820, 24267). Глубина: 10—150 м, чаще 30—100 м

Род *Ascoldia* Pavlenko, 1910

Ascoldia Павленко, Рыбы залива Петр Великий, 1910: 50 (типовой вид: *A. variegata* Pavlenko, 1910). 1 вид. В Охотском море особый подвид.

A. variegata Knipowitschi Soldatov, 1927. Подвид описан из бухты Абрек, Шантарские о-ва. Встречен вблизи о. Ольский (Таранец, 1937: 153); в заливе Терпения, заливе Анива, вблизи о. Шикотан и юго-западного берега о. Парамушир (Линдберг, Красюкова, 1975: 104). Глубина: 1,5—60 м

Род *Azygopterus* Andriashev et Makuschok, 1955

Azygopterus Андрияшев и Макушок, Вопр. ихтиолог., 3, 1955: 50 (типовой вид: *A. corallinus* Andriashev et Makuschok, 1955). 1 вид.

A. corallinus Andriashev et Makuschok, 1955. Род и вид описаны из пролива Надежды у о. Расшуа (Курильские о-ва). Найден у о. Симушир, у Скал Ловушки, о-в Шиашкотан и Уруп (район Курильских о-в) (48841—48845). Глубина: 60—142 м

Род *Bryozoichthys* Whitley, 1931

Bryozoichthys Whitley, Austr. Zoolog., 6, 1931: 3 (типовой вид: *Bryolophus lysimus* Jordan et Snyder, 1903). 1 вид.

B. lysimus (Jordan et Snyder, 1903). Описан у о. Уналашка. Охотское море: залив Анива, у о. Св. Ионы (Андрияшев, 1937: 329), район Шантарских о-в, мыс Лантарский (44738), с охотомор-

ской и тихоокеанской сторон северных Курильских о-в (46381, 46382, 42439), с тихоокеанской стороны южных Курильских о-в (43991). Глубина: 45—490 м

Род *Chirolophis* Swainson, 1839

Chirolophis Swainson, Nat. hist. fish., amph., a. rept., 2, 1839: 275 (типовой вид: *Blennius palmicornis* (non Cuvier) Yarrel = *Blennius ascanii* Walbaum, 1792). 9 видов, 1 — в Охотском море.

Ch. snyderi (Taranez, 1938). Вид описан с западного побережья о. Сахалин. Охотское море: залив Анива (Шмидт, 1904: 170), Тауйская губа, Тугурский залив (Андрияшев, 1954: 237); район Шантарских о-в (18763, 44734—44736, 45449), северо-восточная часть Охотского моря, близ мыса Алевина (19121), район Курильских о-в, у о. Шумшу (48857); Тихий океан — 44°45,5' N, 148°43,5' E (43991). Глубина: 25—490 м

Род *Ernogrammus* Jordan et Evermann, 1898

Ernogrammus Jordan et Evermann, Bull. U. S. Nat. Mus. 47, 1898: 2441 (типовой вид: *Stichaeus enneagrammus* Kner, 1868 = *Stichaeus hexagrammus* Schlegel, 1846). 1 вид.

E. hexagrammus (Schlegel, 1846). Вид описан из залива Симабара (Япония). Охотское море: вблизи о. Хоккайдо (Jordan et Snyder, 1902a: 491), у о. Кунашир (Линдберг, Красюкова, 1975: 73). Глубина: 40—142 м

Род *Eumesogrammus* Gill, 1864

Eumesogrammus Gill, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 16, 1864: 209 (типовой вид: *Ernogrammus storoshi* Schmidt, 1904 = *Chirus praecisus* Kröyer, 1836), 1 вид.

E. praecisus (Kröyer, 1836). Описан от Гренландии. Охотское море: у п-ва Терпения, у мыса Свободный в заливе Мордвинова (Линдберг, Красюкова, 1975: 66); вблизи мыса Аян (18756—18758), Пенжинская губа (19109, 35169, 35173), залив Шелихова (48122), у о. Св. Ионы (19110, 44852), Тауйская губа, Еринейский залив (19127, 25330, 25700, 33331, 35168, 35170, 35172, 36996), у северной оконечности о. Сахалин (25807), район Шантарских о-в (35171, 44854, 44855), у западного берега Камчатки (19122, 48121). Глубина: 40—240 м

Род *Leptoclinus* Gill, 1864

Leptoclinus Gill, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 1864: 209 (типовой вид: *Lumpenus aculeatus* Reinhardt, 1836 = *Clinus maculatus* Fries, 1837). 1 вид.

L. maculatus diaphanocarus (Schmidt, 1904). Описан из Охотского моря у мыса Попова — на север от мыса Терпения, у мыса Рымник, в заливе Терпения, в Еринейском заливе, у о. Коровий

(Шмидт, 1950: 81); у северного побережья о. Хоккайдо (Hikita, 1952: 12); в заливе Анива (Линдберг, Красюкова, 1975: 93); северо-востоку от о. Св. Ионы (18057), в заливе Шелихова (3113 35143), в Гижигинской губе (34893—34895). Глубина: 33—187

Род *Leptostichaeus* Miki, 1985

Leptostichaeus Miki, Jap. J. Ichthyolog. 32,2, 1985: 137 (типовой вид: *Leptostichaeus pumilus*, Miki, 1985). 1 вид.

L. pumilus, Miki, 1985. Описан у охотоморского побережья о. Хоккайдо (3 экз.). Глубина: 62—99 м

Род *Lumpenella* Hubbs, 1927

Lumpenella Hubbs, Pap. Mich. Acad. Sci., 7, 1927: 378 (типовой вид: *Lumpenella longirostris* Evermann et Goldsborough, 1907). 1 вид.

L. longirostris (Evermann et Goldsborough, 1907). Описан в районе Алеутских о-в. Охотское море: у восточного побережья о. Сахалин, у о. Св. Ионы, к востоку от северной оконечности о. Сахалин (Шмидт, 1950: 81); вдоль тихоокеанского побережья о. Хоккайдо (Matsubara, 1955: 768); у мыса Лопатка (Линдберг и Красюкова, 1975: 96); в центральной части Охотского моря (24496, 24820), к востоку от о. Алаид (42416). Глубина: 185—820 м

Род *Lumpenus* Reinhardt, 1837

Lumpenus Reinhardt, Dansk. Vidensk. Selsk. Nat.-Math. Afhandl., 6, 1836: 11 (типовой вид: *Blennius lumpenus* Fabricius = *Lumpenus fabricii* Reinhardt, 1836). 3 вида, 2 — в Охотском море.

L. fabricii Reinhardt, 1936. Описан у Гренландии. Охотское море: лиман Амура (Солдатов и Линдберг, 1930: 471); Еринейский залив (Шмидт, 1950: 79); залив Терпения (Линдберг и Красюкова, 1975: 89). Глубина: 0—60 м

L. sagitta Wilimowsky, 1956. Описан у Калифорнии (Auges, 1855: 26). Охотское море: район Шантарских о-в, бухта Аян, залив Терпения, Амурский лиман (Шмидт, 1950: 78); вдоль восточного побережья о. Сахалин, пролив Лаперуза, Южно-Курильский пролив, у о. Шикотан (Линдберг и Красюкова, 1975: 87); к востоку от о. Шумшу (44278), Удская губа (18801), Сахалинский залив (18812). Глубина: 1—95 м

Род *Neolumpenus* Miki, Kanamaru et Amaoka, 1987

Neolumpenus Miki, Kanamaru et Amaoka, Jap. J. Ichth., 34, 2 1987: 128 (типовой вид: *Neolumpenus unocellatus* Miki, Kanamaru et Amaoka, 1987). 1 вид. Вероятно и для Охотского моря.

N. unocellatus Miki, Kanamaru et Amaoka, 1987. Описан у тихоокеанского побережья о. Хоккайдо по 1 экз., обнаруженному в желудке у *Gadus macrocephalus*. Глубина: 106—107 м

Род *Opisthocentrus* Kner, 1868

Opisthocentrus Kner, Sitzb. Acad. Wiss., 58, 1868: 49 (типовой вид: *Centronotus quinquemaculatus* Kner, 1868 = *Pholidapus grebnitzkii* Bean et Bean, 1896 = *Abryois azumae* Jordan et Snyder, 1902). 3 вида, 2 — в Охотском море.

O. dybowskii (Steindachner, 1880). Описан из залива Стрелок. Охотское море: Сахалинский залив, залив Анива, у о. Итуруп (Шмидт, 1904: 180); залив Терпения (Шмидт, 1950: 77); на юг до Курильских о-в (Таранец, 1937б: 154); вдоль охотоморского побережья о. Хоккайдо (Hikita, 1952: 12) у о-в Шикотан, Кунашир (Линдберг, Красюкова, 1975: 108); залив Байкал у северной части о. Сахалин (17588, 18703); залив Константина (район Шантарских о-в) (17591), бухта Аян (18698, 18849, 18954). Глубина: 0—146 м

O. ocellatus (Tilesius, 1811). Описан от Камчатки. Охотское море: залив Терпения, Анива, у о. Итуруп (Шмидт, 1904: 182); лиман Амура, у западного побережья Камчатки, у о. Шикотан (Линдберг, Красюкова, 1975: 106); бухта Волок (Тауйская губа) (17758, 17760, 17777), Тугурский залив (18664), бухта Аян (18670, 18969), Южно-Курильский пролив (43458). Глубина: 1—68 м

Род *Pseudalectrias* Lindberg, 1938

Pseudalectrias Линдберг, Труд. Гидробиол. экспед. Зоол. ин-та АН СССР на Японском море, 1938: 507 (типовой вид: *Alectrias tarasovi* Попов, 1933).

P. tarasovi (Попов, 1933). Описан из залива Де-Кастри (Японское море). Встречен с охотоморской стороны о. Шикотан (41574, 41575). Глубина: литораль.

Род *Soldatovia* Taranetz, 1937

Soldatovia Таранец, Краткий определитель..., 1937: 152 (типовой вид: *Blennius polyactocephalus* Pallas, 1811). 1 вид.

S. polyactocephala (Pallas, 1811). Описан от Камчатки из Авачинской бухты. Охотское море: вдоль восточного побережья о. Сахалин, у мыса Анива (Таранец, 1937б: 153); Тугурский залив (Шмидт, 1950: 73); у охотоморского побережья о. Хоккайдо (Miki, Магуяма, 1986: 405). Глубина: 30—70 м

Род *Stichaeopsis* Kner et Steindachner, 1870

Stichaeopsis Kner et Steindachner, Sitzb. Acad. Wiss., 61, 1870: 441 (типовой вид: *S. nana* Kner et Steindachner, 1870 = *Stichaeus dictyogrammus* Herzenstein, 1894 = *Stichaeus hexagrammus* Kner 1868, nec Schlegel). 4 вида, 3 — в Охотском море.

S. epallax Jordan et Snyder, 1902. Описан из Отару (Японское море). Охотское море: у западного побережья Камчатки (Шмидт, 1950: 67); Южно-Курильский пролив, у о. Кунашир (Линдберг,

Красюкова, 1975: 69); у о. Итуруп (41914). Глубина: 9—100 м.
S. nana Kner et Steindachner, 1870. Описан из залива Де-Кастри (Японское море). Охотское море: у о. Кунашир (Линдберг, 1930: 466); у о. Итуруп (бухта Рейдовая) (Линдберг, 1930: 466); у о. Итуруп (бухта Рейдовая) (Линдберг, 1930: 466); у о. Итуруп (бухта Рейдовая) (Линдберг, 1930: 466). Глубина: 30—90 м

S. nevelskoi (Schmidt, 1904). Описан из залива Де-Кастри (Японское море). Охотское море: у мыса Беллинсгаузена (восточный Сахалин) (Шмидт, 1904: 194); Тауйская губа (Солдатов, 1930: 466); у западного побережья Камчатки (Шмидт, 1950: 67); южнее мыса Аян (35159). Глубина: 35—100 м

Род *Stichaeus* Reinhardt, 1837

Stichaeus Reinhardt, Dansk. Vidensk. Selsk. Nat.-Math. Abhandl., 1837: 109 (типовой вид: *Blennius punctatus* Fabricius, 1780). 5 видов.

S. fuscus Miki et Maquyama, 1986. Вид описан с охотоморского побережья о. Хоккайдо. Ранее под названием *Stichaeus pozawae* Jordan et Snyder, 1902 был отмечен в Охотском море в заливе Анива и Южно-Курильском проливе (Линдберг, Красюкова, 1975: 65, №№ 39818, 39823, 39790). Глубина: 8—75 м

S. grigoriowi Herzenstein, 1894. Описан из Вулканического залива (Утиура) о. Хоккайдо. Охотское море: у о. Итуруп и Южно-Курильском проливе (Линдберг, Красюкова, 1975: 61). Глубина: 51—150 м

S. pozawae Jordan et Snyder, 1902. Описан из Отару (о. Хоккайдо). Охотское море: у восточного побережья о. Сахалин, залив Анива, Южно-Курильский пролив, у о. Кунашир, о. Шикотан (Линдберг, Красюкова, 1975: 65). Глубина: 6,5—118 м

S. ochriamkini Taranetz, 1935. Описан из залива Петра Великого (Японское море). Охотское море: залив Анива (Шмидт, 1950: 69); Южно-Курильский пролив (Линдберг, Красюкова, 1975: 63). Глубина: 14—99 м

S. punctatus pulcherrimus Taranetz, 1935. Описан для Охотского моря, где широко распространен: в северо-западной части (Аян, Гижигинская и Тауйская губы, район Шантарских о-в, Удская губа, залив Анива, у западного побережья Камчатки (Шмидт, 1950: 68); залив Терпения, у о. Шикотан (Линдберг, Красюкова, 1975: 59). Глубина: 25—100 м

S. punctatus punctatus (Fabricius, 1780). Описан от западной Гренландии. Охотское море: северо-западная часть Пенжинской губы (залив Шелихова) (35163, 35164). Глубина: 14—100 м

Таким образом, в Охотском море насчитывается 19 родов и 28 видов рыб семейства *Stichaeidae*. Впервые для Охотского моря отмечены: *Pseudalectrias tarasovi* (Поров, 1933) — встречен у охотоморского побережья о. Шикотан, вид ранее известный в Японском море (залив Де-Кастри) и *Stichaeus punctatus punctatus* (Fabricius, 1780) — пойман в Пенжинской губе (залив Шели-

хова), подвид ранее известный в Чукотском, Беринговом морях и вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Ряд видов (*Alectrias alectrolophus* (подвид *A. a. alectrolophus* (Pallas, 1811)), *Anisarchus medius* (Reinhardt, 1838), *Eumesogrammus praecisus* (Kröger, 1836)), прежде указываемых для западной части Охотского моря, обнаружен в его восточной части (вдоль западного побережья Камчатки). Для 11 родов, 13 видов и 1 подвида отмечены новые места поимок, расширяющие представления об их ареалах.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А. П. К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей. // Исслед. морей СССР, 1937, т. 25.— С. 292—355.
- Андряшев А. П. Рыбы северных морей СССР.— М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954.— 566 с.
- Андряшев А. П., Макушок В. М. *Azygopterus corallinus* (Pisces, Blennioidei) — новая рыба без парных плавников. // Вопр. ихтиол., 1955, № 3.— С. 50—53.
- Линдберг Г. У. О новых родах и видах рыб сем. Blennioidei (Pisces), близких к роду *Aporlarchus*. // Тр. Гидробиол. эксп. Зоол. ин-та АН СССР на Японском море, 1.— М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938.— С. 499—514.
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Часть 4.— Л.: Наука, 1975.— 463 с.
- Макушок В. М. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (*Stichaeidae*, Blennioidei, Pisces). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 25.— М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958.— С. 1—129.
- Павленко М. Н. Рыбы залива Петр Великий.— Казань, 1910.— 95 с.
- Попов А. М. К познанию фауны рыб Охотского моря. // Исслед. морей СССР, 1931а, т. 14.— С. 121—154.
- Солдатов В. К., Линдберг Г. У. Обзор рыб дальневосточных морей. // Изв. ТИНРО, 1930, т. 5.— 576 с.
- Таранец А. Я. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод. // Изв. ТИНРО, Владивосток, 1937а, т. 11.— 200 с.
- Шмидт П. Ю. Рыбы восточных морей Российской империи.— Изд-во Русск. географ. о-ва, 1904.— 466 с.
- Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря. // Тр. Тихоок. Ком. АН СССР, 1950, т. 6.— 370 с.
- Ayres W. O. Description of new species of Californian Fishes. Proc. Calif. Acad. Sci., 1854—1857, vol. 1.— P. 23—77.
- Follett W. I., Powell D. C. *Ernogrammus walkeri*, A New Species of Prickleback (Pisces: Stichaeidae) from South-central California. Amer. Soc. Ichth. a. Herpet., Copeia, 1988, N 1.— P. 135—152.
- Gill Th. Notes on the family Stichaeoids. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 1864, vol. 16, N 4.— P. 208—211.
- Hikita T. Notes on the fishes and aquatic animals found in Lake Notoro in Hokkaido. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Hatchery, 1952, vol. 7, N 1, 2.— P. 1—18.
- Hubbs C. L. Notes on the Blennioid fishes of Western North America. Papers Michigan Acad. Sci., Arts a. Letters, 1927, vol. 7.— P. 351—394.
- Jordan D. S., Evermann B. W. The fishes of North and Middle America. Bull. U. S. Nat. Mus., 1896—1900, vol. 47, N 1—4.— 3313 p.
- Jordan D. S., Snyder J. O. A review of the Blennioid fishes of Japan. Proc. U. S. Nat. Mus., 1902a, vol. 25.— P. 441—504.
- Matsubara K. Fish morphology and hierarchy. Tokyo, 1955.— P. 1—1605.
- Miki T. New Genus and Species of the Family Stichaeidae from Hokkaido, Japan. J. Ichth., 1985, vol. 32, N 2.— P. 137—142.

- Miki T., Maruyama S. New and Rare Stichaeid Fishes from the Okhotsk Sea. Jap. J. Ichth., 1986, vol. 32, N 4.— P. 400—408.
- Miki T., Kanamaru S., Amaoka K. Neolumpenus unocellatus, a New Genus and Species of Stichaeid Fish from Japan. Jap. J. Ichth., 1987a, vol. 34, N 2.— P. 128—134.
- Miki T., Yoshida H., Amaoka K. Rare Stichaeid Fish, Pseudalectrias tarasovi (Popov), from Japan and its Larvae and Juvenils. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1987b, vol. 38, N 1.— P. 1—13.
- Okada Y., Matsubara K. Keys to the fishes and fish-like animals of Japan. Tokyo, Osaka, 1938.— 1—584.
- Swainson W. Natural history of fishes, amphibians and reptiles, 1839, vol. 2.— P. 1—452.
- Whitley G. P. New names for Australian fishes. Addendum. The Austr. Zool., 1931, vol. 6.— P. 310—334.

T. V. Lavrova

A PRELIMINARY LIST AND DISTRIBUTION OF SPECIES OF THE FAMILY STICHAEIDAE IN THE OKHOTSK SEA

A preliminary list, distribution and depth of the 19 genera and 28 species of the family Stichaeidae in the Okhotsk Sea are presented. The new species is indicated for the fauna of the USSR. Two species are first reported for Okhotsk Sea. The new places of catching are noted for 11 genera, 13 species and one subspecies which are found to have wider distribution.

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ.
Л., 1990 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, Т. 213)

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad, 1990, VOL. 213

УДК: 597.553.2:592/599

А. В. Салманов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРЕЛЕЙ РЕК И ОЗЕР БАССЕЙНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ (SALMO, SALMONIDAE, PISCES)

Исследовали изменчивость и структуру связей морфометрических показателей у речной (р. Джурмут) и озерной (оз. Эйзенам) каспийской форели с помощью методов многомерного математического анализа. Кроме того, используя данные литературы, проводили сравнение по индексам морфологических параметров речных и озерных популяций форели из бассейна Каспийского моря, а также проходной формы каспийской кумжи и рыб, выросших в искусственных условиях, с целью получения представления об уровне различий между ними.

Речные и озерные каспийские форели (*Salmo trutta caspius* Kessler morpha *fario* L., *S. t. caspius* Kessler morpha *lacustris* L., *S. t. romanovi* Kawg., *S. t. ezenami* Berg), а также проходные формы каспийской кумжи (*S. t. caspius* Kessler и *S. t. ciscaucasicus* Dorofoeva), являются подвидами полиморфного вида *Salmo trutta* L., который на протяжении своего обширного ареала образует многочисленные внутривидовые формы разного таксономического уровня (Кесслер, 1877; Каврайский, 1897; Берг, 1948; Дорофеева, 1967). Принимая предположение Барача (1952), Державина (1957) и Панова (1958) о существовании единого стада черноморского лосося-кумжи и черноморской форели (*Salmo trutta labrax* Pall. и *S. t. labrax* Pall. morpha *fario* L.), мы по аналогии допускаем возможность существования единого стада каспийского лосося-кумжи и каспийской форели (*S. t. caspius* Kessler и *S. t. caspius* Kessler morpha *fario* L.). Однако из-за большой протяженности многих рек западного побережья Каспийского моря (Кура — 1364 км, Самур — 213 км, Терек — 623 км и др.) и обилия высокогорных озер (Топоровань, Туман-гель, Гек-гель, Табисцхури, Эйзенам и др.) и, соответственно, в силу разных экологических условий здесь ситуация более сложная, чем в бассейне Черного моря. Следует добавить, что сокращение численности под действием антропогенных факторов волжского лосося-кумжи вплоть до

полного исчезновения, сделало невозможным его изучение в современном этапе. Что касается каспийских речных и озерных форелей (включая рыб из рек Волги и Урала), то какие-либо подробные исследования морфологии и образа жизни рыб отдельных рек и озер крайне фрагментарны (Каврайский, 1899; 1897; Фортунатова, 1929, 1933; Владимиров, 1948; Кулиев, 1978; Кулиев, Иманов, 1980; Тамарин, Черницкий, 1988) или и вовсе отсутствуют (например, по *S. t. romanovi* из оз. Табисцхури). Естественно, что такая слабая изученность каспийских форелей сильно затрудняет исследование внутривидовой структуры *S. trutta* в целом. В связи с этим представляет интерес сравнительно-морфометрический анализ форелей из различных рек и озер бассейна Каспийского моря в целях выяснения уровня их морфологических различий и систематического положения.

В настоящей работе проводится анализ изменчивости и структуры связей морфометрических показателей у двух популяций каспийской форели; на этой основе предпринимается попытка выделения комплекса наиболее информативных признаков для установления их таксономического положения. Кроме того проводится сравнение по индексам морфометрических параметров речных и озерных популяций каспийской форели, а также проходной формы каспийской кумжи и рыб, выросших в искусственных условиях, с целью получения представления об уровне различий между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили сборы каспийской форели из р. Джурмут (вблизи села Укал, бассейн р. Сулак), проведенные с помощью сетки-накидки в сентябре 1988 г. Кроме того, для сравнения внешней морфологии форелей из разных рек и озер бассейна Каспийского моря были использованы неопубликованные данные К. О. Шарипова (сборы 1965 г.), Е. А. Дорофеевой и В. А. Ключанова (сборы 1978 г.) по морфометрии форелей оз. Эйзенам. Распределение рыб, взятых для морфометрического анализа, по возрасту, полу и линейным размерам тела указано в табл. 1. Возраст форелей определяли по чешуе. Измерения рыб проводили по схеме Правдина (1966), в работе использовали следующие

Таблица 1

Распределение рыб по возрасту, полу и линейным размерам тела

Место и время сбора	Возраст	Пол	N	lim l, мм	$\bar{x} \pm m_x$
Р. Джурмут (басс. р. Сулак, сентябрь 1988 г.)	1+	♀♀	9	122.00—155.00	137.0 ± 3.95
	2+	♂♂	5	104.00—153.00	141.2 ± 9.41
		♀♀	10	147.00—181.00	164.9 ± 3.76
	3+	♂	7	133.00—216.00	165.6 ± 10.24
Оз. Эйзенам (июль 1965 г. и сентябрь 1978 г.)	—	♂	1	217.00	217.0
	—	♀♀	14	135.00—270.00	208.5 ± 13.23
	—	♂♂	21	122.00—267.00	182.2 ± 10.84
		♀♀*	2	131.00; 142.00	—

* Пол не был определен.

промеры: l — длина тела по Смитту*, L — общая длина тела, l_{od} — длина туловища, aD — антедорсальное расстояние, rD — постдорсальное расстояние, $P-V$ — расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников, $V-A$ — расстояние между основаниями брюшного и анального плавников, aA — антеанальное расстояние, fd — длина хвостового стебля, H_{II} — высота тела от основания первого луча спинного плавника до боковой линии, h — минимальная высота тела, ID — длина основания спинного плавника, hD — высота спинного плавника, IA — длина основания анального плавника, IP — длина грудного плавника, c — длина головы, h_c — высота головы у затылка, ao — длина рыла, o — диаметр глаза (горизонтально), po — длина заглазничного отдела, mx — длина верхнечелюстной кости, h_m — ширина верхней челюсти, md — длина нижней челюсти, io — ширина лба. Для более полного описания внешней морфологии рыб, помимо непосредственных измерений, мы использовали относительные показатели: L , l_{od} , aD , rD , $P-V$, aA , fd , H_{II} , h , hD , IA , IP , c в % длины тела по Смитту (l), ao , po , mx , md , io в % длины головы (c)**. Из-за небольшого числа рыб, составляющих каждую группу (см. табл. 1), и большого количества непосредственных измерений и индексов, описывающих каждую особь, в ходе анализа мы объединяли рыб по полу, а исследование изменчивости и структуры связи морфометрических признаков разделили на два этапа: на первом изучали только непосредственные изменения, на втором — индексы. Выделение наиболее информативных признаков для описания каспийской форели проводили с использованием методов, применявшихся нами ранее (Салманов и др., 1986; 1988).

Для сравнения джурмутской и эйзенамской популяций по средним значениям морфометрических показателей с другими речными популяциями каспийской форели, а также с популяциями форели из озер бассейна Каспийского моря, проходной формой *S. t. caspius* и молодью форели с рыбозавода (бассейн р. Терек), используя данные литературы (табл. 2), мы выбрали 13 индексов: l' , aD , $P-V$, fd , h , IA , IP , IV , c в % длины тела по Смитту и ao , mx , md , io в % длины головы***. Выбор именно такого набора индексов обусловлен в основном трудностями составления единого списка признаков из-за значительного их несовпадения у разных авторов.

* Длина тела по Смитту измерена от вершины рыла.

** У форели из р. Джурмут в состав исходных наборов измерений и индексов входили еще промеры длины тела до конца чешуйного покрова (l'), антевентрального расстояния (aV), высоты анального плавника (hA), длины брюшного плавника (IV) и индексы: l' , aV , $V-A$, ID , hA , IV , h_c в % l , h_m/c , o/c , h/fd , h_m/mx (табл. 4). Однако предварительный анализ изменчивости и корреляций морфометрических признаков показал, что все 28 промеров очень сильно скоррелированы, и часть из них сильно изменчива (\bar{r} по всей матрице равен 0.920; C_v превышал 18.0%), а в случае 29 индексов наблюдалась обратная картина (\bar{r} по всей матрице — 0.030; C_v не превышал 7.1%). Поскольку совершенно очевидно, что такое большое количество размерных показателей и индексов (28+29) для исследования внешней морфологии избыточно, мы сократили их число, оставив по 18 измерений (табл. 3) и индексов. Из исходного набора измерений мы исключили часть признаков, имевших либо самые высокие средние коэффициенты корреляции ($\bar{r} > 0.940$), либо — вариации ($C_v > 18.0\%$). В случае относительных показателей мы исключили индексы, которые при низком среднем уровне скоррелированности имели три и более сильные связи ($r > 0.500$) с другими признаками и (или) были наиболее изменчивы. Что касается диаметра глаза (o), то у форели из р. Джурмут этот показатель отличался от других самыми низкими коэффициентами корреляции и вариации ($r = 0.789$; $C_v = 10.1\%$). Такое четкое отличие этого признака от всех остальных не является характерной особенностью для форелей из джурмутской популяции, а встречается и у других рыб рода *Salmo* (Салманов и др., 1986; 1988), поэтому мы не использовали в работе ни показатель o , ни индекс o/c . У форели из оз. Эйзенам из-за небольшого количества проведенных измерений и вычисленных на их основе индексов мы не проводили предварительного отбора показателей.

*** Значения индексов $IP = 12.9$ и $IV = 10.0\%$ (Парфеник, 1962) из анализа были исключены как явно ошибочные.

Таблица
 Список сравнимых популяций речных и озерных форелей
 и проходной формы каспийской кумжи

№	Место сбора	Пол	N	lim l, мм	X	Автор
Речные популяции						
1	Р. Джурмут	♀♀	19	122.00—181.00	152.1	Наши данные
		♂♂	13	104.00—217.00	160.2	
2	Р. Воротан	♀♀	81	156.00—341.00	210.0	Владимиров, 1962
		♂♂	75	148.00—378.00	200.0	
3	Р. Ариндж	♀♀	43	164.00—354.00	222.0	—>—
		♂♂	44	143.00—346.00	222.0	
4	Р. Мисхана	♀♀	35	147.00—294.00	193.0	—>—
		♂♂	52	149.00—309.00	184.0	
5	Р. Полад	♀♀	39	149.00—293.00	218.0	—>—
		♂♂	44	151.00—305.00	224.0	
6	Р. Ленкоранчай	♀♀	25	90.00—223.00	147.0	Кулиев, Иманов, 1980
7	Р. Шамкирчай	♀♀	150	96.00—250.00	—	Кулиев, 1978
8	Р. Черная	♀♀	—	—	200.0—300.0	Парфеник, 1962
9	Р. Терек «форель»	♀♀	35	—	107.0	Тамарин, Черныш, 1988
10	Р. Терек «смолты»	♀♀	40	—	119.0	—>—
Заводская популяция р. Терек						
11	«Серебрянки»	♀♀	35	—	117.0	Тамарин, Черныш, 1988
12	«Пестрянки»	♀♀	30	—	109.0	—>—
13	«Двухгодовики»	♀♀	30	133.00—187.00	157.0	Тамарин, 1985
Озерные популяции						
14	Оз. Эйзенанам	♀♀	26	174.00—350.00	257.0	Фортунова, 1962
		♂♂	44	155.00—348.00	245.0	
15	—>—	♀♀	14	135.00—270.00	208.5	Шарипов, 1962
		♂♂	21	122.00—267.00	182.2	
16	Оз. Табисцхури	♀♀	15	245.00—590.00	375.0	Каврайский, 1962
17	Оз. Топоровань и оз. Тумангель	♀♀	7	258.00—378.00	310.0	—>—
18	Оз. Гекгель	♀♀	—	—	303.4	Фортунова, 1962
		♂♂	—	—	267.6	
Проходная форма						
19	Р. Терек	♀♀	—	670.00—1015.00	819.0	Тамарин, 1985
20	Р. Кура	♀♀	40	—	970.0	Абдурахманов, 1962
		♂♂	36	—	1081.0	
21	Р. Ялама	♀♀	50	—	564.0	—>—
		♂♂	52	—	541.5	

* В тексте табл. 3 (Парфеник, 1962) допущена опечатка, но поскольку из этой цифры (2...1.0) видно, что средняя длина тела по Смитту исследованных рыб может находиться только в пределах от 200.0 до 300.0 мм, мы использовали эти данные в анализе;

** Поскольку эти данные не были опубликованы, указан год сбора материалов

Обработку данных проводили в ВЦ Зоологического института АН СССР на ЭВМ СМ-1420 и в ВЦ Ленинградского университета на ЭВМ ЕС-1022. Была использована программа анализа главных компонент, включающая одномерную статистику.

Пользуясь случаем, автор выражает глубокую благодарность К. А. Мусагаджиеву, Г. М. Магомедову, К. О. Шарипову, сотрудникам ЗИН АН СССР С. Б. Анохину, Е. А. Дорофеевой, П. Н. Ершову, сотрудникам ЛГУ С. Ф. Колодяжному, Н. С. Ростовской и О. Л. Христофорову за помощь при сборе и обработке материалов, а также обсуждение работы и ценные замечания.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ изменчивости признаков внешней морфологии каспийской форели из р. Джурмут

Подробное изучение изменчивости и скоррелированности морфометрических признаков показало, что у непосредственных измерений высокий средний уровень корреляции, у индексов — низкий (\bar{r} по всей матрице измерений — 0.925; \bar{r} индексов — 0.036), при этом уровень варибельности у размерных показателей составил в среднем 15.3%, а у индексов — 3.8% (табл. 3, 4). При рассмотрении матрицы корреляций непосредственных измерений видно, что относительно слабую связь ($\bar{r} < 0.910$), по сравнению с другими размерными показателями, обнаруживают lD , ao и h_m , у остальных признаков средний уровень корреляций находится в пределах 0.911—0.960. Анализ матриц корреляций относительных показателей позволил выявить 7 индексов (L/l , hD/l , lA/l , ao/c , mx/c , io/c), которые не скоррелированы ($|r| < 0.300$) ни с одним из признаков. Остальные индексы имеют некоторую тенденцию к проявлению связи ($0.400 < |r| < 0.600$) с отдельными показателями. Как правило, это наблюдается в случаях, когда один из промеров, составляющий индекс, частично или целиком включает в себя какой-либо из промеров, входящий в состав другого индекса. Например, коэффициент корреляции между индексами rD/l и fd/l равен 0.593 и обусловлен лишь тем, что промер fd целиком входит в измерение rD , аналогичным образом можно

Таблица 3

Показатели изменчивости, скоррелированности и детерминированности непосредственных измерений форелей из р. Джурмут

Признак	\bar{X} , мм	C_v	\bar{r}	\bar{r}^2	Признак	\bar{X} , мм	C_v	\bar{r}	\bar{r}^2
l	155.4	15.2	0.954	0.911	h	12.4	16.1	0.911	0.829
l_{od}	114.8	15.6	0.944	0.893	lD	18.9	15.9	0.898	0.808
aD	61.5	14.9	0.935	0.875	lP	24.8	13.2	0.930	0.866
rD	64.7	15.8	0.930	0.867	c	32.6	14.5	0.947	0.898
$P-V$	44.1	15.9	0.924	0.857	ao	8.7	17.0	0.907	0.824
$V-A$	29.5	15.7	0.930	0.867	po	18.1	15.3	0.932	0.870
aA	102.5	15.2	0.954	0.912	mx	12.6	15.4	0.916	0.841
fd	28.4	15.4	0.916	0.842	h_m	3.4	13.5	0.858	0.737
h_c	22.9	14.2	0.938	0.881	io	8.7	17.0	0.917	0.841

Относительные показатели форели из р. Джурмут

Таблица 4

Индекс	lmm	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	\bar{r}	Индекс	lmm	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	\bar{r}
<i>l</i> , мм	104.00—217.00	155.4 ± 4.16	15.2	—	<i>hD</i>	12.40—15.20	13.7 ± 0.14	5.6	0.072
<i>L</i>	102.20—105.40	103.9 ± 0.15	0.8	0.031	<i>IA</i>	7.50—9.40	8.6 ± 0.08	5.3	-0.012
<i>l'</i>	91.20—93.80	92.7 ± 0.10	0.6	0.053	<i>hA</i>	11.30—14.90	12.7 ± 0.14	6.2	0.028
<i>l_{od}</i>	71.60—75.90	73.8 ± 0.19	1.5	-0.049	<i>IP</i>	14.30—17.10	16.0 ± 0.11	3.9	0.040
<i>aD</i>	37.30—41.80	39.6 ± 0.22	3.1	0.002	<i>IV</i>	12.20—14.60	12.9 ± 0.08	3.7	0.078
<i>rD</i>	39.30—43.40	41.6 ± 0.20	2.7	-0.097	<i>c</i>	19.40—22.20	21.0 ± 0.13	3.5	0.080
<i>aV</i>	45.60—49.60	47.6 ± 0.16	1.9	0.132	<i>ao</i>	24.20—30.60	26.5 ± 0.22	4.7	0.007
<i>P—V</i>	25.60—29.80	28.4 ± 0.17	3.4	-0.011	<i>o</i>	17.90—24.20	22.3 ± 0.28	7.0	0.040
<i>V—A</i>	17.70—20.00	19.0 ± 0.10	2.8	-0.012	<i>po</i>	51.60—59.00	55.3 ± 0.28	2.7	-0.016
<i>aA</i>	64.40—67.50	66.0 ± 0.13	1.1	0.086	<i>mx</i>	34.40—41.40	38.5 ± 0.28	4.1	-0.002
<i>fd</i>	16.70—19.80	18.3 ± 0.12	3.6	-0.021	<i>h_x</i>	9.30—11.40	10.3 ± 0.11	6.0	0.038
<i>h_c</i>	13.70—15.60	14.8 ± 0.10	3.7	0.036	<i>md</i>	48.10—61.10	54.8 ± 0.55	5.7	0.021
<i>H_{II}</i>	9.10—11.60	10.1 ± 0.10	5.6	0.020	<i>io</i>	24.10—30.30	26.5 ± 0.24	5.2	0.071
<i>h</i>	7.10—8.80	8.0 ± 0.08	5.7	0.108	<i>h/fd</i>	37.10—50.00	43.7 ± 0.55	7.1	0.070
<i>ID</i>	10.60—13.90	12.2 ± 0.14	6.4	0.072	<i>h_m/mx</i>	23.70—31.20	26.8 ± 0.32	6.8	0.005

В % длины головы

объяснить и связь aA/l с $P-V/l$ ($r = 0.417$). Однако часть связей между индексами носит, по-видимому, иной характер. Корреляции между l_{od}/l и c/l ($r = -0.533$), lP/l и c/l ($r = 0.509$), lP/l и l_{od}/l ($r = -0.534$), rD/l и c/l ($r = -0.468$), h/l и rD/l ($r = -0.430$), скорее всего, отражают согласованность в формировании разных пропорций тела рыбы, которые в конечном итоге определяют ее гидродинамические характеристики.

Для более подробного описания структуры связей морфометрических признаков обратимся к результатам анализа главных компонент. Рассмотрим факторную структуру размерных показателей. Все измерения имеют сильную связь с первой главной компонентой ($\bar{R} = 0.964$) и лишь длина рыла и ширина верхней челюсти проявляют незначительную положительную связь со второй ($R_{ao} = 0.234$; $R_{h_m} = 0.305$). Сравнение факторных структур у рыб разного пола показало, что в обеих группах все размеры также имеют сильную связь с первой компонентой ($R_{\sigma\sigma} = 0.950$; $R_{\sigma\sigma} = 0.975$), но со вторым фактором у самок, в отличие от самцов, относительно сильную положительную связь проявляет только h_m ($R_{f_2} = 0.438$), и незначительную — po ($R_{f_2} = 0.213$). У самцов со второй компонентой имеет слабую связь лишь ao ($R_{f_2} = 0.220$).

По результатам аналогичного анализа факторной структуры относительных показателей видно, что в состав первых двух факторов входят индексы, описывающие в основном пропорции тела (l_{od}/l , rD/l , fd/l , c/l , lP/l , h/l , L/l , H_{II}/l , po/c) (табл. 5). Следует добавить, что рассматривая в целом факторную структуру индексов, легко заметить сильную «размазанность» по факторам некоторых признаков (aD/l , $P-V/l$, aA/l , h/l) и отсутствие у них явной связи с каким-нибудь одним из факторов. Такая «смазанность» факторной структуры может быть вызвана сложной и нечеткой структурой зависимости этих признаков в комплексе относительных показателей и тем самым косвенно отражать особенности морфогенеза рыб из р. Джурмут.

Таблица 5

Факторная структура индексов у форели из р. Джурмут

Индекс	R_{f_1}	R_{f_2}	R_{f_3}	Индекс	R_{f_1}	R_{f_2}	R_{f_3}
<i>L/l</i>	0.123	0.624	-0.063	<i>hD/l</i>	-0.032	-0.044	0.075
<i>l_{od}/l</i>	0.794	0.127	0.092	<i>IA/l</i>	-0.180	-0.230	-0.042
<i>aD/l</i>	-0.222	0.491	0.357	<i>lP/l</i>	-0.646	0.317	-0.390
<i>rD/l</i>	0.778	-0.058	-0.337	<i>c/l</i>	-0.776	0.090	-0.136
<i>P—V/l</i>	0.314	0.447	0.324	<i>ao/c</i>	-0.146	-0.441	0.683
<i>aA/l</i>	-0.203	0.132	0.425	<i>po/c</i>	-0.041	-0.572	0.437
<i>fd/l</i>	0.706	0.164	-0.164	<i>mx/c</i>	0.081	0.182	0.251
<i>H_{II}/l</i>	-0.068	0.742	0.050	<i>md/c</i>	0.315	0.149	0.543
<i>h/l</i>	-0.432	0.317	0.326	<i>io/c</i>	0.146	0.132	0.552
				<i>D, %</i>	18.5	12.8	12.1

Примечание. *D* — общая дисперсия; с четвертым фактором ($D = 10.8\%$) связаны только aD/l ($R_{f_4} = 0.500$) и hD/l ($R_{f_4} = -0.668$), с пятым ($D = 7.9\%$) — IA/l ($R_{f_5} = -0.568$).

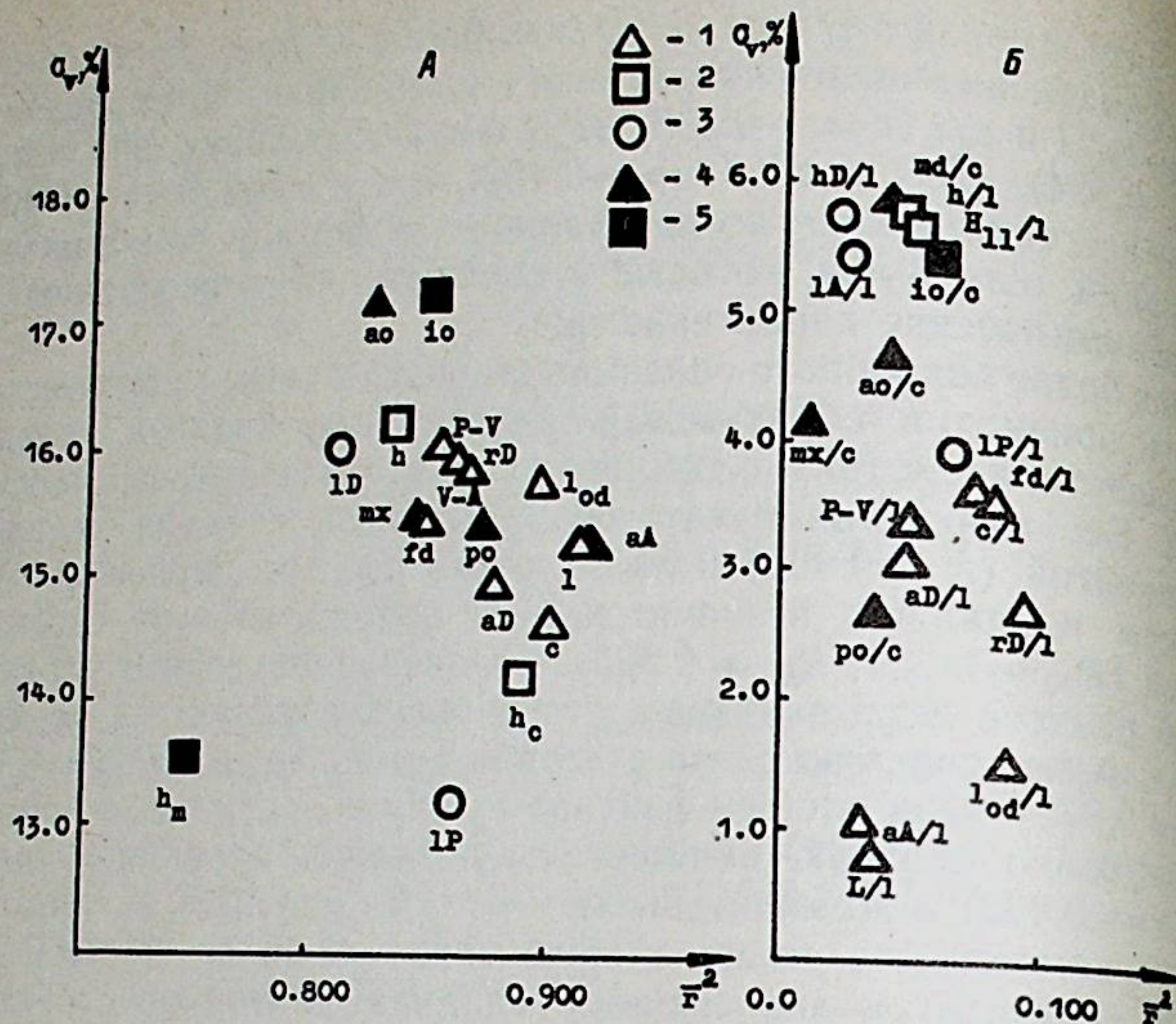


Рис. 1. Варибельность и детерминированность морфометрических признаков у форелей из р. Джурмут:
 А — размерных показателей; Б — индексов; здесь и на рис. 2 и 4: 1 и 2 — длины и высоты тела, 3 — длины и высоты плавников, 4 и 5 — длины и высоты (ширина) головы; r^2 — коэффициент детерминации, C_v — коэффициент вариации признака

Сравнение распределений рыб в пространстве первых двух главных компонент, вычисленных для 18 измерений и для 18 индексов, показало, что отдельные рыбы, значительно отличающиеся от остальных по комплексу размеров тела, не обязательно одновременно с этим будут выделяться и по пропорциям, и наоборот. В результате сопоставления коэффициентов вариации и детерминации мы выделили наименее изменчивые и мало зависимые морфометрические признаки (рис. 1, а, б). Среди непосредственных измерений по значениям коэффициентов вариации и детерминации наиболее четко от всех промеров отличается только ширина верхней челюсти ($C_v = 13.5\%$; $r^2 = 0.737$). Остальные признаки по этим показателям образуют единую группу, их коэффициенты вариации и детерминации лежат в пределах: $C_v = 13.2-17.0\%$; $r^2 = 0.81-0.91$ (см. рис. 1, а). Наиболее изменчивыми в этой группе оказались ao и io , наименее — lP , при этом коэффициенты детерминации этих признаков почти не различаются (см. табл. 3). Исследование варибельности и детерминированности индексов показало, что различия между ними проявляются только по уровню изменчивости ($0.5 < C_v < 6.0\%$). Из общего числа индексов самыми мало изменчивыми оказались показатели, описывающие основные пропорции тела в длину (L/l , l_{od}/l , aA/l), наиболее — относительные высоты тела (H_{11}/l , h/l , hD/l) и lA/l , io/c , md/c

(см. рис. 1, б). Несмотря на отсутствие у индексов какой-либо зависимости между силой их взаимосвязей и уровнем изменчивости, все же можно отметить, что относительные показатели головы несколько более изменчивы, чем тела, хотя и имеют сходный с ними уровень детерминированности.

Подробный анализ изменчивости и структуры взаимосвязей морфометрических признаков указал на явную избыточность 36 измерений и индексов и позволил выделить из них показатели, которые дают достаточную информацию при описании размеров и пропорций тела форели из р. Джурмут. К ним относятся измерения: l , aD , $P-V$, h , lD , lP , po , mx , h_m ; и индексы: l_{od}/l , aD/l , fd/l , h/l , lP/l , c/l , ao/c , mx/c , md/c и io/c . Сокращая общее число морфометрических признаков, мы не стремились довести его до минимума и из нескольких равнозначных показателей выбирали наиболее часто используемые ихтиологами при исследовании внешней морфологии лососевых рыб.

Особенности внешней морфологии форели из оз. Эйзенам

Сравнение по средним значениям одноименных непосредственных измерений и индексов эйзенамской форели и рыб из р. Джурмут показало, что озерные форели по всем измерениям крупнее речных и отличаются более высокими значениями всех индексов, за исключением длины рыла* (табл. 3, 4, 6). Таким образом,

Таблица 6

Морфометрические показатели форели из оз. Эйзенам

Показатель	lim	$\bar{X} \pm m_x$	C_v	r	r^2
l , мм	112.20—270.00	189.7 ± 8.13	26.1	0.937	0.879
fd^*	20.00—32.00	26.5 ± 0.91	14.6	—	—
h	9.00—23.00	15.9 ± 0.71	27.2	0.935	0.877
c	24.80—59.00	41.6 ± 1.67	24.5	0.955	0.913
ao	4.60—16.00	9.3 ± 0.45	29.2	0.920	0.847
o	6.50—12.00	9.8 ± 0.26	16.2	0.889	0.790
mx	10.40—24.00	16.5 ± 0.56	20.8	0.890	0.792
md	12.10—36.00	23.4 ± 1.06	27.5	0.953	0.909
io	7.50—16.00	11.5 ± 0.41	21.7	0.913	0.836
fd/l , %	16.00—19.30	18.0 ± 0.18	4.3	—	—
h/l	7.40—9.50	8.3 ± 0.06	4.5	0.050	0.042
c/l	19.60—25.10	22.0 ± 0.19	5.1	0.108	0.037
ao/c	18.50—27.10	22.3 ± 0.30	8.1	-0.055	0.095
o/c	18.60—28.60	24.1 ± 0.43	10.9	0.040	0.188
mx/c	31.60—48.50	40.3 ± 0.61	9.2	0.187	0.113
md/c	48.80—63.20	55.9 ± 0.50	4.9	-0.065	0.072
io/c	21.10—30.90	27.9 ± 0.32	7.0	-0.036	0.113

* В случае fd и fd/l $N = 18$, и поэтому эти показатели были исключены из анализа главных компонент.

* Здесь и далее имеются в виду только достоверные различия по критерию Стьюдента.

форели из оз. Эйзенам, в отличие от рыб из джурмутской популяции, при почти одинаковой относительной длине головы имеют короткое рыло, более крупные глаза, длинные верхнюю и нижнюю челюсти и широкий лоб. Относительно короткое рыло и крупные глаза, вероятно, являются морфологическими особенностями эйзенамской форели, которые определяются иными условиями обитания. Различия же между ними по относительным размерам челюстей и ширине лба, по-видимому, обусловлены влиянием размерной изменчивости, так как соответствуют общим изменениям этих признаков, происходящим с ростом тела у форелей разных мест ареала (Лужин, Барамзин, 1955; Евсин, 1980). Определенный интерес представляет сравнение по средним значениям индексов каспийской речной и озерной форелей с амударьинской из рек Иссыката (Салманов и др., 1988) и Кызылсу (Лужин, Барамзин, 1955) с целью выяснения уровня их различий. Для анализа мы выбрали именно эти популяции амударьинской форели, поскольку рыбы из р. Иссыката по размерам тела наиболее близки к эйзенамской форели, а из р. Кызылсу — к джурмутской. Кроме того, ранее было установлено, что различия по пропорциям головы между этими популяциями амударьинской форели заключаются только в относительной длине нижней челюсти и ширине лба и не превышают популяционного уровня (Салманов и др., 1988). Сравнение форелей из оз. Эйзенам и р. Иссыката показало, что при одинаковых относительных размерах головы эйзенамская форель отличается от амударьинской коротким рылом, крупными глазами, короткими верхней и нижней челюстями и узким лбом. Различия у каспийской и амударьинской речных форелей проявляются несколько по-иному, чем у рыб из оз. Эйзенам и р. Иссыката. Форель из р. Джурмут отличается от рыб из р. Кызылсу относительно короткой головой, длинным рылом, короткими верхней и нижней челюстями и узким лбом. Следует добавлять, что в обоих случаях каспийская форель отличается от амударьинской относительно более низким хвостовым стеблем.

Сопоставление матриц корреляций измерений и индексов у озерных и речных каспийских форелей показало на большее сходство у них уровней скоррелированности признаков (\bar{r} по всей матрице измерений у эйзенамской форели — 0.924; \bar{r} индексов — 0.033). Наименее скоррелированными из всех показателей у эйзенамской форели оказались среди измерений — o и tx , среди индексов — o/c и io/c . Изучение структуры взаимосвязей пластических признаков по результатам анализа главных компонент показало, что все измерения входят в состав первой компоненты ($\bar{R}_{f1} = 0.966$; $D = 93.4\%$) и лишь длина верхнечелюстной кости имеет незначительную положительную связь со второй ($\bar{R}_{f2} = 0.311$). Что касается индексов, то они входят в состав трех компонент. С первой компонентой ($D = 36.9\%$) имеют сильную положительную связь ao/c и md/c ($R_{f1} = 0.659$; $R_{f1} = 0.570$), отрицательную — o/c , tx/c , io/c . Второй фактор ($D = 21.4\%$)

объединяет индексы c/l , tx/c и, отчасти, h/l ($R_{f2} = 0.783$; $R_{f2} = 0.651$; $R_{f2} = 0.471$). С третьей компонентой ($D = 13.3\%$) положительную связь имеет только md/c ($R_{f3} = 0.527$), отрицательную — h/l ($R_{f3} = -0.661$). Сравнение факторных структур непосредственных измерений и индексов у каспийской и амударьинской речных форелей и озерной — эйзенамской, показало, что различия между ними по составу главных компонент находятся на одном уровне.

Анализ распределения рыб из оз. Эйзенам в пространстве главных компонент, вычисленных отдельно по 8 измерениям и 7 индексам, выявил неоднородность эйзенамской форели по пластическим признакам, которая связана с разными сроками ее сбора. Наиболее четко различия между рыбами, выловленными в разные годы, проявляются только по относительным показателям головы, составляющим первый фактор. Несмотря на то, что форели, пойманные в 1978 г., в среднем мельче рыб, собранных в 1965 г. ($\bar{X}_l = 147.5$ и 229.6 мм соответственно), эти различия нельзя объяснить влиянием лишь размерной изменчивости, поскольку по комплексу непосредственных измерений в целом они выражены значительно слабее, чем по индексам. По-видимому, отличия форелей, собранных с интервалом в 13 лет, выраженные в относительно меньшей длине рыла и большей длине верхнечелюстной кости у рыб, выловленных в 1978 г. ($\bar{X}_{ao/c} 21.5$ и 23.0 ; $\bar{X}_{tx/c} 43.2$ и 37.5% соответственно), обусловлены либо изменчивостью этих признаков у рыб разных поколений, либо проявлениями действия естественного отбора. Различия между ними по остальным признакам, составляющим первый фактор (md/c , o/c , io/c), в большей степени определяются размерной изменчивостью, нежели иными причинами, поскольку они отражают общие изменения этих показателей, происходящие с ростом форелей. В связи с тем, что уровень различий по пластическим признакам у эйзенамских форелей, пойманных в разные годы, невелик, а число рыб, составляющих каждую группу, мало (18 и 19), мы в дальнейшем анализе не разделяли форелей по срокам сбора и продолжали использовать показатели, полученные для эйзенамской популяции в целом. Следует добавить, что проявления индивидуальной изменчивости по размерам и пропорциям тела у форелей оз. Эйзенам не совпадают.

В результате сравнения варибельности и детерминированности непосредственных измерений и индексов мы выделили наименее изменчивые и мало зависимые признаки (рис. 2). Среди размерных показателей ими оказались o и tx , среди индексов — h/l , c/l , md/c . Необходимо отметить, что у каспийской и амударьинской речных форелей коэффициенты вариации, и детерминации этих признаков приблизительно равны аналогичным показателям у эйзенамской.

На основании проведенного анализа изменчивости и структуры взаимосвязей пластических признаков у речной и озерной каспий-

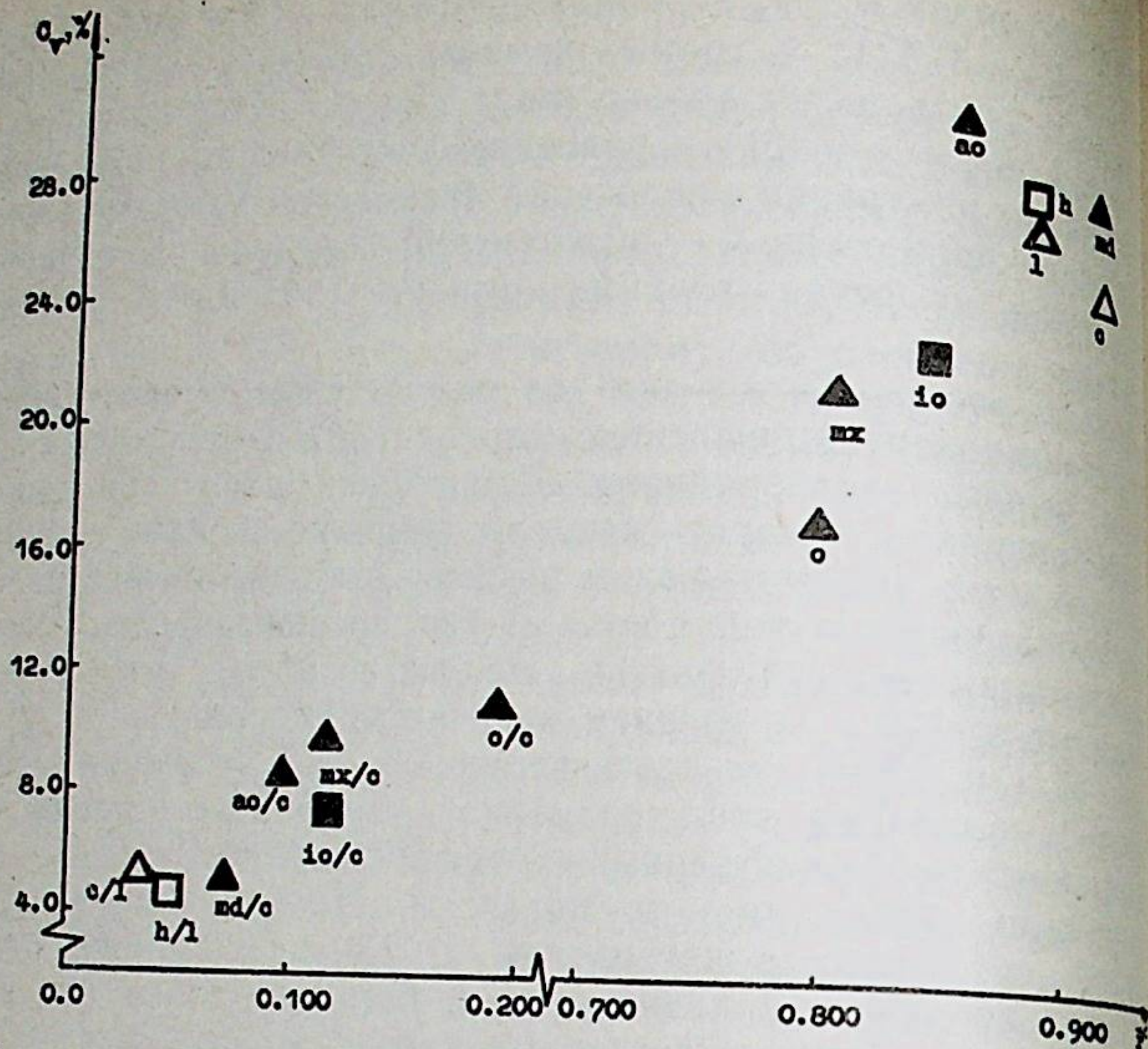


Рис. 2. Варибельность и детерминированность морфометрических признаков у форелей из оз. Эйзенам

ской форели и сравнения их с амударьинской, можно сделать вывод, что различия между форелями из оз. Эйзенам и рек Джурмут и Иссыката по исследованным морфометрическим признакам находятся на одном уровне.

Сравнительно-морфометрический анализ популяций речных и озерных каспийских форелей

Помимо подробного исследования изменчивости и структуры взаимосвязей пластических признаков у рыб из р. Джурмут оз. Эйзенам, мы сравнили по индексам различные популяции речных и озерных форелей, а также проходную форму каспийской кумжи и молодь форели, выращенную на рыбноводном заводе, используя данные литературы (см. табл. 2). Отчетливо понимают, что различия между популяциями форелей могут в значительной степени искажаться за счет несовпадения у разных авторов параметров измерения одних и тех же параметров, мы, тем не менее, использовали их данные с целью получения предварительного представления об уровне различий между популяциями форелей, обитающими в реках и озерах бассейна Каспийского моря. На первом этапе исследования мы сопоставили в пространстве первых трех главных компонент только речные популяции каспийской форели (рис. 3, а, б).

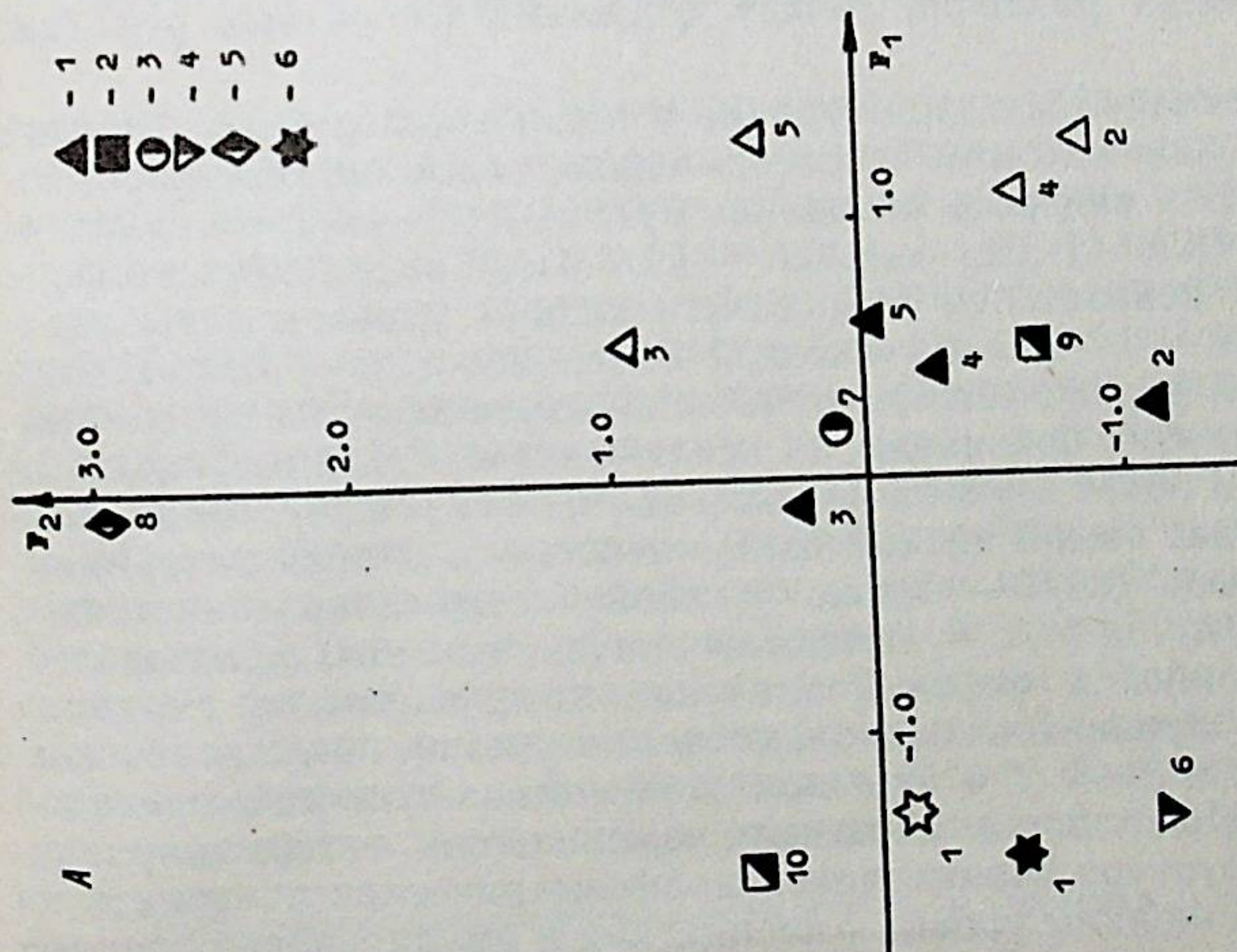
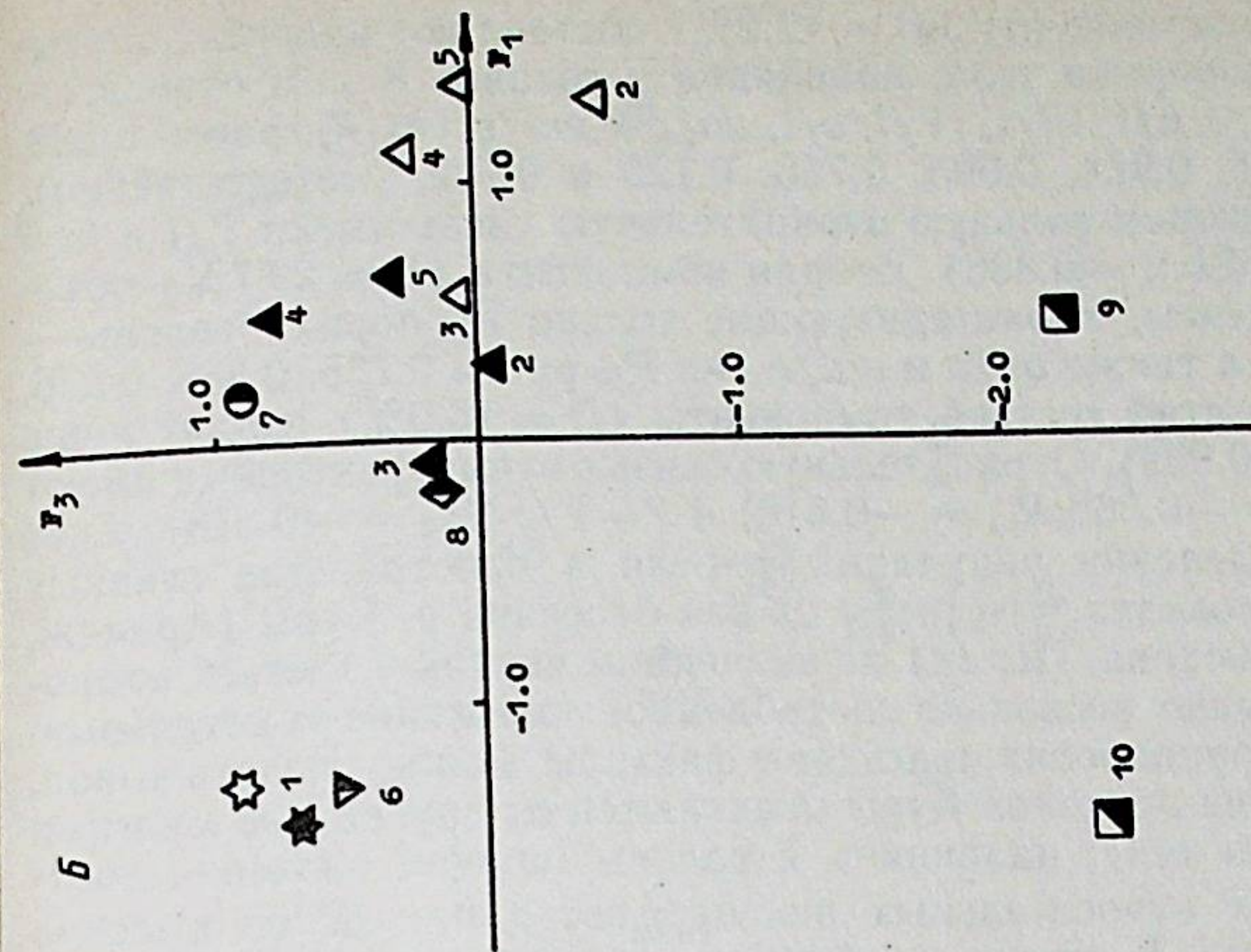


Рис. 3. Распределение речных популяций каспийской форели в пространстве первых трех главных компонент (по оси абсцисс — первая главная компонента (F_1), по оси ординат: А — вторая (F_2), Б — третья (F_3); 1 — популяция форели из притоков р. Курь, 2 — р. Терек, 3 — р. Шамкирчай, 4 — р. Ленкоранчай, 5 — р. Черная, 6 — р. Джурмут, цифры под фигурами соответствуют номерам, приведенным в табл. 2; незаштрихованные фигуры обозначают самок, заштрихованные — популяции, для которых морфометрические показатели получены вместе от самок и самцов (также на рис. 5)

Первую компоненту ($D = 42.2\%$) составляют индексы, описывающие пропорции тела, плавников и головы. К ним относятся aD/l , $P-V/l$, h/l , lP/l , lV/l , c/l , ao/c и md/c (их R_{f1} равен 0.504, 0.479, 0.837, 0.924, 0.693, 0.756, 0.725 и 0.702, соответственно). С этим фактором сильную отрицательную связь имеют l'/l и l/c ($R_{f1} = -0.621$ и -0.836). Вторая компонента ($D = 20.7\%$) объединяет индексы, характеризующие только пропорции головы: mx/c , io/c , а также ao/c и md/c (их R_{f2} равен 0.735, 0.868, 0.578). В состав третьей компоненты ($D = 15.5\%$) входит lA/l ($R_{f3} = 0.929$). Отрицательную связь с этими факторами имеют aD/l ($R_{f2} = -0.568$; $R_{f3} = -0.519$) и $P-V/l$ ($R_{f3} = -0.518$). Анализ распределения популяций форели в пространстве главных компонент показал, что рыбы из рек бассейна р. Куры (Аринда, Воротан, Мисхана, Полад) по значениям первой и третьей компоненты занимают несколько обособленное положение от остальных. Исходя из группировки индексов в факторы, можно сделать вывод, что форели из притоков Куры отличаются от других рыб многими пропорциями тела, плавников и головы, причем значения соответствующих относительных показателей у них более высокие (см. рис. 3,б). К группе куринских популяций наиболее близки форели из рек Черная, Шамкирчай и, частично, Терек. Одновременно с этим рыбы из р. Черная и из рек Ленкоранчай и Воротан сильнее различаются по значениям второй компоненты, характеризующей пропорции головы, в то время как по значениям первой и третьей различия между ними проявляются в меньшей степени. Следует добавить, что уровень различий между самками и самцами из одной популяции, а также рыбами, находящимися в разных физиологических состояниях, в некоторых случаях может превышать уровень различий между форелями из разных рек (см. рис. 3,а).

На межпопуляционном уровне у каспийских речных форелей наименее изменчивыми и относительно слабо детерминированными из всех индексов оказались l'/l , aD/l , $P-V/l$, наиболее — h/l и lP/l (рис. 4). Два индекса — lA/l и io/c выделяются на фоне остальных показателей либо самым низким уровнем детерминированности — lA/l , либо высокой изменчивостью — io/c . У амударьинской форели межпопуляционная изменчивость и детерминированность этих признаков, за исключением lP/l , имела сходный характер. В обоих случаях индексы aD/l , $P-V/l$ и lA/l отличались от остальных самой низкой изменчивостью и слабой детерминированностью (lA/l — только слабой детерминированностью), а индексы h/l и io/c — высокими значениями этих показателей. Но у каспийских форелей значения коэффициентов вариации всех этих признаков несколько выше, чем у амударьинских, а отношения $P-V/l$ и io/c при этом отличаются еще и слабой детерминированностью. Учитывая изменчивость, детерминированность и структуру взаимосвязей морфометрических признаков на межпопуляционном уровне у каспийских и амударьинских речных

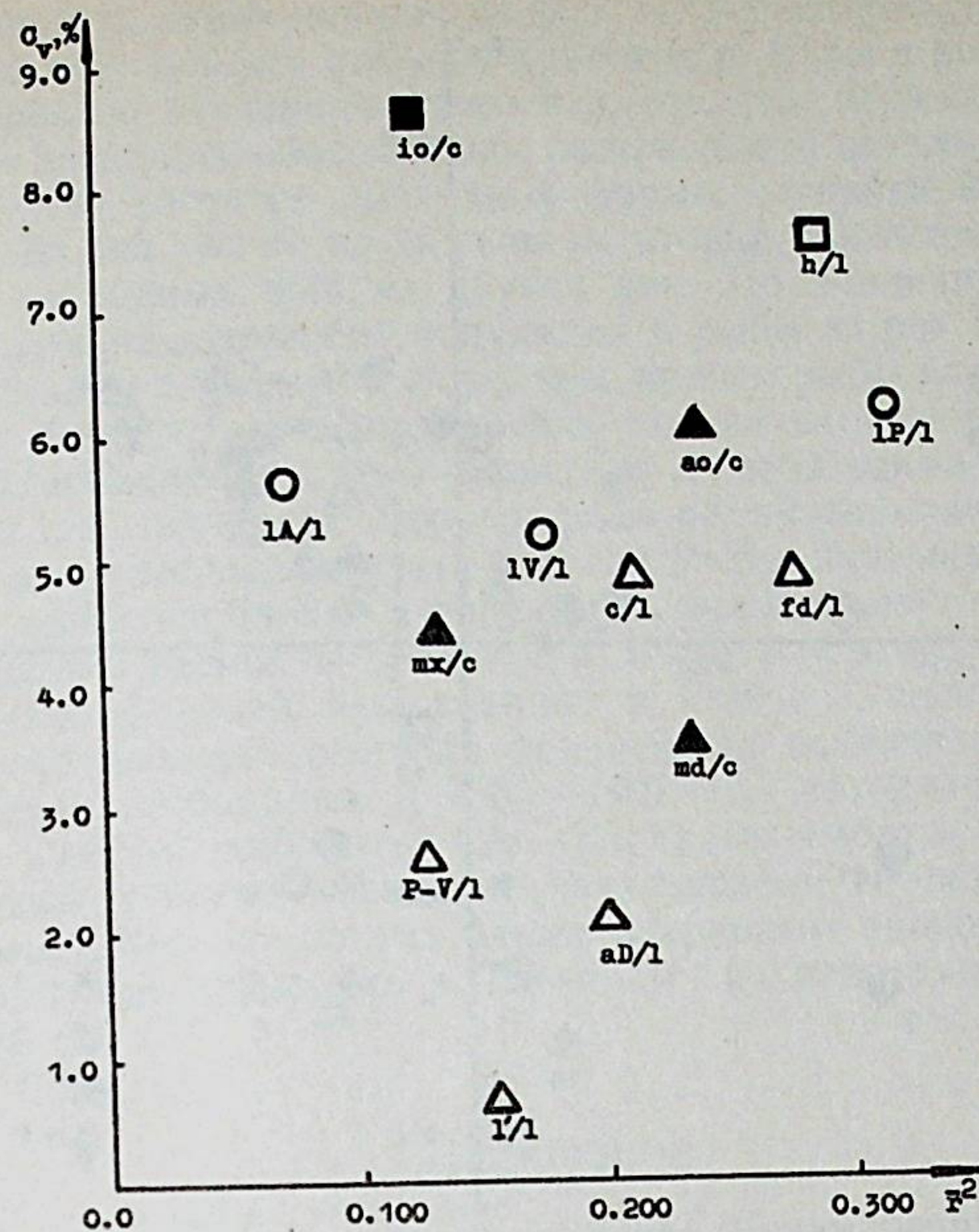


Рис. 4. Вариабельность и детерминированность индексов у речных каспийских форелей

форелей, можно сделать вывод, что при существующих различиях по структуре связей в пределах комплексов относительных показателей действие естественного отбора направлено и проявляется у них по одним и тем же признакам, но в различной степени. Последнее, в свою очередь, может быть обусловлено тем, что каспийские форели были представлены в анализе популяциями рыб из притоков разных рек, имеющих различную протяженность и географически удаленных друг от друга, в то время как амударьинские — популяциями из притоков одной реки — Амударьи.

На втором этапе исследования мы сравнили по внешнеморфологическим признакам речные популяции каспийской форели с озерными, а также с проходной формой каспийской кумжи и молодь форели, выращенной на рыбоводном заводе. Подробное изучение структуры связей всех 13 индексов, характерной для каспийской форели в целом, показало, что большая часть их входит в состав первых двух главных компонент. Индексы h/l ,

* Здесь и далее индексы перечислены в порядке ослабления их связей с фактором; у всех — $|R_f| \geq 0.500$.

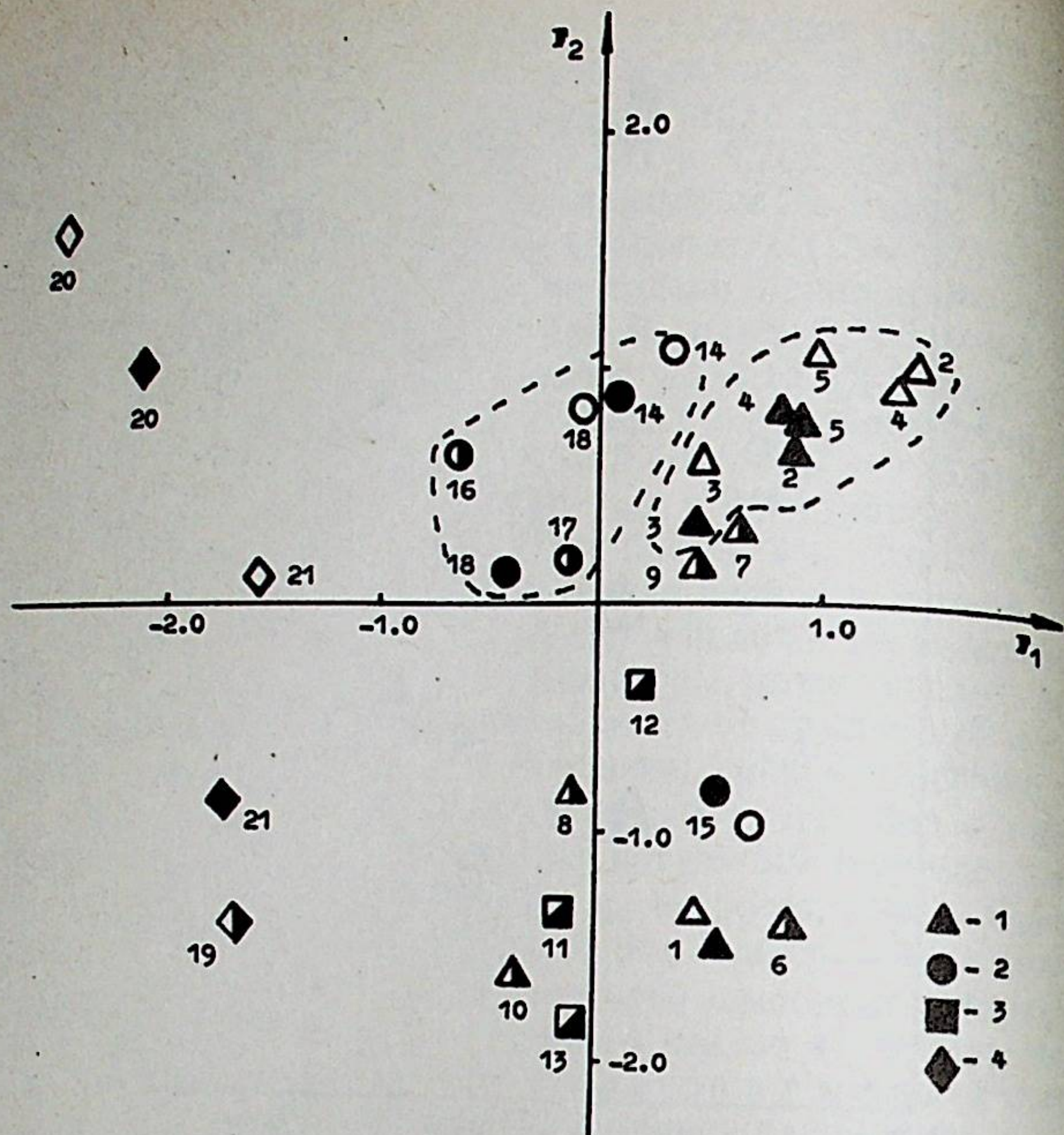


Рис. 5. Распределение популяций каспийской форели в пространстве главных компонент:

1 — речные популяции форелей, 2 — озерные, 3 — форели с рыбоводного завода; 4 — проходная форма *S. l. caspius*. По оси абсцисс — первая главная компонента (F_1), по оси ординат — вторая (F_2)

lP/l , lV/l , c/l^* связаны с первым фактором ($D = 37.0\%$) сильной положительной связью, отношения io/c , md/c , ao/c , l'/l — отрицательной. Вторую компоненту ($D = 18.6\%$) составляют индексы ao/c , lA/l , $P-V/l$, отрицательную связь с ней имеет fd/l . Поскольку большинство относительных показателей составляет первые два фактора, а в состав третьего ($D = 12.2\%$) и четвертого ($D = 9.6\%$) факторов входит лишь по два индекса: lA/l и aD/l (в 3-й) и tx/c , c/l (в 4-й), два из которых — lA/l и c/l одновременно с этим связаны с первыми двумя компонентами, мы ограничили сопоставлением популяций каспийской форели в пространстве первых двух компонент (рис. 5). Из рис. 5 нетрудно заметить, что речные и озерные форели, а также проходная форма каспийской кумжи, сильнее различаются по значениям первого фактора, в то время как различия между рыбами из разных рек или разных условий выращивания и физиологических состояний сильнее проявляются по значениям второго. Более подробный

анализ распределения популяций форелей в пространстве главных компонент показал, что рыбы из притоков р. Куры и рек Шамкирчай и Терек по значениям второго и, отчасти, первого факторов занимают несколько обособленное положение от остальных речных форелей. Что касается проходной формы каспийской кумжи из р. Куры, то она также по значениям второй компоненты отличается от проходных рыб из других рек. По значениям второго фактора группа куринских популяций и рыбы из рек Шамкирчай и Терек сходны с озерными форелями, причем рыбы из оз. Эйзенам наиболее близки к речным форелям по значению первой компоненты. Одновременно с этим обращают на себя внимание сильные различия по значению второго фактора эйзенамских форелей, собранных с интервалом почти в 50 лет. Рыбы, пойманные в 1965—1978 гг., наиболее близки к форелям из рек Джурмут и Ленкоранчай, нежели к рыбам из притоков р. Куры, как это было в случае эйзенамских форелей, выловленных в 1929 г. В целом различия между популяциями озерных форелей, за исключением рыб из оз. Эйзенам, собранных в 1965—1978 гг., находятся на одном уровне. Следует добавить, что природные смолты и заводские серебрянки, а также заводские двухгодовики терской кумжи по значениям обеих компонент ближе к крупным проходным производителям, чем к форелям р. Терек или же заводским пестрякам (см. рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного анализа 28 измерений и 29 индексов у каспийской форели из р. Джурмут мы пришли к выводу, что для экологических исследований и подробного описания роста форелей из джурмутской популяции лучше использовать 9 размерных показателей: l , aD , $P-V$, h , lD , lP , po , tx и h_m , а при выяснении и описании особенностей формы тела и пропорций его отдельных частей лучше воспользоваться 10 индексами: l_{od}/l , aD/l , fd/l , h/l , lP/l , c/l , ao/c , tx/c , md/c и io/c . Эти признаки наиболее полно характеризуют форму и пропорции тела форелей из р. Джурмут, а также отражают особенности всего комплекса пластических признаков, выраженных в абсолютных и относительных единицах.

Сравнение рыб из р. Джурмут и оз. Эйзенам показало, что эйзенамская форель отличается от джурмутской коротким рылом и крупными глазами. Индивидуальная изменчивость форелей по непосредственным измерениям и индексам в обоих случаях проявляется не согласованно — рыбы, значительно отличающиеся от остальных по размерам тела, одновременно с этим не обязательно будут выделяться по пропорциям тела, и наоборот. Это свидетельствует в пользу применения индексов для сравнительно-морфометрического анализа популяций форели, поскольку подтверждает их независимость от размерной изменчивости. В результате анализа изменчивости, детерминированности и структуры взаимо-

связей пластических признаков у форели из р. Джурмут и оз. Эзенам и сравнения их с амударьинской (Лужин, Барамзин, 1988; Салманов и др., 1988), можно сделать вывод, что различия между речной и озерной каспийской форелью и *S. t. oxianus* по исследованным показателям находятся на одном уровне. Таким образом, таксономический ранг эйзенамской форели должен быть никак не ниже подвидового, это подтверждает точку зрения на ее систематическое положение, высказанную ранее Бергом (1948).

Сравнение по внешнеморфологическим признакам речных озерных популяций каспийской форели, а также проходной формы каспийской кумжи и рыб, выросших в искусственных условиях или находящихся в разных физиологических состояниях, позволило установить, что речные и озерные форели и проходная форма кумжи различаются по пропорциям тела ($l'/l, c/l, h/l$), плавников ($IP/l, IV/l$) и головы ($ao/c, md/c$). При этом различия между проходной формой, с одной стороны, и речными и озерными форелями — с другой, значительно больше, чем между двумя последними. Различия между отдельными популяциями внутри каждой из этих групп проявляются по-разному. Так, отличия между популяциями озерных форелей находятся на одном уровне, исключение составляют лишь рыбы из оз. Эзенам, которые с течением времени (1929—1978 гг.) по некоторым пропорциям тела и головы ($P-V/l, fd/l, IA/l, ao/c, mx/c$) стали более походить на речных форелей, нежели озерных. На основании этого можно предположить, что в оз. Эзенам происходит процесс видообразования эйзенамской форели, обусловленный ее географической изоляцией от других популяций каспийской форели и экологическими особенностями. При этом под действием естественного отбора сближаются основания грудного и брюшного плавников, уменьшаются длины основания анального плавника и длина рыла, увеличиваются длины хвостового стебля и верхнечелюстной кости, приближаясь тем самым форму тела эйзенамской форели к таковой у речных. Следует добавить, что форель оз. Табисцхури, выделенная Каврайским (1896, 1897) в особый подвид *S. t. romanovi*, по исследованным показателям не отличается от других озерных форелей, поэтому вслед за Владимировым (1948) мы ставим под сомнение правомочность ее выделения по внешнеморфологическим признакам в самостоятельный подвид. Близость всех озерных форелей к рыбам из притоков р. Куры, по-видимому, не случайна, поскольку в геологическом прошлом озера Табисцхури, Топоровань, Тумангель, Гек-гель сообщались с притоками р. Куры. Что касается группы речных популяций каспийской форели, то она не однородна по своему составу. Рыбы из разных притоков р. Куры отличаются от остальных речных форелей многими пропорциями тела ($ad/l, P-V/l, h/l$), плавников ($IP/l, IV/l, IA/l$) и головы ($ao/c, md/c$), причем наиболее близки к ним форели из рек Шамкирчай и Терек. Обособленное положение рыб из группы куринских популяций, а также четко выраженные отличия проходной формы кумжи из р. Куры от проходных рыб из других рек, хорошо согласуются

с высказанным ранее предположением о существовании в бассейне Каспийского моря 2 подвидов *S. trutta* — *S. t. caspius* Kessler и *S. t. ciscaucasicus* Dorofeeva (Дорофеева, 1967). Сходство форелей из р. Шамкирчай с рыбами из группы куринских популяций, по-видимому, не случайно и объясняется географической близостью рек и возможными близкородственными отношениями. В то же время вызывает удивление близость по морфометрическим показателям «форелей» р. Терек (из сборов Тамарина, Черницкого, 1988) и притоков р. Куры, что пока объяснить трудно. По-видимому, необходимы повторные сборы пресноводных форм из р. Терек и исследование этих рыб с помощью других методов.

Ранее было показано, что рыбы, находящиеся в разных физиологических состояниях, могут значительно различаться по внешнеморфологическим признакам (Тамарин, Черницкий, 1988). Полученные нами результаты подтверждают этот вывод, поскольку заводские серебрянки и природные смолты из р. Терек более похожи по форме тела на взрослых проходных рыб, чем на заводских пестрянок или «форель» из естественных условий.

Определенный интерес (с целью выяснения степени сходства) представляет сравнение 9 популяций каспийских речных форелей с амударьинскими. Установлено, что при существующих у них различиях по структуре связей индексов, описывающих пропорции тела, плавников и головы, действие естественного отбора направлено и проявляется по одним и тем же признакам, но в различной степени.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдурахманов Ю. А. Рыбы пресных вод Азербайджана. — Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. — 407 с.
- Барач Г. П. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов лосося (кумжи) // Зоол. журн., 1952. — Т. 32, вып. 6. — С. 906—916.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — 466 с.
- Владимиров В. И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // Тр. Севанской гидробиол. станции АН АрмССР. Т. X. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1948. — С. 87—178.
- Державин А. Н. Выступление в прениях по докладом // Тр. Совещания Ихтиол. комиссии АН СССР. Т. 7. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — С. 410—412.
- Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточно-европейских лососей // Вопр. ихтиологии, 1967. — Т. 7, вып. 1 (42). — С. 3—17.
- Евсин В. Н. Морфометрические особенности ручьевой форели *Salmo trutta* L. *morpha fario* L. реки Пулоньга // Вопр. ихтиологии, 1980. — Т. 20, вып. 2 (121). — С. 211—219.
- Каврайский Ф. Ф. Лососевые Кавказа. Вып. 1. — Тифлис, 1896. — 91 с.
- Каврайский Ф. Ф. Лососевые Кавказа. Вып. 2. — Тифлис, 1897. — 71 с.
- Кесслер К. Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийской-Понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской эксп. Вып. IX. — СПб, 1877. — 360 с.
- Кулиев З. М. Морфологическая характеристика форели из р. Шамкирчай (Малый Кавказ) // Тез. докл. 2-й Закавказской конф. морфологов. — Баку, 1978. — С. 164—166.

- Кулиев З. М., Иманов Х. С. Морфологическая характеристика форели из р. Ланчанчай // Изв. АН АзССР, серия биол. наук.— № 5.— Баку, 1988. С. 83—87.
- Лужин Б. П., Барамзин Н. А. Материалы по систематике амударьинской форели из бассейна реки Кызылсу (Алайская долина, Памир) // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН КиргССР. Вып. IV.— Фрунзе, 1955.— С. 7—11.
- Панов Д. А. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели // Науч. докл. высш. школы, биол. науки.— № 1, 1958.— С. 46—48.
- Парфеник А. Н. Влияние среды на изменчивость морфологических признаков форели КБ АССР // Учен. зап. К.-Б. гос. ун-та.— Вып. 12.— Назрань, 1962.— С. 211—219.
- Превдин И. Ф. Руководство по изучению рыб.— М.: Пищ. пром., 1966.— 376 с.
- Салманов А. В., Ростова Н. С., Чаплыгин В. М. Анализ изменчивости размеров показателей и индексов у стальноголового лосося и радужной форели (*Salmo gairdneri* Richardson) // Тр. ГосНИИОРХ, 1986.— Вып. 25.— С. 75—86.
- Салманов А. В., Ростова Н. С., Дорофеева Е. А. Морфометрические особенности амударьинской форели (*Salmo trutta oxianus* Kessler, Salmonidae). Систематика, морфология и экология рыб.— Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988.— С. 72—95. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 181).
- Тамарин А. Е. Морфобиологические показатели кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler реки Терек // Морфология и систематика лососевидных рыб.— Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985.— С. 26—36.
- Тамарин А. Е., Черницкий А. Г. Изменения морфометрических показателей при смолтификации кумжи. Препринт: Кольский филиал АН СССР, Мурманской морской биол. ин-т.— Апатиты, 1988.— 6 с.
- Фортунатова К. Р. Форели озера Гек-гель // Тр. Севанской озерной станции. Т. II.— Вып. 2.— Ереван, 1929.— 68 с.
- Фортунатова К. Р. Форели озера Эйзенам // Тр. Севанской озерной станции. Т. III.— Вып. 2.— Тифлис, 1933.— С. 73—91.

A. V. Salmanov

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF THE BROWN TROUT FROM RIVERS AND LAKES

OF THE CASPIAN SEA BASIN (SALMO, SALMONIDAE, PISCES)

The variability and correlation structures of 57 morphometric parameters of Caspian trout from river Djurmud (basin of r. Sulak) and lake Eizenam were investigated by means of multivariate mathematical analysis. It is ascertained that 9 characters: l , aD , $P-V$, h , ID , IP , po , mx , h_m and 10 indices: l_{od}/l , aD/l , fd/l , IP/l , c/l , ao/c , mx/c , md/c , io/c are the best for the detailed description of the growth and the body shape of the trout from r. Djurmud. It is also shown, that trout from lake Eizenam differs from Djurmud trout by short snout and big eyes. As a result of this analysis and the comparison of these forms with the fresh water Aral trout was made a conclusion that the differences between three forms of trout are similar. Therefore the taxonomic status of the trout from lake Eizenam should be considered less than the subspecies. It confirms Berg's point of view on its systematic position (Berg, 1948). For the comparison of the morphometric characters of these and other Caspian salmon, trout and cultured trout there were also used numerous data of different other authors. This comparison was made in order to evaluate the level of differences between all these forms. It was shown that the brook and lake trout and Caspian salmon differ in the proportions of the body (l'/l , c/l , h/l), tail (IP/l , IV/l) and head (ao/c , md/c). The Caspian salmon differs from brook and lake trout more than the brook trout differs from the lake trout. According to the morphometric characters it is not likely to give out *S. t. romanovi* Kawr. as a subspecies. The body proportions of the lake trout and the fishes of Kura tributaries are similar. It would be explained by the contacts of the Kura river with the lakes Topovan, Gek-gel, Tuman-gel, Tabischuri in the past.

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ.
Л., 1990 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, Т. 213)

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad, 1990, VOL. 213

УДК: 597.6

Г. П. Сапожников

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И РОСТА ЛИЧИНОК СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА *SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*

С помощью садков в водоемах Уссурийского заповедника прослежены развитие и рост личинок сибирского углозуба. Приводятся данные по фенологии личиночного развития. Показано, что темпы роста на определенных стадиях развития замедляются. С повышением температуры период личиночного развития укорачивается, а размеры метаморфизирующих животных увеличиваются. Плотность личинок отрицательно скоррелирована как с развитием, так и с ростом, но ее влияние на развитие довольно слабое, тогда как на рост — значительное. На младших стадиях развития изменчивость личинок по темпам роста в основном обусловлена температурной дифференциацией мест их обитания; на более поздних стадиях основным фактором, вызывающим эту изменчивость, становится плотность. Рассмотрены причины различий в показателях развития и роста группировок личинок в садках и вне их.

Сибирский углозуб давно привлекает к себе пристальное внимание специалистов тем, что имеет ряд уникальных особенностей (большая примитивность организации, феноменальная холодоустойчивость и др.). К настоящему времени получены многочисленные сведения, касающиеся различных сторон его биологии, однако процесс личиночного развития углозуба изучен недостаточно. И если морфологические аспекты постэмбрионального развития исследованы достаточно подробно — существуют даже два варианта таблиц стадий нормального развития углозуба (Лебединка, 1964; Сытина и др., 1987), то экология личинок до сих пор почти не изучалась (за исключением подробно исследованного питания в работах С. Л. Кузьмина, 1983, 1984, 1985 и др.). Единственная работа, рассматривающая влияние различных факторов на рост личинок (Ищенко, 1984), основана только на анализе размеров вышедших из разных водоемов сеголеток. В других публикациях приводятся лишь сведения о продолжительности общего постэмбрионального развития до выхода животных на сушу (Ларионов, 1976; Вершинин, 1985; Басарукин, Боркин, 1984).

Следует отметить, что недостаток данных по экологии личинок наблюдается и для других видов хвостатых амфибий фауны

СССР: здесь можно привести лишь работы по исследованию сравнительном плане роста совместно обитающих личинок 3 вида *Triturus* на Кавказе (Тархнишвили, Пястолова, 1986; Тархнишвили, 1987).

Изучение закономерностей личиночного развития сибирского углозуба представляется достаточно актуальным, учитывая важность онтогенетических процессов в системе адаптаций этого вида. С этой точки зрения особенности роста и развития личинок в крайнем юге ареала интересны тем, что позволяют узнать онтогенетические адаптации углозуба в условиях максимально продолжительного благоприятного периода (вдвое большего, чем в крайнем севере ареала). Приводимые Ю. М. Коротковым (1977) краткие сведения о личинках углозуба в Южном Приморье (южная часть его ареала) резко отличаются от данных, имеющих для других районов ареала. Учитывая большую продолжительность благоприятного сезона в данном районе, отмеченные ускоренное развитие личинок и выход на сушу при очень мелких размерах тела можно оценить как парадоксальные результаты.

Основной целью настоящего исследования было проследить за ходом развития и роста личинок популяции углозуба в Уссурийском заповеднике как в природе (в различных водоемах) так и в условиях полевого эксперимента в садках, выявив возможности влияния внешних и внутривидовых факторов.

Я искренне признателен И. С. Даревскому, Л. Я. Боркину, С. Л. Кузьмину за советы и замечания, высказанные в процессе подготовки этой статьи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводились в Уссурийском заповеднике в 1987—1988 гг. Район исследований представлял собой участок долины р. Комаровка протяженностью примерно 2 км. Кладки углозуба присутствовали в 25 из 30 водоемов этой территории. Среди этих водоемов были как естественные (старичные), так и антропогенные. Среди последних четко различались мелкие придорожные (2 крупных водоема (17А и 17Б), образованные дорожной насыпью (назовем их «ложбинные»). Окружающая растительность повсеместно представляла собой полидоминантный, практически ненарушенный кедрово-широколиственный лес.

Для постоянного наблюдения за развитием личинок были выбраны 12 водоемов. Из них оба мелких придорожных водоема пересохли до того, как первые личинки в них достигли метаморфоза, поэтому для окончательного сравнительного анализа использовались данные по 10 водоемам. Все они различались по своим гидробиологическим характеристикам (те из них, которые использовались при анализе развития личинок, приведены в табл. 1).

Обычно для слежения за процессом развития и роста личинок амфибий в природе используется метод периодических случайных выборок в водоемах (например Тархнишвили, 1987), однако такой метод позволяет лишь примерно оценить ход развития и роста, так как из анализа исключается возраст личинок. Чтобы устранить этот недостаток, в данной работе был применен садковый метод.

Всего в работе использовались 6 садков, 2 из которых с помощью перегородки разделялись на 2 отдела (обозначены как А и Б). Объем воды в садках был одинаковый (площадь дна — 30 дм², высота — 70 см). Запуск личинок в садки производили сразу после их выхода из кладок, но в разные сроки (с 16 мая по 10 июня) из-за различий в датах выклева между водоемами. В 3 садках

Таблица 1

Характеристика садков и водоемов

Номер водоема	Номер садка	Садки			Плотность личинок вне садка перед метаморфозом, экз/дм ²
		Число выпущенных личинок	Плотность посадки, экз/дм ²	Средняя температура развития, t °С	
17А	2А	15	1.0	15.0	0
17А	2Б	30	2.0	15.0	0
2	3	30	1.0	15.9	0.04
18	4	30	1.0	15.0	1.4
10А	5	30/4*	0.1	15.4	0
4	6А	15	1.0	15.6	0.8
	6Б	15	1.0	15.6	0.8
23	7	30	1.0	14.2	0.4
8	—	—	—	15.7	1.3
19	—	—	—	15.4	0.2
20	—	—	—	14.8	0.4
17Б	—	—	—	15.9	0.1

* Через 20 суток развития в садке были оставлены только 4 личинки.

(2, 4 и 5) состав выпускаемых личинок был гетерогенный: личинок, вышедших из 5 кладок, помещали в один сосуд, а затем случайно отбирали требуемое количество особей — метод предложен в работе Вильбура (Wilbur, 1972). В 2 садках (3 и 7) для изучения влияния температуры были выпущены личинки из одной кладки (причем более мелкие при выклеве, чем в других садках), а в двух отделах садка 6 развивались личинки из разных кладок. Количество выпущенных личинок показаны в табл. 1. Для получения сравнительных данных следили за тем, чтобы все выпускаемые особи находились на одинаковой стадии развития. Всех личинок перед запуском измеряли и взвешивали (по группам). Выборки особей производили с периодичностью 10 суток (с приближением метаморфоза периодичность сокращалась до 3—5 сут). Обычное число личинок в выборке — 10 (в садке 5 брались все 4 особи). Личинок измеряли, взвешивали, определяли стадию развития и выпускали в тот же садок. При слежении за личиночными группировками вне садков пробы по 15—20 особей брали с периодичностью 10—15 сут.

Для сравнения развития личиночных группировок разных водоемов нами введен показатель — медианная дата выклева. Этот параметр обозначает дату выхода личинок из 50% кладок определенного водоема (кроме погибших).

При определении стадий развития личинок мы в основном придерживались системы Лебедкиной (1964), которая выделила 18 стадий постэмбрионального развития (I—XIV — личиночные, XV—XVII — метаморфозные и XVIII — окончательная), однако из-за очень большой продолжительности предметаморфозной стадии XIV и происходящих внутри нее изменений в росте, мы разделили ее на 2 стадии: XIVA и XIVB. По системе Сытиной и др. (1987) стадия XIVA соответствует стадиям 41—42, а XIVB — 43—44.

Ввиду того, что номер стадии личинки является не количественным, а качественным показателем, использование среднеарифметической стадии как показателя средней развитости групп вряд ли правомерно, поэтому нами введен новый параметр — медианная стадия развития. Она определяется следующим образом.

Пусть выборка представляет собой набор основных стадий — $\{K_j\}_j^1 = 1$, где K_1 — младшая стадия, которая встречается в выборке, K_n — старшая стадия, a_j — число особей на определенной (j) стадии. Медианной стадией будем называть стадию K_0 , при которой действительно выражение:

$$\min_K \left| \sum_{i=1}^{K-1} a_i - \sum_{j=K+1}^n a_j \right|$$

Чтобы детализировать показатели развития, кроме основной стадии в качестве медианной вводится переходная стадия $K_0 \div K_1$.
Рассмотрим отношение

$$\frac{\min_K \left| \sum_{i=1}^{K-1} a_i - \sum_{j=K+1}^n a_j \right|}{\min_{K \neq K_0} \left| \sum_{i=1}^{K-1} a_i - \sum_{j=K_0}^n a_j \right|} = R$$

Стадию, при которой достигается \min в знаменателе обозначим через K_0 . Если $R \leq 0,5$ то медианной стадией будет основная стадия K_0 , а если $R \geq 0,5$, то переходная стадия $K_0 \div K_1$.

Из-за частого, начиная со стадии IX—X, повреждения хвостов личинок, длина (L) не могла служить объективным показателем их размеров, поэтому начиная с этих стадий в качестве показателя размеров берется длина тела хвоста (l) — от кончика носа до дистальной точки прикрепления задней конечности. Измерения размеров производились штангенциркулем. В качестве показателя толщины личинок использовали индекс упитанности по Фульдеру

$$Q = \frac{m}{l^3} 100\% \text{ (Никольский, 1944).}$$

За ходом температуры во всех контрольных водоемах следили с помощью минимальных и максимальных термометров, недельных термографов, помещенных в воду по методу Григорьева (1983), и единичных замеров срочными термометрами. Комбинация этих способов давала возможность определить среднесуточные температуры верхнего и придонного слоев воды, что позволило узнать температурную стратификацию водоемов. Средние температуры развития (табл. 2) определялись путем вычисления средней из среднесуточных температур водоема за период от первых вышедших из кладок личинок до начала выхода сеголеток из воды.

Примерную плотность личинок в водоемах определяли с помощью сачка размером 10×10 см, который использовали в качестве биоценометра (по числу личинок на 10 взмахов сачка).

ФЕНОЛОГИЯ

Согласно Ю. М. Короткову (1977), выклев первых личинок в юге Приморья начинается в I декаде мая, а выход первых метаморфизированных животных на сушу происходит уже в начале июня (т. е. продолжительность постэмбрионального развития метаморфоза «передовых» особей равна 30 суткам, что значительно меньше, чем в других районах ареала).

По нашим данным, наиболее ранний выклев личинок за десятилетия исследований был отмечен в придорожном водоеме (№ 1) — 13/V. В естественных водоемах поймы (где температуры, в среднем, были на $2-3^\circ$ ниже) он начинался несколько позже: 21/V—3/VI (табл. 2). Последние личинки в районе исследований появились в кладках в середине июня. Относительно небольшая растянутость периода выклева обуславливалась во многом гибелью последних кладок, в частности, из-за хищничества со стороны головастиков дальневосточной лягушки, *Rana chensinensis* (Сапожников, 1989).

Таблица 2

Фенология постэмбрионального развития и размеры метаморфизированных сеголеток в разных водоемах

Номер водоема	Даты выклева первых личинок	Даты начала метаморфоза	Минимальная продолжительность личиночного развития	Длина тела метаморфизированных сеголеток, мм $\bar{X} \pm x$	Масса метаморфизированных сеголеток, мг $\bar{X} \pm x$
2	21/V	1/VII	41	20.4 ± 0.5	295 ± 19
8	23/V	10—12/VII	48—50	16.4 ± 0.2	134 ± 5
18	27/V	7—9/VII	41—43	17.2 ± 0.3	147 ± 10
4	2/VI	21—23/VII	49—51	16.7 ± 0.3	138 ± 5
17Б	2/VI	12—14/VII	40—42	21.4 ± 0.3	308 ± 5
23	3/VI	22—24/VII	49—51	17.5 ± 0.4	156 ± 11

В оба сезона развитие «ранних» группировок личинок придорожных водоемов не было завершено по причине пересыхания этих водоемов. Самая ранняя дата начала метаморфоза (стадия XV), отмечена нами в пойме — 1/VII (водоем 2). В других водоемах личинки начинали метаморфоз с 7 по 24 июля. Продолжительность периода развития «передовых» личинок до метаморфоза в разных водоемах составляла от 40—42 до 49—51 суток (см. табл. 2). Для основного же числа личинок этот период гораздо больше, поэтому, в середине августа (конец наблюдений) в оставшихся непересохшими водоемах находилось еще значительное количество личинок, не достигших метаморфоза.

Даты начала выхода сеголеток из водоемов нам выяснить не удалось, однако по данным садков метаморфоз животных в воде длится 5—14 суток. Соответственно выход первых сеголеток на сушу на данной территории, вероятно, происходил в пределах 6—15 июля.

Таким образом, сроки выхода метаморфизированных личинок на сушу по нашим данным как минимум на месяц более поздние, чем это указывалось Ю. М. Коротковым (1977). Тем не менее, эти сроки являются наиболее ранними для всего ареала сибирского углозуба (по табличным данным в статье Басарукина и Боркина, 1984, стр. 33). По данным садков минимальная продолжительность постэмбрионального развития до выхода на сушу составила 51 сутки; максимальная — более 85 суток (наблюдения были прекращены, когда часть личинок еще развивалась). Близкие цифры продолжительности рассматриваемого периода отмечались на Среднем Урале: 43—76 сут (Вершинин, 1983), в других районах ареала минимальная его продолжительность несколько больше.

Анализ 142 вышедших на сушу сеголеток показал, что их размеры варьировали в следующих пределах: L — 23.0—42.0 мм; l — 14.0—23.0 мм; масса — 90—435 мг. По нашим данным размеры сеголеток значительно превосходят показатели, приводимые Коротковым (1977). Для других районов ареала отмеченные

сеголетки обычно более крупные, чем для Уссурийского запяника (Басарукин, Боркин, 1984, стр. 33), за исключением Среднего Урала (Ищенко, 1984).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ПЛОТНОСТИ НА РАЗВИТИЕ И РОСТ ЛИЧИНОЧНЫХ ГРУППИРОВОК

Известно, что основными факторами, влияющими на развитие и рост личинок амфибий, являются температура воды и плотность личиночной группировки (Berven and Gill, 1983). В нашей статье в основном рассмотрено влияние этих же факторов.

Динамика развития (по медианным стадиям) в различных садках и водоемах представлена в табл. 3, кривые роста личинок группировок в садках (по средним размерам личинок в выборках через 10-суточные интервалы) показаны на рис. 1, размеры личинок в садках и водоемах на одной из поздних стадий развития (XIII) и перед метаморфозом (XIVБ) демонстрирует рис. 2. Сравнение этих показателей позволяет вычленить влияние отдельных факторов на развитие и рост личинок углозуба.

1) Наследственная компонента. В двух отдельных садках 6 (А и Б) в полностью идентичных условиях развивались личинки, взятые из разных кладок, но практически одинаковых начальных (на стадии II) размеров. Заметных различий в развитии и росте личинок из разных кладок не установлено (рис. 1). Как показывает сравнение садков 3 (*L* личинок при выклеве — 12.3 мм) и 2А (13.4 мм), при различных исходных размерах личинок разница в размерах в сходных условиях развития в дальнейшем сохраняется (рис. 1, Б).

Приведенные факты свидетельствуют о том, что «межкладочная» изменчивость роста личинок, вероятно, проявляется лишь тогда, когда имеются различия их размеров при выклеве.

2) Температура. Влияние этого фактора лучше всего демонстрирует сравнение садков 3 и 7, где развивались личинки из одной кладки, но средняя температура в первом садке на 1°C выше. При более высокой температуре развитие и рост личинок весь период шло быстрее (рис. 1, Б). Но если старшие личинки (стадии XIII и XIVБ) более «теплого» садка были значительно крупнее личинок тех же стадий «холодного» садка (рис. 2), то размеры метаморфизировавшихся животных для обоих садков были примерно одинаковы (соответственно 17.25 ± 0.5 и 17.4 ± 0.8 мм), что может свидетельствовать о более быстром метаморфозе в садке 3.

В литературе имеется немало свидетельств положительной корреляции температуры и скорости развития личинок, сделанные по другим видам хвостатых амфибий (Ireland, 1976; Вгусе, 1978; Swiegad, 1983), но для большинства из них, как и у сибирского углозуба, температура не оказывает влияния на размеры метаморфизировавшихся личинок (Ireland, 1976; Вгусе, 1978), что свиде-

Таблица 3

Динамика средней развитости личиночных группировок (по медианным стадиям)

Личиночные группировки	Сроки развития от даты выклева, сут					
	10	20	30	40	50	60
Садки:						
2А	5—6	9	11—12	13—14А	14Б	14Б—15
2Б	5—6	9	11—12	13—14А	14А—14Б	14Б
3	4—5	8—9	11	13	14Б—15	—
4	5—6	9	12	14А—14Б	14Б—15	—
5	5	10	12—13	14А—14Б	15	—
6А	6—7	10	12—13	14А	14Б—15	—
6Б	5—6	8—9	11—12	14А	14Б	—
7	4—5	7	10	12—13	14А	—
Водоемы:						
17Б	—	6—7	10	13	14Б	15
2	—	—	—	13	14Б	—
18	—	6—7	11	13	14А	14А—14Б
4	—	8	10—11	12—13	13—14А	14Б
23	—	7—8	10	12	14А—14Б	14Б
8	—	9—10	10—11	12—13	14А	14Б—15
19	—	8	11	12—13	14А	14Б
20	—	7—8	10—11	12—13	14А	14Б

Примечание. Для водоемов отсчет развития ведется от медианной даты выклева.

тельствует о том, что этот фактор воздействует в основном на развитие, а не рост.

3) Плотность. Влияние плотности демонстрирует сравнение садков: 2Б (плотность=2 экз./дм²), 3А (1 экз./дм²) и 5 (0.12 экз./дм²). Рост личинок в садках с большей плотностью начинает отставать в последней трети развития (через 40 сут от выклева), причем с приближением метаморфоза различия быстро нарастают: если на стадии XIII личинки всех 3 садков примерно равны по размерам, то на стадии XIVБ они различаются уже значительно (рис. 1, В и 2).

Аналогичные выводы дает сравнение водоемов с различной плотностью личинок. Например, очень низкая плотность в водоемах 2 и 17Б обусловила более быстрое развитие личиночных группировок на заключительном этапе и очень интенсивный (по сравнению с другими водоемами) рост. Так, на стадии XIVБ личинки водоема 17Б превышали по массе личинок из всех водоемов (кроме водоема 2) в 1.8—2.8 раза. Различия сохранялись и при выходе сеголеток на сушу (см. табл. 2).

В противоположность воздействию на рост влияние плотности на развитие довольно слабое и сказывается в основном лишь в самом конце его (отмечается некоторое замедление развития при повышенной плотности).

Данные литературы по другим видам хвостатых амфибий также свидетельствуют, что плотность личинок сильно влияет

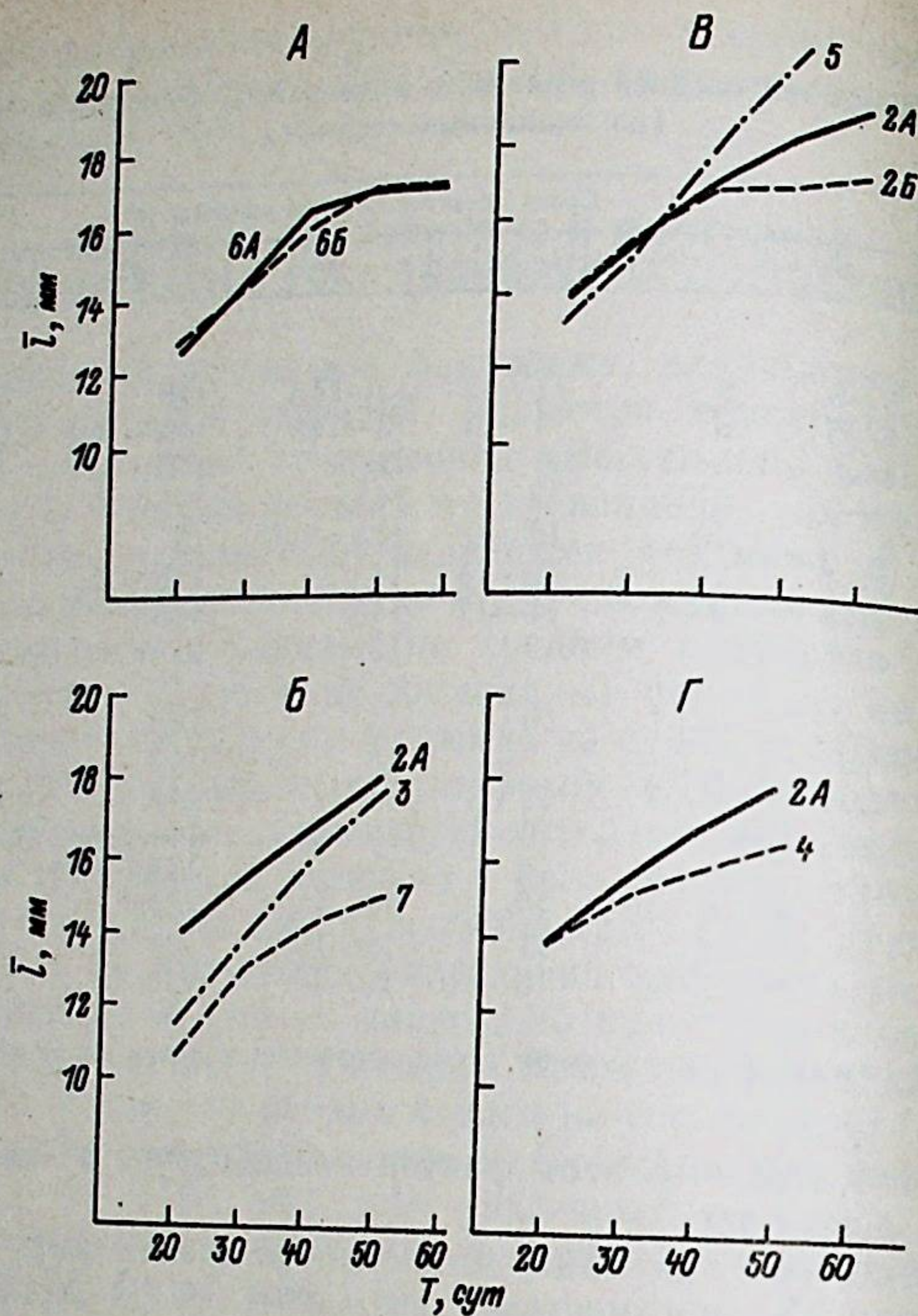


Рис. 1. Кривые среднего роста личинок в садках (по изменениям l)
Номера садков указаны рядом с кривыми

на их рост (Wilbur and Collins, 1973; Harris et al., 1988) и слабое развитие (Wilbur, 1976). Аналогичное сибирскому углозамедление развития на его заключительных этапах, выявленное для личинок амбистом, Вильбур и Коллинз объясняют тем (Wilbur and Collins, 1973), что для начала метаморфоза личинкам требуется достичь определенных минимальных размеров (что может задерживать его наступление при высокой плотности личиночных группировок).

Так как ячейка садков пропускает метаболиты и пищевые объекты, на развитие и рост личинок в садках может оказывать влияние их плотность вне садков. Доказательством этому служит сравнение личинок в садках 2А (водоем 17А) и 4 (водоем 18). Оба водоема имели примерно одинаковый температурный режим, но в водоеме 17А все личинки были уничтожены головастиками еще на ранней стадии развития, в водоеме 18 их плотность была наибольшей среди всех водоемов. Развитие в обоих садках шло примерно

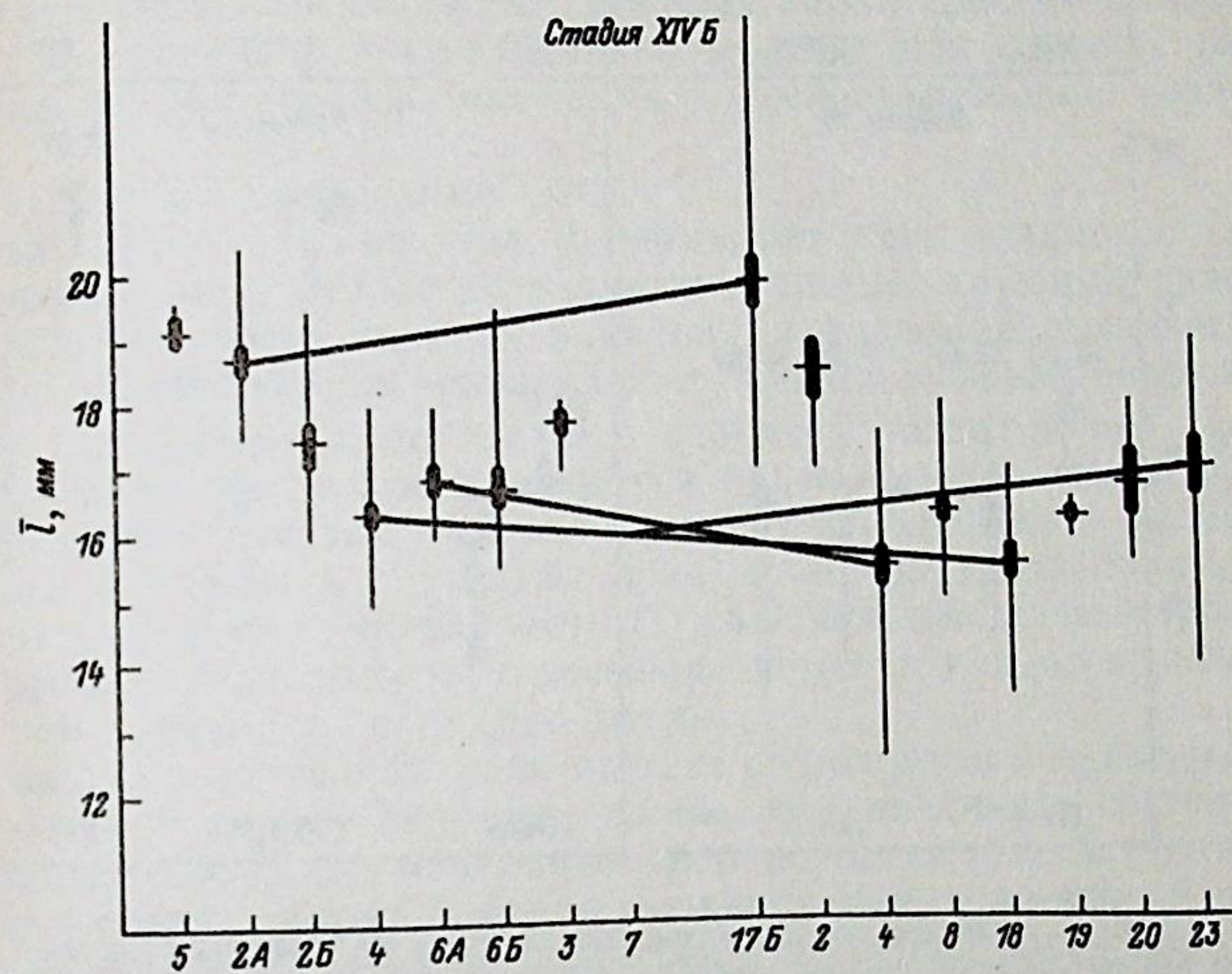
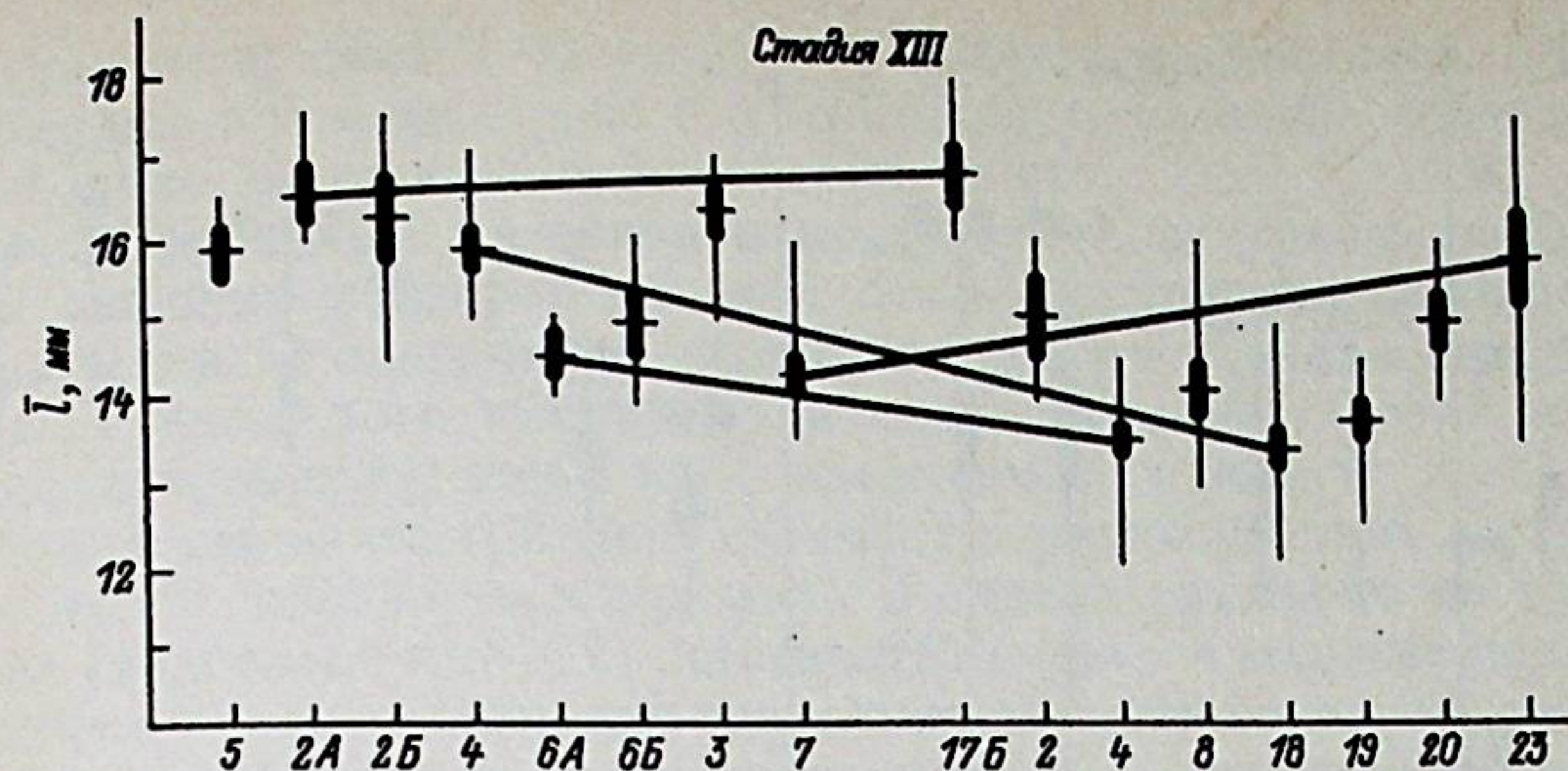


Рис. 2. Размеры личинок (l) на стадиях XIII и XIV B в садках и водоемах
Горизонтальные черточки обозначают среднюю длину тела, столбики — разброс значений длины тела, косые линии соединяют значения в садках и соответствующих водоемах

параллельно, рост же протекал значительно быстрее при отсутствии личинок вне садка, причем различия резко нарастали к концу развития.

Необходимо учитывать, что плотность личинок в водоеме — величина нестабильная и находится в тесной связи с уровнем воды в водоеме: при резком его падении происходит многократное увеличение плотности личинок. Такое явление имело место в водоеме 8, где средняя глубина с 30 см снизилась 27/VII до 10 см (6/VIII водоем полностью пересох) и в водоеме 23, где падение уровня воды до средней глубины 10 см произошло 31/VII (пересох

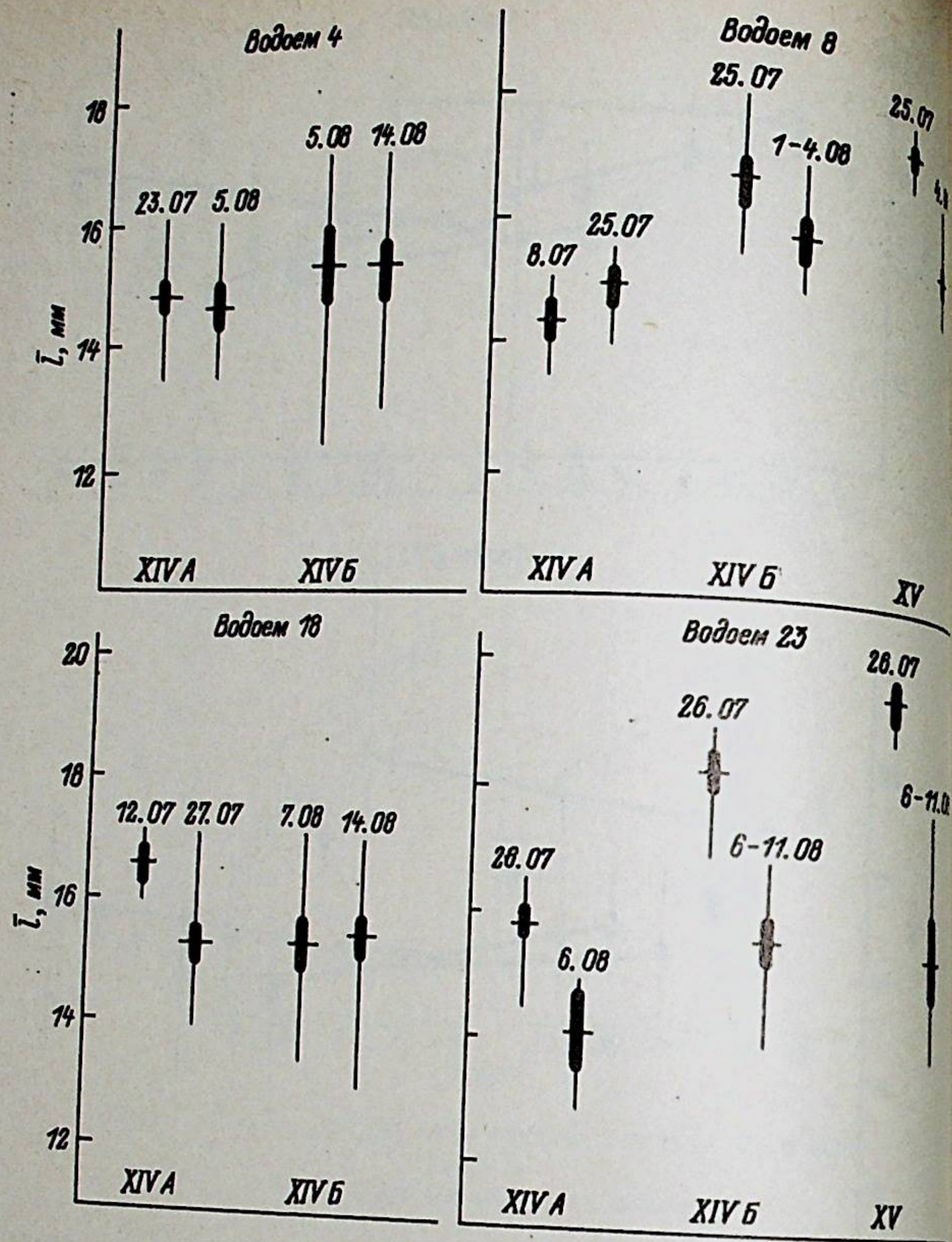


Рис. 3. Размеры ранних и поздних личинок на старших стадиях
 Числа над вертикальными линиями обозначают дату измерения личинок, под этими линиями — стадию развития, остальные обозначения как на рис. 2.

10/VIII). К началу этих критических периодов часть личинок в данных водоемах уже завершила метаморфоз, но большинство продолжало развитие. В результате при сохранении нормальных темпов развития рост более поздних личинок в данных водоемах резко замедлился, что иллюстрирует сравнение их размеров на определенных стадиях в разные сроки (рис. 3). На стадиях XIVA—XV в водоеме 23 и на XIVB—XV в водоеме 8 личинки более ранних сроков были значительно крупнее личинок более поздних сроков. Предположение В. Г. Ищенко (1984) об ускорении развития личинок углозуба при пересыхании водоема нами не было обнаружено. Отметим, что ускорение темпов развития личинок при пересыхании водоемов выявлено для 2 видов тритонов на Кавказе

(Тархнишвили, 1986) и отсутствует у амбистом (Semlitsch, 1987), притом для последних, как и у сибирского углозуба, при этом происходило значительное замедление роста.

Дополнительный материал о воздействии внутривидовых и внешних факторов на личиночные группировки позволяет получить анализ различий их развития и роста в садках и водоемах (который, кроме того, имеет методическое значение). С этой целью проанализированы данные по 4 водоемам и садкам.

Можно выделить три типа взаимоотношений условий в садках и вне их: 1) плотность в водоемах и садках примерно на одном уровне (водоемы 4 и 18); 2) плотность личинок в водоеме немного ниже, чем в садке (здесь для сравнения личинок садка 2А, вместо водоема 17А, в котором все личинки погибли, мы сочли возможным использовать аналогичный ему по своим характеристикам водоем 17Б); 3) средние размеры личинок в садке при выклеве были меньше, чем вне его, а их плотность — несколько больше (водоем 7).

Рассмотрим выделенные типы.

Тип 1. Как видно из табл. 3, темпы развития личинок в водоемах весь период отстают от развития в соответствующих садках. Соотношение роста личинок в садках и водоемах показано на рис. 4. С самого начала развития рост личинок в садках опережает их рост в водоемах, но где-то в середине развития его темпы выравниваются, а к концу развития более высокие темпы роста наблюдаются уже вне садков, что ведет к сближению размеров личинок в садках и вне их на пред- и метаморфозных стадиях (см. рис. 2). Индекс упитанности (Q) личинок в водоемах (рис. 5) в 1 половину периода развития меньше, чем в садках, но в дальнейшем эти показатели примерно равны.

Тип 2. Развитие в водоеме отстает от развития в садке только в первую половину периода, затем эти различия постепенно сглаживаются. После начальных опережающих темпов роста личинок в садке, следует быстрое выравнивание, и во второй половине развития значительно более быстрые темпы роста наблюдаются уже вне садков, что ведет к существенному превышению размеров старших личинок водоема над личинками садка. Средний Q личинок в водоеме во второй половине развития гораздо выше чем в садке.

Тип 3. Личинки в садке и вне его весь период развивались в целом параллельно. В результате более быстрых темпов роста в первой половине развития личинки садка догоняют в середине периода по размерам личинок водоема, но в дальнейшем более низкие темпы роста личинок в садке ведут к уменьшению их размеров на старших стадиях по сравнению с личинками в водоеме. Средний Q личинок водоема, первоначально близкий Q личинок садка, во 2 половине развития значительно превосходит его.

Соотношение роста личинок в садках и вне их для каждого типа условий можно представить в виде схемы (рис. 6). Видно,

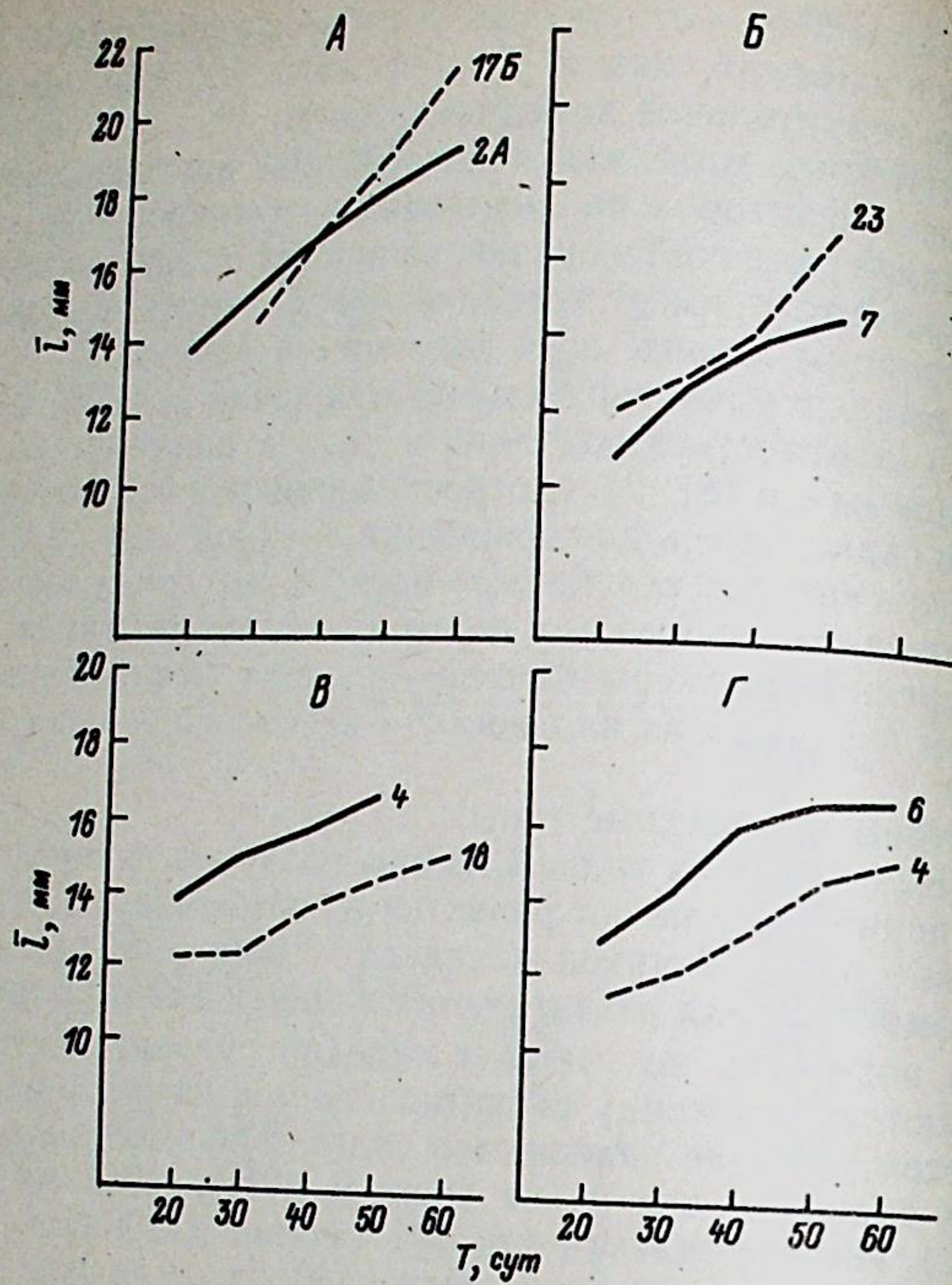


Рис. 4. Кривые роста в садках и соответствующих водоемах
Сплошными линиями обозначены кривые роста в садках, пунктирной — в водоемах;
номера садков и водоемов указаны рядом с кривыми

что во всех случаях существуют некие общие закономерности темпы роста личинок в садках в 1 половину развития опережают темпы роста вне их, во 2 же соотношение обратное (хотя отставание в росте для различных личиночных группировок садков происходит в разной степени).

Данные закономерности объясняются различным воздействием факторов температуры и плотности в садках и вне их. Общее для всех садков опережение личинок в росте в 1 половину периода развития, вероятно, обуславливается тремя взаимосвязанными причинами: 1) особенностями поведения младших личинок углозуба, которые все время практически проводят на дне; 2) повсеместным расположением садков на более мелководных участках (средняя глубина садков 30—40 см, тогда как водоемов — 50—70 см); 3) ввиду значительной температурной стратификации водоемов в первой половине периода развития личинок (когда разница между температурой на поверхности и на дне в среднем составляла 2.8—4.4°), температура данного слоя в садках в этот

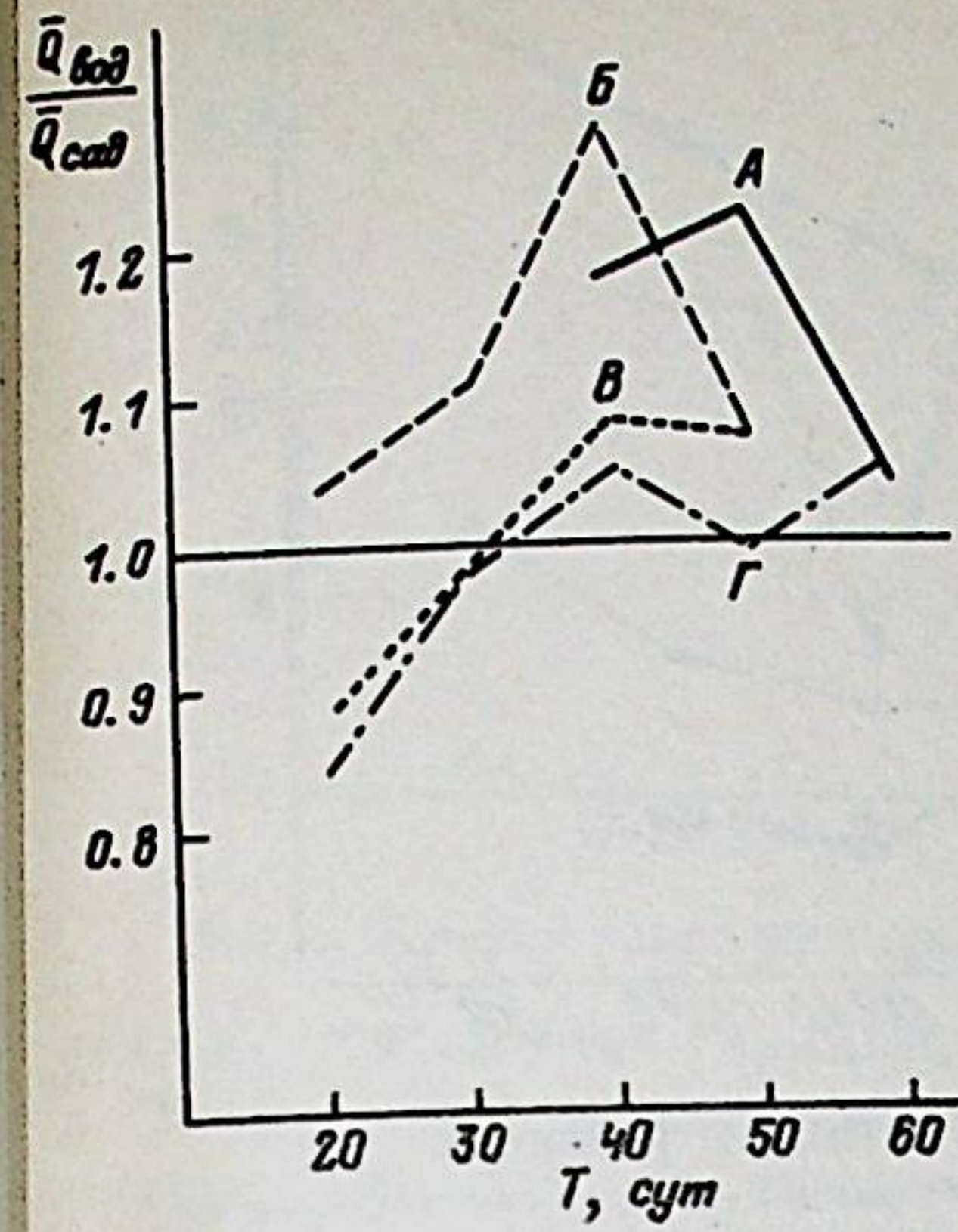


Рис. 5. Динамика соотношения индекса упитанности в садках и соответствующих водоемах:
А — садок 2А/водоем 17Б; Б — 7/23; В — 6/4

период была на 2—3° выше, чем для большей части площади водоемов. Кроме того, различия в темпах роста между личиночными группировками садков и водоемов могли быть усилены тем, что растянутость выклева личинок после медианной даты выклева (от которой проводился отсчет времени развития личиночной группировки водоема), как правило, больше чем до нее.

С ходом лета температурная стратификация водоемов постепенно уменьшается (в последней трети периода развития она

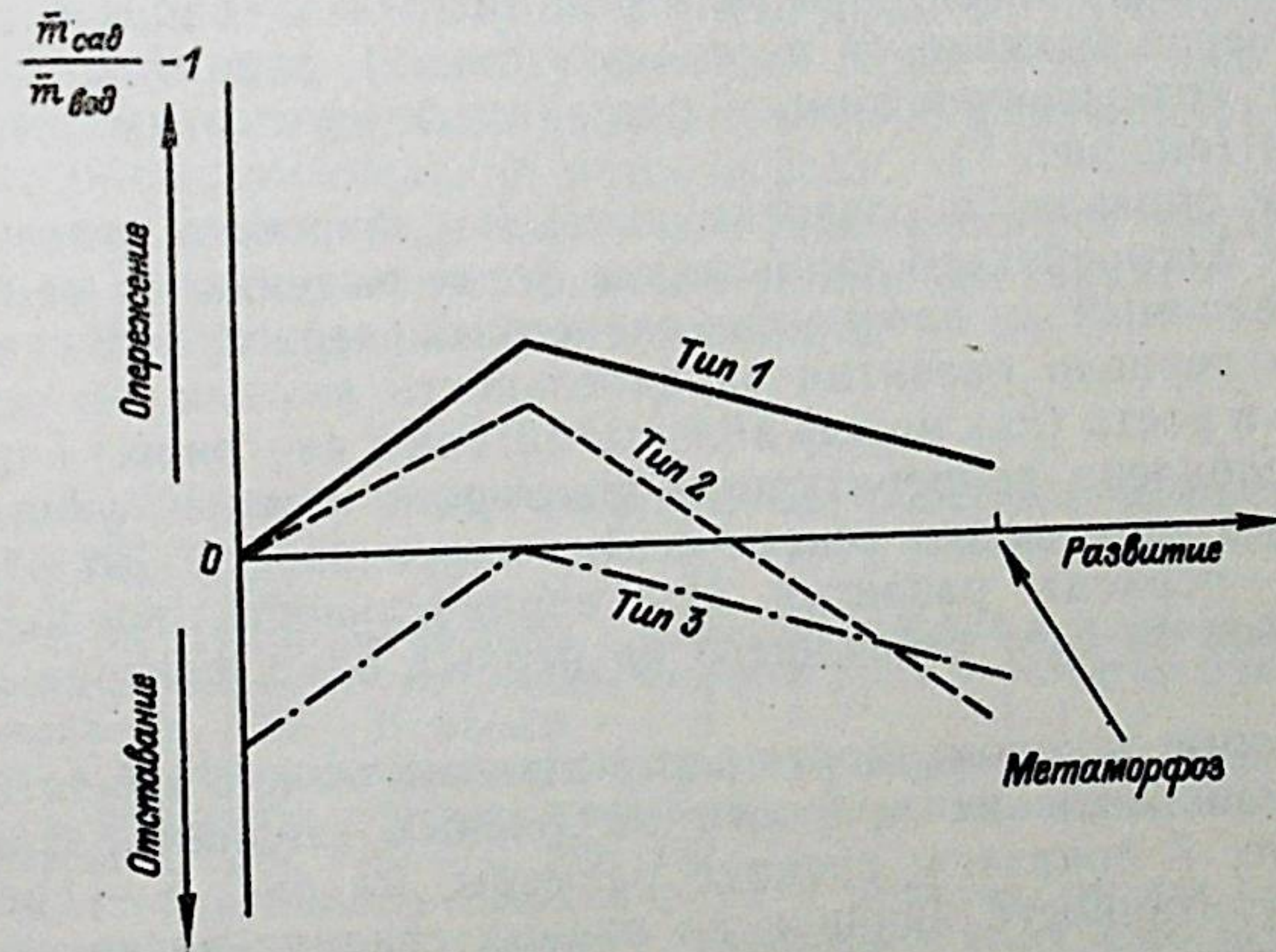


Рис. 6. Схема роста личинок в садках относительно их роста в соответствующих водоемах
Описание типов в тексте

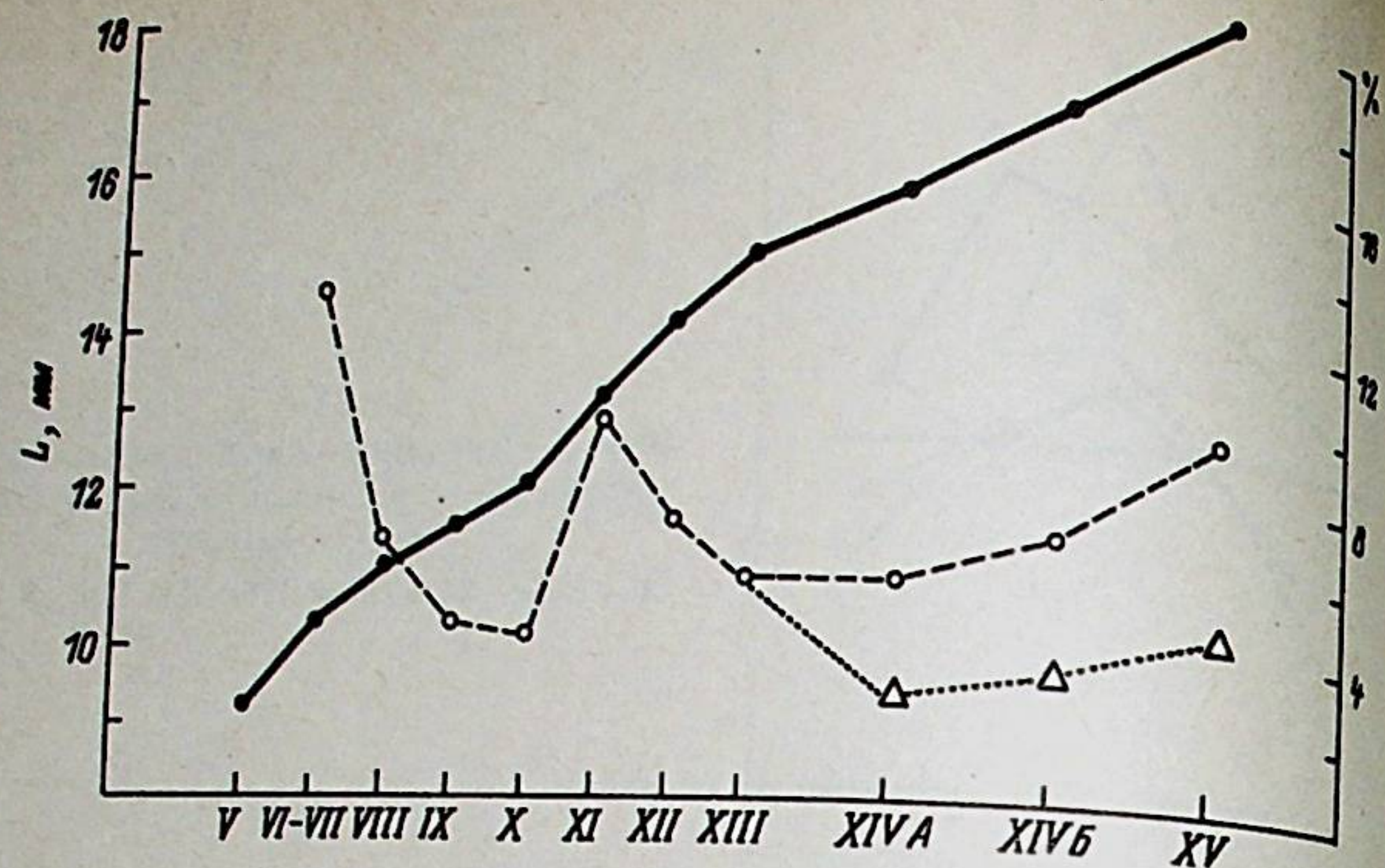


Рис. 7. Динамика роста личинок по стадиям развития. Сплошная линия соединяет средние размеры личинок (l) на разных стадиях развития; пунктирная — значения прироста (%) на каждой стадии; точечная — эти же значения за промежуток времени, равной продолжительности «короткой» стадии

составила в разных водоемах $0.9-2.0^\circ$), в то же время старшие личинки меньше времени проводят на дне, поэтому влияние температурного фактора во 2 половине периода развития практически нивелируется. Основным фактором, вызывающим различия темпы роста в садках и вне их, в этот период становится плотность личинок, поэтому в тех водоемах, где плотность личинок вне садков была меньше, чем внутри их, более быстрые темпы роста наблюдались уже для личиночных группировок вне садков. Видимое сближение показателей размеров личинок в садках и вне их при примерно одинаковой плотности (тип 1), вероятно, связано с общим уменьшением темпов роста на более поздних стадиях развития (см. рис. 7).

Таким образом, в развитии личинок сибирского углозуба в водоемах Уссурийского заповедника четко выделяются температурно-зависимый и плотностно-зависимый периоды. В первую половину периода развития вариабельность личинок по темпам развития и роста (как между водоемами, так и внутри их) в основном обусловлена температурным фактором, который усиливает имевшуюся изначально генетическую изменчивость. Во вторую половину периода развития эта вариабельность продолжает усиливаться за счет вышедшего на первый план фактора плотности.

Некоторые закономерности роста личинок можно выявить при анализе динамики их прироста на разных стадиях развития.

На рис. 7 показаны средние размеры, на рис. 8 — средние индексы упитанности личинок на разных стадиях развития для всей популяции в целом (всего использовано около 1000 измерений в 12 водоемах). На рис. 7 промежутки между стадиями на оси абсцисс примерно пропорциональны продолжительности этих

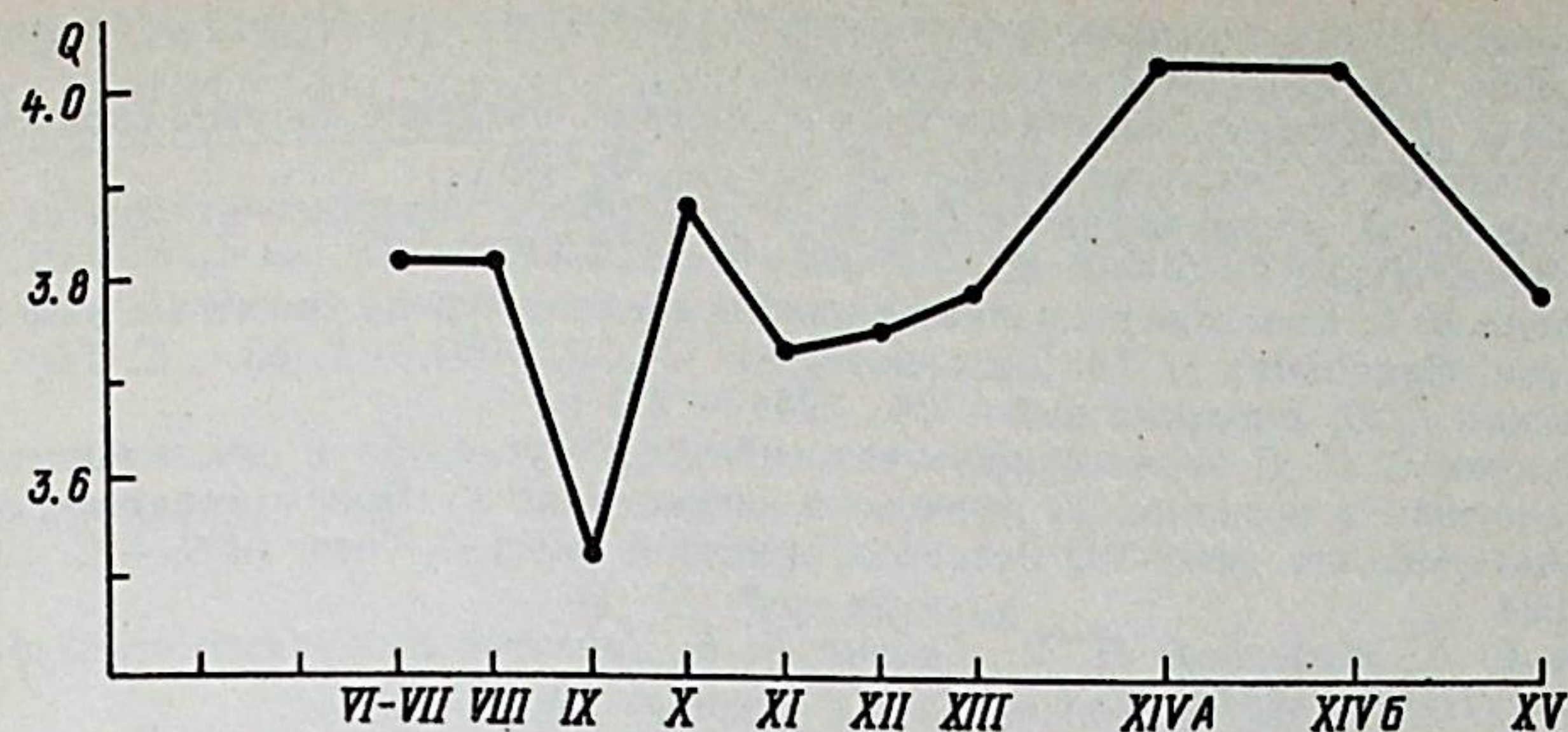


Рис. 8. Кривая изменения среднего индекса упитанности (Q) по стадиям

стадий (с этой точки зрения, стадии V—XII являются «короткими», а XIII—XV — «длинными»). Средний прирост размеров тела личинок на разных стадиях неравномерен. По всей видимости резкое падение темпов роста на стадиях VIII—X (и падение Q на стадии XI) связано с начавшимся влиянием плотности. Вероятно, выраженная в массе на единицу объема плотность в большинстве водоемов на этих стадиях превышает некий предел, при котором начинается ингибирование роста. Кроме того, по нашим наблюдениям, в этот период в личиночных группировках развивается каннибализм, в связи с чем гибель личинок на этих стадиях, вероятно, весьма значительна. Отсюда видимое ускорение роста на XI стадии, возможно, вызвано гибелью более мелких личинок. Весь оставшийся период развитие (после стадии XI) идет с постепенным замедлением темпов роста личинок. Отмеченное для предметаморфозных стадий увеличение индекса упитанности личинок, вероятно, отражает накопление ими резервных веществ для успешного прохождения метаморфоза.

Учитывая, что приведенные выше объяснения тенденций роста личинок по стадиям имеют предположительный характер, данные тенденции требуют дальнейшего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Басарукин А. М., Боркин Л. Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба на острове Сахалин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984.— Т. 124.— С. 12—54
- Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // Экологические основы скорости роста и развития животных.— Свердловск, 1985.— С. 61—75
- Григорьев О. В. Использование термографа в герпетологических исследованиях для записи температуры воды в водоемах // Экология наземных позвоночных Сибири.— Томск, 1983.— С. 159—160
- Ищенко В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба в природных условиях // Особенности роста животных и среда обитания.— Свердловск, 1984.— С. 20—36.
- Коротков Ю. М. К экологии когтистого тритона и сибирского углозуба в Приморском крае // Зоол. журн., 1977.— Т. 56.— № 8.— С. 1258—1260
- Кузьмин С. Л. Питание метаморфизирующих личинок сибирского углозуба // Экология, 1983.— № 3.— С. 61—65

- Кузьмин С. Л. Возрастные изменения питания сибирского углозуба // Зоол. журн., 1984.— Т. 63.— № 7.— С. 1055—1061
- Кузьмин С. Л. Избирательность питания и пищевое поведение личинок сибирского углозуба // Экология, 1985.— № 5.— С. 34—39
- Ларионов П. Д. Размножение сибирского углозуба в окрестностях Якутска // Зоол. журн., 1976.— Т. 55.— № 8.— С. 1259—1261
- Лебедкина Н. С. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. Nypobiidae // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1964.— Т. 33.— С. 75—80
- Никольский Г. В. Биология рыб.— М., 1944.— 231 с.
- Сапожников Г. П. О взаимоотношениях сибирского углозуба и дальневосточной лягушки в водоемах Уссурийского заповедника // Вопр. герпетологии. Автореф. тез. докл. VII Всесоюзн. герпетол. конф.— Киев, 1989.— С. 22—234
- Сытина Л. А., Медведева И. М., Година Л. Б. Развитие сибирского углозуба // М.: Наука, 1987.— 87 с.
- Тархнишвили Д. Н. Динамика роста личинок двух видов тритонов на Кавказе // Экология, 1987.— № 1.— С. 21—27
- Тархнишвили Д. Н., Пястолова О. А. Особенности развития личинок симпатрических видов тритонов западного Кавказа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986.— Т. 158.— С. 151—155
- Berven K. A., Gill D. E. Interpreting geographic variation in life-history traits // American Zoologist, 1983.— N 1.— P. 85—97
- Bruce R. C. A comparison of the larval periods of Blue Ridge and Piedmont salamanders (*Pseudotriton montanus*) // Herpetologica, 1978.— N 4.— P. 325—332
- Harris R. N., Alford R. A., Wilbur H. M. Density and phenology of *Notophthalmus viridescens* in a natural pond // Herpetologica, 1988.— N 2.— P. 234—238
- Ireland P. Reproduction and larval development of the gray-bellied salamander *Eurycea multiplicata griseogaster* // Herpetologica, 1976.— N 3.— P. 238
- Semlitsch R. D. Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander *Ambystoma talpoideum* // Copeia, 1987.— N 1.— P. 61—69
- Swierad J. Wintering of newt larval (*Triturus*) in small lakes in the Western Beskid Mountains (Poland) // Folia biologica (Krakow), 1983.— N 1.— P. 79—92
- Wilbur H. M. Competition, predation, and the structure of the *Ambystoma sylvaticum* community // Ecology, 1972.— Vol. 53.— N 1.— P. 3—21
- Wilbur H. M. Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma sylvaticum* // Ecology, 1976.— Vol. 57.— N 6.— P. 1289—1295
- Wilbur H. M., Collins J. R. Ecological aspects of amphibian metamorphosis // Science, 1973.— Vol. 182.— N 4119.— P. 1305—1314

G. P. Sapozhnikov

SOME PECULIARITIES OF LARVAL DEVELOPMENT AND GROWTH OF *SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*

Development and growth of the larvae are followed in natural ponds and pens at Ussurijsky Reserve (Primorsky Krai — Maritime Territory). The metamorphosis starts at the beginning of July, however the first postmetamorphic salamanders leave the ponds in the middle of the month. The growth rates in the wild nature on older stages decrease. The duration of larval period becomes shortened and the sizes of metamorphic specimens increase with the temperature rise. The density of larvae is negatively correlated with the rates of development and growth, but its influence on the last parameter is more considerable. Growth rates variability of larvae on earlier stages is caused by the temperature differentiation of sites, but on older stages it is influenced mainly by the density of larvae. The cause of the differences in the development and growth of larval groups in pens and natural ponds are analysed.

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ.
Л., 1990 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, Т. 213)

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad, 1990, VOL. 213

УДК: 598.343/345—15

В. Г. Пчелинцев

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

К ВОПРОСУ О ПИТАНИИ БОЛЬШОЙ ВЫПИ (*BOTAURUS STELLARIS* L.)

В 1985—1986 гг. в Себежском районе Псковской области проводились наблюдения за 3 гнездами большой выпи. Установлено, что основным способом охоты является подкарауливание или высматривание добычи. Птица охотится как на сплаvine, среди тростниковой куртины, так и на берегу, вдали от кромки воды. В корме выпи отмечены различные виды рыб, лягушки и беспозвоночные. Отмечено, что птенцы большой выпи начинают выпрашивать корм уже в первые сутки после вылупления. Реакция выпрашивания корма, заключающаяся в щипании клювом клюва взрослой птицы, сопровождается специфическим пищевым сигналом, который ранее не был описан в литературе.

Биология большой выпи недостаточно освещена в литературе. Объясняется это скрытым образом жизни данного вида, в особенности в период размножения: гнезда выпи устраивает в зарослях прибрежных растений, нередко расположенных на сплавинах и в других труднодоступных местах. В отечественной литературе очень мало сообщений о наблюдениях за поведением выпи в природе (Кошелев, 1977). Сведения о питании приводятся лишь по результатам обследования желудков (Туаев, Васильев, 1971; Дегтярев, Ларионов, 1977), отсутствуют также данные по выкармливанию птенцов. Сложность изучения выпи в нашем регионе связана и с малой ее численностью на Северо-Западе СССР. В связи с этим некоторые авторы (Тауриныш, 1983) ставят вопрос о занесении этого вида в региональную Красную книгу.

Таким образом, любые данные, касающиеся биологии этого до сих пор еще мало изученного вида, представляют значительный интерес.

Данная статья является частью исследований, посвященных гнездовой биологии выпи на Северо-Западе нашей страны, проводимых на Себежском орнитологическом стационаре Биологического института ЛГУ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами представлены результаты полевых исследований, проведенных в мае—июне 1985—1986 гг. в Себежском районе Псковской области. Данные о кормлении птенцов получены на основании наблюдений за 3 гнездами выпи, которые проводили

из палатки для фотографирования, установленной в 5 м от гнезда, что позволяет легко определить видовой состав корма. Дополнительные сведения о качестве состава пищи были получены при изучении пищевых остатков, найденных в гнездах. Кроме того, накормленные птенцы, взятые в руки, отрывали кусочки корма. В этих случаях можно было не только определить вид добычи, но и установить ее размеры.

Эксперименты (Rhoades, Duke, 1975), проведенные на содержащихся в неволе птицах, позволяют предполагать, что немалую роль в изучении питания большой выпи могут сыграть и погадки. По материалам этих авторов погадки содержат в среднем 7.4% веса съеденной пищи и отрываются через 22—23 ч после ее поедания, однако нам ни разу не удалось обнаружить погадки у птиц, за которыми мы наблюдали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нам несколько раз удавалось наблюдать охотящуюся выпь. Охотничий маршрут всегда пролегал по краю сплавины, либо по краю небольшой поляны среди обширной куртины тростника, но никогда — по чистому берегу. Выпь осторожно прохаживается по краю сплавины в характерной «сгорбленной» позе, медленно переставляя ноги и всматриваясь в воду. Дважды мы наблюдали выпь, затаившуюся в засаде: на сплавине и на низкорастущей ветке ольхи у кромки воды. За одно получасовое наблюдение птица 12 раз схватывала что-то в воде и сразу заглатывала добычу. Охотиться подобным образом выпь может и на берегу, далеко от кромки воды. Так, по устному сообщению В. А. Федорова, ему довелось встретить выпь, которая охотилась в зарослях малины и таволги в 15 м от берега.

В пищевом рационе большой выпи более 80% составляет рыба. В одном из гнезд мы обнаружили, что половину всей принесенной рыбы составлял вьюн (*Misgurnus fossilis*). Среди добычи, принесенной взрослыми птицами к гнезду, были также отмечены небольшие щучки (*Esox lucius*), красноперки (*Scardinius erythrophthalmus*) и окуни (*Perca fluviatilis*). Кроме рыбы, в кормовой рацион выпи входят прудовые лягушки (*Rana esculenta*) и их головастики, пиявки (*Glossiphonia complanata*) и крупные личинки водных насекомых, причем пиявок и водных беспозвоночных насиживающая кладку птица нередко ловит, не сходя с гнезда.

В литературе имеются сведения о том, что выпь начинает кормить птенцов не ранее вторых суток их жизни (Gents, 1965). В одном из гнезд, находившихся под наблюдением, старший птенец стал требовать корм у взрослой птицы спустя сутки после вылупления. Вместе с ним были накормлены и два других птенца в возрасте нескольких часов, т. е. уже в первые сутки после вылупления. Взрослая выпь оторвала несколько пиявок, а через некоторое время вьюна длиной около 8—9 см без головы. Ни одному из птенцов заглотить такой крупный корм оказалось не по силам, и они стали выщипывать из него кусочки полупереваренных мышц.

Корм, приносимый к гнезду, нередко не соответствует размерам птенцов. Так, однажды мы были свидетелями сцены, как двухдневный птенец безуспешно пытался заглотить прудовую лягушку, в 1.5 раза превосходившую его по размерам. После многих попыток ему удалось сделать это, но лишь наполовину (рис. 1, вклейка). Взрослая птица вытащила лягушку из клюва птенца и проглотила ее. Спустя примерно полтора часа она вновь оторвала лягушку, но уже в частично переваренном виде, так что птенцу удалось заглотить корм.

Как правило, у принесенной птенцам добычи был отъеден хвост или голова. Лишь раз на краю гнезда с 6 разновозрастными птенцами, обнаруженного нами на оз. Нечерицы, были найдены два совершенно целых свежих окуня длиной около 10 см.

Немного о выпрашивании корма птенцами. Эта поведенческая реакция проявляется уже в первые сутки после вылупления. Голодный птенец издает пищевой сигнал, который сопровождается щипанием клювом клюва взрослой птицы (рис. 2, вклейка). Пищевой сигнал представляет собой тихую булькающую трель. После этого взрослая птица отрывает птенцу корм.

ЛИТЕРАТУРА

- Дегтярев А. Г., Ларионов А. Г. Рыбы в питании водно-болотных птиц Центральной Якутии // Круговорот веществ и энергии в водоемах. Рыбы и рыбные ресурсы.— Лиственичное на Байкале, 1977.— С. 287—289 (Тез. докл. на 4 Всесоюз. лимнологич. совещ.)
- Кошелев А. И. К распространению и экологии большой (*Botaurus stellaris*) и малой (*Ixobrychus minutus*) выпей в Западной Сибири // Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, 1977.— № 31.— С. 280—285.
- Тауриньш Э. Большая выпь // Птицы Латвии. Территориальное размещение и численность.— Рига, 1983.— С. 22—23.
- Туаев Д. Г., Васильев В. И. Питание, пищевые взаимоотношения и хозяйственное значение некоторых птиц отряда голенастых в Азербайджане // Изв. АН СССР, серия биол., 1971.— № 2.— С. 86—93.
- Gents K. Die Grosse Dommel (*Botaurus stellaris*).— Wittenberg Laterstadt, 1965.— 80s.
- Rhoades D. D., Duke G. E. Gastric function in a captive American Bittern.— Auk, 1975.— Vol. 92.— N 4.— P. 786—792.

V. G. Pchelintzev

ON THE FEEDING OF THE BITTERN (*BOTAURUS STELLARIS* L.)

In 1985—1986 on the territory of the Pskov region the observations on the three Bitterns nests were carried out. The waiting for and the catching of prey were found to be the main way of hunting. The bird hunts among the fleetable reed as well as on the bank rather than from water. In the Bitterns feeding were discovered various species of fishes, frogs and invertebrates. It was marked that the nestlings of the Bittern begin to beg food just from the 1-st day after the hatching out. The begging reaction consisting of pinching the bill of adult bird by the bill of nestlings its accompanied by specific feeding signal which is marked for the first time.

УДК: 598.33 591.4

А. М. Соколов

Московский государственный университет, Москва

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА КАЧУРОК
(HYDROBATIDAE, PROCELLARIFORMES, AVES)
В СВЕТЕ ДАННЫХ
ПО МОРФОЛОГИИ РОТОВОГО АППАРАТА

Проведено анатомирование челюстной мускулатуры 10 видов качурок, принадлежащих к 8 родам. На основе синтеза полученных данных и данных экологии и современному распространению делается попытка восстановить филогенез в семействе качурок. Приводится новый взгляд на систематику внутри этого семейства.

В семейство качурок входят мелкие птицы из отряда трубконосых. До настоящего времени отряд трубконосых в значительной степени оставался в тени систематических исследований, хотя в различные годы прошлого и нынешнего века некоторые попытки аргументированно провести ревизию группы производились различными авторами (Forbes, 1882; Ruscraft, 1899; Loomis, 1925; Peters, 1931; Kuroda, 1954). Большинство из них основывалось на исследовании морфологических особенностей, в основном — скелета; другие использовали фактический материал коллекций и свои аналитические способности. Отечественные орнитологи совсем не занимались этой проблемой и в сводках отдавали предпочтение той или иной уже известной системе (Козлова, 1947; Деметьев, 1951; Карташев, 1974). По всей видимости, это объясняется очень бедным представительством этого отряда в пределах границ Советского Союза. Семейству качурок в этих весьма различных системах повезло меньше всего. Мелкие размеры птиц, сложность наблюдения за ними и труднодостижимость мест гнездования определили исключительно скудный материал, доступный только для возможных анатомических исследований, но и в экологии этих птиц. Отсутствие надежных данных об образе жизни, гнездовании, поведении, распространении и, конечно же, анатомическом строении приводило к чрезвычайно разнообразию воззрений как на положение группы качурок внутри отряда так и на соотношение отдельных родов и их положение внутри семейства. Многие авторы (Godman, 1907—1910; Loomis, 1923)

включали качурок в семейство Procellariidae, или даже подсемейство Procellariinae, одно из 3 в единственном семействе Procellariidae отряда трубконосых (Деметьев, 1951). К настоящему времени большинство орнитологов считает качурок отдельным семейством — Hydrobatidae (Peters, 1931; Kuroda, 1954; Palmer, 1962; Карташев, 1974), но систематика на родовом уровне остается по-прежнему путаной: у Дж. Питерса (Peters, 1931) мы находим 8 родов качурок, Н. Курода (Kuroda, 1954) делит семейство только на 3 рода, а Н. Карташев (1974) упоминает о 9 родах. Предположения об эволюционном развитии семейства, взаимоотношениях между родами, путях развития группы, имеющиеся в литературе (Murphy, 1936; Kuroda, 1954; Palmer, 1962), также весьма противоречивы и имеют исключительно мало доказательств. Их обсуждение мы отложим до последующих разделов.

Описанное выше положение с систематикой семейства вряд ли может удовлетворить, поэтому мы решили произвести усиленную ревизию семейства, основываясь на данных по внешней и внутренней морфологии ротового аппарата качурок. Ротовому аппарату птиц в эволюции принадлежит важнейшая роль, так как он напрямую связан с приспособлением птиц к питанию, а, следовательно, к решению важных для них энергетических проблем, поэтому при дивергенции внутри группы птиц адаптации ротового аппарата должны возникать особенно часто. Вследствие этого они могут служить хорошей моделью для прослеживания путей филогенеза. Эффективность использования метода функциональной и экологической морфологии [эколого-морфологического метода (Юдин, 1970)] для выяснения родства между группами птиц была убедительно показана отечественными морфологами (Юдин, 1965; Корзун, 1981; Держинский, 1982). К настоящему моменту накопился некоторый материал и по экологии отдельных видов качурок, их распространению, что дало полезный материал для экологического сравнения отдельных родов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проанатомирована челюстная и подъязычная мускулатура 10 видов качурок, принадлежащих к 8 родам:

<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	ЗИН АН СССР
<i>O. monorhis</i>	ЗИН АН СССР
<i>O. furcata</i>	ЗИН АН СССР
<i>Halocypena microsoma</i>	Нац. музей естеств. истории, США
<i>Hydrobates pelagicus</i>	ЗИН АН СССР
<i>Oceanites oceanicus</i>	ЗИН АН СССР
<i>Fregetta grallaria</i>	МГУ
<i>Nesofregetta fuliginosa</i>	Нац. музей естеств. истории, США
<i>Garrodia nereis</i>	ЗИН АН СССР
<i>Pelagodroma marina</i>	Британский музей естеств. истории

Анатомирование производилось под бинокулярным микроскопом МБС-9 путем последовательного выщипывания мускульных волокон до границ разделения между мышцами или их порциями. Каждая стадия препаровки зарисовывалась.

Названия мышц, их порций и апоневрозов давались согласно номенклатуре разработанной Ф. Я. Дзержинским и Е. Г. Потаповой (1974).

Кроме того, мы проводили наблюдения в естественных условиях над полетом качурок следующих родов:

1. *Oceanodroma* — 1986, о. Шикотан, на гнездовье
 2. *Oceanites*
 3. *Fregetta*
 4. *Garrodia*
- 1988, Юго-Западная Атлантика, кормежка в открытом океане (с борта судна)

Автор выражает глубокую благодарность доктору Алану Ноксу, Британскому музею естественной истории, Тринг, Англия; докторам С. Ольсену и Ч. Россу, Национальному музею естественной истории, Вашингтон, США за предоставленный спиртовой материал, а также доктору биологических наук Л. О. Белопольскому за подаренный материал для Московского университета. Автор также благодарит доктора биологических наук Е. Н. Курочкина за помощь в организации полевых работ в Юго-Западной Атлантике и своего научного руководителя, кандидата биологических наук Ф. Я. Дзержинского за помощь в работе над рукописью.

ПОЛЕТ КАЧУРОК

Помимо ротового аппарата, адаптивно важным механическим узлом для птиц открытых пространств можно считать летательный аппарат. Мы не проводили анатомического исследования строения крыла, но мы имеем опыт наблюдения полета в естественных условиях для 4 родов качурок, а потому считаем необходимым привести описание возможных способов полета качурок (используя также описания в литературе), так как они связаны с добычей корма.

Род *Oceanodroma*

Легкий «беззаботный» полет по прямой или с частыми неожиданными изменениями курса. Смесь парения, скольжения и взмахивания крыльями, подобно крачкам, с характерными глубокими взмахами. У разных видов частота и глубина взмахов отличается. Во время скольжения крылья находятся в горизонтальном положении, кончики слегка загнуты вниз. По общему облику во время полета напоминают глупыша — округлая голова с короткой шеей и каплевидное туловище. Представители этого рода не бегают по воде, как океанники (рода *Oceanites*). Хорошо плавают, часто опуская голову в воду в поисках пищи (Козлова, 1947; Palmer, 1962; наши данные).

Род *Halocyptena*

Быстрый полет низко над водой (Palmer, 1962).

Род *Hydrobates*

Полет птиц этого рода характеризуется частыми ударами крыльев и изменчивостью в направлении. В бурную погоду чаще всего летают наперерез волнам, над самой водой, причем опускаются

ются в промежуток между волнами, совершая таким образом постоянные движения вверх-вниз. Остановившись на мгновение, чтобы схватить пищу, птица нередко высоко поднимает вверх оба крыла и вытягивает лапки, которыми касается воды (Козлова, 1947). Полет сходен с таковым у рода *Oceanites*. Для рода *Hydrobates* характерно бегание по воде («pattering»), но очень кратковременное (Bagenal, 1951).

Род *Oceanites*

Прыгающий или танцующий полет над поверхностью воды, клюв опущен вниз. Очень сходен с полетом городской ласточки. Наиболее характерны короткие перебежки, чередующиеся с короткими перелетами. При обилии корма и сильном ветре довольно долго может бегать по воде, склевывая корм, изредка взмахивая крыльями, а в основном держа их в поднятом положении и прямо на ветер. Иногда поднимается высоко в воздух (Palmer, 1962; наши наблюдения). Ноги использует одновременно для серии быстрых прыжков, крылья держит расправленными (Bagenal, 1951).

Род *Fregetta*

Трепещущий полет над водой, похожий на полет бабочки. Иногда летают, быстро меняя направление вверх-вниз и из стороны в сторону и в нижней части траектории могут касаться крылом воды. Во время таких быстрых «скачков» тормозят полет, выставляя ногу и паруся ею в воздухе, а иногда и табаня ею в воде, как веслом. В это же время схватывают корм (Palmer, 1962; наши наблюдения).

Род *Nesofregetta*

Описание полета отсутствует. Можно предположить сходство с предыдущим родом.

Род *Garrodia*

Мы не нашли в литературе данных по полету представителей этого рода. Несколько птиц, которых мы наблюдали в Юго-Западной Атлантике, вероятнее всего относятся к этому роду, по полету были наиболее сходны с родом *Pelagodroma*. Скоростной полет с маятникообразными движениями и резкими сменами направления похож на полет летучих мышей над водой. Кормятся на лету, выхватывая пищу из воды.

Род *Pelagodroma*

Обладает характерным полетом. Качурка постоянно «танцует» слева направо и наоборот, как подвешенный на нитке маятник с интервалами около 2 с и прыгает частыми скачками на своих длинных ногах через гребни волн. Может также скользить на своей летучая рыба над поверхностью воды. Во время прыжков качурка парусит попеременно расправленными перепонками между пальцами, одновременно держа неподвижно распростертые крылья (Palmer, 1962; Bailey, 1966).

ПИТАНИЕ КАЧУРОК

Род *Oceanodroma*

В рацион входят рыба, моллюски, ракообразные, масляные капельки и кухонные отбросы судов, а также фрагменты водорослей. Кроме того, птицы следуют за китами и собирают их остатки кормежки. В желудках качурок отмечены части головоногих моллюсков, эвфаузиид. В желудках *O. leucorhoa*, пойманной около берегов Финляндии, найдены остатки рыб (причем рыбы достигают 40 мм длины), веслоногих и равноногих ракообразных икра рыб, но в основном филлозома (личинки) лангуст. Представители этого рода кормятся в основном ночью, что характерно для всего семейства (Gordon, 1955; Palmer, 1962).

Род *Halocryptena*

В питании решительно преобладают филлозома лангуст (род *Panulirus*: Palmer, 1962).

Род *Hydrobates*

Кормят птенцов полупереваренной серой массой, состоящей из широкого набора мелких, плавающих на поверхности морских животных. Питаются отбросами с кораблей. Около берегов Англи большую долю в корме в июле—октябре составляет рыба до 5 см длиной (Davis, 1957).

Род *Oceanites*

В желудках обнаружены эвфаузииды, отолиты мелких рыб, остатки кальмаров, камешки, куски водорослей; птицы питаются также жировыми каплями (Gordon, 1955; Palmer, 1962).

Род *Fregetta*

Среди других остатков в желудках птиц найдены части головоногих моллюсков (Palmer, 1962).

Род *Nesofregetta*, род *Garrodia*

Данные по питанию отсутствуют.

Род *Pelagodroma*

В желудках в основном отмечаются мелкие эвфаузииды, остатки веслоногих рачков, а во время насиживания — камешки или клювы мелких кальмаров (Palmer, 1962).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАЧУРОК

Род *Oceanodroma*

Распространение охватывает обширные пространства в северном полушарии, в Тихом океане, от Беренгова моря по 35° с. ш. к югу по Курильским, Алеутским островам, Аляске и южнее по прибрежным островам Северной Америки и Евразии, Японские острова, Галапагосы, Гавайи, далее воды перуанского побережья Южной Америки к югу от экватора и даже побережья Чили (*O. hornbyi*). Также гнездятся и встречаются в обеих сторонах Северной Атлантики и на северо-атлантических островах Асунсьон и Св. Елены (Tuck, 1980).

Род *Halocryptena*

Встречаются вдоль тихоокеанского побережья Америки от нижней Калифорнии до экватора. Гнездятся на о. Сан-Бенито (Tuck, 1980).

Род *Hydrobates*

Распространены в восточной части северной и южной Атлантики, а также в Средиземном море. Кочуют к югу, достигая западного побережья Южной Африки. Гнездятся на Британских, Канарских островах, островах Средиземного моря (Tuck, 1980).

Род *Oceanites*

В ареал входит тихоокеанское побережье Южной Америки от Галапагосских островов к югу, субантарктические острова Южные Шетландские, Оркнейские, Сандвичевы, Фолклендские, Ю. Георгия, о. Кергелен и антарктическое побережье. Кочуют в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах к северу вплоть до 35° с. ш. (Tuck, 1980; Lee, 1984).

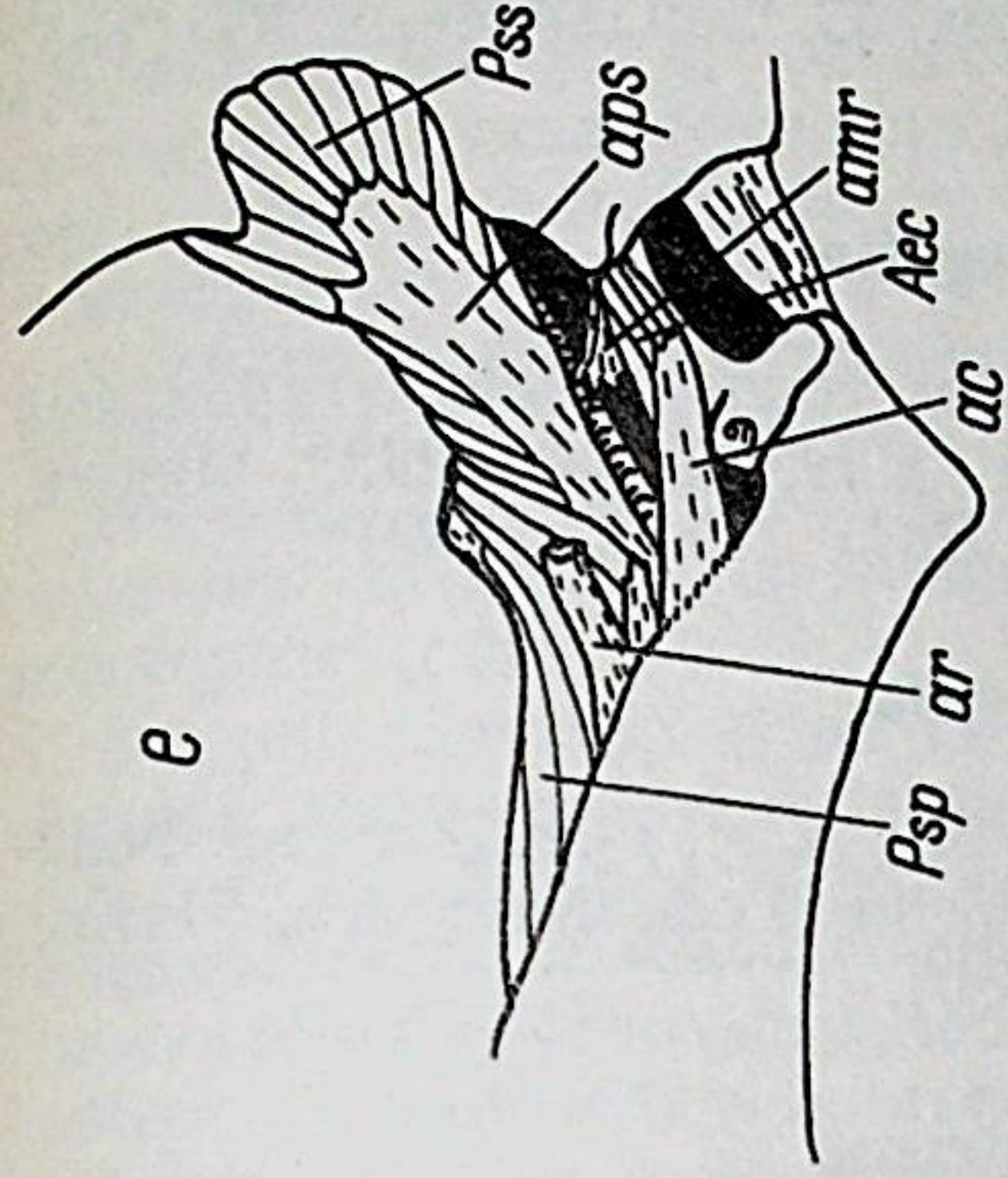
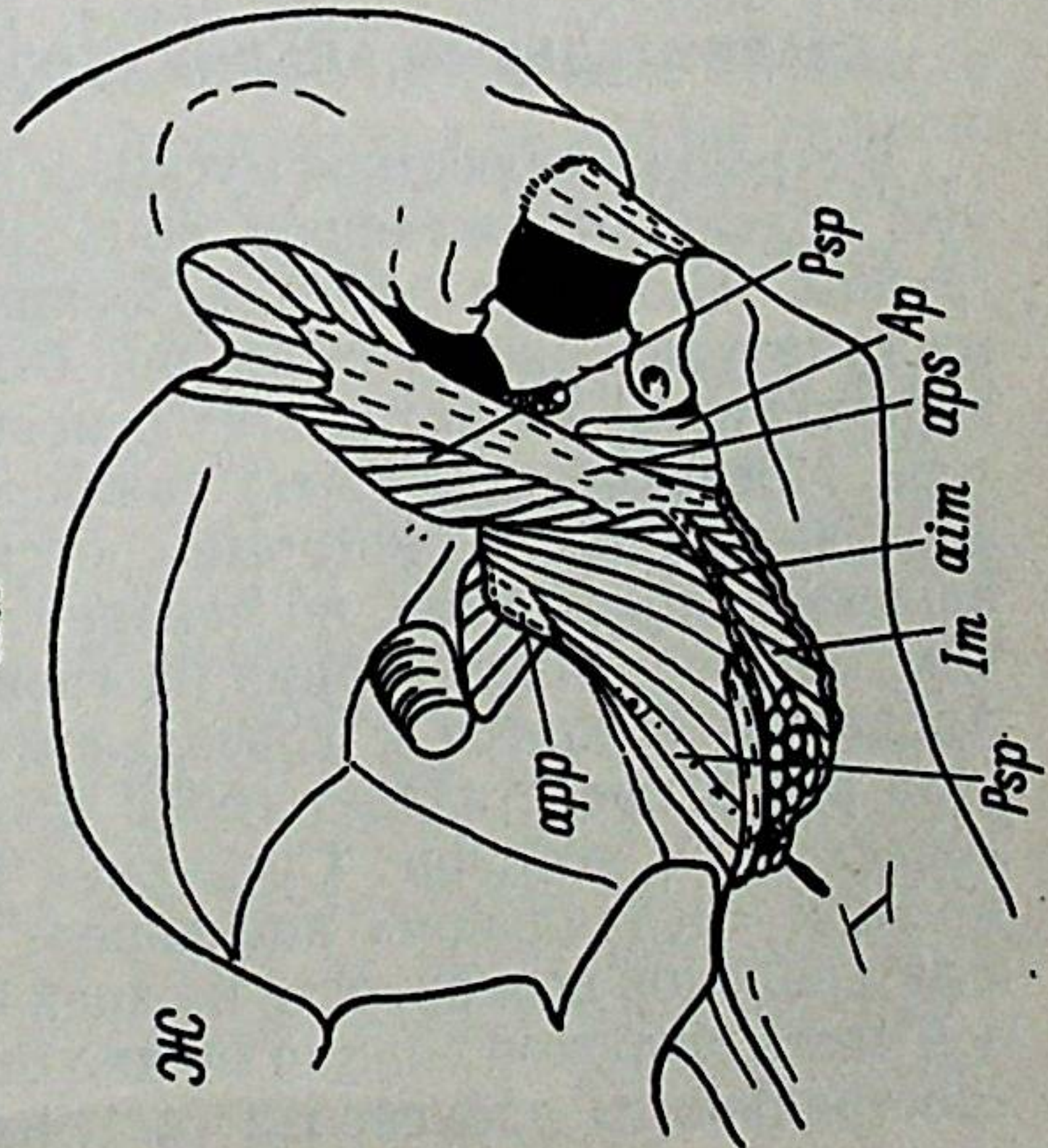
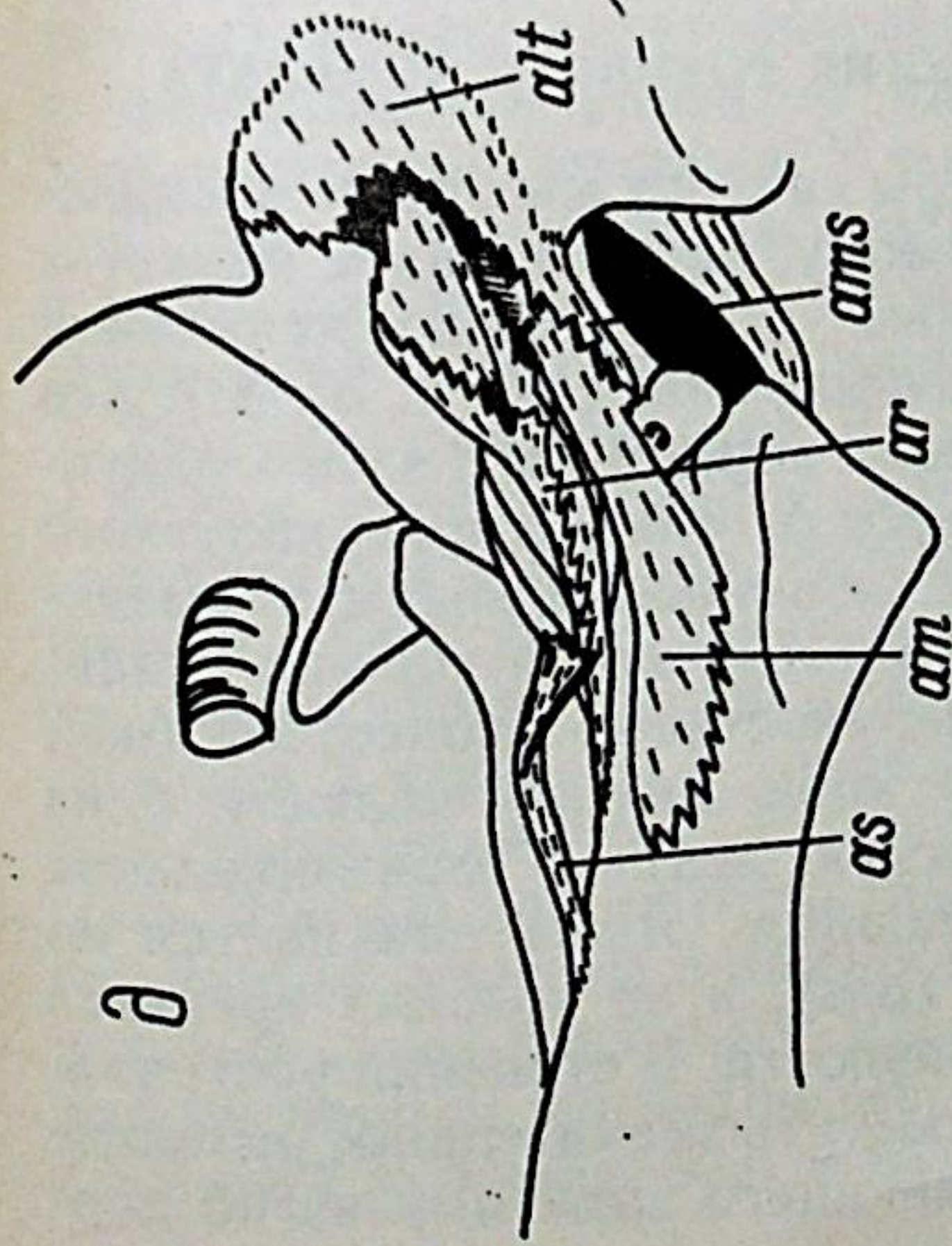
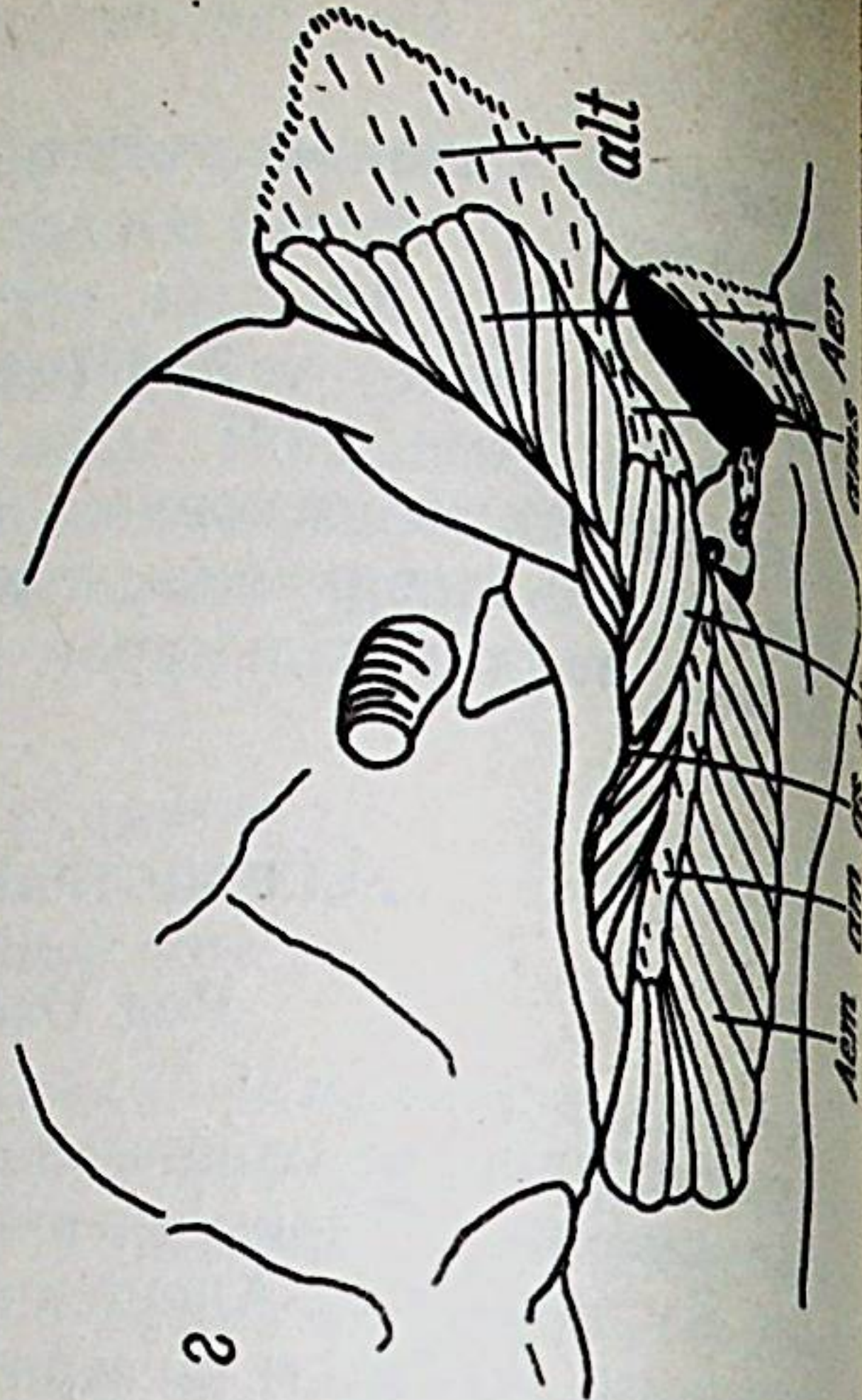
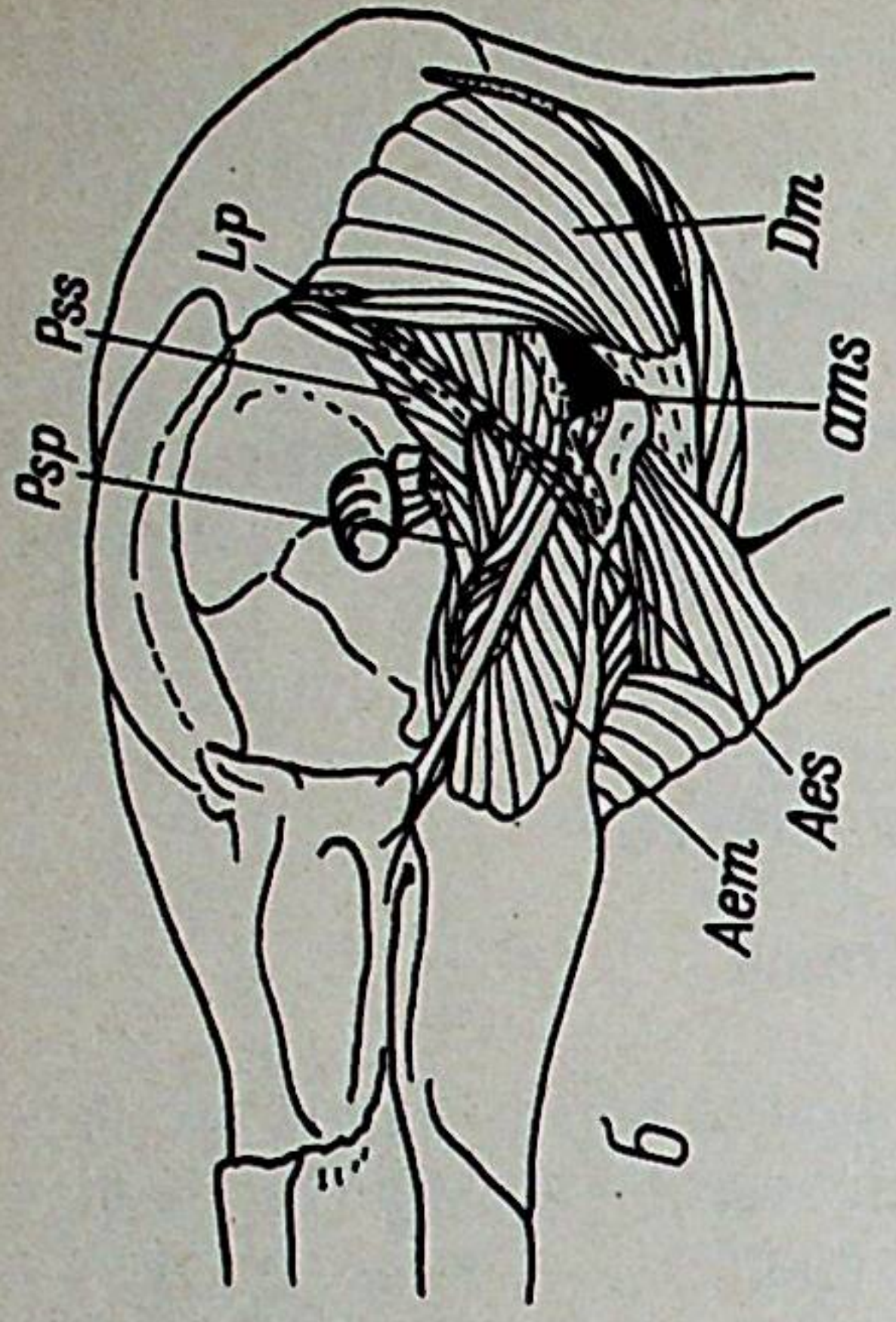
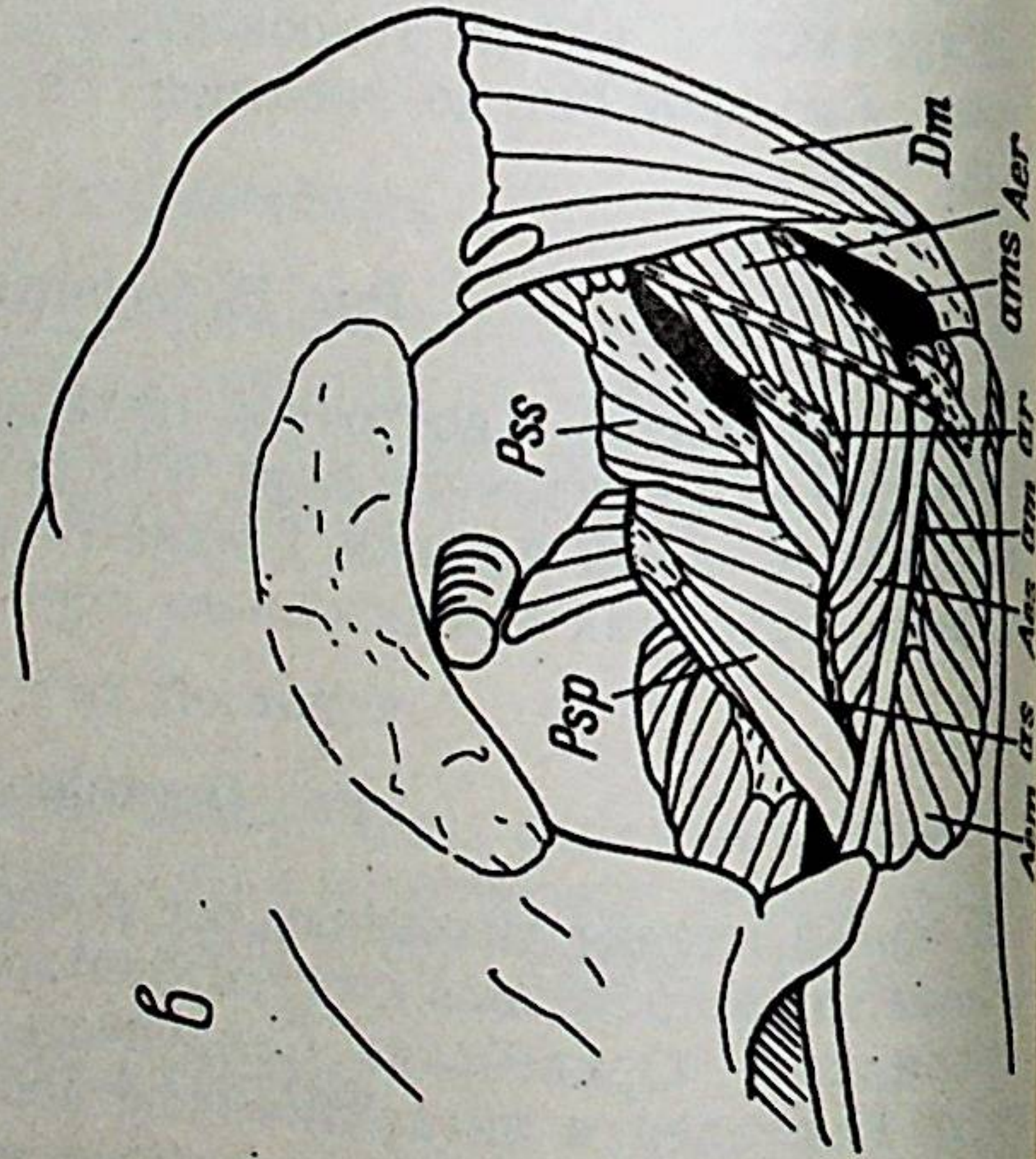
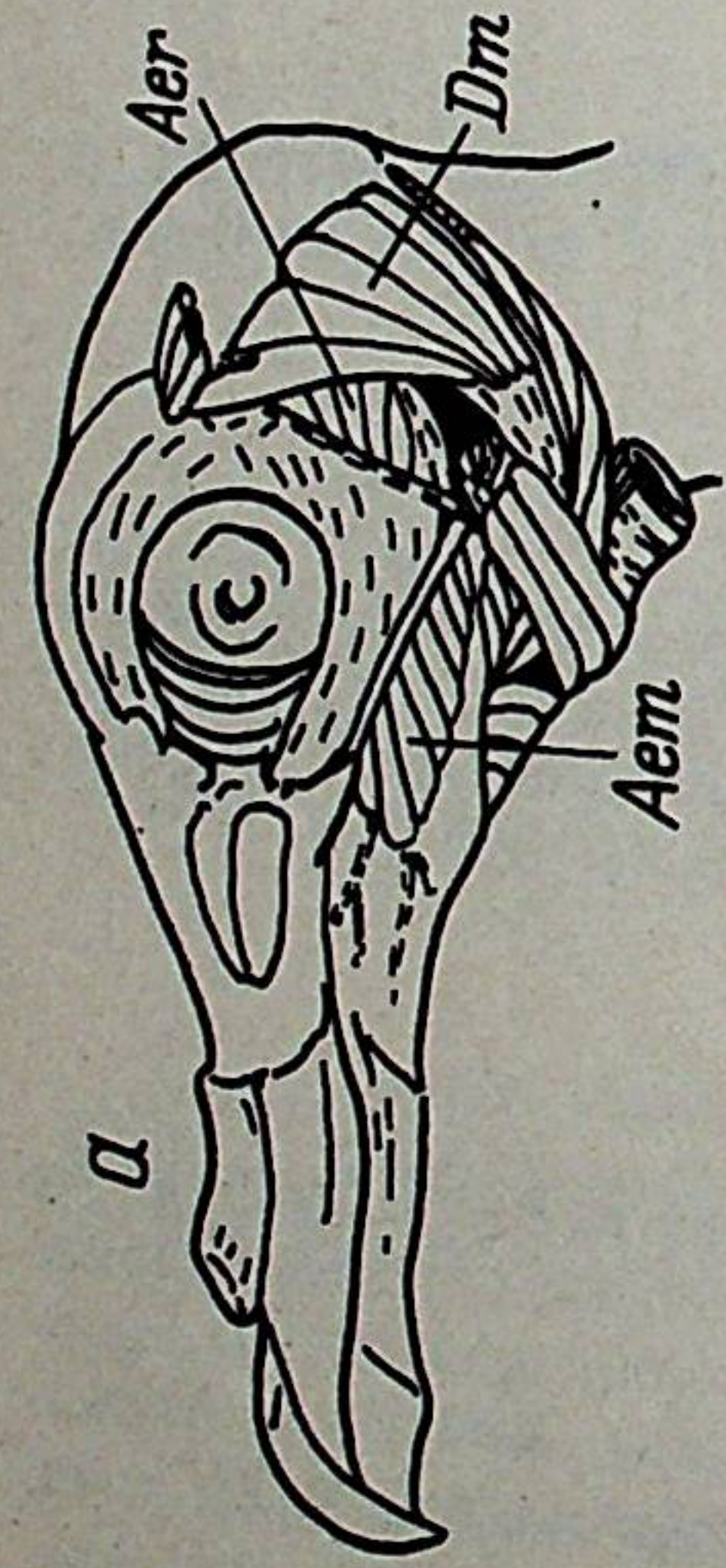


Рис. 1. Строение челюстной мускулатуры *Oseanodroma tonogrhis*:

а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — общий вид наружного аддуктора, д — апоневротический каркас наружного аддуктора, е — строение каудальной части глубокой порции наружного аддуктора, ж — строение поверхностного ложновисочного мускула, Аес — каудальная часть глубокой порции наружного аддуктора, Аем — средняя порция, Аер — ростральная часть глубокой порции, Аес — поверхностная порция, ас — «каудальный» апоневроз, алт — «интрамандибулярный» апоневроз, алт — «латеральный височный» апоневроз, алт — «медальный» апоневроз, амг — «медноростральный» апоневроз, аms — «медноповерхностный» апоневроз, ар — задний аддуктор, арр — «глубокий ложновисочный» апоневроз, арс — «поверхностный ложновисочный» апоневроз, ар — «ростральный» апоневроз, Дт — депрессор нижней челюсти, Им — интрамандибулярная порция, Лр — «ростральный» апоневроз, Псп — глубокий ложновисочный мускул, Псс — поверхностный ложновисочный мускул

Род *Fregatta*

Род распространен циркумполярно от субантарктической части Южного океана вплоть до экватора. Птицы гнездятся на островах Тристан да Кунья, Гоф, Лорд-Хау, австралийских островов Южных Шетландских, Ю. Оркнейских, Ю. Сандвичевых, Ю. Гебридских, Крозе, Кергелен (Tuck, 1980).

Род *Nesofregatta*

В районы распространения входят тропический центральный и западный Тихий океан. Гнездится на Новых Гебридах, Фиджийских, Маркизских островах, о. Феникс и Лайн (Tuck, 1980).

Род *Garrodia*

Встречается в Южном океане до 35° ю. ш. Гнездится на Фолклендских островах, о. Южная Георгия, Гоф, Кергелен, Чатам, Антиподов и Оклендских (Tuck, 1980).

Род *Pelagodroma*

Ареал охватывает Северную и Южную Атлантику, юго-западную часть Тихого океана, тропические области Тихого и Индийского океанов. Зимой на кочевках птицы достигают Аравийского моря. Гнездятся на о. Тенериффа, мысе Кап Верде, островах Тристан да Кунья, Гоф и на юго-западном и южном побережьях Австралии, Новой Зеландии, островах Чатам, Кермадек и Окленд (Tuck, 1980).

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ РОТОВОГО АППАРАТА

В строении челюстной мускулатуры качурок мы нашли прекрасную модель, отражающую, по-видимому, эволюционное развитие группы. Наиболее генерализованным по строению челюстной мускулатуры можно считать род *Oceanodroma* (рис. 1, а—ж). Его характеризует развитие всех основных порций наружного аддуктора. Поверхностная (*Aes*) начинается от «медио-поверхностного апоневроза» (*ams*), который сросся медиальным краем с «медиальным» апоневрозом, но вполне самостоятелен и хорошо различим. Заканчивается порция на «поверхностном» апоневрозе (*as*). Апоневроз крепится к дорзальному краю нижней челюсти близ угла рта и представляет собой плоскую ленту с горизонтальной лопастью на вершине. Срединная порция (*Aem*) начинается на мощном «медиальном» апоневрозе (*am*), и ее волокна крепятся к латеральной поверхности нижней челюсти. В строении роstralной части глубокой порции можно отметить значительное развитие «роstralного» апоневроза (*ar*), имеющего заметный изгиб дор-

зального края в латеральном направлении и развитый на латеральной поверхности плоскости гребень, начинающийся в месте расширения апоневроза в районе височной впадины. Волокна к *ar* собираются от стенок височной впадины у «латерального височного» апоневроза (*alt*), который сросся с «медио-поверхностным» (*ams*). Последние две порции обеспечивают максимальную мышечную массу, а, следовательно, в мощность наружного аддуктора. Каудальная часть глубокой порции наружного аддуктора у рода *Oceanodroma* устроена просто. Волокна начинаются от внутренней поверхности скулового отростка чешуйчатой кости и «медиорострального» апоневроза, который очень прост и представляет собой расширяющуюся плоскую сухожильную пластинку с точечным местом крепления на внутреннем дорзальном крае скулового отростка. Оканчиваются волокна на «каудальном» апоневрозе (*ac*).

Задний аддуктор (*Ap*) сходен у всех качурок. Он не имеет никаких апоневрозов, по-видимому, вследствие мелких размеров самих птиц. У представителей рода *Oceanodroma* в строении поверхностного ложновисочного мускула есть характерная для большинства трубконосых черта — развита интрамандибулярная порция. К особенностям этого рода можно отнести и развитие необычно широкого веерообразного депрессора нижней челюсти (*Dm*), передние волокна которого начинаются фактически из глазницы, т. е. впереди от заглазничного отростка.

Анатомирование 3 видов из рода *Oceanodroma* (рис. 2, а—б) показало, что внутри рода морфология челюстных мышц весьма однообразна, а поэтому не может быть использована для систематики на видовом уровне. К особенностям семейства качурок необходимо отнести отсутствие у поверхностного ложновисочного мускула скрытой головки (*caput absconditum*), которая есть у всех остальных представителей отряда. Еще один важный момент в эволюционном развитии качурок — это положение глубокого ложновисочного мускула. У рода *Oceanodroma* он вполне типично для птиц начинается на глазничном отростке квадратной кости с помощью небольшого апоневроза (*app*) и заканчивается на внутренней поверхности нижней челюсти.

Род *Haloccyptena* (рис. 3, а—е) по строению челюстных мышц в целом очень сходен с предыдущим родом. Для наружного аддуктора характерно развитие всех порций. Поверхностная порция (*Aes*) имеет хорошо выраженный «медиоповерхностный» апоневроз (*ams*), сросшийся с «медиальным» апоневрозом (*am*), сходным в строении с таковым у *Oceanodroma*. Строение «роstralного» апоневроза (*ar*) значительно проще, чем у предыдущего рода. Небольшой гребень имеется на латеральной поверхности вершинной лопасти апоневроза в ее вентральной части. Поверхностный ложновисочный мускул (*Pss*) не имеет интрамандибулярной порции, по-видимому, вследствие мелких размеров птицы. Глубокий ложновисочный мускул (*Psp*) так же, как и у *Oceano-*

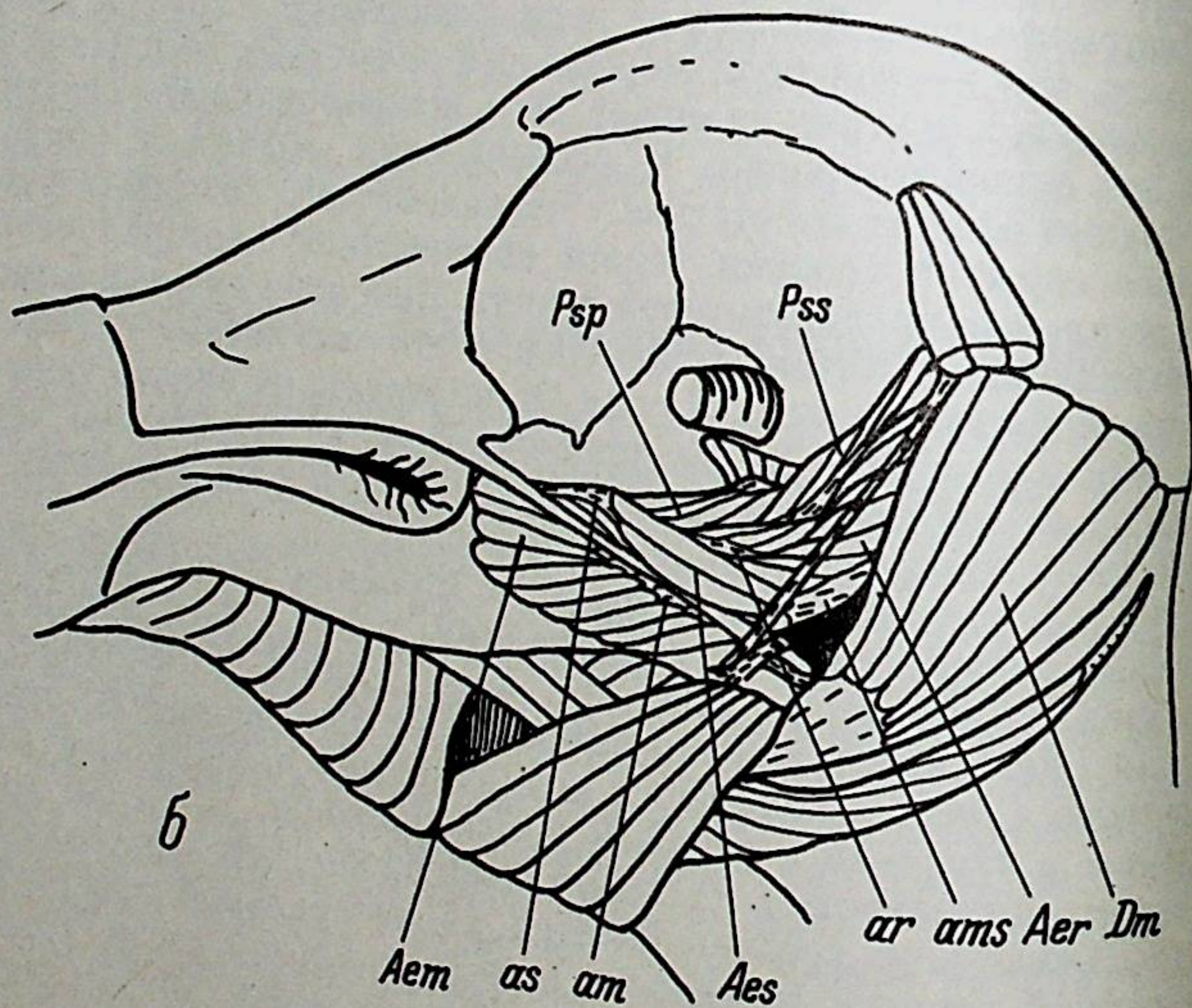
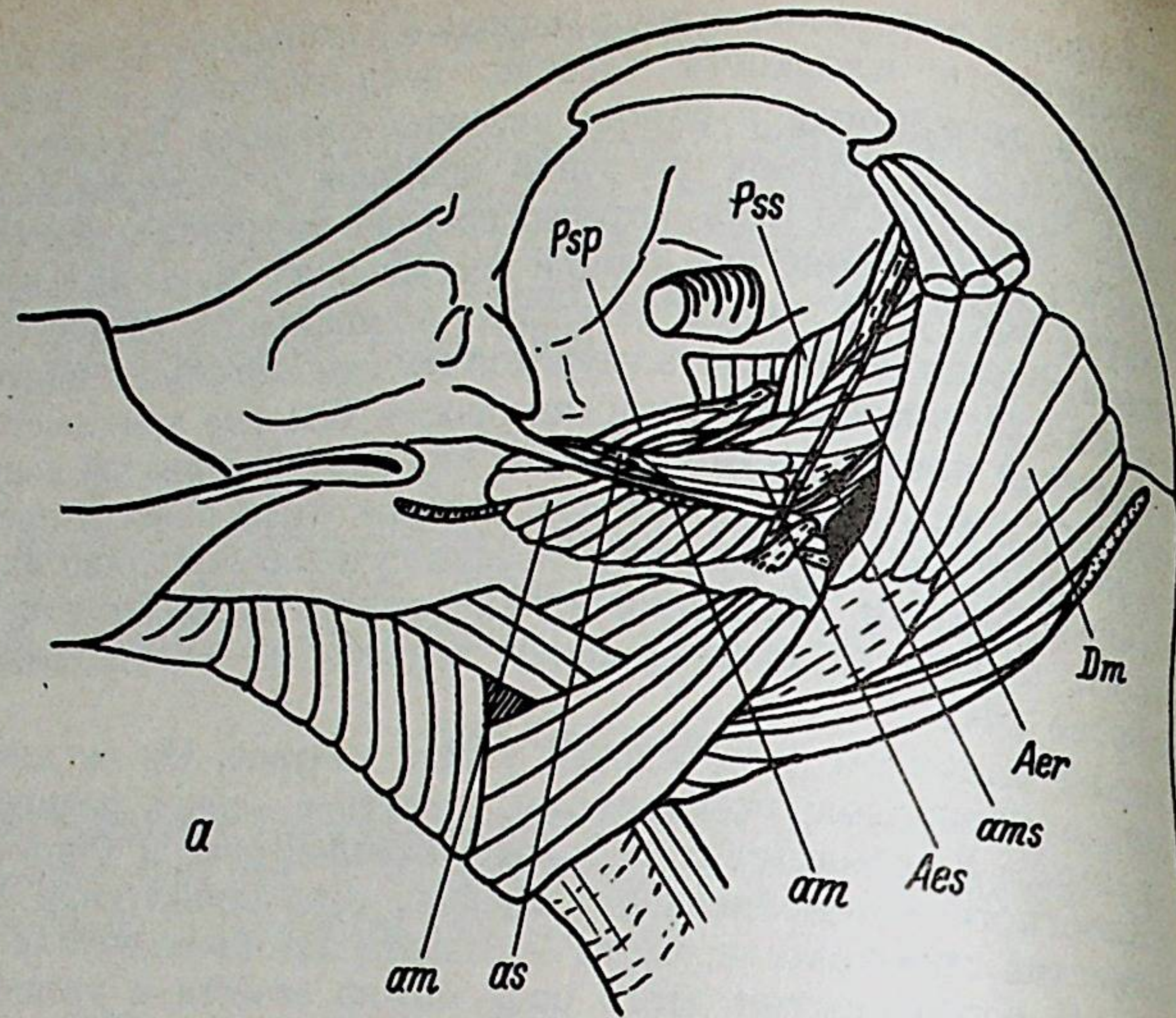


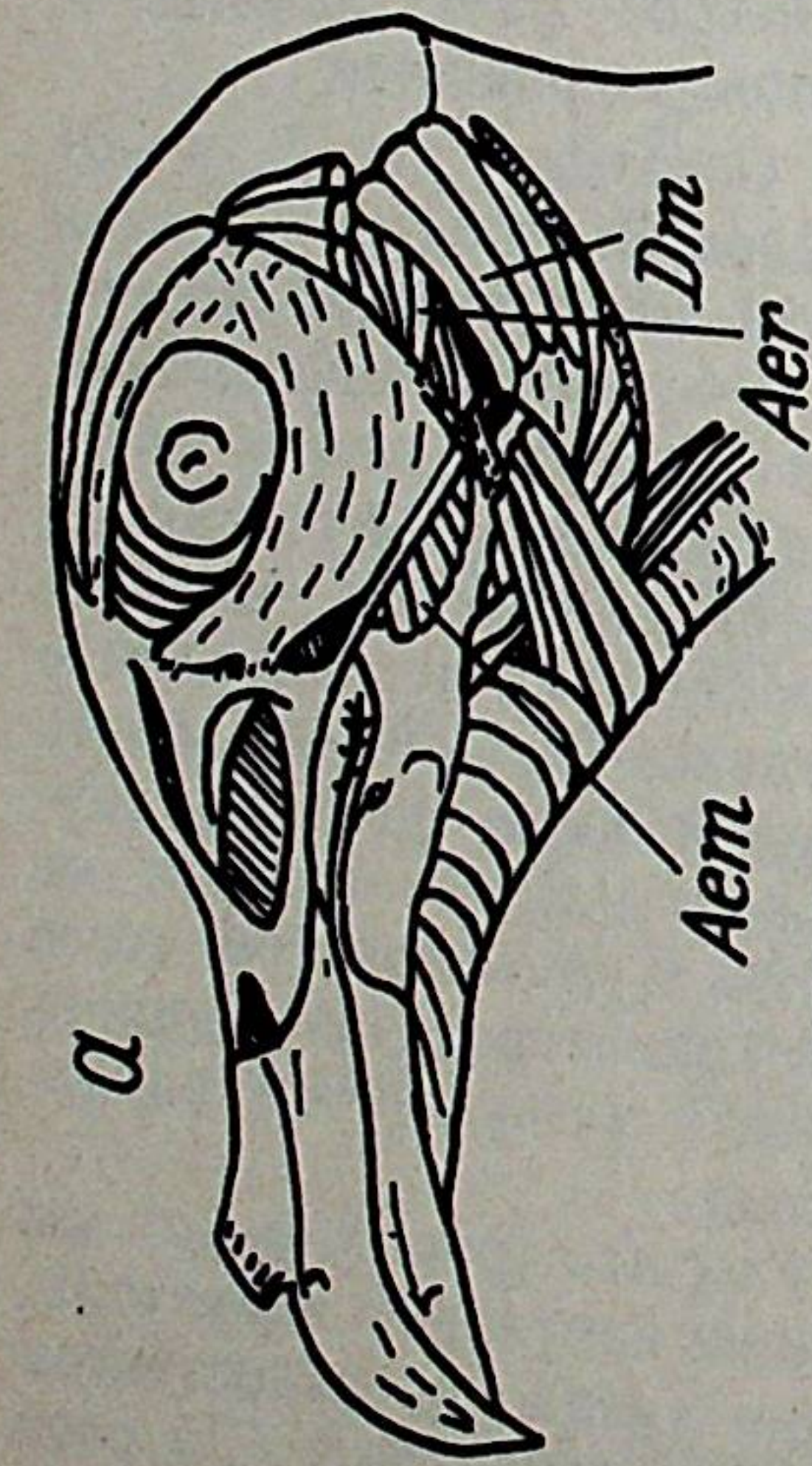
Рис. 2. Общий вид челюстной мускулатуры:
 а — *Oceanodroma leucorhoa*, б — *Oceanodroma furcata*
 Обозначения как на рис. 1

droma, оканчивается на медиальной поверхности нижней челюсти, не выходя на ее латеральную сторону. У рода *Haloccyptena*, как и у всех описанных ниже родов, депрессор нижней челюсти (*Dm*) в своем начале отодвинут назад, так что после удаления кожи между ним и заглазничной связкой (*Lp*) видна роstralная часть глубокой порции наружного аддуктора (*Aer*).

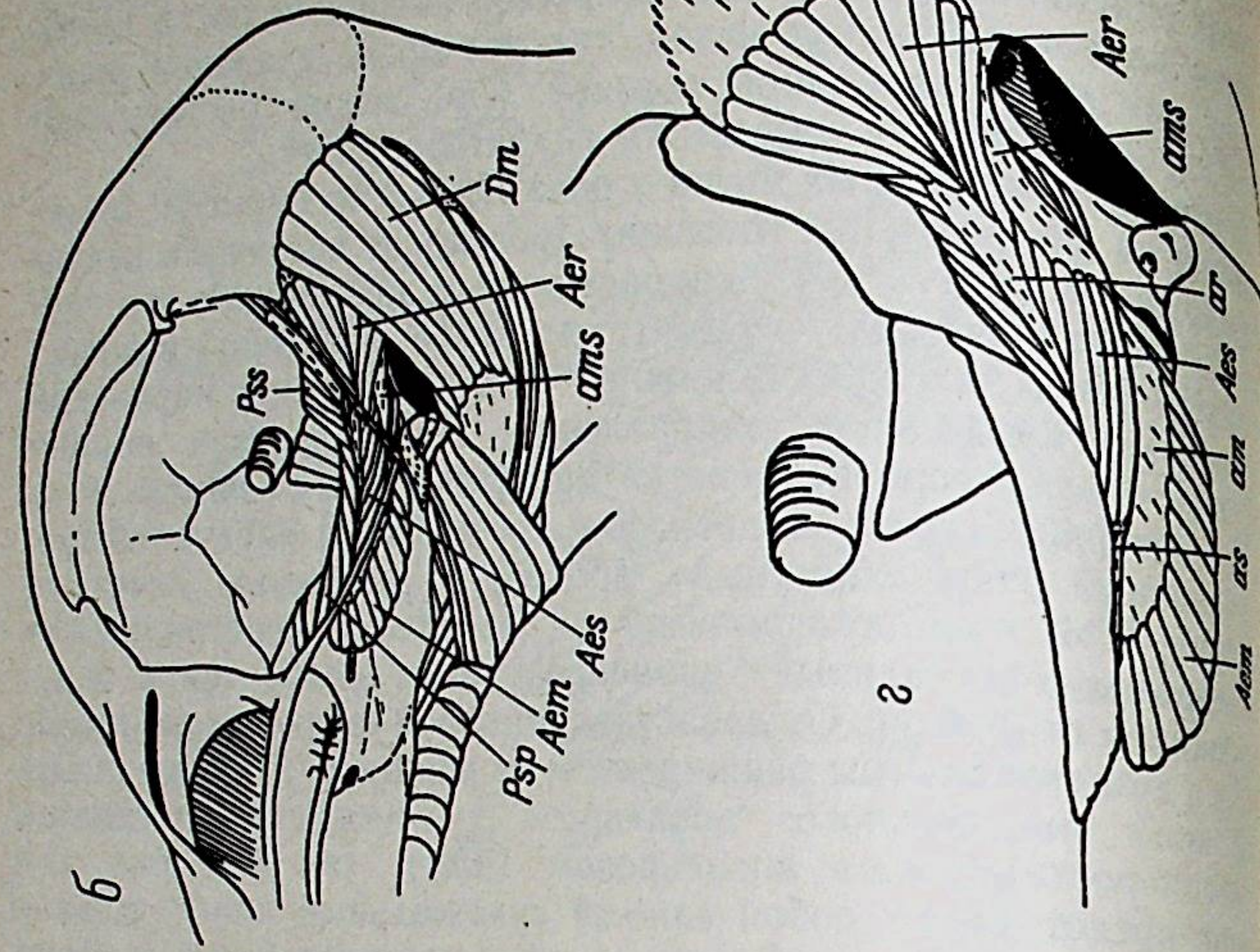
В строении челюстных мышц у рода *Hydrobates* (рис. 4, а—е) появляются значительные отличия. Происходит частичная редукция наружного аддуктора с одновременным замещением его глубоким ложновисочным мускулом (*Psp*), который частично выходит на латеральную поверхность нижней челюсти, оттесняя наружный аддуктор в каудальном направлении. Поверхностная порция наружного аддуктора начинается достаточно четко различным «медиоповерхностным» апоневрозом, сросшимся с «медиальным», но конечный «поверхностный» апоневроз полностью исчезает. Волокна этой порции оканчиваются на стебле «роstralного» апоневроза. «Медиальный» апоневроз также находится в редуцированном состоянии. Он представляет собой узкую сухожильную ленту с незначительным расширением на вершине. Дорсомедиальный край «медиального» апоневроза у основания срастается с «медiorоstralным» апоневрозом (*amr*), так что *ams*, *am* и *amr* представляют собой единый сухожильный пласт, плавно переходя друг в друга. «Роstralный» апоневроз узкий и имеет ослабленный гребень в основании вершинной лопасти. «Каудальный» апоневроз (*ac*) имеет типичную форму. У поверхностного ложновисочного мускула редуцирована мускульная часть интрамандибулярной порции (*Im*), но апоневроз (*aim*) заметен и свидетельствует о том, что остаток порции сохраняется.

В строении челюстных мышц рода *Oceanites* (рис. 5, а—д) проявляется значительное сходство с родом *Hydrobates*. Отличия можно найти только в степени редукции поверхностной порции наружного аддуктора (*Aes*), которая здесь зашла еще дальше. Начальной «медиоповерхностный» апоневроз (*ams*) уже не имеет четкого самостоятельного начала, а представляет собой отогнутый вентролатеральный край «медиального» апоневроза (*am*). В строении роstralной части глубокой порции намечается усиление мышечной массы в районе височной впадины. Вершинная лопасть «роstralного» апоневроза практически не имеет гребня. Редуцированный остаток его в виде бахромы волокон отходит от латеральной стороны основания лопасти. К особенностям этого рода можно отнести небольшой конечный апоневроз (*api*) заднего аддуктора (*Ap*). Глубокий ложновисочный мускул (*Psp*) расположен так же, как и у предыдущего рода.

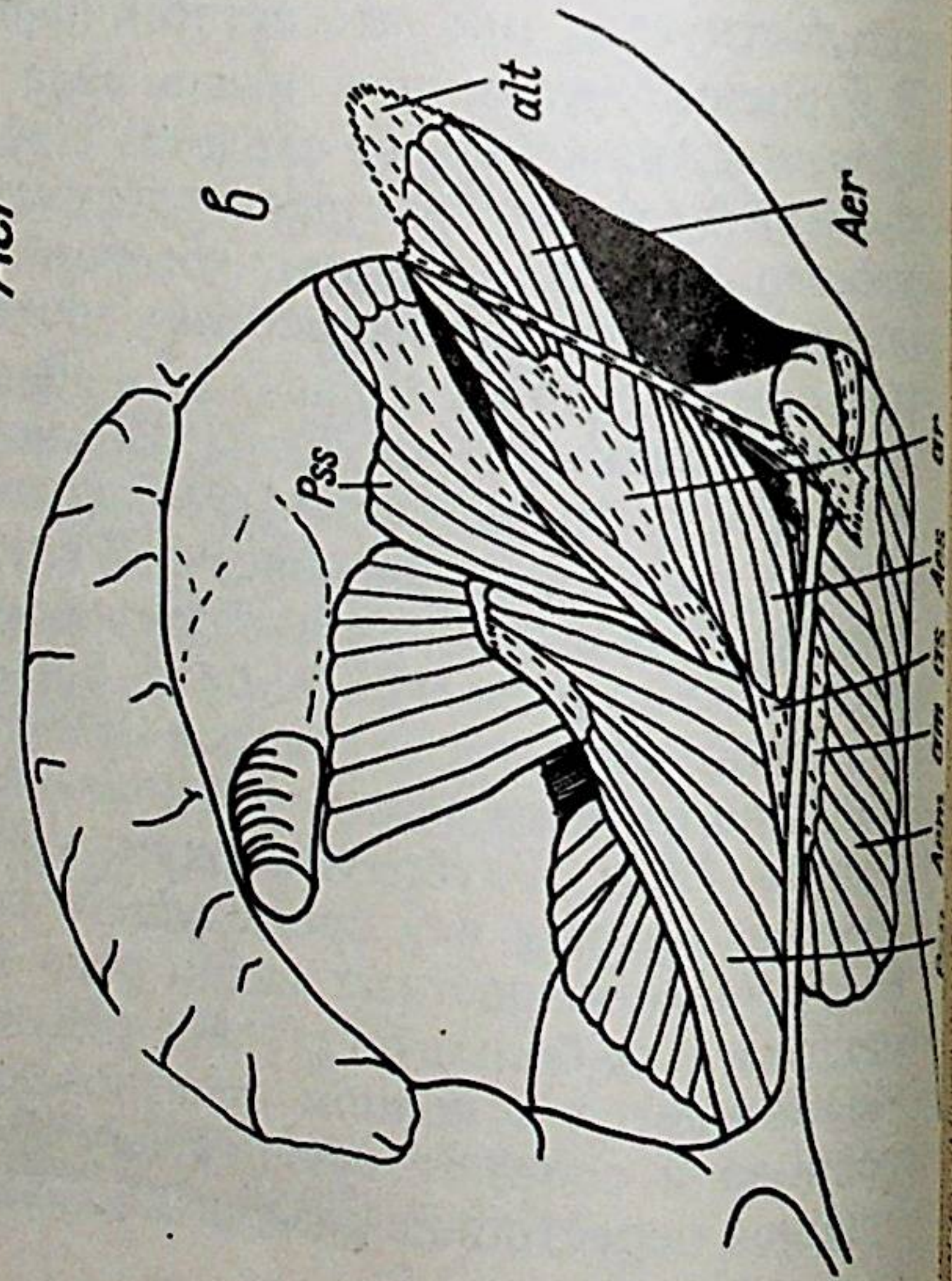
В строении челюстных мышц рода *Fregetta* (рис. 6, а—д) мы наблюдаем еще большую степень редукции наружного аддуктора. Это выражается в полном исчезновении «медиоповерхностного» апоневроза и соответствующей ему мускульной порции. За счет внутренней перестройки совершенно изменено положение комплек-



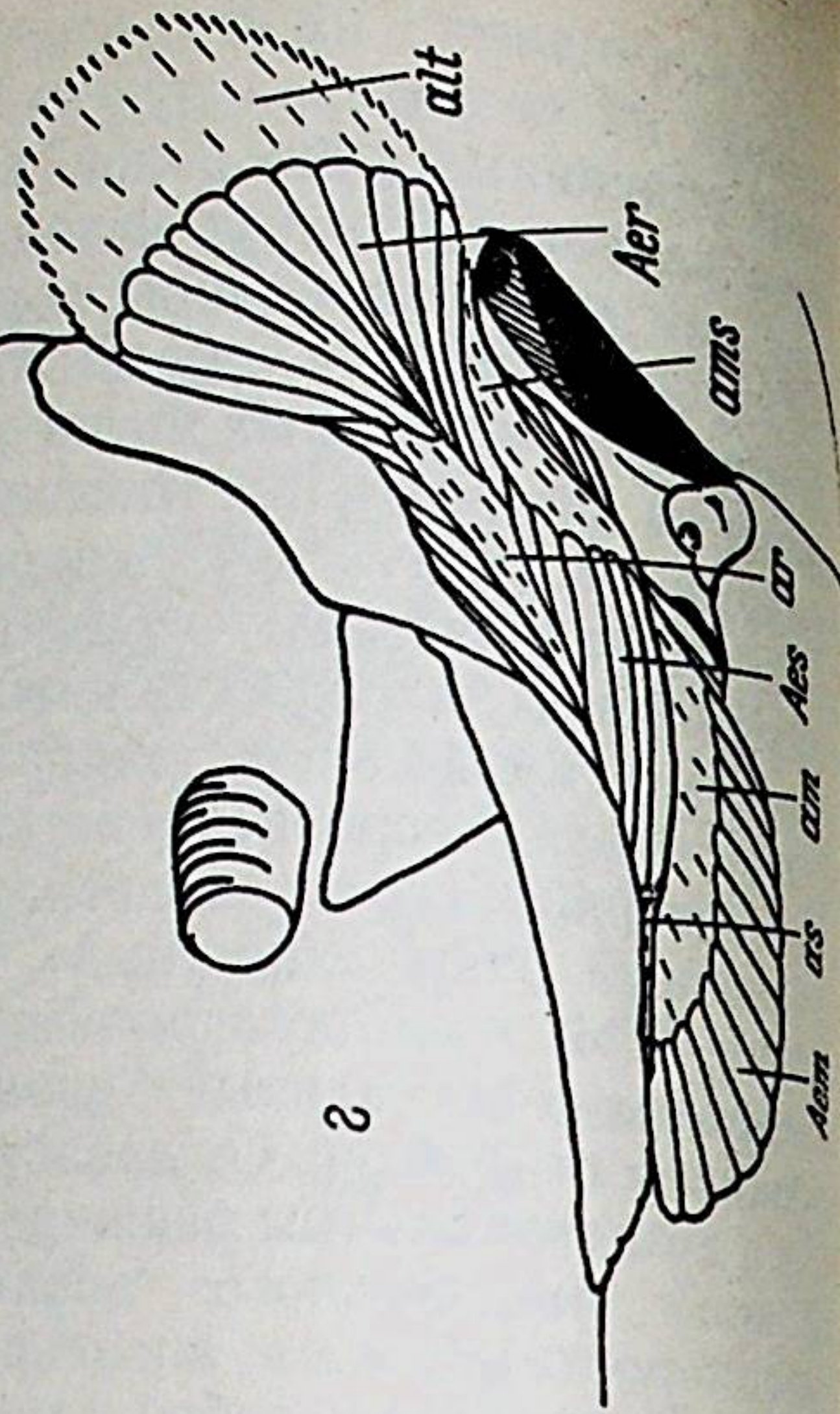
а



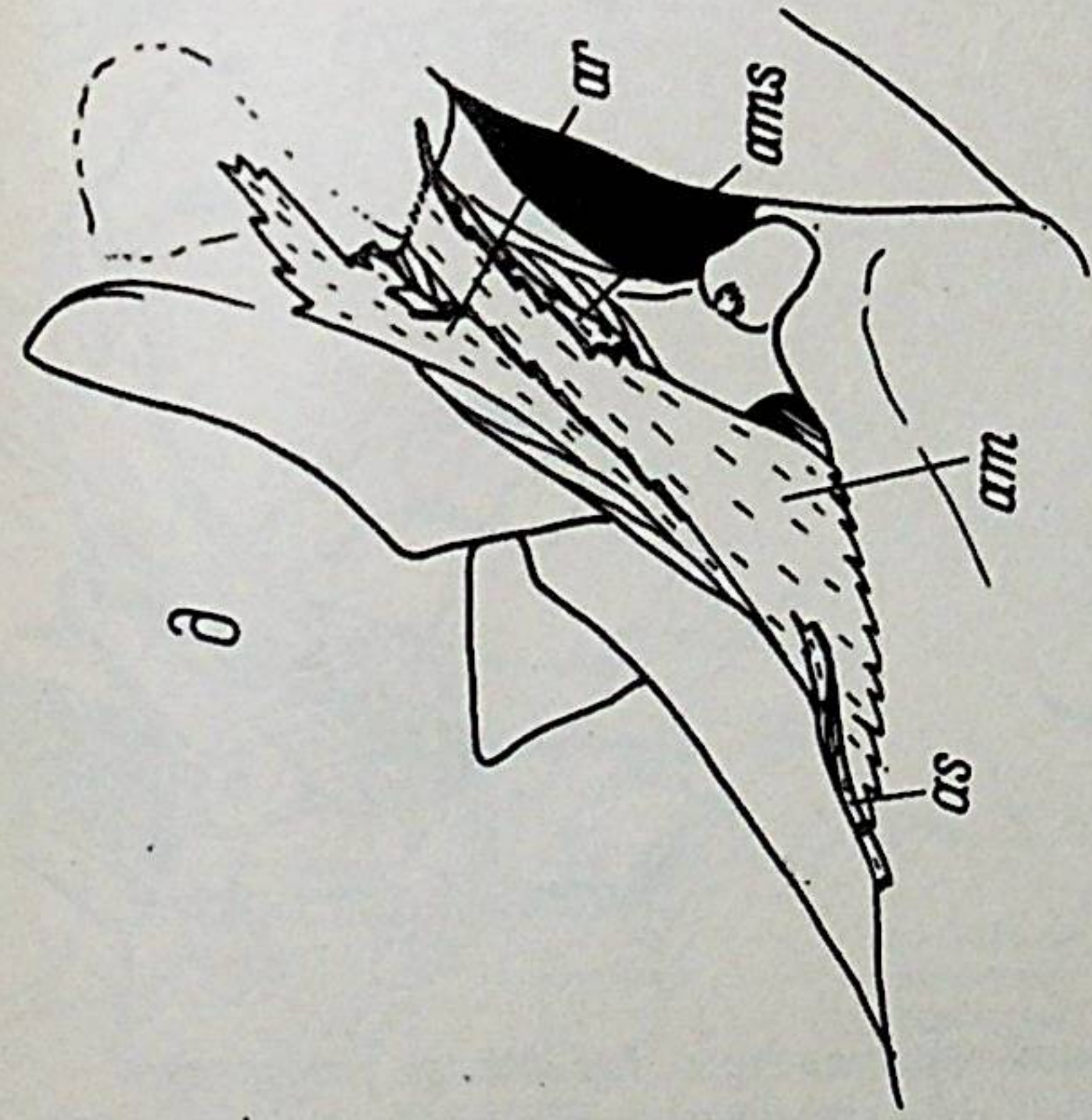
б



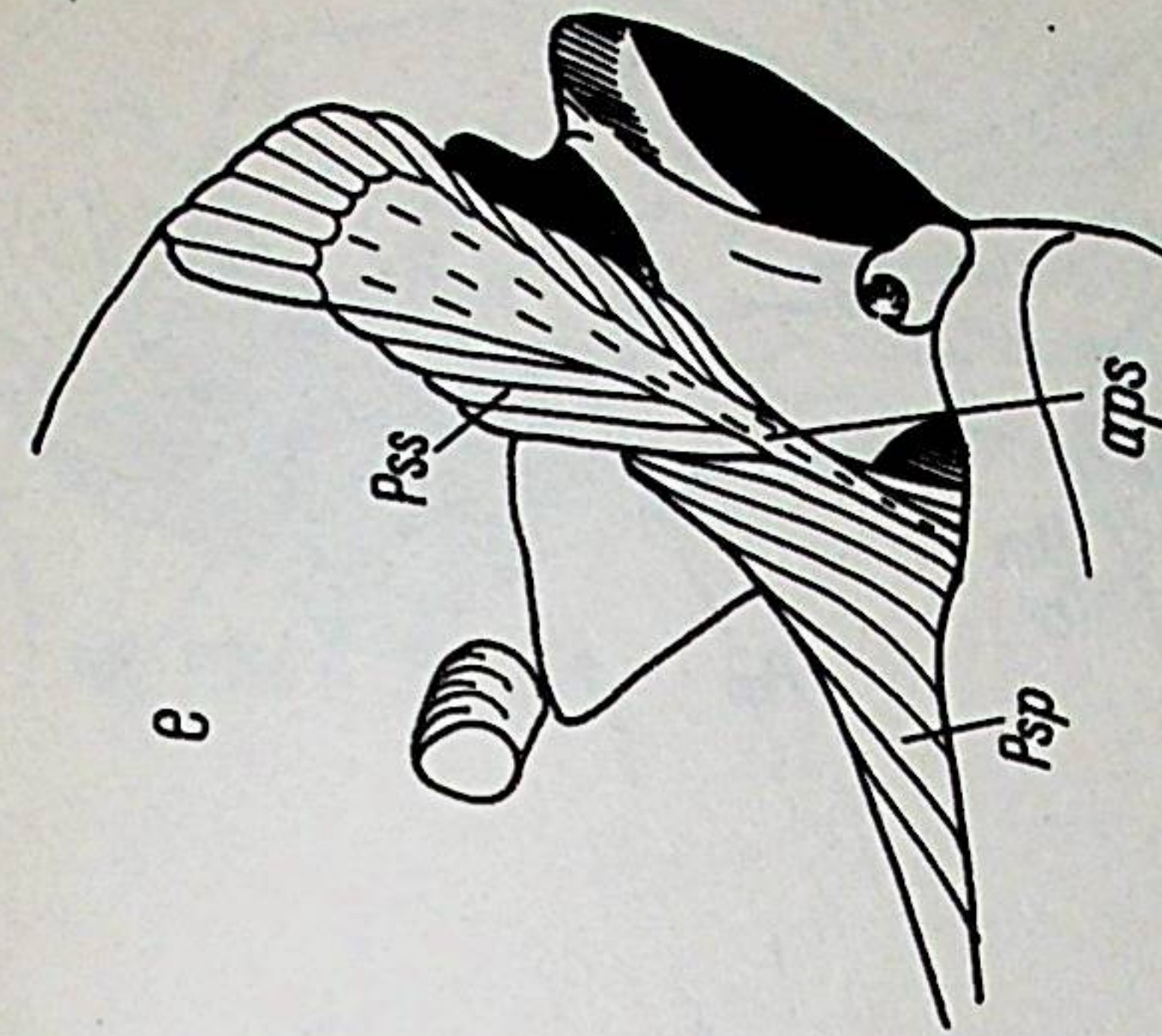
в



г



д



е

Рис. 3. Строение челюстной мускулатуры *Halocurptena microstoma*:

а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — строение наружного аддуктора, д — апоневротический каркас наружного аддуктора, е — строение поверхностного ложновисочного мускула. Обозначения как на рис. 1

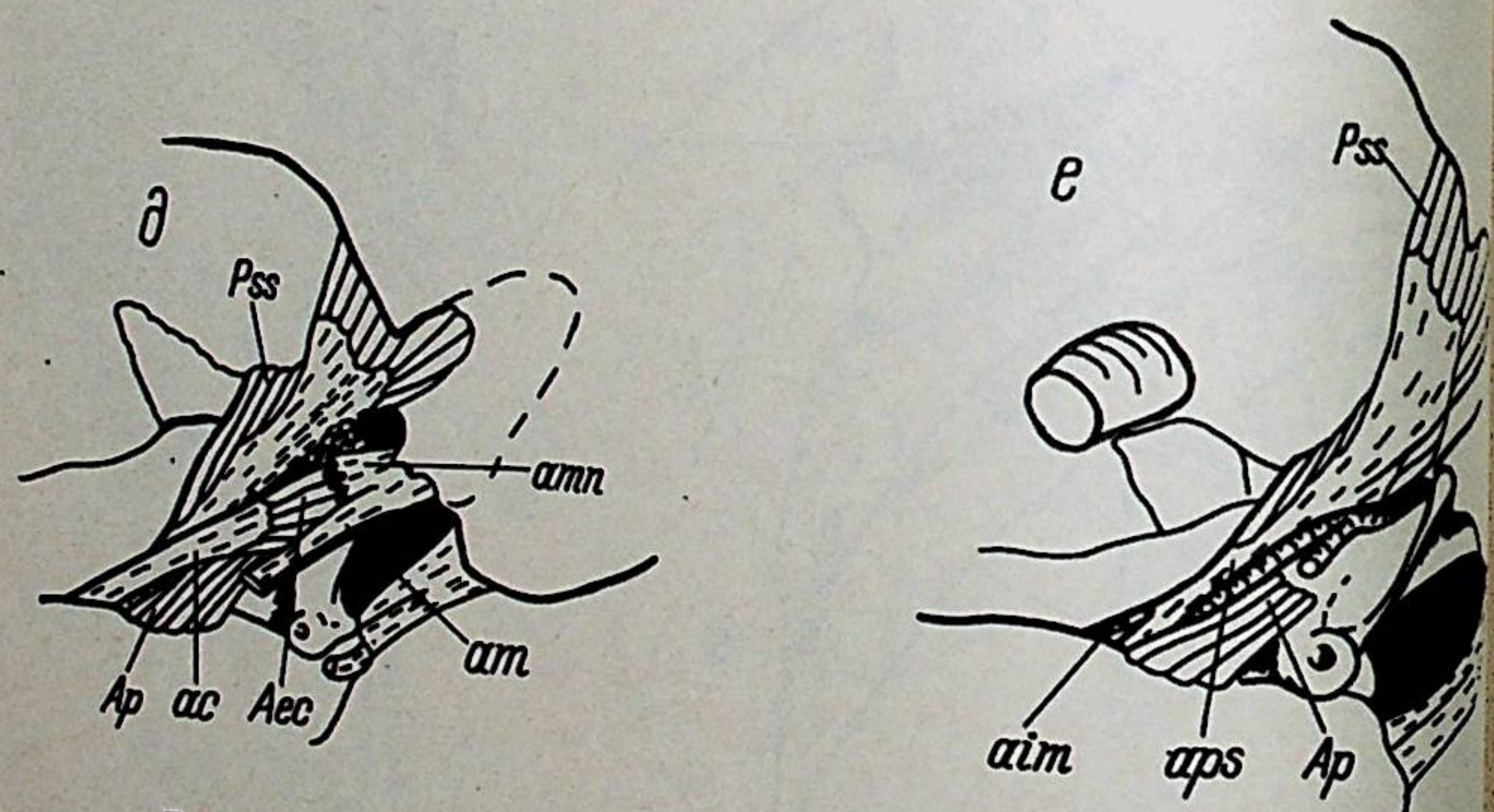
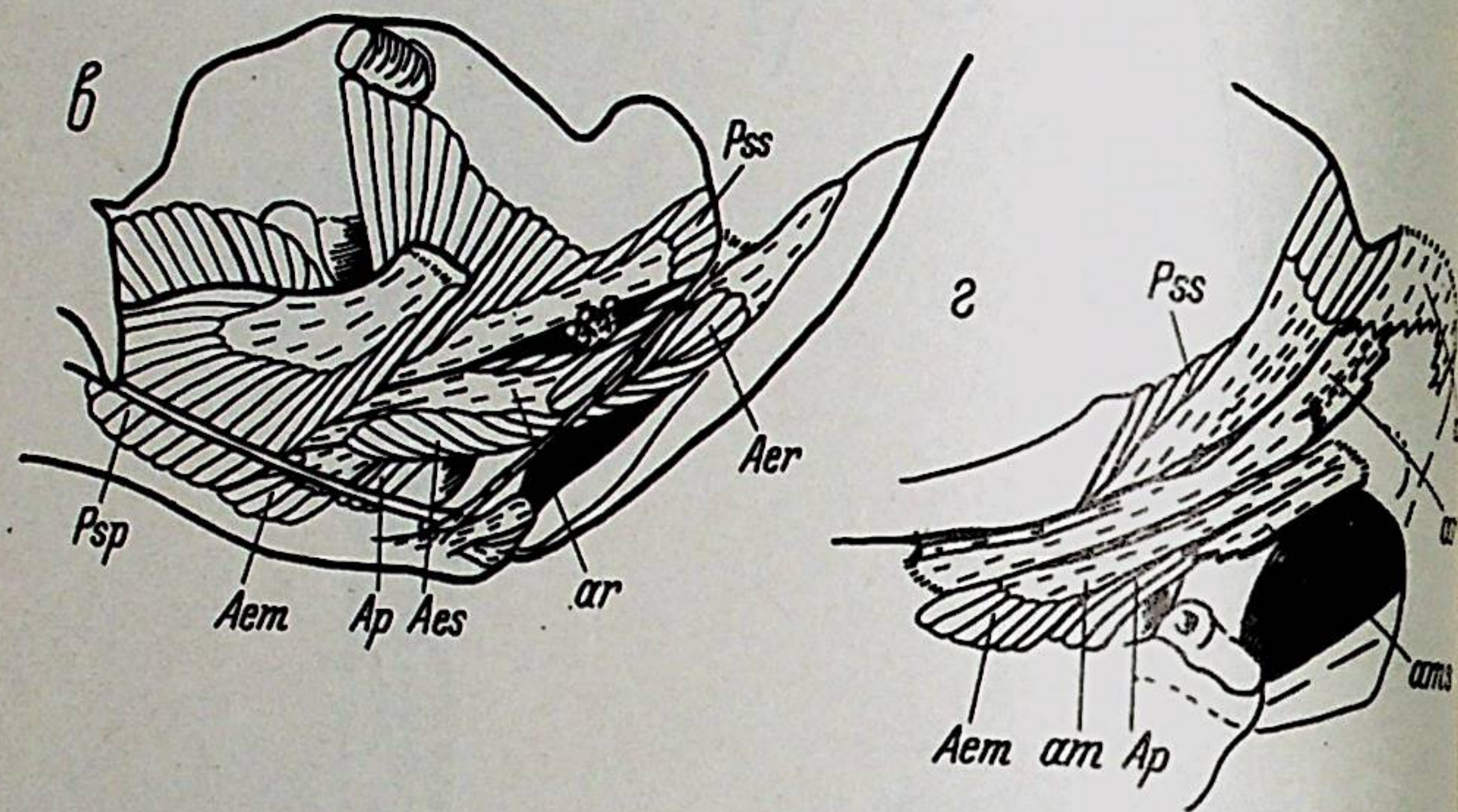
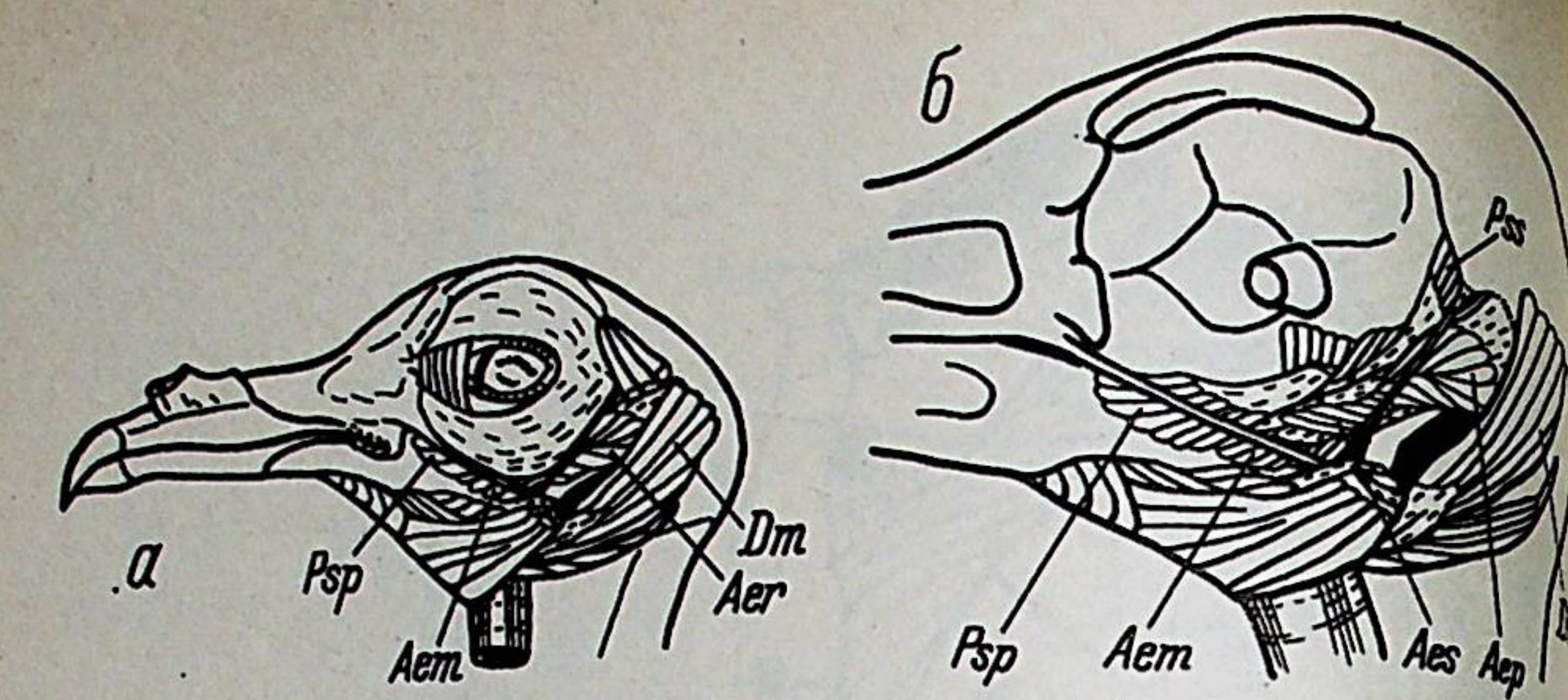


Рис. 4. Строение челюстной мускулатуры *Hydrobates pelagicus*:
 а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — апоневротический каркас наружного аддуктора, д — строение каудальной части глубокой порции, е — строение поверхностного ложновисочного мускула. Обозначения как на рис. 1

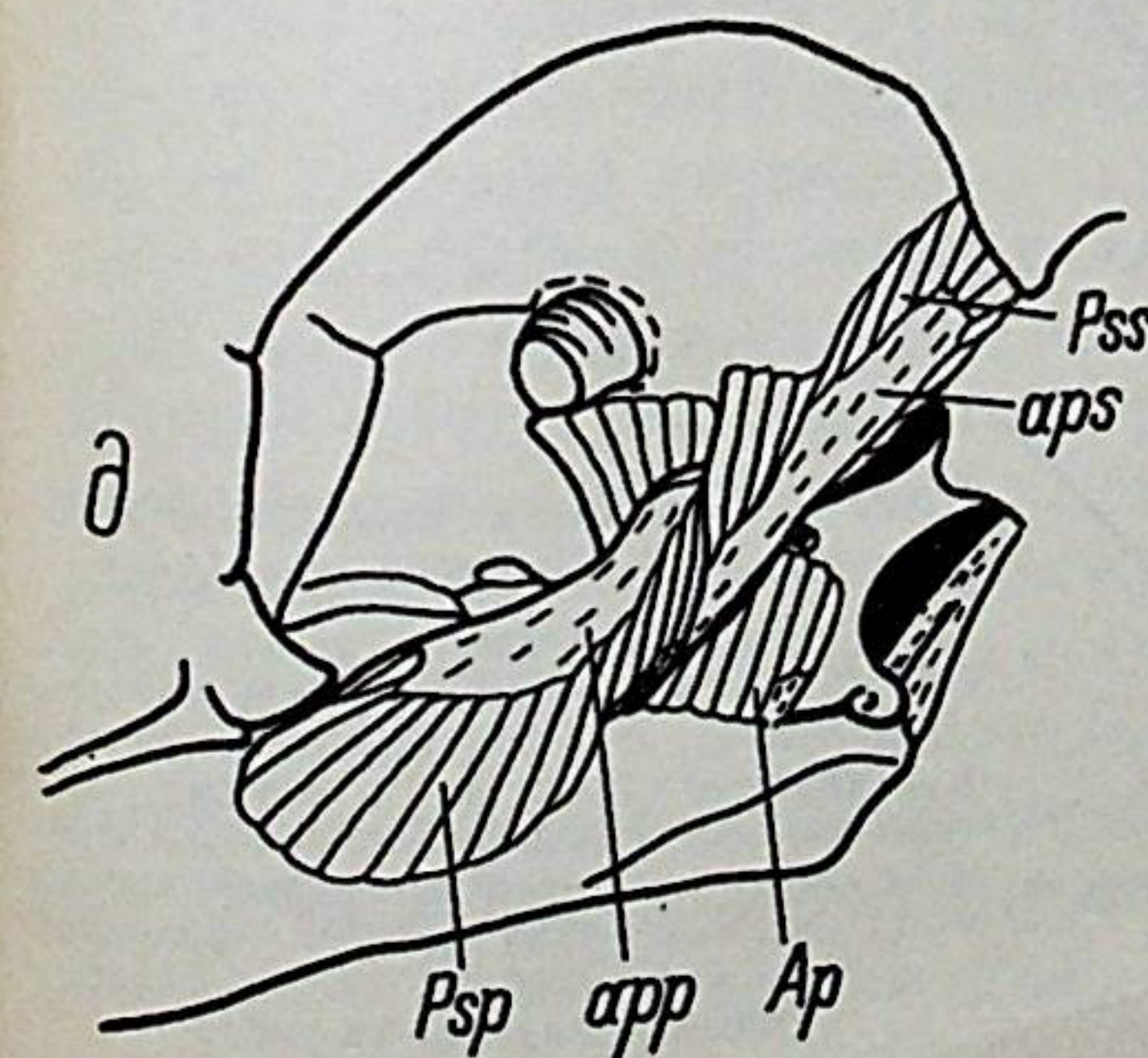
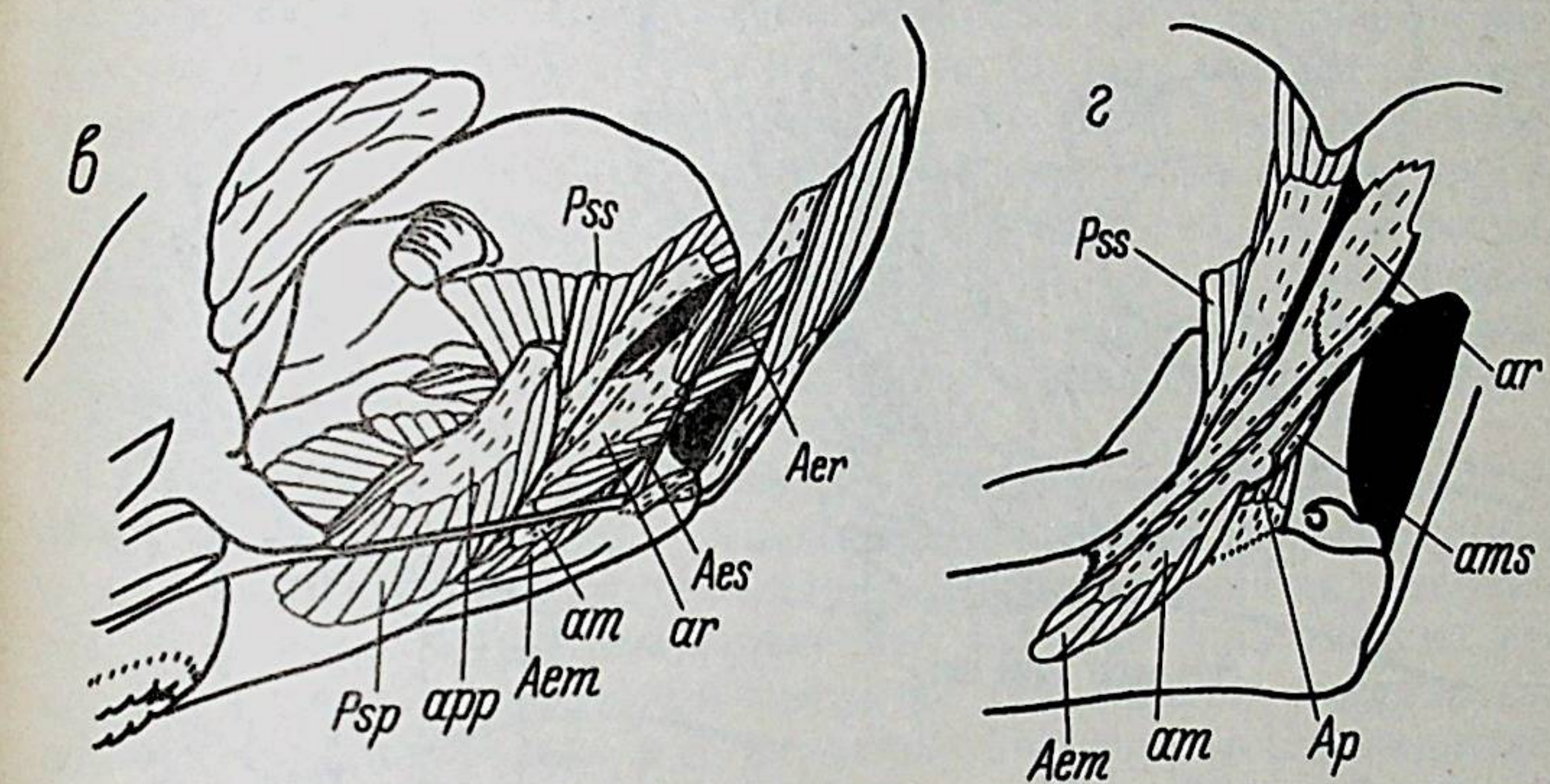
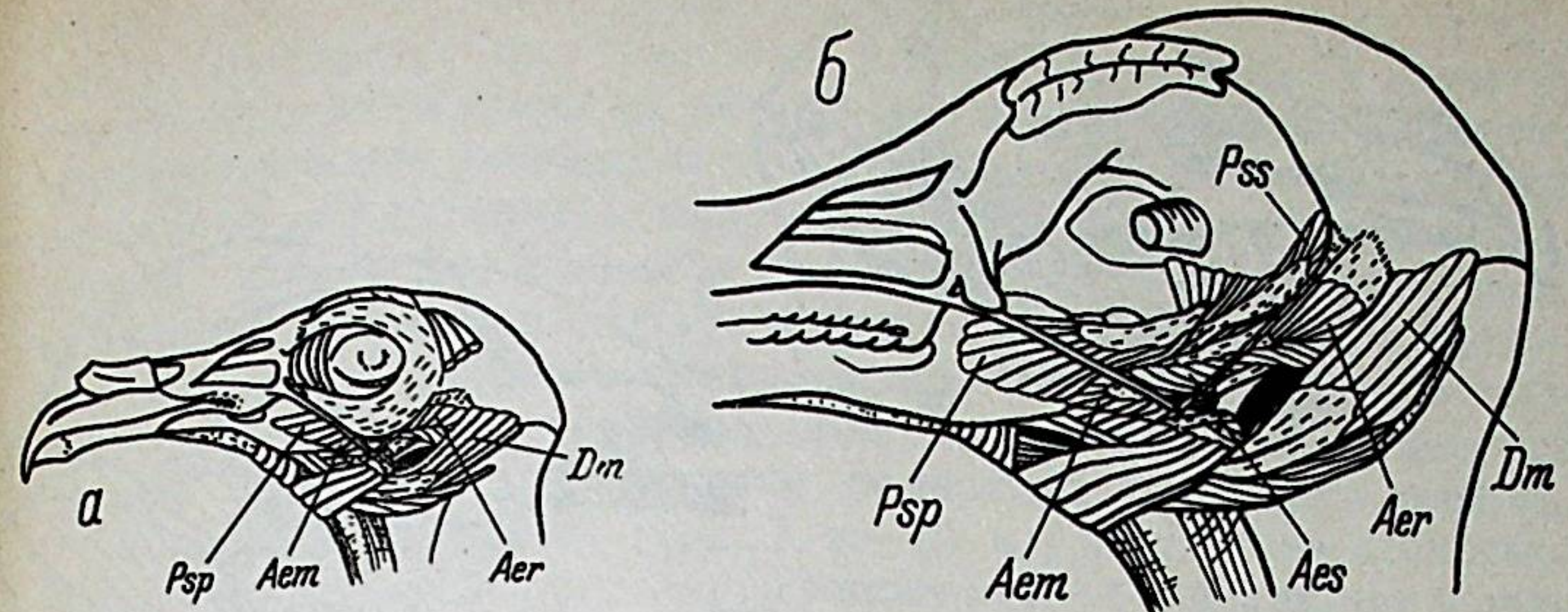


Рис. 5. Строение челюстной мускулатуры *Oceanites oceanicus*:

а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — строение наружного аддуктора, д — строение глубокого и поверхностного ложновисочного мускулов. Обозначения как на рис. 1

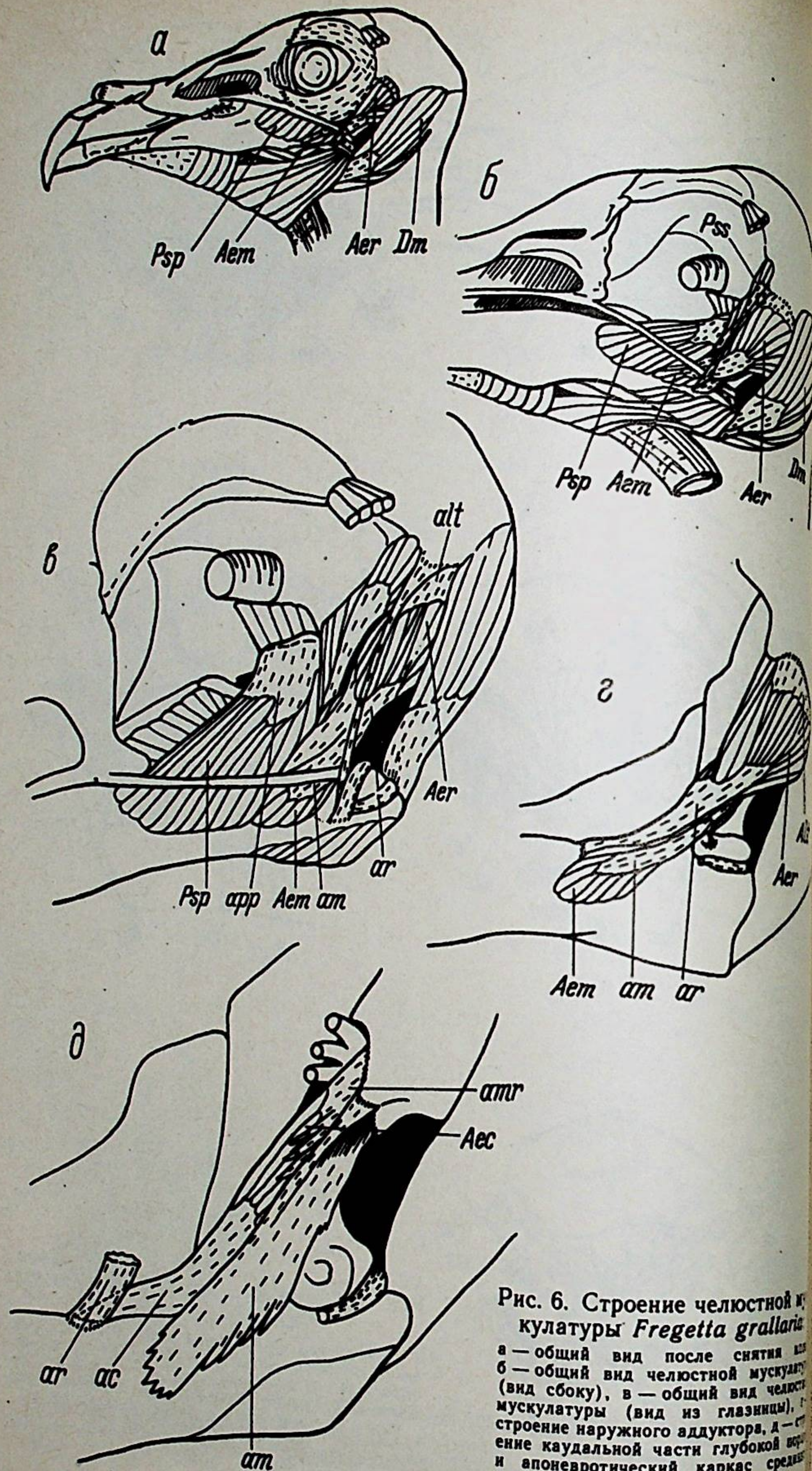


Рис. 6. Строение челюстной мускулатуры *Fregetta grallaria*.
 а — общий вид после снятия апоневроза;
 б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — строение наружного аддуктора, д — строение каудальной части глубокой порции и апоневротический каркас средней порции.
 Обозначения как на рис. 1

са *am-amr*. Эти апоневрозы срослись, но располагаются не так, как у *Hydrobates* или *Oceanites*, в одной плоскости, а имеют у своего основания сложный рельеф. На дорсомедиальном крае *am* образуется более плотный «стержень» апоневроза. От медиальной плоскости *am* отходит в виде гребня «медиоростральный» апоневроз (*amr*). В строении ростральной части глубокой порции наружного аддуктора (*Aer*) отмечается усиление за счет накопления мышечной массы в височной области. «Ростральный» апоневроз (*ar*) расширяется, но имеет очень сложный волнистый рельеф, при этом практически полностью пропадает гребень.

У рода *Nesofregetta* (рис. 7, а—д) мы наблюдаем несколько больше черт, общих с родами *Oceanodroma*—*Oceanites*, чем у рода *Fregetta*. На латеральном крае *am* есть бахрома из сухожильных волокон, от которой отходят мускульные волокна поверхностной порции (*Aes*). Они крепятся по ходу стержня *ar*. Имеется также небольшое отличие от рода *Fregetta* в строении «медиорострального» апоневроза, который снабжен крупным гребнем, напоминающим типичный *amr* у рода *Oceanodroma*. От него отходят волокна к «реликтовому глубокому» апоневрозу (*apr*), соединяющему «каудальный» и «ростральный» апоневрозы. Хотя форма «рострального» апоневроза ближе всего к роду *Fregetta*, на нем сохранился очень маленький гребень, т. е. то, что мы наблюдали у описанных перед родом *Fregetta* родов. В строении и расположении глубокого ложновисочного мускула у родов *Fregetta* и *Nesofregetta* наблюдается большое сходство.

Рассматривая строение челюстных мышц рода *Garrodia* (рис. 8, а—д), можно сразу отметить еще один дальнейший шаг в редукции некоторых порций наружного аддуктора и замещения их глубоким ложновисочным мускулом. Последний занимает практически все пространство для крепления мышц на латеральной поверхности нижней челюсти. Только в ее каудальной части у места закрепления заглазничной связки (*Lp*) можно видеть небольшой участок заднего аддуктора. Срединная порция наружного аддуктора (*Aem*) скрыта под волокнами *Psp*. Хотя «медиоповерхностный» апоневроз отсутствует, волокна поверхностной порции сохраняются. Они начинаются от края *am* и заканчиваются на стержне «рострального» апоневроза. Срединная порция подверглась явной более глубокой редукции, чем даже у *Fregetta* и *Nesofregetta*. «Медиальный» апоневроз исключительно тонок и мал, а мускульная порция едва выдается из-под налегающей на нее ростральной порции (*Aer*). Можно отметить еще большее усиление мускульной головки ростральной части глубокой порции. «Ростральный» апоневроз не имеет гребней, но обладает сложным изогнутым профилем. «Медиальный» и «медиоростральный» апоневрозы (*am* и *amr*) едины и по строению напоминают этот комплекс у рода *Fregetta*, только в уменьшенном виде.

Наконец, у рода *Pelagodroma* (рис. 9, а—д) специфические особенности, обнаруженные в челюстной мускулатуре качурок,

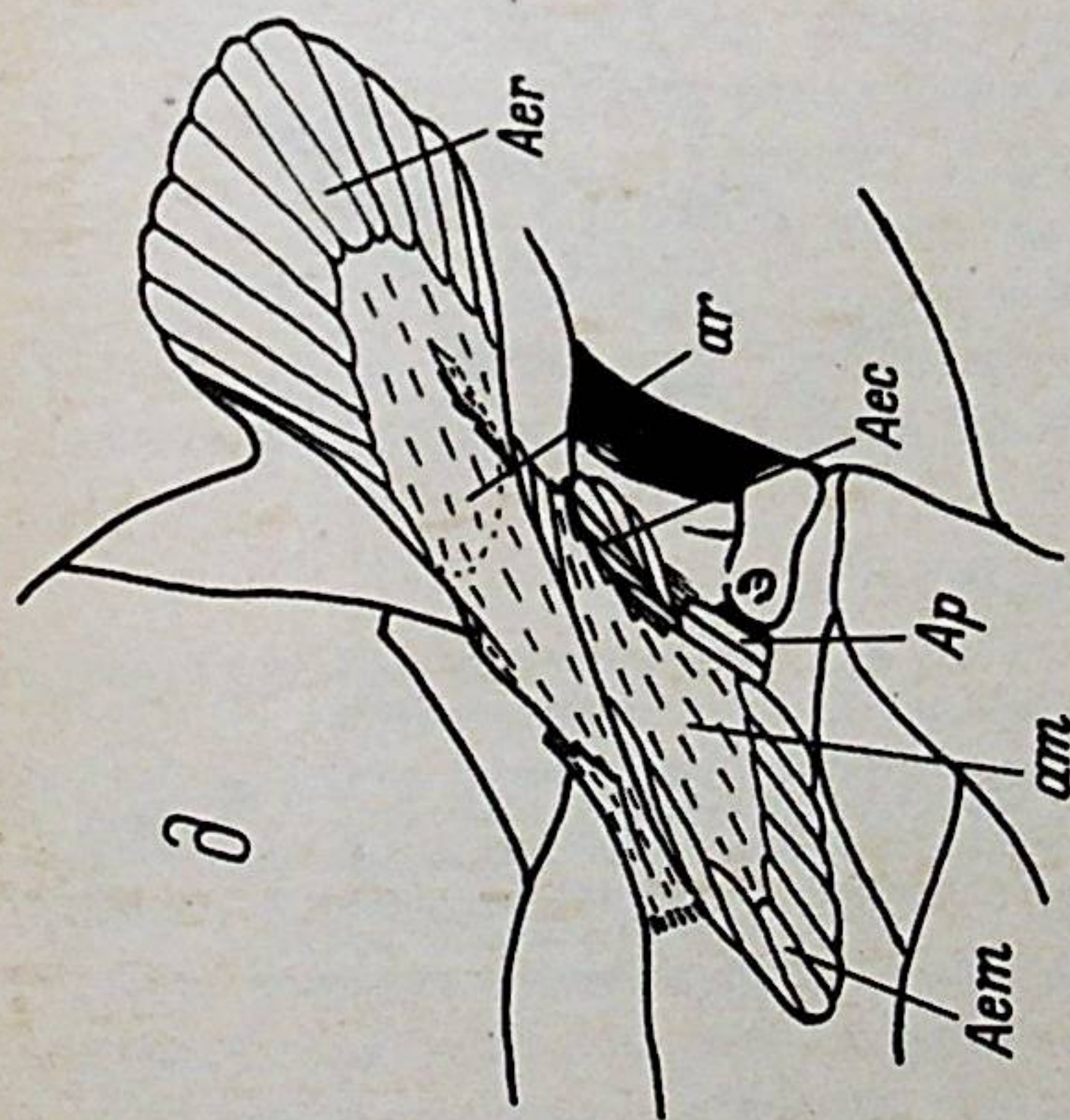
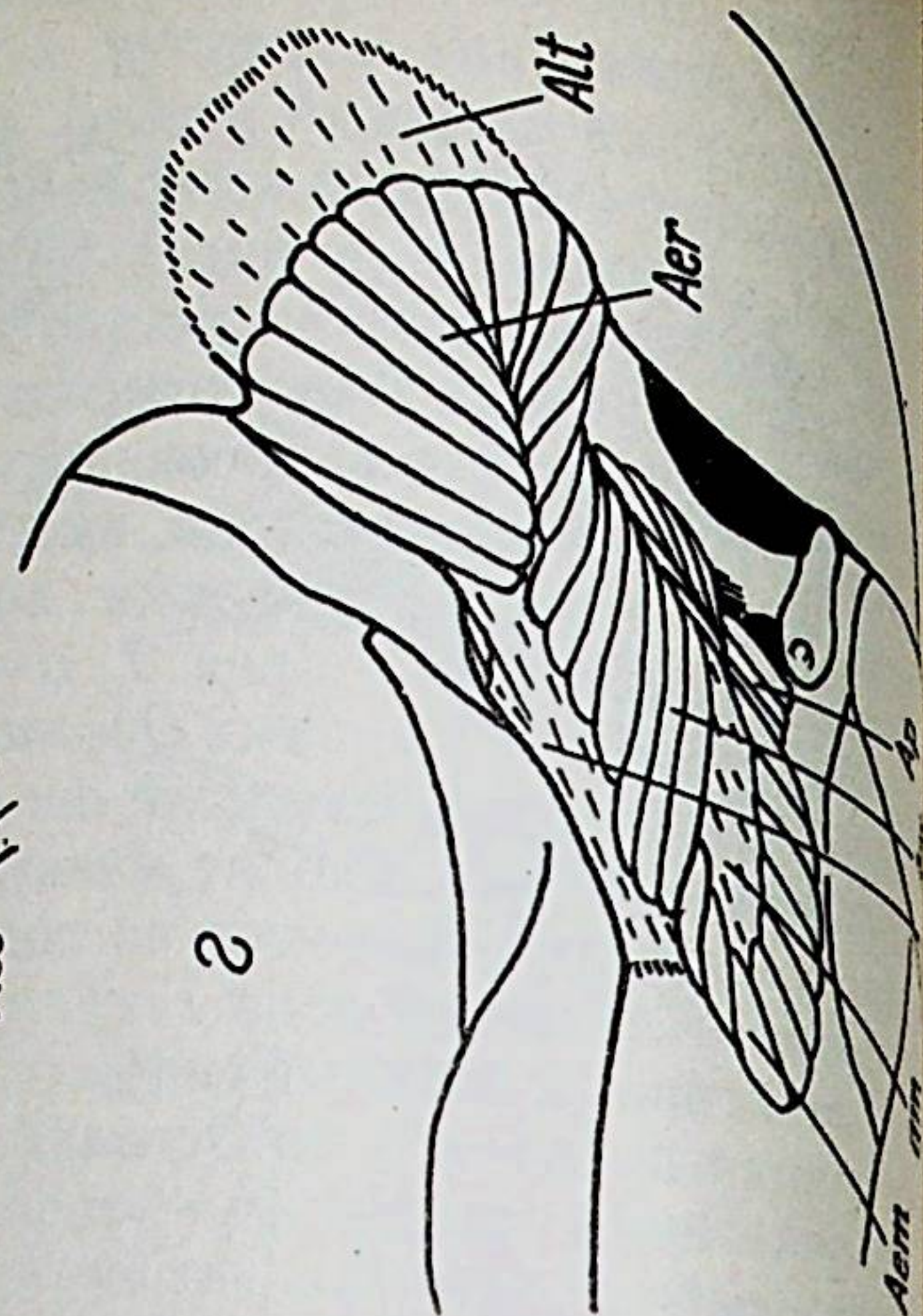
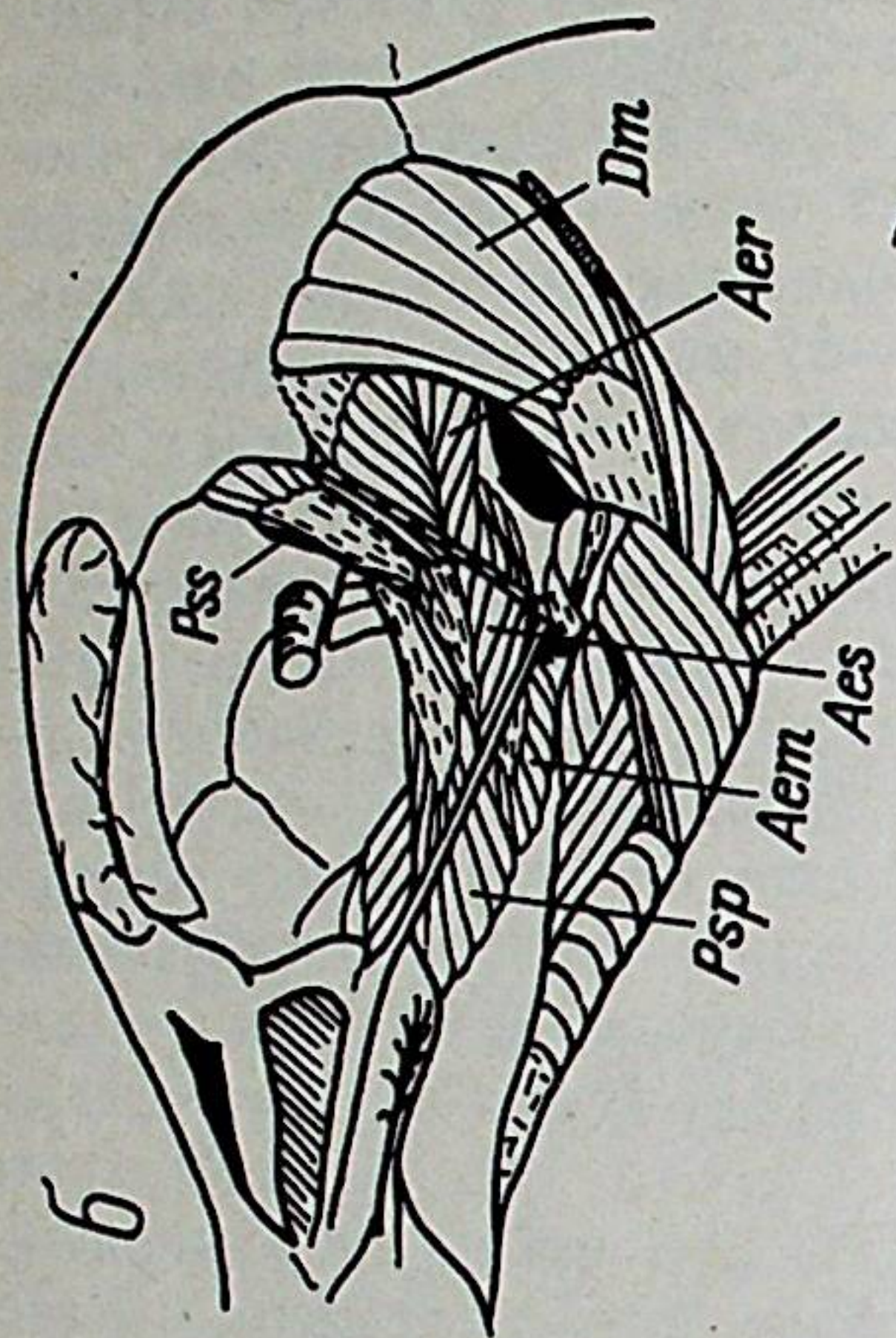
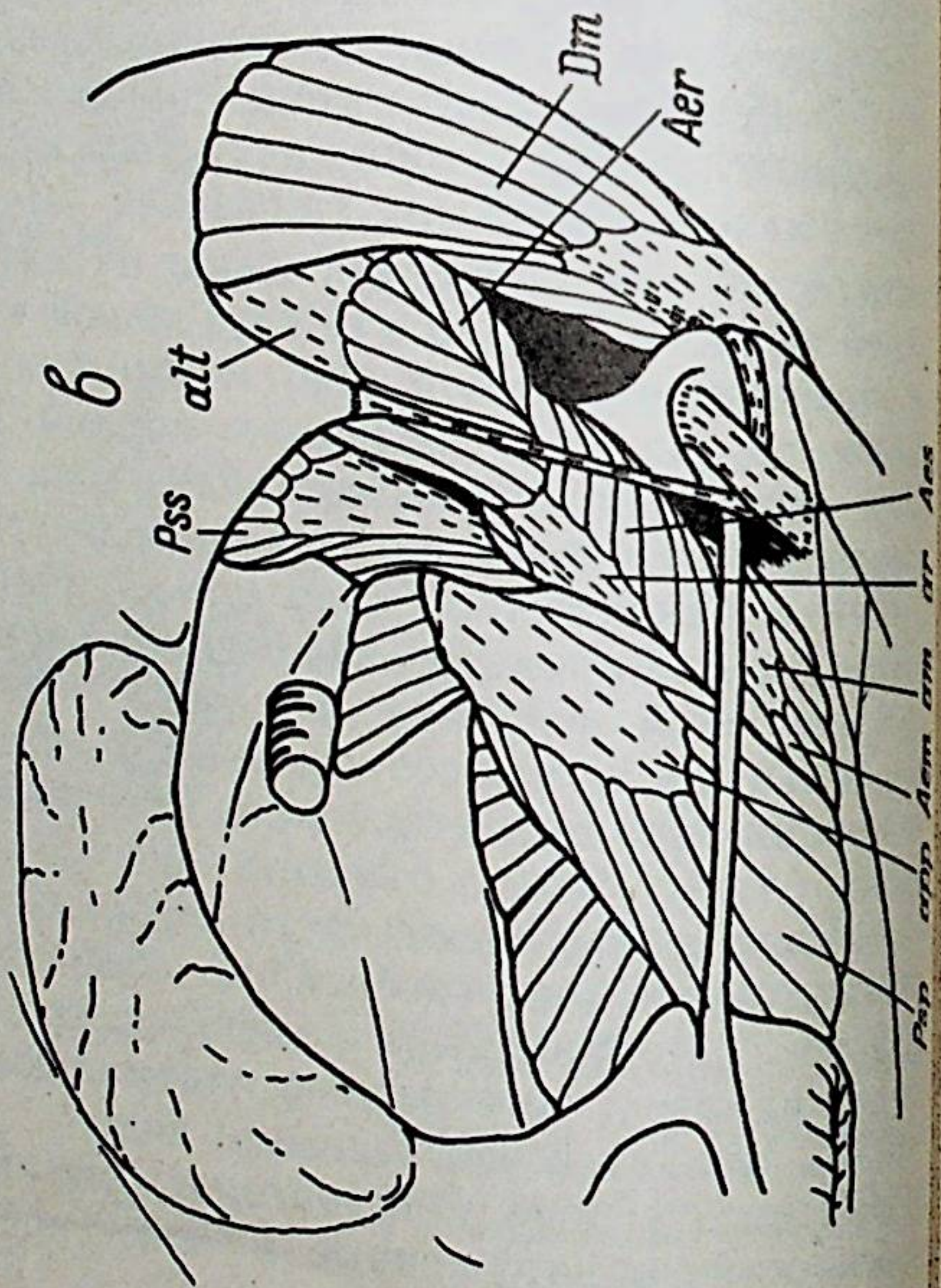
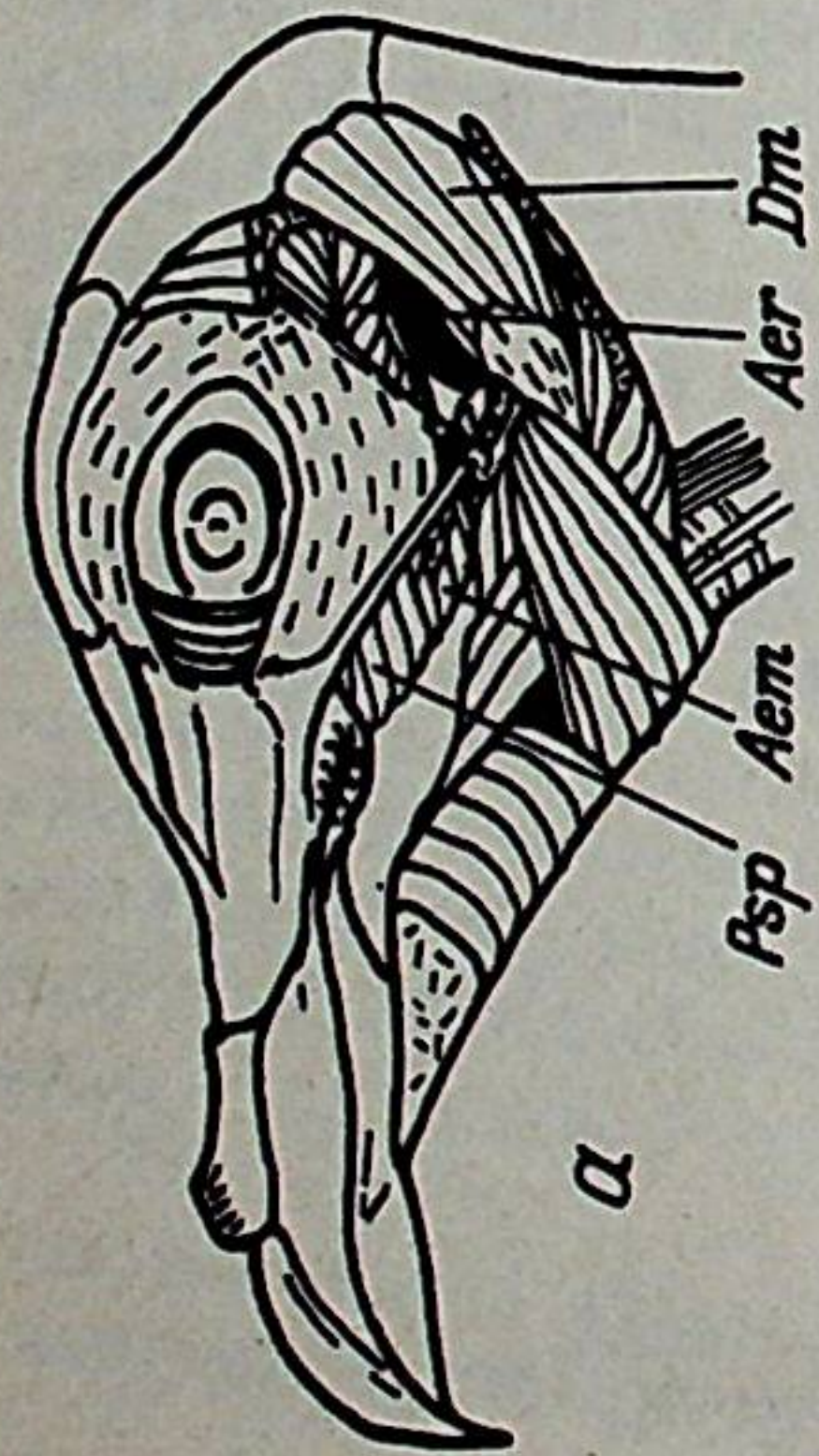


Рис. 7. Строение челюстной мускулатуры *Mesofregetta fuliginosa*:
 а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид
 сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — строение
 наружного аддуктора, д — строение наружного аддуктора (продолжение)
 Обозначения как на рис. 1

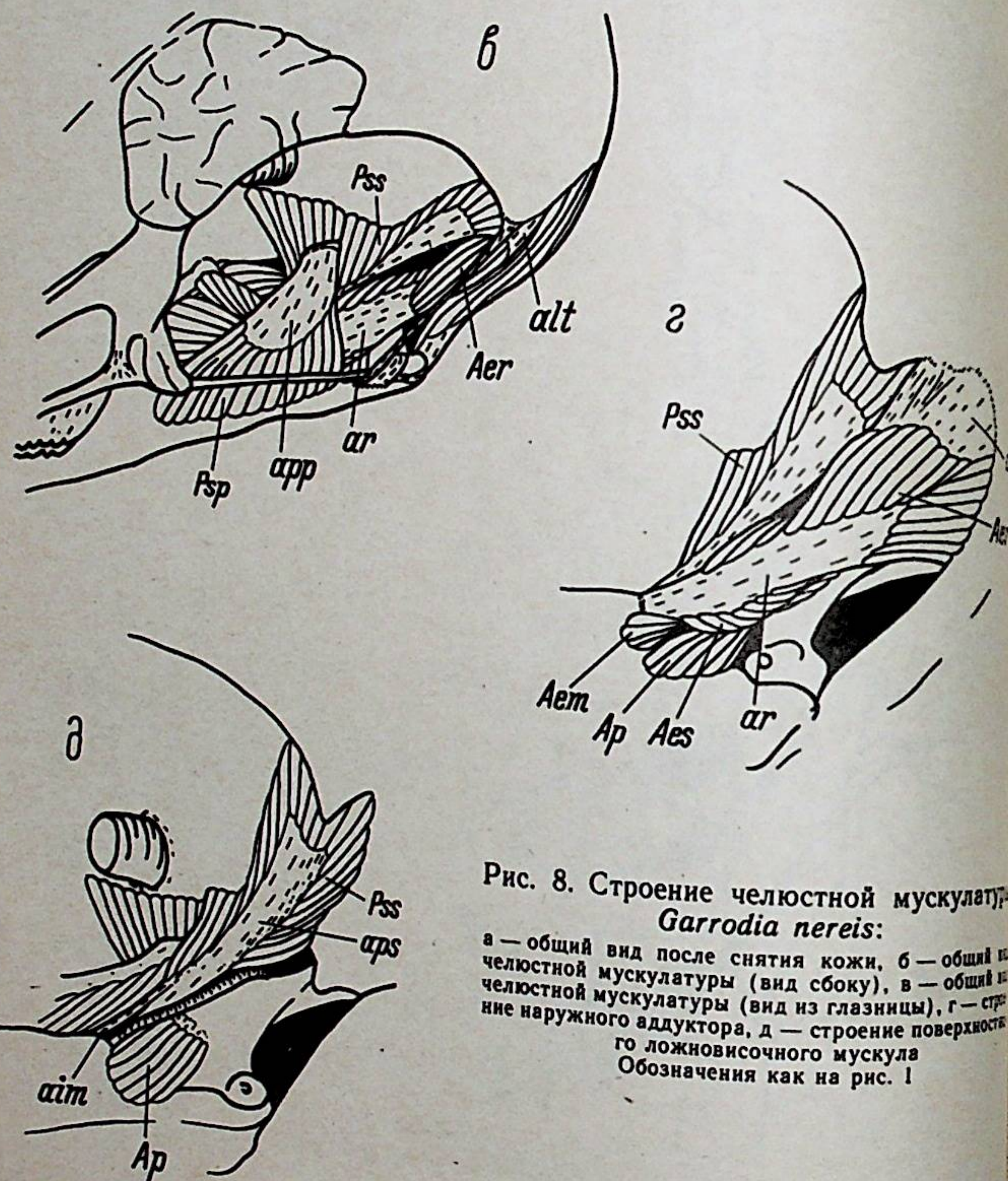
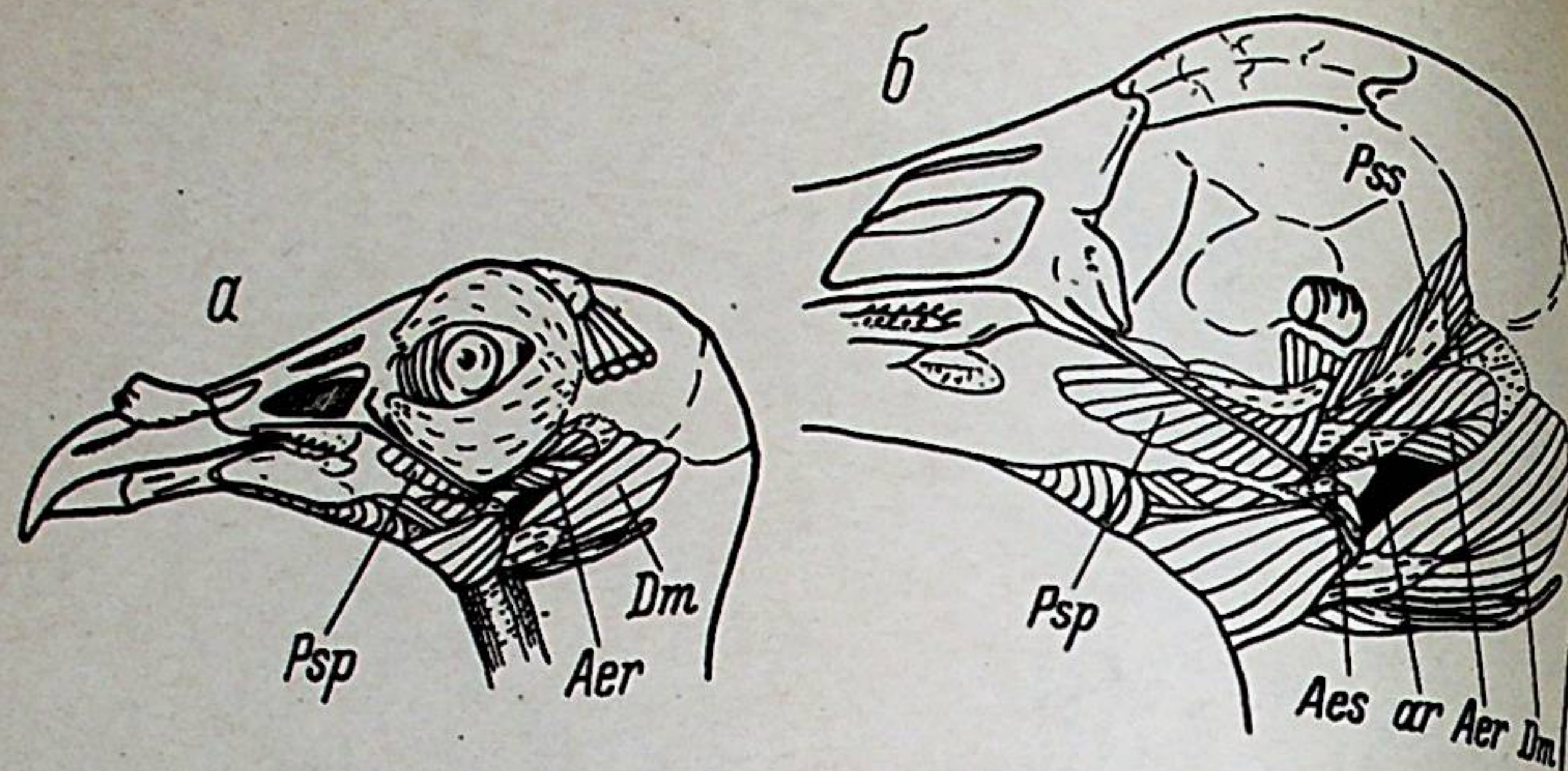


Рис. 8. Строение челюстной мускулатуры *Garrodia nereis*:
 а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — строение наружного аддуктора, д — строение поверхностного ложновисочного мускула
 Обозначения как на рис. 1

выражены в максимальной степени. На наружной поверхности нижней челюсти после удаления кожи виден только глубокий ложновисочный мускул. Его волокна полностью скрывают и места крепления «рострального» апоневроза, и срединную порцию (*Aem*), и даже задний аддуктор (*Ap*). Часть волокон *Psp* крепится даже на стержне «рострального» апоневроза (*ar*). В строении наружного аддуктора, по сути, осталась только глубокая порция. Тонкий остаточный пласт волокон поверхностной порции, не имеющий своего начального апоневроза, и исключительно слабая мускульная головка срединной порции не могут иметь какого-либо значения в работе челюстного аппарата. «Ростральный» апоневроз (*ar*), наоборот, значительно разросся и имеет как широкое место крепления к нижней челюсти, так и широкую вершинную лопасть. В остальном челюстной аппарат схож с таковым у предыдущего рода.

НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ КАЧУРОК

Как уже ясно из предшествующего описания, в семействе качурок наблюдается определенный ряд, как нам кажется, отражающий эволюционное развитие группы. К доказательствам реальности подобного ряда с морфологических позиций можно отнести и постепенное усиление развития солевых желез в ряду от рода *Oceanodroma* до рода *Pelagodroma*.

Интересная особенность, заслуживающая внимания при обсуждении эволюции группы, есть и в строении подъязычного аппарата. Его внутреннее морфологическое строение не обнаруживает каких-либо различий, но во внешнем строении языка и неба они существуют. У родов *Fregetta*, *Nesofregetta*, *Garrodia* и *Pelagodroma* происходит удлинение языка, причем на конце его образуется желобок. На языке также имеется впадина сердцевидной формы, которая повторяет по форме бляшку, расположенную в ростральной части неба. У родов *Oceanodroma* и *Halocypena* такое образование полностью отсутствует, небо чистое, за исключением небольшого числа шипиков, язык гладкий. У родов *Hydrobates* и *Oceanites* появляются зачатки этой бляшки в виде нескольких бугорков по центральной линии неба.

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, морфологический анализ показал, что в семействе качурок имеется четкий ряд, в котором происходит общая усиливающаяся редукция поверхностной (*Aes*) и срединной (*Aem*) порции наружного аддуктора с одновременным замещением его глубоким ложновисочным мускулом (*Psp*) и усилением роли ростральной части глубокой порции наружного аддуктора (*Aes*). С чем может быть связана подобная перестройка челюстного аппарата? Одинаковые размеры пищевых объектов и возможная

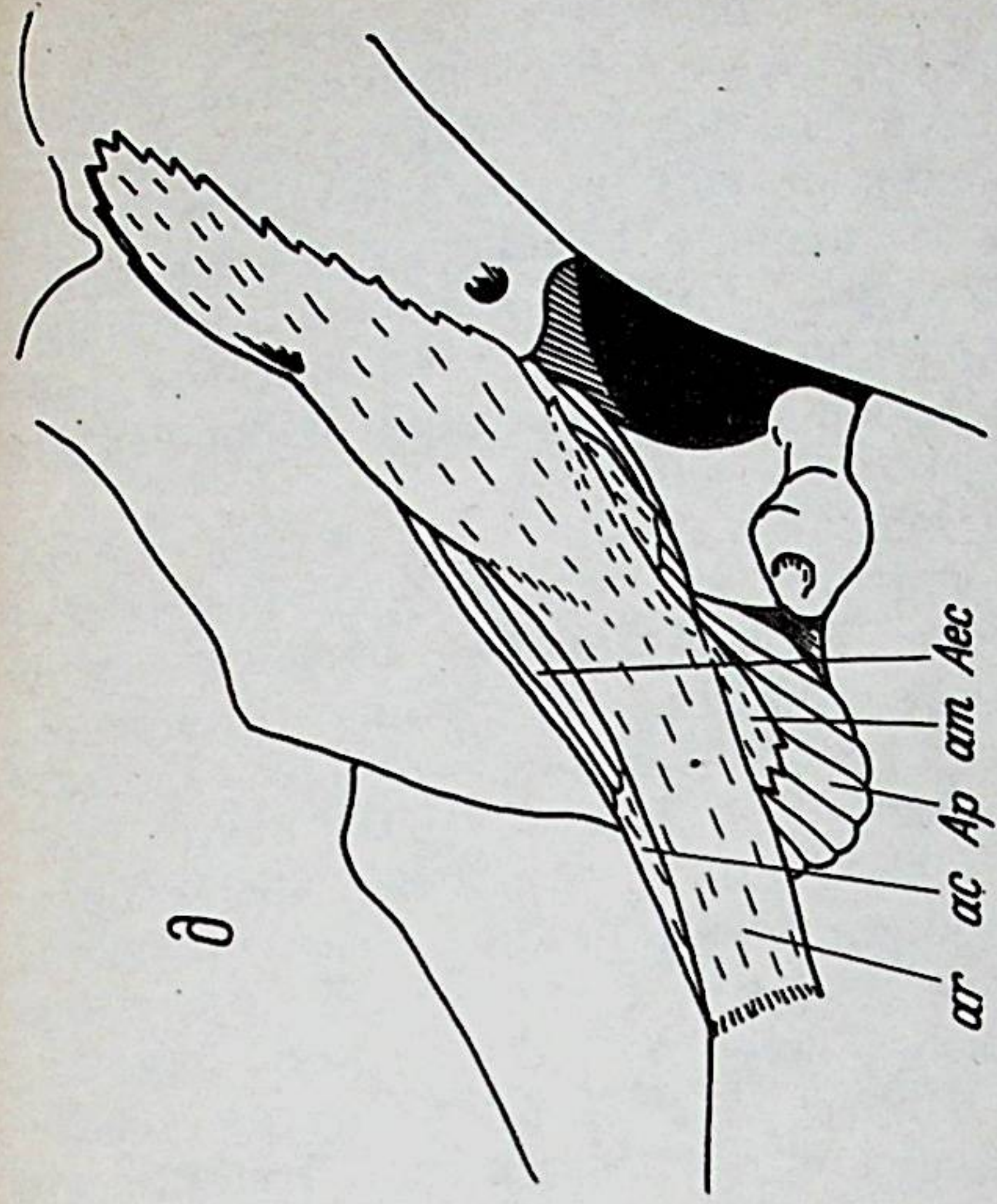
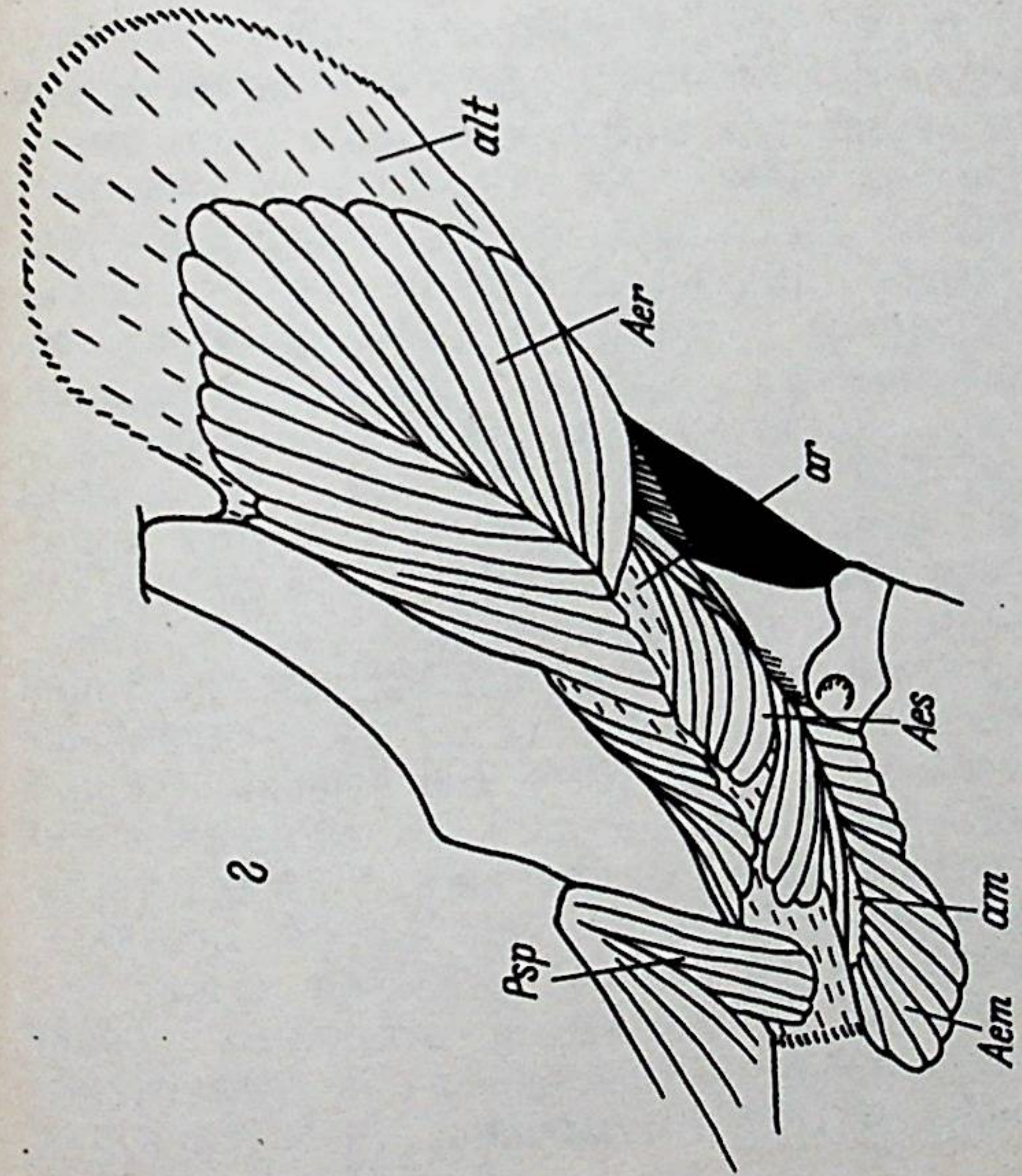
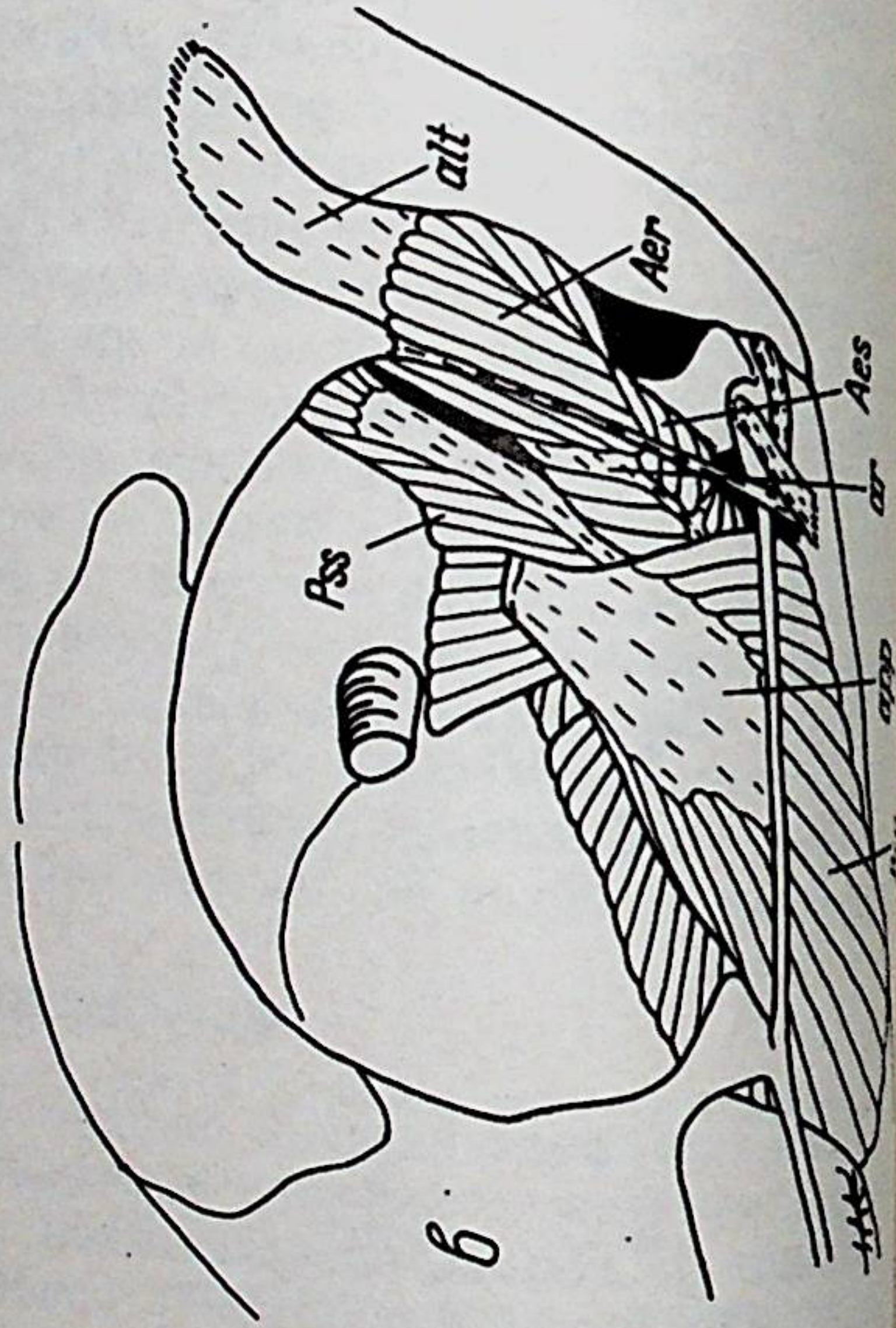
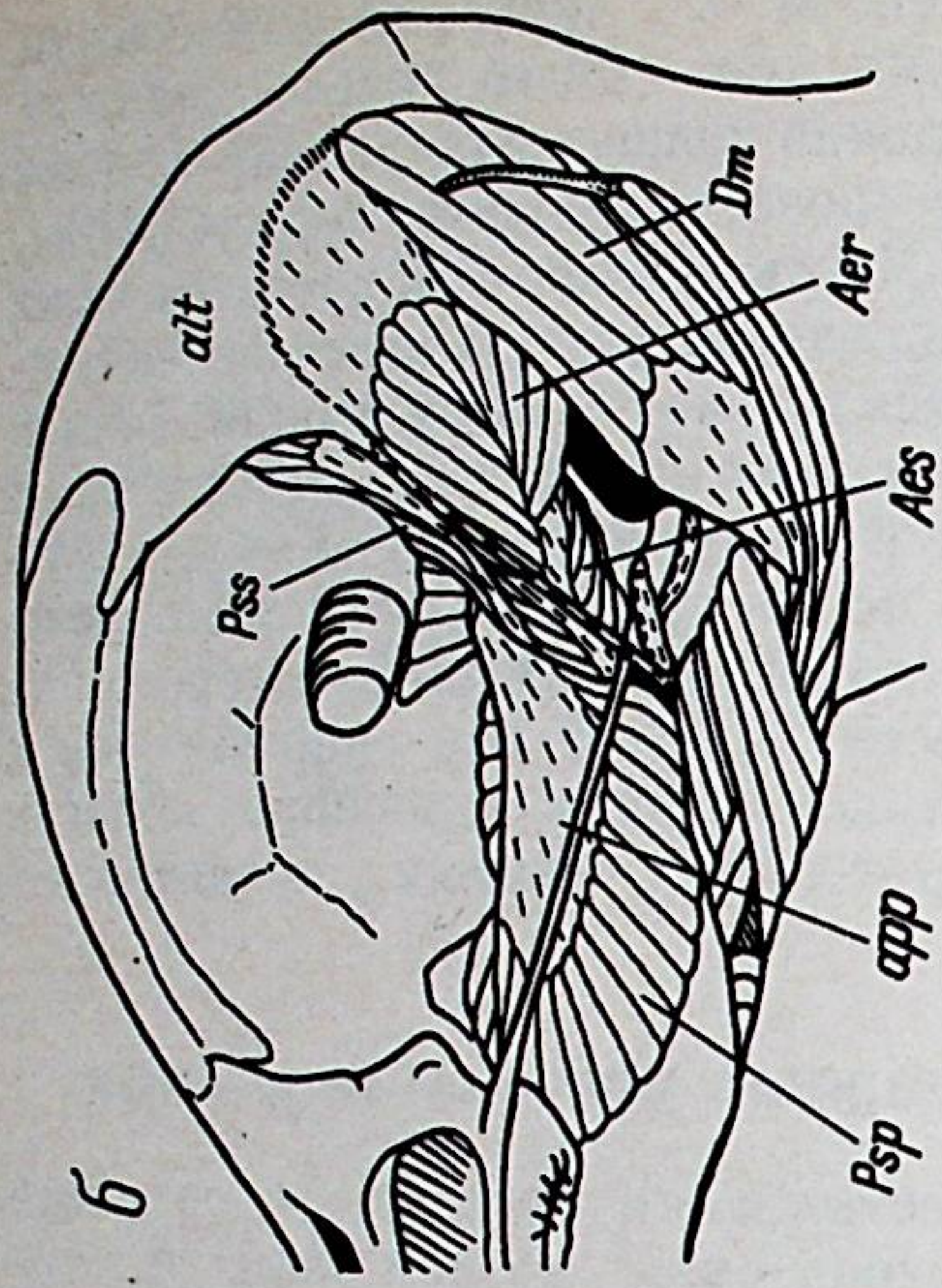
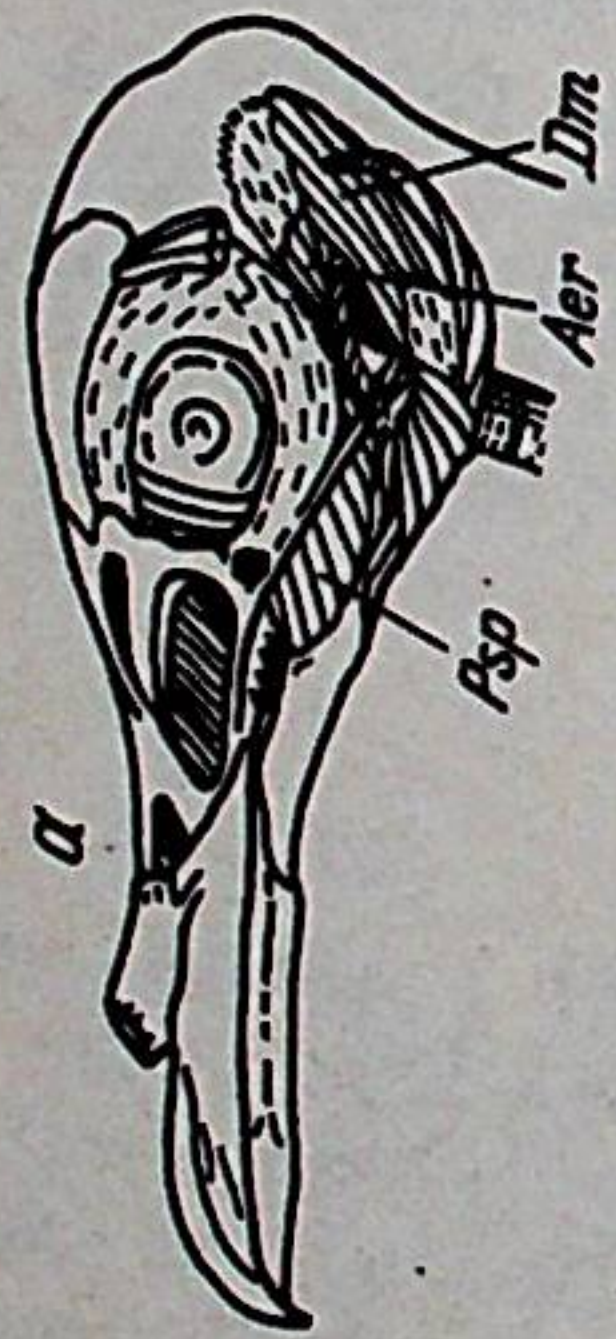


Рис. 9. Строение челюстной мускулатуры *Pelagodroma marina*: а — общий вид после снятия кожи, б — общий вид челюстной мускулатуры (вид сбоку), в — общий вид челюстной мускулатуры (вид из глазницы), г — строение наружного аддуктора, д — апоневротический каркас роstralной части глубокой порции

универсальность челюстного аппарата позволяет всем представителям семейства одинаковым способом захватывать корм — путем быстрых клевков. При предварительном знакомстве с черепами птиц во время анатомирования нам показалось бесперспективным проводить биомеханический анализ действия ротового аппарата и объяснять с этих позиций изменения в компоновке мышц у различных родов качурок. При совмещении же данных по морфологии и биологии качурок мы смогли объяснить (по крайней мере, для себя) возможный путь адаптаций, происшедших в семействе и связанных с добычей корма.

Для представителей семейства качурок, как и для других трубконосых, характерной чертой является гипертрофия обонятельной полости. Несоразмерно крупные обонятельные мешки не вмещаются в скромном объеме надклювья, а размещены в основном позади него — в области предглазничных окон и над глазами. При этом они способствуют необычному для птиц удлинению предглазничной перегородки. Крылья мезотмоида, отделяющие глазницы от обонятельных капсул, выпячиваются внутрь глазниц, оттесняя тем самым глазные яблоки в каудальном направлении. При мелких размерах головы птицы одно это уже ограничивает возможное пространство для развития челюстных мышц и требует их адекватной перекомпоновки. Заметим, что просто мелкие размеры головы и даже самые мелкие (род *Halocyprena*) еще не являются поводом для изменения типичного для трубконосых птиц устройства челюстной мускулатуры.

Еще раз отметим, что качурки в основном кормятся ночью. Это связано с особенностями суточных перемещений планктонных организмов. Внутри семейства, как уже упоминалось выше, имеется широкий набор способов полета, связанных с добычей корма. Если у рода *Oceanodroma* мы наблюдаем способность плавать во время кормежки (Козлова, 1947) (это должно быть характерно также и для рода *Halocyprena*), то уже у родов *Hydrobates* и *Oceanites* появляются скоростные способы охоты. Они бегают по воде, быстро перелетая с места на место. Для последующих родов — *Fregetta*, *Nesofregetta*, *Garrodia* и *Pelagodroma* — характерны быстрые резкие смены направления полета с захватом корма с лету. Наибольшей проворности достигает род *Pelagodroma*, так как в полете его невозможно ни с кем спутать (Bailey, 1966). Наличие в ряду качурок таких закономерностей, как адаптации к более активным способам передвижения во время кормежки и одновременное изменение в этом ряду соотношения порций и мышц челюстного аппарата, привело нас к мысли о связи этих двух явлений, причем объяснить его можно, на наш взгляд, увеличением относительного размера глазных яблок, которые ограничивают возможное пространство в вентрокаудальной части глазницы. Аналогичную картину с редукцией отдельных порций наружного аддуктора мы наблюдали у высокоспециализированных трубконосых — тайфунников (род *Pterodroma*) (неопубликован-

ные данные), хотя перекомпоновка мышц у них решается другим способом. Доказать же эту гипотезу с помощью цифр нам не удалось из-за отсутствия достаточного материала. С увеличением скорости движения при ловле корма, несомненно, связаны скульптурные образования на небе, о которых мы упоминали выше. Они служат для более четкой фиксации пойманных объектов при их быстром схватывании. И снова этот признак усиливается в том же ряду.

Развитие этих признаков происходило не сразу, а в течение долгого пути многоступенчатой адаптации. Наиболее близким к исходному состоянию, на наш взгляд, является род *Oceanodroma*. В общей морфологии челюстных мышц он проявляет большое сходство с генерализированными формами отряда трубконосых; в частности с глупышем (*Fulmarus glacialis*), морфология которого хорошо известна (Держинский, Юдин, 1977). О близкой связи рода *Oceanodroma* с большими трубконосыми птицами писал и Мерфи (Murphy, 1936). Подтверждением древности этого рода могут служить и палеонтологические данные. Его представители известны из миоцена Северной Америки (Miller, 1951) — это первые палеонтологические находки представителей семейства, хотя семейство, по-видимому, возникло значительно раньше.

В вопросе выбора точки отсчета для построения картины филогенеза мы, вслед за Мерфи (Murphy, 1936), пришли к выводу о большей древности северной группы качурок, среди которых род *Oceanodroma* может считаться если не основоположником, то наиболее близким к предковым формам. Океанические воды северного полушария можно считать районом первичного формирования в семействе качурок, так же, как и в отряде в целом, на что указывает и Курода (Kuroda, 1954), делая этот вывод на основе анализа палеонтологических данных. Непонятной для нас оказалась точка зрения Палмера (Palmer, 1962), относящего группу северных качурок к потомкам качурок, сходных с современной Вильсоновой (род *Oceanites*), пришедших из южного полушария. Для подтверждения этой теории он приводит данные о большом разнообразии форм в южном океане, характерном для этих качурок трепещущем полете, длинной цевке, относительной короткокрылости и т. д. На наш взгляд, признаки внешней морфологии и особенности поведения не могут считаться валидными в таком сложном вопросе, как определение филогенетического родства и происхождения. Основываясь на современном распространении видов и родов качурок, мы постарались восстановить возможную картину становления группы. Филогенетическая близость родов определялась нами на основе приведенных выше анатомических исследований. Полученные данные мы рассматривали как отражение процесса адаптаций, происходившего и происходящего в семействе.

По нашему мнению, эволюционное развитие качурок шло в двух направлениях. Предковые формы современных качурок выделялись в отряде трубконосых в умеренной зоне севера Тихого океана. Если современный род *Oceanodroma* известен из миоцена, то возникновение семейства происходило значительно раньше. Развиваясь в тихоокеанской области, предки современных качурок дали начало одной из линий эволюции во главе с родом *Oceanodroma*. За долгий период эволюции внутри рода образовалось значительное количество форм. Большая часть представителей этого рода распространена в умеренных и субтропических районах Тихого океана, меньшая — к югу от экватора, вплоть до берегов Чили. В Атлантический океан проникли всего 2 вида (*O. leucorhoa*, *O. castro*). По-видимому, появление этих качурок в Атлантике произошло относительно недавно и имеет явно вторичное происхождение. Из рода *Oceanodroma* выделился и род *Halocyptena*, мало отличающийся от первого по морфологии, за исключением очень мелких размеров и другой формы хвоста. Эволюция этой группы шла не на основе изменения пищевых адаптаций, а следовательно, и преобразований ротового аппарата. В основе филогенетических преобразований лежали изменения в поведении и экологии (за исключением кормодобывающей деятельности), связанные с освоением новых пространств. Подобные изменения вылились в широкий набор форм внутри одного рода (единственный случай в семействе), хорошо отличающихся по внешней морфологии.

Другая линия эволюции качурок включает в себя 6 родов, 5 из которых распространены в южном полушарии. Предковые формы современных качурок проникли в Атлантику, по нашим предположениям, еще в позднем эоцене—раннем олигоцене. В то время шел активный процесс дальнейшего расширения границ Атлантического океана за счет раздвижения североамериканского и евразийского материков и южноамериканского и африканского материков. Между Северной и Южной Америкой, Евразией и Африкой существовали широкие океанические проливы (Ушаков, Ясманов, 1984). Последние давали возможность трубконосым птицам проникать из Тихого океана в Атлантический и обратно (Kuroda, 1954). Основным направлением в эволюции этой группы стал активный процесс образования новых кормодобывающих адаптаций, связанных с увеличением скорости движения во время кормежки. Изначально это — все те же коротконогие птицы, но с более округлым крылом, способные к коротким перебежкам по воде во время поиска корма. В современном виде это — род *Hydrobates*, уже имеющий измененный по сравнению с генерализованным родом *Oceanodroma* ротовой аппарат. Большая активность при сборе корма дала возможность птицам достаточно быстро распространяться на юг, осваивая свободные океанические просторы. В южном океане произошла вторая вспышка формообразования, давшая начало всем современным родам (*Fregetta*,

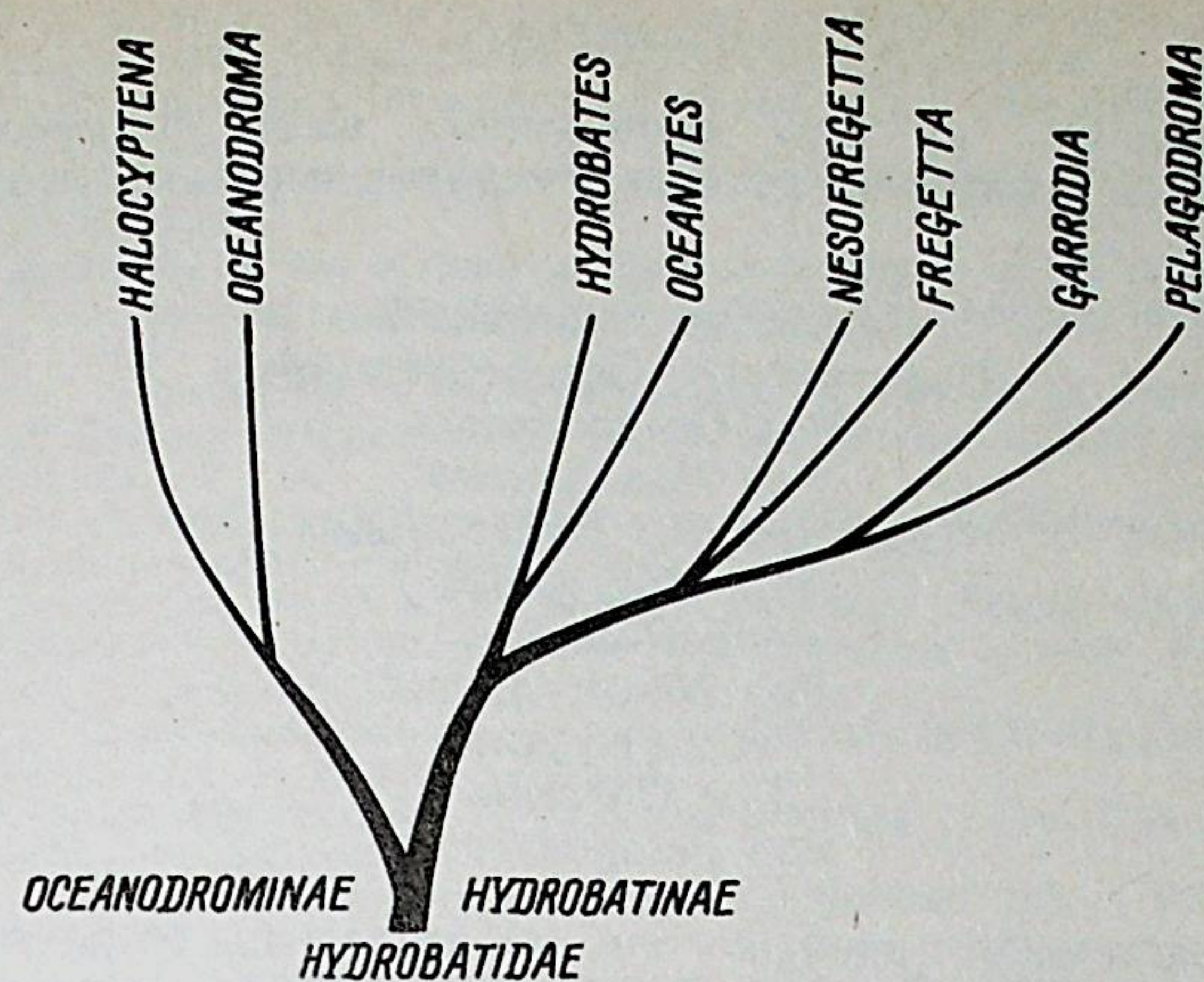


Рис. 10. Филогенетическое древо семейства Hydrobatidae

Nesofregetta, *Oceanites*, *Garrodia*, *Pelagodroma*). Эволюция шла по отбору более активных способов добычи корма, что привело к развитию длинноногости и выработке адаптаций, связанных с поиском и добычей корма, которые описаны выше. На рис. 10 приведено филогенетическое древо семейства качурок.

К подтверждению подобного хода филогенетических преобразований можно отнести и специфику окраски оперения различных родов. Внутри рода *Oceanodroma* это — однотонная, в основном темно-бурая окраска, которая характерна также и для рода *Halocyptena*. Белый цвет в окраске надхвостья появляется только у 2 видов, распространенных в экваториальных и тропических водах (*O. castro*, *O. tethys*), а у единственного вида, распространенного к югу от экватора (*O. hornbyi*) белая окраска появляется и на брюшке, крыльях и голове. В другой линии качурок, у родов *Hydrobates* и *Oceanites*, очень схожих по строению челюстной мускулатуры и близких в филогенетическом отношении, белый цвет оперения характерен только для надхвостья и подхвостья. В остальных птицы темно-бурые. У оставшихся родов белая окраска появляется на брюхе и нижних кроющих крыла (*Fregetta*, *Garrodia*), а так же горле (*Nesofregetta*) и даже лбе и боках головы (*Pelagodroma*). По-видимому, развитие белой окраски оперения можно считать прогрессивной чертой эволюции внутри семейства. Одноцветная, темная окраска — это признак древний, унаследованный от предковых форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на всех приведенных выше рассуждениях, систематическая картина семейства качурок выглядит следующим образом:

- Семейство Hydrobatidae
- Подсемейство Oceanodrominae
- Род *Oceanodroma*
- Род *Halocryptena*
- Подсемейство Hydrobatinae
- Род *Hydrobates*
- Род *Oceanites*
- Род *Nesofregetta*
- Род *Fregetta*
- Род *Garrodia*
- Род *Pelagodroma*

До настоящего времени при подразделении семейства на подсемейства (Kuroda, 1954; Palmer, 1962) род *Hydrobates* всегда относился к группе так называемых северных коротконогих качурок. На самом деле по этому признаку, а также по ряду других признаков внешней морфологии (форма крыла, количество второстепенных маховых и др.—Palmer, 1962) он ближе к родам *Oceanodroma* и *Halocryptena*, но по строению ротового аппарата и способу добычи корма он очень близок к роду *Oceanites*. Сходные черты внешней морфологии мы склонны считать унаследованными от общих с подсемейством Oceanodrominae предков этого рода.

ЛИТЕРАТУРА

- Дементьев Г. П. и др. Птицы Советского Союза.— М., 1951.— Т. 2.— С. 327—340.
- Держинский Ф. Я. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн., 1982.— Т. 61, вып. 7.— С. 1030—1041.
- Держинский Ф. Я., Потапова Е. Г. Система сухожильных образований как объект сравнительной миологии челюстного аппарата птиц // Зоол. журн., 1974.— Т. 53, вып. 9.— С. 1341—1351.
- Держинский Ф. Я., Юдин К. А. О гомологии челюстных мускулов гаттерии и птиц // Орнитология, 1979.— Вып. 14.— С. 14—34.
- Карташев Н. Н. Систематика птиц.— М., 1974.— 367 с.
- Козлова Е. В. Гагарообразные, трубконосые // Птицы. Фауна СССР.— М.—Л., 1947.— Т. 1, вып. 3.— С. 11—124.
- Корзун Л. П. К вопросу о филогенетических взаимоотношениях между гагарами (Gaviformes) и поганками (Podicipediformes) // Зоол. журн., 1981.— Т. 60, вып. 10.— С. 1523—1532.
- Ушаков С. А., Ясманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли.— М., 1984.— 206 с.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных // Птицы. Фауна СССР.— М.—Л., 1965.— Т. 2, вып. 1, ч. 1.— 261 с.
- Юдин К. А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1970.— Т. 47.— С. 32—66.

- Bagenal T. Birds of the North Atlantic and Newfoundland Banks in July and August, 1950. // Brit. Birds, 1951.— N 44.— P. 187—195.
- Bailey R. The sea-birds of the southeast coast of Arabia. // Ibis, 1966.— Vol. 108.— P. 224—264.
- Davis P. The breeding of the Storm Petrel. // Brit. Birds, 1957.— Vol. 50.— P. 85—101, 371—384.
- Forbes B. Report on the anatomy of the Petrels. Report on the scientific results of the exploring voyage of H. M. S. Challenger. // Zoology, 1882.— Vol. 4.— P. 1—64.
- Godman F. A monograph of the Petrels.— London, 1907—1910.— 381 p.
- Gordon M. Summer ecology of oceanic birds of southern New England // Auk, 1955.— Vol. 72.— P. 138—147.
- Kuroda N. On the Classification and Phylogeny of the Order Tubinares, particularly the Shearwaters (Puffinus).— Tokio, 1954.— 179 p.
- Lee D. Petrels and stormy-petrels in North Carolina's offshore waters: including species previously unrecorded for North America. // Amer. Birds, 1984.— Vol. 38, N 2.— P. 151—163.
- Loomis L. On the classification of the Albatrus, Petrels, and Diving Petrels. // Auk, 1923.— Vol. 40, N 4.— P. 596—602.
- Lowe P. On the classification of the Tubinares or Petrels. // Proc. Zool. Soc. London, 1925.— P. 1433—1443.
- Miller L. A. Miocene Petrel from California. // Condor, 1951.— Vol. 53, N 2.— P. 78—80.
- Murphy R. Oceanic Birds of South America.— New York, 1936.— Vol. 2.— P. 726—771.
- Palmer R. Handbook of North American Birds.— New Haven, 1962.— Vol. 1.— P. 217—255.
- Peters J. Check-list of birds of the world.— Cambridge, 1931.— Vol. 1.— P. 41—79.
- Pycraft W. Contribution to the osteological of birds. Pt. III. Tubinares. // Proc. Zool. Soc. London, 1899.— P. 381—411.
- Tuck G. Die Meeres vögel der Welt.— Hamburg und Berlin, 1980.— 336 p.

A. M. Sokolov

SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE STORMY-PETREL (HYDROBATIDAE, PROCELLARIFORMES, AVES)

The jaw apparatus of 10 species of 8 genera is studied. On a comparative analysis of jaw muscels, mode of feeding and modern distribution is made reconstruct the way of evolution in the family and relations between its genera. The data on two evolutionary branches in the family are given: Oceanodroma—Halocryptena on the one hand and Hydrobates—Oceanites—Nesofregetta—Fregetta—Garrodia—Pelagodroma on the other hand. The ancestral centre of origin was situated in the temperate zone of the Pacific Ocean in the Northern Hemisphere, and the Southern Ocean became the zone of the secondary divergence of the group.

УДК: 598.2 591.9

А. М. Соколов

Московский государственный университет, Москва

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРУБКОНОСЫХ ПТИЦ В РАЙОНЕ ПОЛЯРНОЙ ФРОНТАЛЬНОЙ ЗОНЫ В ЮГО-ЗАПАДНОЙ АТЛАНТИКЕ

Во время рейса РТМС «Возрождение» с конца сентября по середину декабря 1988 г. в акватории между 47°00'—52°00' ю. ш., 26°30'—40°00' з. д. был собран материал по численности трубконосых птиц. Приводятся данные по плотности для различных видов трубконосых в антарктических, фронтальных и субантарктических водах. Оценена общая численность большинства видов трубконосых в данном районе. Приведены 6 кратких очерков.

Изучение морских птиц в различных частях Мирового океана представляет значительный научный и практический интерес. Использование птиц в качестве индикаторов продуктивности океана может играть роль для судов рыболовецкого флота, а также в некоторой степени отражать гидрологические особенности водных масс. В настоящее время возрастает актуальность знаний по состоянию и численности популяций морских птиц, что необходимо для своевременных мер охраны этой группы животных. Если данные по биологии трубконосых птиц и состоянию популяций во время гнездования подробно освещаются в зарубежной литературе (к примеру: Prince, Payne, 1979; Croxall, Prince, 1979, 1980), то данных по внегнездовому сезону для района юго-западной Атлантики практически нет.

В XIV рейсе РТМС «Возрождение» в акватории между 47°00'—52°00' ю. ш., 26°30'—40°00' з. д. мы собирали материал по численности, распределению и фенологии различных видов трубконосых птиц.

Учет численности птиц производился в 200-метровой полосе вдоль одного борта судна при постоянном ходе с использованием 12-кратного бинокля. Размер учетной полосы был выбран таким, чтобы можно было определить любую птицу до вида. Для сравнимости и единообразия получаемых данных по различным частям полигона время одноразового учета было постоянным — 1 час. Помимо учетов птиц во время движения судна, мы подсчитывали

птиц на станциях. Последний метод, на наш взгляд, полезен как для выяснения границ распространения птиц, так и для сравнения их количества в различных частях полигона.

Район исследования приходился на стык субантарктических и антарктических вод, т. е. на южную полярно-фронтальную зону (далее ПФЗ) или зону антарктической конвергенции. Значительные отличия в гидрохимическом составе антарктических и субантарктических вод по количеству растворенного кислорода, наличию нитратов и других неорганических веществ определяют богатство антарктических вод планктонными организмами. Поскольку планктон является основным кормом трубконосых птиц в море, то должна иметь место определенная качественная и количественная связь между птицами и продуктивностью океана, на что указывал В. П. Шунтов (1972а). Пищевая конкуренция в процессе эволюции привела к разделению трубконосых птиц по способу питания так, что они освоили различные виды пищевых ресурсов, начиная от мелких рачков и кончая крупными кальмарами (Croxall, Prince, 1980). В процессе работы нам было интересно узнать, какие виды птиц связаны с тем или иным типом вод, и насколько полярный фронт является ощутимой преградой в распространении видов во время внегнездовых кочевков.

Сразу отметим, что выделение групп птиц, связанных с субантарктическими или антарктическими водами, не имеет никакого отношения к зоогеографическому районированию, и что в этом вопросе мы придерживаемся взглядов Шунтова (1972б) на единую натально-антарктическую область океана.

С 28 сентября по 16 октября 1988 г. во время комплексной гидрологической съемки нами было проведено 15 учетов при движении судна и 18 учетов на станциях. В ноябре—декабре было проведено еще 14 учетов на станциях. Учеты по ходу охватили все типы вод и распределялись следующим образом: антарктика — 5 учетов, ПФЗ — 6 учетов, субантарктика — 4 учета. Общая протяженность учетных маршрутов составила 318 км, а площадь, покрытая учетами — 63.7 км². На основе полученных данных нами была подсчитана средняя плотность распределения каждого встреченного вида птиц в пересчете на 1 км², а также приблизительно оценена численность каждого вида в обследованном районе примерной площадью 450 000 км². Эти данные сведены в табл. 1. Для некоторых видов, постоянно следующих за судном, численность, по всей видимости, несколько завышена, хотя судно не работало в промысловом режиме, а, следовательно, в минимальной степени привлекало птиц.

Наиболее богатой в отношении численности птиц является антарктическая зона. Основу орнитокомплекса этой зоны составляли *Daption capensis*, *Pelecanoides georgicus*, *Halobaena caerulea*, *Priocella glacialis*. Средняя плотность для всех учтенных птиц по 5 учтам составила 16.1 ос/км². Субантарктическая зона значительно беднее. В качестве видов индикаторов этой зоны

Таблица 1

Средняя плотность и расчетная численность птиц в районе исследования

Вид	Средняя плотность, особь/км ²	Расчетная численность × 10 ³	Итого
<i>Diomedea melanophris</i>	1.33	598.5	10.56
<i>Diomedea chrysostoma</i>	0.20	90.0	
<i>Diomedea exulans</i>	0.08	36.0	
<i>Phoebastria palpestrata</i>	0.14	63.0	
<i>Macronectes giganteus</i>	0.88	395.0	
<i>Daption capensis</i>	3.75	1687.5	
<i>Priocella glacialis</i>	0.16	72.0	
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	0.27	121.5	
<i>Pachyptila desolata</i>	0.42	189.0	
<i>Halobaena caerulea</i>	0.63	283.5	
<i>Pterodroma brevirostris</i>	1.88	846.0	
<i>Pterodroma incerta</i>	0.24	108.0	
<i>Oceanites oceanicus</i>	0.03	13.5	
<i>Fregata tropica</i>	0.09	40.5	
<i>Pelecanoides georgicus</i>	0.45	202.5	
Итого			4.868

следует считать *Pterodroma brevirostris*, *Pt. incerta*, *Diomedea exulans*, *D. chrysostoma*, *Pachyptila desolata*. Средняя плотность птиц по 4 учетам — 9.42 ос/км². Фронтальная зона неоднородна в отношении численности птиц. Максимальная численность (10.99 ос/км²) характерна для западной части зоны начиная с 29° з. д. к западу. На наш взгляд, это связано с большой мозаичностью в структуре фронта, образующейся за счет вклинивающихся в пределы друг друга субантарктических и антарктических вод. Относительно небольшие расстояния между антарктическими и субантарктическими водами, занятые ПФЗ, способствуют проникновению птиц как со стороны субантарктики в антарктику, так и наоборот. В восточной части фронта плотность птиц составила 5.19 ос/км², а встречный набор видов был характерен для субантарктики. Влияние субантарктики в этом районе подтверждается и гидрологическими данными.

Полученные результаты по средней плотности птиц (10.56 ос/км²) значительно превосходят приводимые Шунтовым и др. (1982) плотности для южноамериканского сектора южного океана (2.1 ос/км²) (120—60° з. д.). Нам кажется, что такое различие связано с тем, что исследуемый участок располагался в районе ПФЗ, т. е. на стыке двух биоценозов, что определяет повышенную продуктивность океанических вод (более 1 г/м³ сейстона) в этом районе. Этому же способствует проникновение туда богатых кислородом холодных антарктических вод из моря Уэдделл.

Следует заметить, что выделить точные границы в распространении птиц при очень однородном биоценозе и большой подвижности объектов не представляется возможным. Можно только говорить о предпочтении определенными видами тех или иных условий. В табл. 2 приведены расчетные плотности для большинства видов птиц, встречающихся в районе, по всем зонам. Именно видовой состав и количество учитываемых птиц определенного

Таблица 2

Средняя плотность птиц (особь/км²) для различных зон полигона

Вид	Антарктика	Субантарктика	ПФЗ	
			западная часть	восточная часть
<i>Diomedea melanophris</i>	1.78	1.74	1.10	0.31
<i>Diomedea chrysostoma</i>	0.05	0.22	0.29	0.31
<i>Diomedea exulans</i>	0.04	0.17	—	0.04
<i>Macronectes giganteus</i>	1.28	0.70	1.01	0.39
<i>Daption capensis</i>	7.88	0.90	5.08	0.08
<i>Priocella glacialis</i>	0.27	—	0.34	—
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	0.35	0.27	0.27	—
<i>Pachyptila desolata</i>	—	1.21	0.14	0.22
<i>Halobaena caerulea</i>	1.94	0.05	0.74	0.24
<i>Pterodroma brevirostris</i>	1.40	3.12	0.43	2.69
<i>Pterodroma incerta</i>	0.04	0.57	—	0.24
<i>Pelecanoides georgicus</i>	0.56	—	1.03	0.30

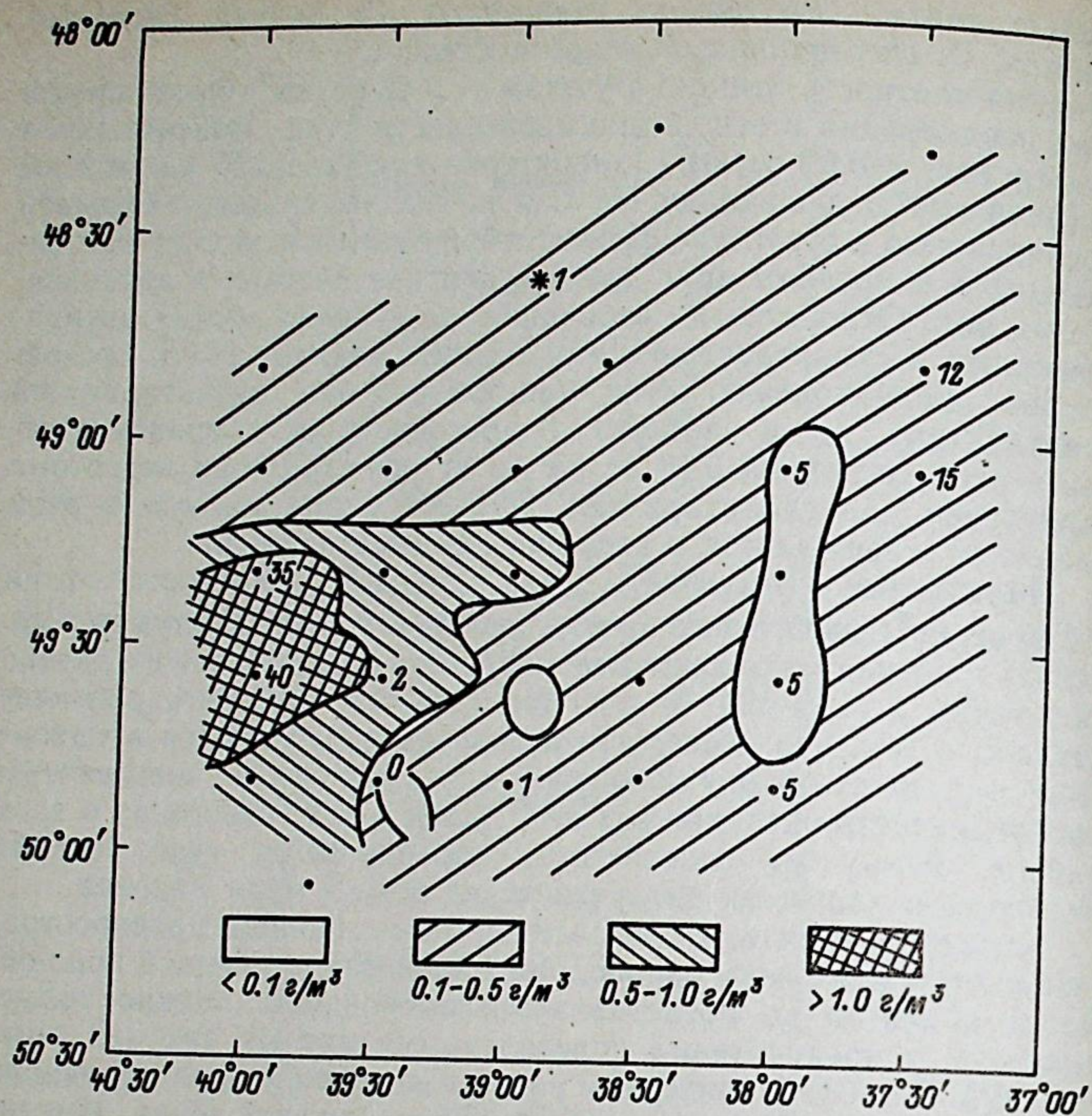


Рис. 1. Учет капских голубков на станциях (1 микросъемка)
В основу положена карта распределения биомассы сейстона. Точка — гидрологическая станция, цифра — количество учтенных голубков

вида могут быть использованы для первичного определения положения судна относительно фронтальной зоны.

Выяснение границ распределения отдельных видов птиц в районе полигона весьма затруднено вследствие небольшого материала. Далее мы приведем краткие очерки по отдельным видам трубконосых птиц.

Чернобровый альбатрос (*Diomedea melanophris*) обычен повсеместно. Не связан с типами вод. Питание разнообразно: кальмары, рыба, криль (Crohall, Prince, 1980; наши данные).

Капский голубок (*Daption capensis*) — типичный представитель антарктических вод, встречается в ПФЗ. В небольшом числе залетает и в субантарктику. Питается эуфаузидами и копеподами (Crohall, Prince, 1980). На рис. 1 приведены данные по количеству учтенных капских голубков на станциях 1-й микро-

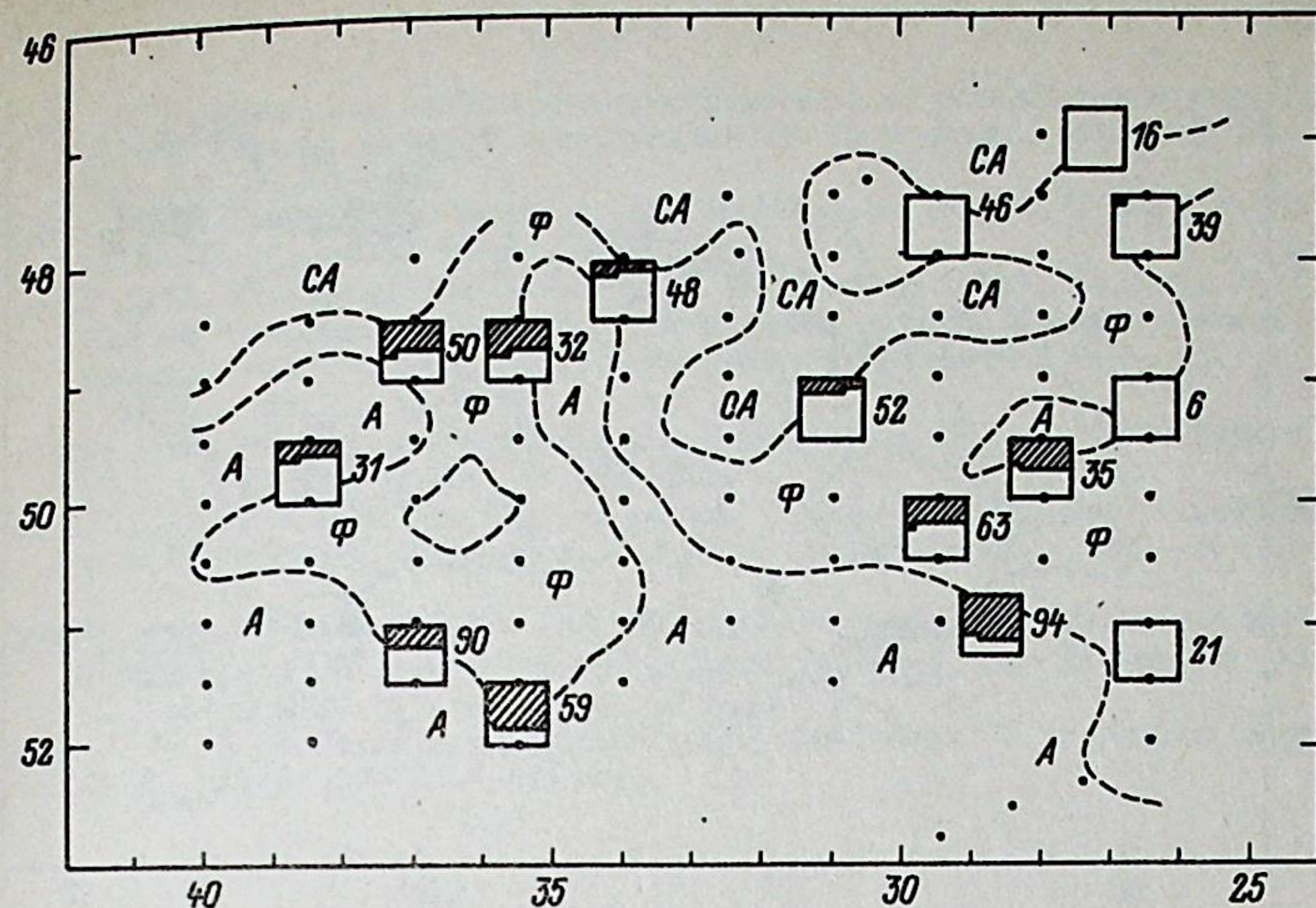


Рис. 2. Распределение капского голубка в районе исследований
Заштриховано — процент голубков от всех учтенных птиц; цифра — количество учтенных птиц всех видов, СА — субантарктические воды, Ф — полярно-фронтальная зона; А — антарктические воды.

съемки, наложенные на карту распределения биомассы сейстона. Резкое увеличение учтенных птиц соответствует максимуму биомассы (более 1 г/км^3). В ноябре—декабре численность капских голубков над антарктической водой возросла. Если в сентябре—октябре среднее количество птиц, учтенных на станции, составило 15.0 особей (по 18 станциям), то в декабре — 40.8 (по 14 станциям). В районе этих станций в тралы и планктонную сетку попадался взрослый криль до 50 мм. Общее количество птиц всех видов на станциях достигало 400 и более. Доля участия капского голубка в орнитокомплексе в сентябре—октябре в районе полигона приведена на рис. 2.

Голубиный буреветник (*Pachyptila desolata*) во время учетов был отмечен только в субантарктике и ПФЗ. Большое количество этих птиц может служить индикатором субантарктических вод. Во время станций отдельные особи встречены в антарктике.

Малоклювый тайфунник (*Pterodroma brevirostris*) — характерный вид субантарктической зоны. Из-за большой подвижности проникает и в ПФЗ, и в антарктику, где малочисленен. Его доля участия в населении птиц по обследованному району приведена на рис. 3. Относительно большое количество встреч во время учетов в юго-западной части полигона при сравнении с гидрологическими данными приходится на границу ПФЗ со стороны антарктики.

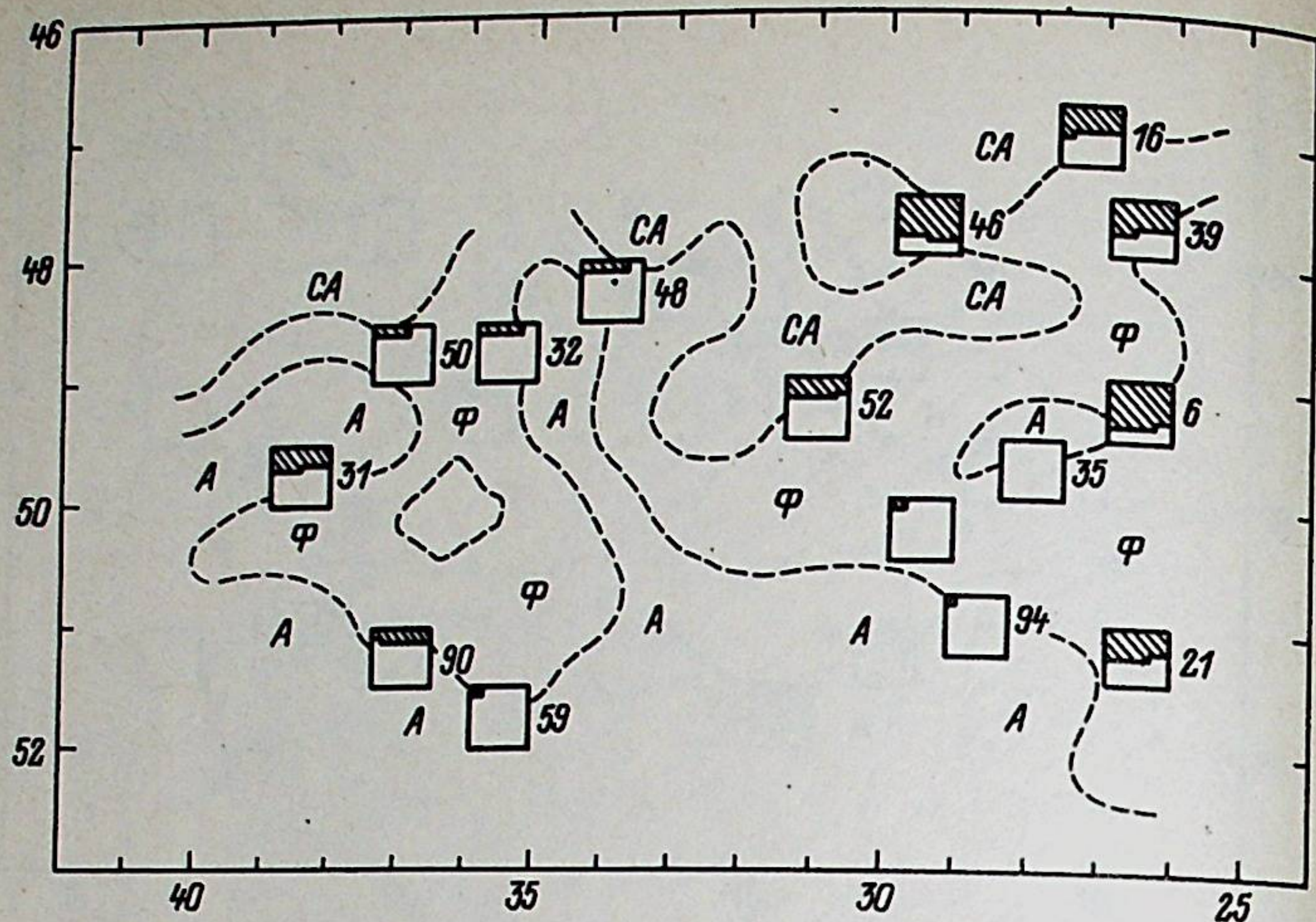


Рис. 3. Распределение короткоклювого тайфунчика в районе исследований
Условные обозначения как на рис. 2

Георгеанский нырковый буревестник (*Pelecanoides georgicus*) встречается только в антарктике и ПФЗ, в субантарктике отмечен не был. Если в сентябре—октябре он был обычным видом в западной и южной частях полигона, то в декабре практически исчез (встречены всего 2 особи). В декабре птицы приступают к размножению на о. Южная Георгия (Payne, Prince, 1979).

Большой белобрюхий буревестник (*Puffinus gravis*) в сентябре—октябре в районе полигона не отмечался. В ноябре был встречен 18 числа во время проведения микросъемки на скоплениях светящегося анчоуса. Далее отмечался постоянно. Его появление совпало с появлением в районе крупного криля.

Во время промыслового режима большое количество птиц скапливается в непосредственной близости от судна, постоянно сопровождая его. У всех добытых после траления птиц (*Diomedea melanophris*, *Macronectes giganteus*, *Procellaria aequinoctialis*, *Daption capensis*) желудки были забиты светящимся анчоусом (*Electrona carlsbergi*). В желудках *Daption capensis* насчитывалось от 5 до 12 рыб (4 желудка). Влияние антропогенного фактора в районе промысла значительно. Большая часть попадающих в океан отходов с камбуза и канализационной сети судна утилизируется птицами.

Постоянный источник корма, появляющийся у птиц при промысле рыбы рыболовецкими судами, может, по-видимому, нарушать естественное распределение птиц по акватории в районах интенсивного промысла.

ЛИТЕРАТУРА

- Шунтов В. П. Некоторые особенности пространственного распределения морских птиц в связи с пищевой конкуренцией // Зоол. журн., 1972.— Т. 51.— Вып. 3.— С. 393—405.
- Шунтов В. П. Орнитогеографическое деление Мирового океана // Зоол. журн., 1972.— Т. 51.— Вып. 10.— С. 1535—1546.
- Шунтов В. П., Кирлан Д. Ф., Батыцкая Л. В., Глебова С. Ю., Колесова Н. Г. Районы скоплений различных групп птиц, их межгодовая изменчивость и численность в Южном океане // Биология моря, 1982.— № 3. С. 3—11.
- Croxall J., Prince P. Antarctic seabird and seal monitoring studies // Polar Record., 1979.— Vol. 19.— N 123.— P. 573—596.
- Croxall J., Prince P. Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia // Biological Journal of Linnean Society, 1980.— N 14.— P. 103—131.
- Payne M., Prince P. Identification and breeding biology of diving petrels *Pelecanoides georgicus* and *P. urinatrix exul* at South Georgia // New Zealand Journal of Zoology, 1979.— N 6.— P. 299—318.
- Prince P., Payne M. Current status of birds at South Georgia // Br. Antarct. Surv. Bull., 1979.— N 48.— P. 103—118.

A. M. Sokolov

NUMBERS AND DISTRIBUTION OF PROCELLARIIDAE BIRDS IN POLAR-FRONTAL ZONE IN SOUTH-WEST ATLANTIC

Data on the numbers of 15 species of Procellariiformes birds in the South-West Atlantic in the area from 47°00' up to 52°00' S. and from 26°30' up to 40°00' W. and the density of these species in the Antarctic, polar-frontal and Subantarctic zones are given. Short descriptions of 6 species are presented.

УДК: 569.73.5 (517): 551.782.1

А. Н. Тихонов, А. О. Аверьянов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

**ПЕРВАЯ НАХОДКА ЧЕРЕПА ГАЗЕЛИ
VETAGAZELLA DORCADOIDES (SCHLOSSER, 1903)
В ВЕРХНЕМ МИОЦЕНЕ МОНГОЛИИ**

Из верхнемиоценовой свиты Алтан-Тээли (Западная Монголия, местонахождение Хиргис-Нур II) описывается задняя часть черепа газели *Vetagazella dorcadoides* (Schlosser, 1903). Это одна из древнейших находок данного вида, наиболее полный экземпляр *V. dorcadoides* для Монголии и СССР. Миоплиоценовые газели Евразии (род *Vetagazella* Dmitrieva, 1970) имеют отличия как от современных *Gazella* s. str., так и от *Procapra* Hodgson, 1846. Название *Vetaprocapra* Korotkewich, 1976 должно рассматриваться как младший синоним названия *Vetagazella* Dmitrieva, 1970.

Ископаемые остатки газелей довольно обычны в неогеновых отложениях Центральной Азии, однако в большинстве случаев они крайне фрагментарны. В Монголии и на территории Средней Азии наиболее часто встречаются изолированные роговые стержни, реже — фрагменты лобных костей с обоими стержнями, зубы и другие остатки (Дмитриева, 1977). Целые черепа неогеновых газелей из Китая (Schlosser, 1903; Bohlin, 1939; Li, Chi, 1964) не переизучались. Недостаточность доступного материала тормозит ревизию видов, установленных по таким переменным структурам, как роговые стержни. В этой связи особый интерес представляет находка Н. Н. Верзилиным (Институт земной коры ЛГУ) в 1987 г. задней части черепа газели в известном местонахождении позднеогеновых позвоночных Хиргис-Нур II (Западная Монголия). Накопление материалов, подобных по полноте описываемой ниже части черепа, позволит в дальнейшем провести ревизию систематического состава центральноазиатских неогеновых газелей с такой же детальностью, как это было сделано для неогеновых газелей Восточной Европы (Короткевич, 1976).

Череп газели был найден, по данным Н. Н. Верзилина, на северо-западном берегу оз. Хиргис-Нур, западнее родника Могой-Булак в пласте зеленовато- или желтовато-светло-серых песков мощностью 3 м, залегающих примерно в 6 м выше подошвы хиргиенурской свиты. Н. Н. Верзилин считает, что пласт песчаника соответствует слою 6 по Е. В. Девяткину (Девяткин, Жегалло,

1974; Девяткин, 1981). Вместе с черепом газели Н. Н. Верзилиным были найдены зубы гиппарионов *Hipparion hippidiodus* Sefve, 1927, *H. theobaldi mogoicum* Zhegallo, 1978 (определения В. И. Жегалло), отпечатки рыб, обломки костей млекопитающих и раковины двустворчатых моллюсков. По сообщению В. И. Жегалло зубы гиппарионов по сохранности соответствуют зубам из слоя 6 базальной пачки (Девяткин, Жегалло, 1974). В. И. Девяткин (1981) относит слой 6 к базальной части пачки А свиты Хиргис-Нур (нижний—средний плиоцен). По другим данным (Жегалло, 1978; Певзнер и др., 1982) базальную пачку свиты Хиргис-Нур следует относить к свите Алтан-Тээли, верхняя часть этой базальной пачки по возрасту соответствует мэотису (биозона NM 11). В данной работе принимается верхнемиоценовый возраст базальной пачки и, в частности, датировка слоя 6 мэотисом.

VETAGAZELLA DORCADOIDES (SCHLOSSER, 1903)

Материал. ЗИН № 32553. Задняя часть черепа с левым роговым стержнем (рисунок, вклейка), Западная Монголия, местонахождение Хиргис-Нур II, свита Алтан-Тээли, верхний миоцен.

ОПИСАНИЕ

Роговой стержень сравнительно короткий, слабо изогнутый, с четкой продольной ребристостью, несколько уплощен. Наклонен к теменным костям под углом 60—65°. Судя по сохранившейся части глазницы, основание стержня было несколько смещено назад, так что задний край основания стержня далеко заходил за задний край глазницы. Роговые стержни широко расставлены, основания, в отличие от многих современных газелей, не сближены.

Надглазничные отверстия крупные, овальной формы, открываются на внутренней поверхности глазницы отверстиями такого же размера, канал практически отсутствует.

Мозговая коробка слабо вздутая, ее ширина небольшая, височное сужение выражено слабо. Теменные кости направлены к затылку полого, у большинства газелей современной фауны они опускаются к затылку довольно круто.

Затылок сравнительно узкий, невысокий, затылочный бугорок хорошо развит. Мышечки небольшие, расставлены нешироко.

Основная затылочная кость (*os basioccipitale*) очень узкая, в ее средней части заметное углубление в виде центральной борозды. Создается впечатление, что кость несколько сдавлена с боков.

Слуховые барабаны крупные, сильно вздуты, заметно возвышаются над основной затылочной костью.

В целом описываемый экземпляр очень схож с черепами *V. dorcadoides* из Китая (Bohlin, 1935, 1939; Li, Chi, 1964) (табл. 1,

Промеры черепа *Vetagazella dorcadooides*
из Центральной Азии

Таблица 1

Промеры, мм	Верхний миоцен		Нижний плиоцен		
	Монголия Хиргис-Нур II ЗИН № 32553	Китай Шанси, по Bohlin, 1935	Китай Джунгария, по Li, Chi, 1964	Киргизия Орток, ПИН №1723—137	Казахстан, Павлодар
Ширина между надглазничными отверстиями	29.0		30.3	31.7	35.0
Ширина между наружными стенками оснований роговых стержней	65.0		69.0	66.5	69.5
Расстояние от надглазничных отверстий до затылочного бугорка	75.6		75.7		
Расстояние от точки срастания лобного и теменных швов до затылочного бугорка	49.8				
Ширина мозговой коробки	44.6	54	51		
Расстояние от заднего края глазницы до затылочного бугорка	55.8		60.6		
Высота слухового барабана	31.2		34.8		
Ширина в мышелках	32.0	31.0	34		
Ширина между слуховыми отверстиями	54.2		54.5		
Высота затылка	26.5		22		
Наименьшая ширина основной затылочной кости	18.3				

2), однако он имеет ряд отличительных черт — короткие роговые стержни, которые расположены над задним краем глазницы, в то время как у китайских экземпляров они отнесены за задний край глазницы.

З а м е ч а н и я. Описанный экземпляр *V. dorcadooides* — наиболее полный из известных в Монголии и СССР. Фрагменты черепа с роговыми стержнями, отдельные роговые стержни, зубы, обломки челюстей и отдельные посткраниальные элементы этого вида известны из Киргизии (Орток, нижний плиоцен и Джуонарык, верхний—нижний плиоцен), Восточного Казахстана (Павлодар, нижний плиоцен; Калмакпай, средний (?) плиоцен), Монголии (Хиргис-Нур II, Явор I, средний плиоцен). Более полные находки *V. dorcadooides* из нижнего плиоцена («понта») Китая. Из приведенных данных видно, что описанный здесь экземпляр из свиты Алтан-Тээли является одним из наиболее древних представителей вида. От особей из среднеплиоценовой популяции *V. dorcadooides*, жившей на той же территории (Хиргис-Нур II), он отличается сравнительно более короткими роговыми стержнями — длина по передней поверхности 85 мм, при 79.0—137.0, среднее 109.0 ($n = 10$) у среднеплиоценовых экземпляров (Дмитриева, 1977).

Таблица 2

Промеры роговых стержней позднеогеновых газелей Центральной Азии

Промеры (по Дмитриевой, 1977), мм	<i>Vetagazella dorcadooides</i>					
	верхний миоцен		нижний плиоцен		средний плиоцен	
	Монголия Хиргис-Нур II ЗИН, № 32553	Китай, Джунгария №№ V. 2900, 2901 (Li, Chi, 1964)	Киргизия Орток ПИН № 1723—137	Казахстан Павлодар ПИН № 2413—5874	Монголия Хиргис-Нур II ПИН № 2737—156	<i>V. blacki</i>
а) Наибольшая длина по передней поверхности	85.0	?	92.0	96.0	108	108
б) Длина сзади по прямой	68.0		83.5	80.0	102	102
в) Окружность основания	60.0		63.5	64.0	87.0	85.0
г) Продольный диаметр основания	21.5	23	21.5	21.2	28.0	27.0
д) Поперечный диаметр основания	17.5	21	19.0	19.4	26.5	25.2
е) Расстояние между стержнями в основании	30.5	33.3	38.0	38.0	27.8	
Индекс изогнутости б/а, %	80.0	90.7	87.6	83.3	94.4	94.4
Индекс массивности в/а, %	70.6	69.0	64.4	66.6	80.5	78.7
Индекс сплюснутости д/г, %	81.4	88.3	84.2	91.5	94.6	93.3

По многим промерам черепа описанный экземпляр несомненно близок к черепам из Китая (Джунгария и Шанси), хотя сравнение по рисунку и фотографиям не дает возможности окончательно судить о видовой принадлежности представленных экземпляров, тем более, что один из них имеет сходство с *Vetagazella blacki* (Teilhard de Chardin et Young, 1931).

В заключение несколько замечаний о систематическом положении *V. dorcadoides*. Большинство авторов традиционно относили мио-плиоценовые виды газелей к подроду *Gazella* Blainville, 1816. Е. Л. Дмитриева (1970) выделила мио-плиоценовых газелей Евразии в особый подрод *Vetagazella* Dmitrieva, 1970, основываясь на следующих признаках, отличающих эти виды от видов других подродов: длинные заостренные носовые кости (отличие от подрода *Gazella*), наличие преорбитальных ямок (отличие от подрода *Procapra*, Hodgson, 1846), наличие этмоидальных щелей (отличие от подрода *Antidorcas* Sundevall, 1844). Кроме того, от всех современных газелей ветагазели отличаются более узкой основной затылочной костью.

Е. Л. Короткевич (1976), проводя ревизию миоценовых газелей Восточной Европы, отнесла ряд видов к роду *Procapra*. Для этой группы видов, имеющих черты сходства с *Procapra*, в том числе и для *G. deperdita* (Gervais, 1848), типового вида подрода *Vetagazella* Dmitrieva, 1970, она установила новый подрод *Vetaprocapra* Korotkevich, 1976 (типовой вид *G. capriocornis* Wagner, 1847), что является грубым нарушением Кодекса зоологической номенклатуры, статья 23 «Принцип приоритета». Выделяемый в таком объеме новый подрод должен носить название *Vetagazella*, либо вид *G. deperdita* должен быть исключен из него. Однако, так как *G. deperdita* подпадает под диагноз *Vetaprocapra*, данный Е. Л. Короткевич (1976, с. 172), то название *Vetaprocapra* Korotkevich, 1976, следует рассматривать как младший синоним названия *Vetagazella* Dmitrieva, 1970. Мы считаем, что мио-плиоценовые газели имеют достаточно отличий как от современных *Gazella*, так и от *Procapra*, и поэтому должны выделяться в особую группу *Vetagazella*. Необходимо отметить, что, так как большинство современных зоологов придает родовой ранг группам *Gazella* s. str., *Procapra*, *Antidorcas*, то и ранг таксона *Vetagazella* Dmitrieva должен быть повышен до рода.

Авторы благодарны Н. Н. Верзилину, передавшему череп газели для изучения, Л. А. Несову, обратившему наше внимание на эту находку, В. И. Жегалло — за определение материала по гиппарионам и консультации, Е. Л. Дмитриевой — за содействие в работе с коллекциями неогеновых газелей Палеонтологического института АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Девяткин Е. В. Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляция).— М.: Наука, 1981.— 196 с.
- Девяткин Е. В., Жегалло В. И. Новые данные о местонахождениях неогеновых фаун Северо-Западной Монголии (к вопросу о выделении стратотипического района для неогена Центральной Азии) // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии.— М.: Наука, 1974.— С. 330—356.
- Дмитриева Е. Л. Таксономические границы *Gazella deperdita* (Gervais), 1848 // Матер. по эвол. наземн. позвоночных.— М.: Наука, 1970.— С. 141—151.
- Дмитриева Е. Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий.— М.: Наука, 1977.— 116 с.
- Жегалло В. И. Гиппарионы Центральной Азии.— М.: Наука, 1978.— 152 с.
- Короткевич Е. Л. Поздненеогеновые газели Северного Причерноморья.— Киев: Наукова думка, 1977.— 252 с.
- Певзнер М. А., Вангенгейм Э. А., Жегалло В. И., Зажигин В. С., Лискун И. Г. Корреляция отложений позднего неогена Центральной Азии и Европы по палеомагнитным и биостратиграфическим данным // Изв. АН СССР, сер. геол., 1982.— № 6.— С. 5—16.
- Bohlin B. Cavicornier der Hipparion-fauna Nord-Chinas // Palaeontol. Sinica, ser. C, 1935.— Vol. 9.— Fasc. 4.— S. 5—166.
- Bohlin B. *Gazella* (*Protetraceros*), *gaudryi* (Schlosser) and *Gazella dorcadoides* Schlosser // Bull. Geol. Inst. Upsala, 1939.— Vol. 28.— S. 79—122.
- Li Chuan-kuei, Chi Tao. Pontian Mammals of Wenquan, Sinkang // Vert. Palasiat., 1964.— Vol. 8.— N 3.— P. 288—300.
- Schlosser M. Die Fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen // Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. Math.—Physik. kl., 1903.— Bd. 22.— S. 3—221.

A. N. Tikhonov, A. O. Averianov

THE FIRST FINDING OF THE GAZELLA VETAGAZELLA DORCADOIDES (SCHLOSSER, 1903) SKULL FROM THE LATE MIOCENE OF MONGOLIA

A hind part of the skull of *Vetagazella dorcadoides* (Schlosser, 1903) is described from the Late Miocene deposits of Altan Teely formation (locality Chirgys Nur, Western Mongolia). It was the first finding of an almost completely preserved cranial sample for this species in Mongolia. Systematic position of *V. dorcadoides* is discussed. The genus *Vetaprocapra* Korotkevich, 1976 must be considered as a junior synonym of the genus *Vetagazella* Dmitrieva, 1970.

УДК: 569.73 (479.24)+569.74 (479.24)

М. В. Саблин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

ОСТАТКИ ХИЩНЫХ И КОПЫТНЫХ ИЗ НИЖНЕАПШЕРОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ АЗЕРБАЙДЖАНА

Дается краткое описание места обнаружения остатков на хребте Палан-Тюкан, говорится о сохранности материала. Устанавливается присутствие в комплексе гиены *Pachycrocuta* cf. *P. perrieri*, свиньи *Sus strozzi*, газели *Gazella parasinensis*. Приведены промеры отдельных зубов животных. Газель описана по фрагментам роговых стержней и астрагалу. Все виды относятся к формам обитавшим в Закавказье в древнем плейстоцене (средний-верхний виллафранк).

Во время полевого сезона 1986 г. автором этой статьи в окрестностях пос. Пойлу (Азербайджанской ССР, Шамхорский район) были найдены остатки млекопитающих. Сбор материала производился на северных и отчасти южных склонах хребта Палан-Тюкан. Кости залежали в лагунно-озерных отложениях нижнего апшерона (глины, алевроиты, глинистые пески) на абсолютной высоте 350—400 м над ур. м. Время образования костеносных слоев совпадает со временем существования на данной территории раннетаманского фаунистического комплекса (Лебедева, 1972). Материал зашифрован под индексами 33137—33139 и передан в отделение остеологии Зоологического института АН СССР. Большинство находок было сделано на одной точке — крупной костеносной линзе, размытой дождями. Площадь линзы составляла 25 м² при толщине слоя 0,5 м.

Кроме описываемых в статье видов, здесь были обнаружены кости крупных полорогих, лошадей, оленей, мелких хищников. К сожалению, сохранность материала очень плохая и общее количество его невелико. Нет ни одного целого черепа, рога, ветви челюсти. Трубочатые кости представлены фрагментами. Все это осложняет работу с материалом по определению конкретных видов из данного комплекса. Остатки следующих видов сохранились наилучшим образом.

ОТРЯД CARNIVORA BOWDICH, 1821
СЕМЕЙСТВО NYAENIDAE GRAY, 1869
Род *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938

Pachycrocuta cf. *P. perrieri* (Crizet, Jobert, 1828)

М а т е р и а л. Два фрагмента клыков 33137/1; 5 и три изолированных предкоренных зуба 33137/2; 3; 4 (рис. 1, *вклейка*). Описание и сравнение. Коронка и часть корня правого верхнего клыка обломаны. По сохранившемуся фрагменту можно утверждать что S^1 был крупных размеров, передне-задний диаметр его — 20,3 мм, поперечный — 14,0 мм. P^3 крупный, у него обломан задний наружный край, коронка зуба стерта приблизительно на 1/3. Его ширина — 16,8 мм. Главный конус дробящий, массивный, передний дополнительный бугорок развит слабо.

Часть коронки левого нижнего клыка обломана, отсутствует и часть корня. S_1 крупный, передне-задний размер его — 20,2 мм, поперечный — 12,7 мм. P_2 и P_3 происходят из левой половины нижней челюсти. Коронки обоих предкоренных зубов стерты приблизительно на 1/3. Длина P_2 составляет 16,8 мм, ширина — 10,4 мм. P_3 отличается от остальных зубов наилучшей сохранностью (рис. 1.) Длина P_3 21,0 мм, ширина — 14,3 мм. Хорошо был развит лишь задний дополнительный бугорок, передний — практически отсутствовал.

Зубы гиены из Палан-Тюкана близки по размерам к зубам *P. perrieri* и мельче зубов *P. brevirostris*. Эти 2 вида гиен были широко распространены в древнем плейстоцене в Евразии. К сожалению, не обнаружены важные для определения P^4 , P_4 , M_1 . Окончательное отнесение гиены из раннего апшерона Азербайджана к виду *P. perrieri* возможно только после более полных находок.

ОТРЯД ARTIODACTYLA OWEN, 1848
СЕМЕЙСТВО SUIDAE GRAY, 1821

Род *Sus* Linnaeus, 1758

Sus strozii F. Major, 1881

М а т е р и а л. Четыре изолированных зуба из верхней челюсти 33139/3; 4; 6; 8, пять изолированных зубов из нижней 33139/1; 2; 5; 7; 9.

Описание и сравнение. M^3 крупные, массивные (рис. 2). У трех из них сильно стерты коронки. Коронка четвертого практически не изношена. Один M^3 происходит из правой половины челюсти, три — из левой. Зуб спереди назад постепенно сужается. Он удлиненной формы, усложнен многочисленными добавочными бугорками, хорошо развиты базальные образования (воротнички). Промеры всех четырех M^3 сведены в табл. 1.

- Дмитриева Е. Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий // Труды совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции.— М., 1977.— Вып. 6.— С. 116.
- Лебедева Н. А. О геологическом положении остатков наземных млекопитающих хапровского, таманского и тираспольского фаунистических комплексов в разрезе морских слоев акчагыла и апшерона Восточного Закавказья // Бюл. ком. по изучению четв. периода, 1972.— № 38.— С. 99—115.
- Azzaroli A. Filogenesi e biologia di *Sus strozzi* e di *Sus minor* // Palaeontographia italica.— Pisa, 1954.— Vol. 48 (18).— P. 41—76.
- Viret J. Le laessa bancs durcis de Saint-vallier (Drome) et sa faune de mammiferes villafranchiens // Nouv. arch. Museum Histoire Natur.— Lyon, 1954.— Fasc. 4.— P. 200.

M. V. Sablin

REMAINS OF CARNIVORES AND UNGULATES
FROM LOWER APSHERONIAN DEPOSITS FROM AZERBAIJAN

The burial place of the remains of mammals are described, their peculiarities are noted. The supposed age of the remains — upper Villafrank. Some species are described: hyena *Pachycrocuta cf. P. perrieri*, wild pig *Sus strozzi*, gazella *Gazella parasinensis*. All animals belong to the early Tamansky faunistic complex.

УДК: 599.323.2:591.568+591.351

Ю. Б. Сластionenко

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

МАТЕРИАЛЫ ПО МАТЕРИНСКОМУ ПОВЕДЕНИЮ
И ПОСТНАТАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ ОРЕШНИКОВОЙ
СОНИ (MUSCARDINUS AVELLANARIUS L.)

На основании наблюдений за орешниковыми сонями в природе (в Молдавской ССР и Литовской ССР) и в лабораторных условиях приводятся материалы по материнскому поведению. Последнее сравнивается с таковым у других представителей семейства Gliridae. Подробно описывается постнатальное развитие орешниковой сони.

Детальное изучение жизни особи дает материал, необходимый и для представления о существовании вида на популяционном уровне, и для понимания таксономических построений и филогенетических связей животных, в частности млекопитающих.

Среди семейства Gliridae из широкоареальных видов наименее изучена орешниковая соня. Вместе с тем она по целому ряду биологических особенностей отличается от других видов своего семейства. В частности, не вполне ясны ее родственные связи. Чтобы провести детальное сравнение мушловки с другими представителями соневых, необходимо уточнить многие стороны ее биологии. Особенно важно представить себе в деталях течение онтогенеза, поскольку это наиболее строго детерминированный процесс, который в своем развитии подвергся наименьшему изменению.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу данной работы положены материалы, собранные нами во время экспедиций 1986 г. в Молдавской ССР и Литовской ССР, и в период работы на стационаре Шульгино Ленинградской области. Полевые исследования проводились летом (июль—август) в государственном лесном заповеднике «Кодры», осенью — на 2 стационарах в Литовской ССР: юго-западная Литва, Шакяйский район и восточная Литва, Молетский район. Здесь нам всестороннее содействие оказал Р. А. Юшкайтис, за что мы выражаем ему искреннюю благодарность.

В «Кодрах» нами были обнаружены 73 мушловки (4 беременные самки, 11 кормящих, 6 без выводков, 40 подсосных детенышей, 12 самцов). На 2 стационарах в Литве нами были встречены 173 орешниковые сони (62 самца, 20 самок кормящих с 68 детенышами и 44 самки без выводков).

Постэмбриональное развитие было описано на основе материала по 22 выводкам. Детенышей ежедневно взвешивали, обмеряли. Фиксировались все моменты формирования экстерьерных признаков, локомоции и поведенческих реакций.

Орешниковая соня относится к типичным полициклическим видам и может приносить за лето до 3 выводков, однако в природе третьи выводки практически никогда не наблюдаются. Обычно же взрослые самки размножаются за лето 2 раза, годовалые — 1 (Лихачев, 1954, 1966). Интересно, что в Альпах мушловки имеют лишь 1 помет за активный период года (Wachtendorf, 1951). Необходимо отметить, что не все самки размножаются ежегодно (Лихачев, 1954, 1966). Мушловки, видимо, становятся половозрелыми в 2—2.5 месяца, так как по литературным данным (Лихачев, 1954, 1966; Лозан, 1970; Айрапетьянц, 1983) и нашим наблюдениям молодые самки из первых пометов рожали в конце лета и благополучно выращивали детенышей. Однако обычно только через год они могут успешно участвовать в воспроизводстве популяций, лишь только после зимовки.

Почти сразу после пробуждения мушловки начинают спариваться. В это время зверьки становятся очень активными и возбудимыми. Агрессивность в этот период прежде мирных и спокойных зверьков, которые содержались в клетках больше чем по 3—4, вызывала удивление. Столкновения происходили как между разнополыми, так и между однополыми особями. Сони наносят укусы друг другу в затылок, нос, уши, лапы, надхвостовую область и хвост, на котором подчас нет живого места (травмированные концы ушей и хвоста впоследствии отсыхают и отваливаются). Все это сопровождается визгами и скрежетом зубов. Слабого порой забивают до полусмерти, он изгоняется из общего домика, в котором днюют вместе все обитатели клетки.

Беременность продолжается у орешниковой сони 22—25 дней. Самка приносит от 1 до 7 детенышей, но чаще всего их 3—5 (Лихачев, 1954, 1966; Айрапетьянц, 1983).

Материнское поведение. Незадолго до появления потомства самка становится довольно агрессивной по отношению как к самцам, так и к самкам, особенно к молодым животным. Занимая облюбованное убежище, она, как правило, выгоняет из него своих сородичей. Вместе с тем к некоторым особям, независимо от пола, беременная самка относится спокойно, позволяя им занимать одно с ней гнездо. В это время из клеток доносятся постоянный визг, стрекот. За 2—3 дня до родов самка обычно строит выводковое гнездо (Айрапетьянц, 1983), иногда она использует старое. Шарообразное слоистое убежище хорошо сохраняет тепло, что позволяет оставлять детенышей и отлучаться для поиска пищи.

Самка постоянно вылизывает своих детенышей, обычно начиная с анального отверстия, брюшка затем переключается на лапы, уши и мордочку. Одна ручная соня, когда мы возвращали ей

детеныша после ежедневных описаний, высовывалась из домика, брала у нас его и здесь же на входе начинала его чистить.

В «Кодрах» и Литве мы обратили внимание на то, что потревоженные самки орешниковой сони детенышей своих не защищали, в отличие от других представителей своего семейства, таких как лесная соня (*Dryomys nitedula*) и полчок (*Glis glis*). Для последних характерна «активно-оборонительная реакция» (Самарский, Билык, Козлова, 1983) при защите выводка: зверек принимает устрашающие позы, делает резкие отпугивающие движения, громко стучит зубами и ворчит, а при попытке взять детеныша вырывает его и кусается (Спангенберг, 1925, 1925; Айрапетьянц, 1983).

Во время периодических проверок искусственных гнездовых в Молдавии и Литве мы находили выводки в тех же дуплянках, что и раньше, хотя поблизости были свободные. Видимо, мушловки сильно привязаны к своим убежищам и, по мнению А. Э. Айрапетьянц (1983), смена их чаще всего связана со скоплением эктопаразитов в подстилке и загрязнением гнезда. По мнению же Г. Н. Лихачева (1971) смена убежищ — обычное явление во время выращивания потомства. Переселение не всегда проходит благополучно. Перетаскивая детеныша, самка при подозрительных звуках замирает с ним во рту, а при реальной опасности бросает его и сама скрывается в укромном месте. Случается, что соня «забывает» кого-нибудь из детенышей в старом гнезде или, перетаскив одного в новое, возвращается к остальным и остается там.

В первые 7—10 дней после рождения детенышей самка сильно возбуждена (впоследствии она становится спокойнее). «Крик покинутого детеныша» (Eisenberg, 1975) — цикающий писк вынутого из гнезда малыша может вызвать реакцию смещения родительского поведения. В том случае, если самка не может найти своего детеныша, она, вероятно, безболезненно хватается за шкурку взрослое животное, явно пытаясь его перетаскать. Именно в этот период потревоженные самки часто бросают свои выводки; на более поздних этапах развития детенышей мы лишь в исключительных случаях наблюдали такую реакцию. В то же время у лесной сони гибель детенышей в разных этапах постнатального периода отмечалась очень редко (Голодушко, Падутов, 1961).

В лабораторных условиях мы отмечали случаи, когда самки мушловки успешно выращивали чужих детенышей своего вида. Так, к 3 соням, у которых были свои выводки, мы посадили еще несколько малышей разного возраста. 22 молодых зверька благополучно выросли, и только 3 погибли уже в 20—22-дневном возрасте. Подобное поведение было отмечено и у кормящих лесных сонь (Самарский, Билык, Козлова, 1983).

Нередко мы наблюдали в неволе, что в одном гнезде с самкой и выводком жили и другие сони; чаще всего это были беременные особи, у которых вскоре здесь же появлялись детеныши. В природе

Весовые (г) и меристические показатели (мм) у

Возраст	Дни	1	2-3	5-6	7-8	9-10	14-15
Вес	<i>n</i>	15	25	10	15	34	14
	<i>lim</i>	0.9-1.5	1.0-1.8	1.4-2.3	2.0-2.9	2.7-3.4	4.0-5.0
Длина тела	\bar{x}	1.1	1.3	1.5	2.0	3.0	4.5
	<i>n</i>	20	25	10	33	34	14
Длина хвоста	<i>lim</i>	20.0-24.0	25.0-32.0	26.0-32.0	29.0-39.0	34.0-41.0	46.0-49.0
	\bar{x}	21.5	27.3	29.0	34.5	38.4	48.0
Длина задней ступни	<i>n</i>	20	25	10	33	34	14
	<i>lim</i>	7.0-10.0	9.0-13.0	10.0-13.0	12.0-18.0	15.0-19.0	21.0-37.0
Высота уха	\bar{x}	8.0	11.6	11.8	14.9	19.1	31.6
	<i>n</i>	20	25	10	33	34	14
Длина головы	<i>lim</i>	4.0-5.0	4.0-5.5	5.0-9.0	9.0-14.0	10.0-15.0	11.0-15.0
	\bar{x}	4.2	4.6	6.9	11.2	12.9	13.1
Длина предплечья и кисти	<i>n</i>	20	25	10	25	34	14
	<i>lim</i>	7.0-9.0	7.0-12.0	8.0-13.0	13.0-17.0	15.0-20.0	18.0-20.0
Длина вибриссов	\bar{x}	7.5	10.0	11.0	14.8	17.1	20.4
	<i>n</i>	20	25	10	20	14	14
Усов	<i>lim</i>	0-0.5	0.5-1.5	1.0-2.0	2.0-5.0	6.0-10.0	8.0-12.0
	\bar{x}	0.4	0.9	1.2	3.3	7.3	10.4

мы лишь в исключительных случаях находили при выводке несколько взрослых сонь. В основном это были молодые расселяющиеся особи, которые на рассвете занимали ближайшее убежище. Так, в одной дуплянке мы нашли 2 самок, самца и 2 больших детенышей.

Самцы в природе, по-видимому, не участвуют в воспитании выводков. В лабораторных условиях нередко случаи, когда самки позволяли оставаться им вместе с потомством, особенно если партнеры долго находились вместе. В данной ситуации самец первым покидает домик во время ночной активности и первым уходит от подрастающих детенышей.

С ростом детенышей забота о них ослабевает, и к самостоятельной молодежи в возрасте 2-3 месяцев со стороны взрослых особей наблюдается агрессивное поведение.

Постэмбриональное развитие было частично освещено уже в литературе М. Н. Лозаном (1960), Г. Н. Лихачевым (1971), В. П. Голанцевым и Л. В. Коротецкой (1980). В своей ранней работе мы описали четыре этапа постнатального онтогенеза детенышей орешниковой сони (Айрапетьянц, Сластиковенко, 1988). В настоящей работе мы рассматриваем этот период подробнее (табл.) и сравниваем свои данные с литературными (рис.).

Детеныши появляются на свет голыми, через красноватую розовую кожу просвечивают кровеносные сосуды, желудок; глаза скрыты под кожей; ушная раковина выражена лишь овальным бугорком. Пальцы на передних и задних лапах слиты. Вибриссы усов отсутствуют или слегка намечены. Зубов нет. Лежа на боку,

орешниковой сони в различные возрастные периоды

	16-17	18-19	20-21	22-24	25-26	27-28	30-31	40-41
	12	27	15	21	8	12	14	22
	4.3-5.5	4.9-7.0	5.6-7.3	5.8-9.1	5.9-9.0	6.1-9.5	6.3-10.0	7.3-14.5
	4.9	5.9	6.2	7.6	7.0	7.6	8.4	9.5
	9	27	15	25	8	11	12	22
	43.0-50.0	48.0-56.0	51.0-56.0	53.0-59.0	57.0-63.0	58.0-63.0	61.0-67.0	59.0-68.0
	47.2	49.3	53.5	56.1	59.0	59.8	63.6	67.6
	16	26	14	25	8	11	13	22
	30.0-40.0	39.0-46.0	41.0-49.0	57.0-56.0	54.0-57.0	50.0-60.0	54.0-63.0	59.0-68.0
	34.6	42.8	45.9	50.4	55.5	54.9	57.6	60.3
	16	26	14	25	8	11	13	22
	12.0-15.0	14.0-16.0	15.0-16.0	15.0-16.0	15.0-16.0	15.0-17.0	15.0-18.0	15.0-18.0
	13.5	15.0	15.3	15.6	15.9	16.1	16.2	16.8
	14	16	26	14	25	8	11	22
	4.0-6.5	6.0-8.0	7.5-8.0	7.5-10.0	9.0-10.0	10.0-11.0	10.0-12.0	11.0-13.0
	5.1	7.1	7.8	8.9	9.4	10.3	10.8	12.0
	16	26	14	25	8	11	13	22
	20.0-24.0	21.0-25.0	22.0-25.0	23.0-27.0	24.0-27.0	25.0-28.0	25.0-28.0	25.0-28.0
	20.9	23.2	23.3	25.0	25.0	25.7	27.0	27.1
	16	26	14	25	8	11	13	22
	18.0-20.0	19.0-22.0	21.0-22.0	21.0-25.0	22.0-25.0	23.0-26.0	23.0-27.0	23.0-27.0
	18.8	20.6	21.6	22.8	23.5	24.5	24.6	24.7
	16	26	14	25	8	11	13	22
	9.0-13.0	12.0-15.0	14.0-17.0	17.0-20.0	19.0-22.0	19.0-23.0	20.0-25.0	20.0-27.0
	11.7	13.4	15.4	17.7	21.0	21.5	22.4	23.7

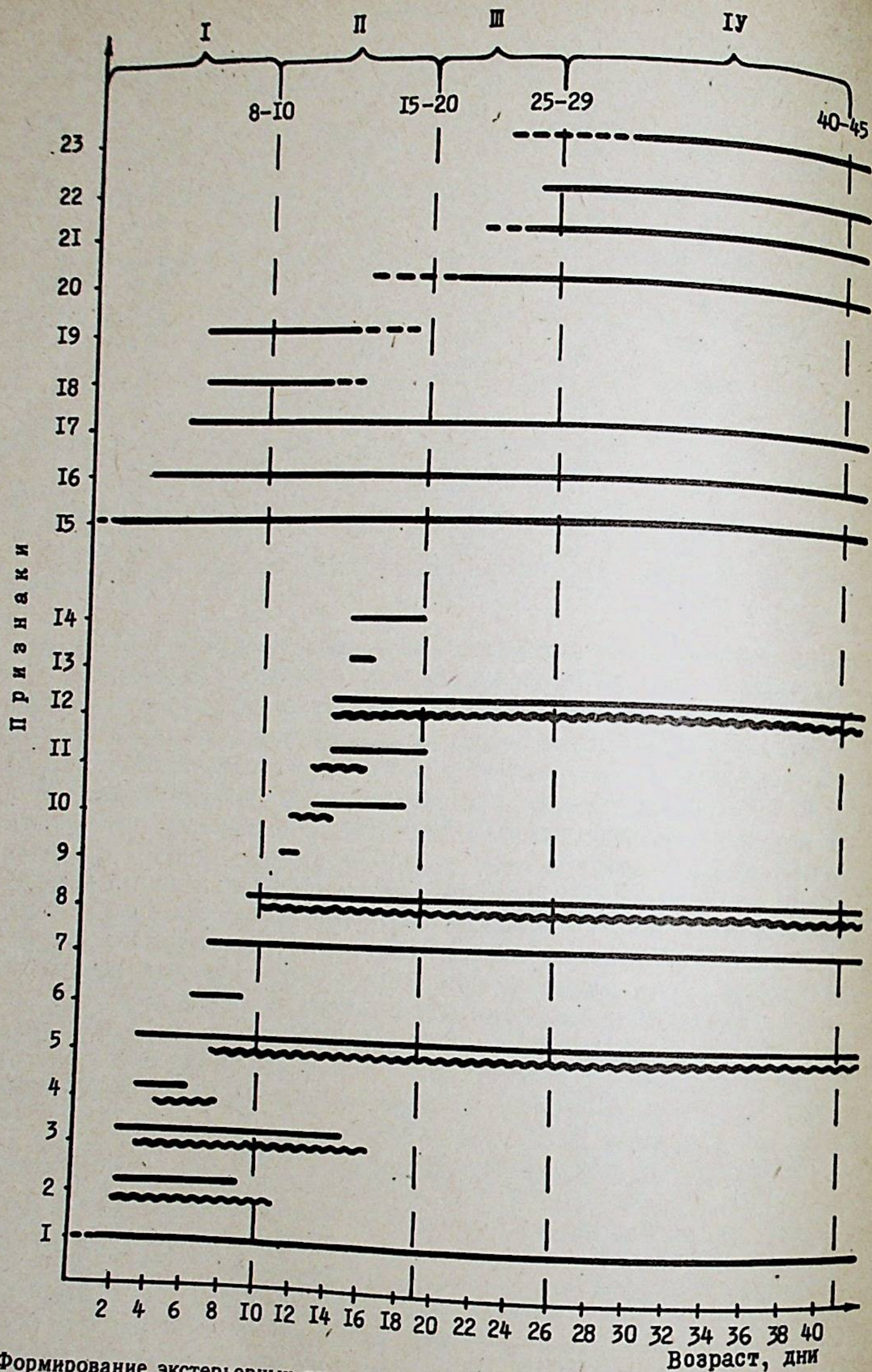
они не способны переворачиваться на живот. Вынутые из гнезда, они подергивают лапками и производят сгибательно-разгибательные движения телом, и при этом издают короткие пикающие звуки, заканчивающиеся «цц...» — «крик покинутого детеныша». Вскоре детеныши охлаждаются, затихают и только открывают рот.

В 1-й день детеныши весят от 0.9 до 1.5 г, длина тела — 20-24 мм, длина хвоста — 7-10, длина задней ступни — 4-5, головы — 7-9 мм.

На 2-й день кожа приобретает бледно-розовый цвет и хорошо просвечивают швы черепа, ребра. Намечается глазная борозда.

На 3-й день «отлипает» ушная раковина у большинства детенышей. Кожа на голове и спине становится серовато-дымчатого цвета. Появляются на верхней части тела редкие щетинки 0.5 мм. Нос несколько вздернут, припухлые выбрисные поля образуют носовую складку. В этом возрасте у детенышей впервые обнаруживается оборонительная реакция «вздрагивания», отмеченная впервые у полчка А. Э. Айрапетьянц и И. М. Фокиным (1984).

У некоторых детенышей только на 5-6 день «отлипает» ушная раковина. В этом возрасте глазная борозда видна довольно четко. Серый пигмент хорошо выражен на голове и спине, остальная часть тела еще розовая. На спине появляется первая шерсть. Глазной диск, кровеносные сосуды на хвосте, лапах, животе, желудок еще просвечивают. Заметны запястные вибриссы. Детеныши уже хорошо цепляются, лежат на животе в характерной позе «сфинкса», опираясь на локти и плотно подбирая задние лапы, ползают с помощью передних лап, делая ими 3-4 рывка и подтягивая задние.



Формирование экстерьерных признаков, поведенческих реакций и локомоции
 Наши данные — *прямая линия*, по Г. Н. Лихачеву (1971) — *волнистая линия*
 1 — вибриссы усов, 2 — появление глазной борозды, 3 — пигментация, 4 — «отлипание» ушной раковины,
 5 — шерстный покров на спине, 6 — шелушение кожи, 7 — запястные вибриссы, 8 — шерстный покров

К 7—8 дню остатки пуповины отсыхают. В эти дни по спине, хвосту, голове проходит темно-серый пигмент. Голова покрыта редкими рыжими волосками. По верху тела проходит активное шелушение кожи. Пальцы на лапах еще плотно соединены.

К 9—10 дню маленькие орешниковые сони покрыты сверху короткой буровато-рыжей шерстью, наступает условно называемая стадия «бархатности» (терминология А. Э. Айрапетьянц). На животе появляются редкие белые волоски.

В возрасте 11—12 дней прорезаются нижние резцы. Некоторые исследователи относят этот процесс к 7—8 дню и даже 5—6 (Голанцев и Коротецкова, 1980), на самом деле нижние резцы в этот период выходят из десен, но находятся в пленке. На верхнем веке появляются ресницы. Еще заметна носовая складка на курносой мордочке.

На 13 день малыши равномерно покрыты уже довольно длинной рыжеватой шерстью. У некоторых начинает отходить 5-й палец.

В возрасте 14 дней открываются слуховые проходы, полностью формируются ушные бугорки, хотя сама ушная раковина еще мясистая. Видны черные ресницы на соединенных веках. Вибрисные поля еще припухлые.

В то же время надо отметить, что у части детенышей только на 15 день открываются слуховые проходы и прорезаются верхние резцы. У основной массы детенышей начинает появляться щель на глазах. Отходят 5 и 1 пальцы на передних лапах. Шерсть на животе приобретает охристый цвет. Еще сохраняется поза «сфинкса». Малыши могут передвигаться шагом и прыгать резко вверх, одновременно отталкиваясь всеми четырьмя лапами.

В возрасте 16—17 дней довольно длинная шерсть на спине приобретает буро-охристый оттенок, на шее, горле появляются белые шерстинки будущего «галстука». Детеныши уже могут немного лазать. В эти дни продолжается процесс разъединения пальцев: 1, 2, 5 свободны, а 3 и 4 еще соединены. Большинство малышей прозревают, но некоторые открывают глаза только на 18—19 день. В этом же возрасте заканчивается расхождение пальцев на всех четырех конечностях. Белый «галстук» на груди заходит на передние лапы. Хвост еще плохо оволосен, концевые две трети его серого цвета с редкими шерстинками. Концы вибрисс начинают чернеть. Детеныши уже довольно хорошо лазают, но в основном с помощью передних лап, подтягивая задние, могут менять направление и прыгать с высоты 5—7 см. Появляются элементы комфортного поведения: они пытаются чесаться и умываться.

на животе, 9 — прорезаются нижние резцы, 10 — расхождение пальцев на задних конечностях, 11 — расхождение пальцев на передних конечностях, 12 — открытые слуховые проходы, 13 — прорезаются верхние резцы, 14 — прозревание, 15 — цепляние, 16 — оборонительная реакция, 17 — переворачивание, 18 — поза «сфинкса», 19 — ползание с пропульсией передних конечностей, 20 — комфортное поведение, 21 — исследовательское поведение, 22 — выход из гнезда, 23 — самостоятельное питание; I, II, III, IV — этапы постнатального онтогенеза (Айрапетьянц, Сластиковенко, 1988)

В возрасте 20—21 дня зафиксирована оборонительная реакция — «вертикальная стойка»: при попытке взять детеныша в руки он становится вертикально и вздрагивает передними лапами, при этом постукивает зубами. Детеныши еще не выходят из гнезда, но при необходимости могут передвигаться шагом, рысью, прыгать, отталкиваясь всеми четырьмя лапами. Задние конечности теперь уже помогают при лазании.

На 25—26 день молодые орешниковые сони впервые покидают гнездо и начинают пробовать корм. Лазают они медленно, осторожно. Умело чистят свою шкурку. Игровое поведение ни на этом этапе, ни позже мы не наблюдали. Основной формой поведения в возрасте 25—50 дней является исследовательская деятельность.

В возрасте 30—31 дня молодые напоминают взрослых сонь, отличаясь от них только меньшими размерами, все еще относительно большой величиной головы и конечностей, меньшим опушением хвоста, серый его кончик еще плохо оволосен. Лактотрофный период у большинства детенышей к этому времени заканчивается, и они переходят на самостоятельное питание, другие еще продолжают питаться молоком.

Распадается выводок в период с 35 по 45 день. Молодые сони отправляются на поиски новых угодий, они могут удаляться от выводковых убежищ на расстояние 500 м (Лозан, 1970), 800 м (Юшкайтис, 1988), и даже на расстояние более километра (Лихачев, 1955).

Таким образом, весь период пре- и постнатального онтогенеза у орешниковой сони занимает 60—70 дней, что составляет 33—47% активного периода самки, который зависит от географических и климатических условий различных мест обитания этого широкоареального вида и составляет 150—180 дней.

В заключение пользуясь случаем, я хочу поблагодарить старшего научного сотрудника БИНИИ А. Э. Айрапетьянц за постоянное внимание, ценные советы и замечания, сделанные в ходе выполнения данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц А. Э. Сони.— Л., 1983.— 192 с.
Айрапетьянц А. Э., Сластionenко Ю. Б. Этапы постнатального онтогенеза орешниковой сони // Грызуны. Т. 1.— Свердловск, 1988.— С. 119—120 (Тез. докл. 7 Всесоюзн. совещ.).
Голанцев В. П., Коротецкова Л. В. О динамике сердечного и дыхательного ритма в постнатальном онтогенезе орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius*) // Зоол. журн., 1980.— Т. 59, вып. 10.— С. 1530—1535.
Голодушко Б. З., Падутов Е. Е. Материалы по экологии лесной сони Беловежской пуши // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии.— Минск, 1961.— С. 47—70.
Лихачев Г. Н. Размножение и численность орешниковой сони // Зоол. журн., 1954.— Т. 33, вып. 5.— С. 1171—1182.

- Лихачев Г. Н. Время пробуждения и характер кочевок орешниковой сони // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., 1955.— Т. 60, вып. 4.— С. 123—124 (Автореф. докл., проч. 10.03.55)
Лихачев Г. Н. Размножение орешниковой сони на юге Московской области // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., 1966.— Т. 71, вып. 1.— С. 32—42.
Лихачев Г. Н. К биологии орешниковой сони // Тр. Приокско-Террасного заповедника.— М., 1971.— Вып. 5.— С. 160—175.
Лозан М. Н. Постэмбриональное развитие орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius* L.) // Тр. Ин-та биол. (Молд. фил. АН СССР), 1960.— Т. 1.— С. 137—140.
Лозан М. Н. Грызуны Молдавии. Т. 1.— Кишинев, 1970.— С. 100—117.
Самарский С. Д., Билык Л. И., Козлова А. З. О поведении лесной сони в период размножения // Прикладная этология. Т. 3.— М., 1983.— С. 235—236 (Матер. 3 Всесоюзн. конфер. по поведению животных)
Спангенберг Е. П. К биологии лесной сони (*Dryomys nitedula* Obolenskii Ognev) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., новая серия, 1925.— Т. 33, вып. 3/4.— С. 25—30.
Юшкайтис Р. А. Структура двух популяций орешниковой сони в Литве // Экология популяций.— Новосибирск, 1988.— Ч. 1.— С. 167—169.
Eisenberg G. F. The behavior patterns of desert rodents // Rodents in desert environments, 2, Monogr. biol., 1975.— Vol. 28.— P. 1—28.
Wachtendorf W. Beitrage zur Okoklogie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) in Alpenvonland // Zoolog. Jahrbucher Abteil. für Systematik., Ökolog. und Grogg. der Tiere., 1951.— Bd. 80.— Hf. 3/4.— S. 189—204.

J. B. Slastionenko

DATA ON MATERNAL BEHAVIOUR AND POSTNATAL DEVELOPMENT OF THE DORMOUSE (*MUSCARDINUS AVELLANARIUS* L.)

On the base of observation on the wild populations of the dormouse in Moldavia and Lithuania and in the laboratory conditions the data on the maternal behaviour are given. The latter is compared with the behaviour of the other representatives of the family Gliridae. The postnatal development of dormouse is given.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Аверьянов А. О. Новое местонахождение среднедевонских позвоночных в Ленинградской области	4
Мандрица С. А. Морфологические особенности строения сейсмодатчиков каналов представителей семейства Congiopodidae (Pisces: Scorpaeniformes)	16
Мандрица С. А. К валидности <i>Ectreposebastes niger</i> и распространению видов рода <i>Ectreposebastes</i> (Pisces: Scorpaenidae)	29
Питрук Д. Л. Предварительный список видового состава и распространение рыб семейства Liparididae в Охотском море	35
Лаврова Т. В. Предварительный список и распространение видов рыб семейства Stichaeidae в Охотском море	46
Салманов А. В. Морфометрические особенности форелей рек и озер бассейна Каспийского моря (Salmo, Salmonidae, Pisces)	55
Сапожников Г. П. Некоторые особенности развития и роста личинок сибирского углозуба <i>Salamandrella keyserlingii</i>	75
Пчелинцев В. Г. К вопросу о питании большой выпи (<i>Botaurus stellaris</i> L.)	91
Соколов А. М. Систематика и филогения семейства качурок (Hydrobatidae, Procellariiformes, Aves) в свете данных по морфологии ротового аппарата	94
Соколов А. М. Численность и распределение трубконосых птиц в районе полярной фронтальной зоны в юго-западной Атлантике	124
Тихонов А. Н., Аверьянов А. О. Первая находка черепа газели <i>Vetagazella dorcadoides</i> (Schlosser, 1903) в верхнем миоцене Монголии	132
Саблин М. В. Остатки хищных и копытных из нижнеапшеронских отложений Азербайджана	138
Сластионенко Ю. Б. Материалы по материнскому поведению и постнатальному развитию орешниковой соны (<i>Muscardinus avellanarius</i> L.)	143

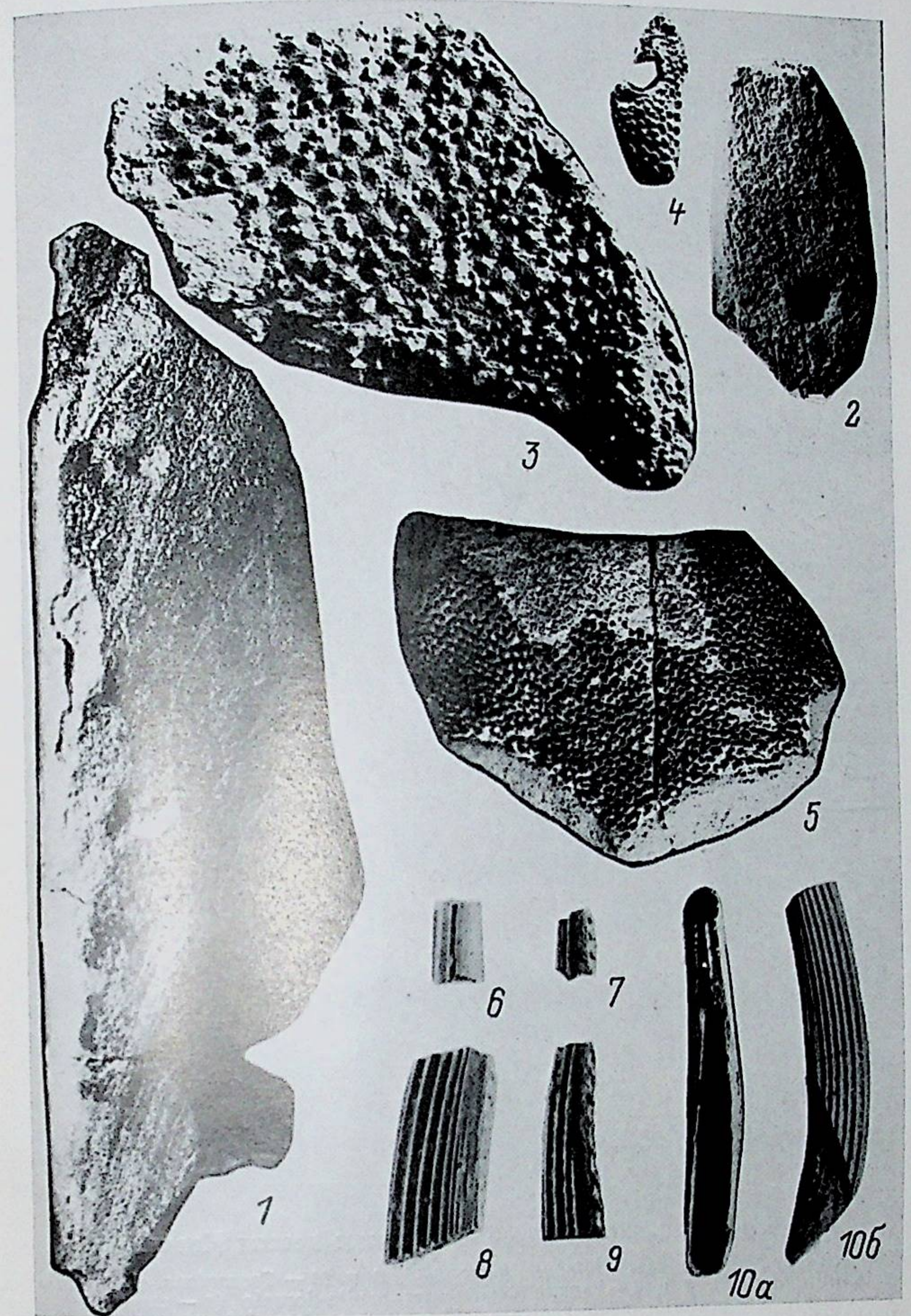


Рис. 1. Пластинки панциря псаммостеид (1—5) и плавниковые шипы акантод (6—10) из среднедевонского местонахождения позвоночных близ станции Новинка:

1 и 2 — *Tartuosteus* cf. *T. maximus*, фрагменты брахиальных пластинок со следами зубов кистеперых рыб, 3 — *Ganosteus stellatus*, латеральная часть брахиальной пластинки, 4 и 5 — *Pycnosteus tuberculatus*, фрагменты орбитальной пластинки (4) и коньковой чешуи (5), 6 — *Haplacanthus marginalis*, 7 — *Haplacanthus* sp., 8 и 9 — *Hoplacanthus gracilis*, 10 — *Devononchus concinnus* (a — сзади, б — сбоку). Увеличение: 1—5 — $\times 1$, 6—10 — $\times 2.7$.

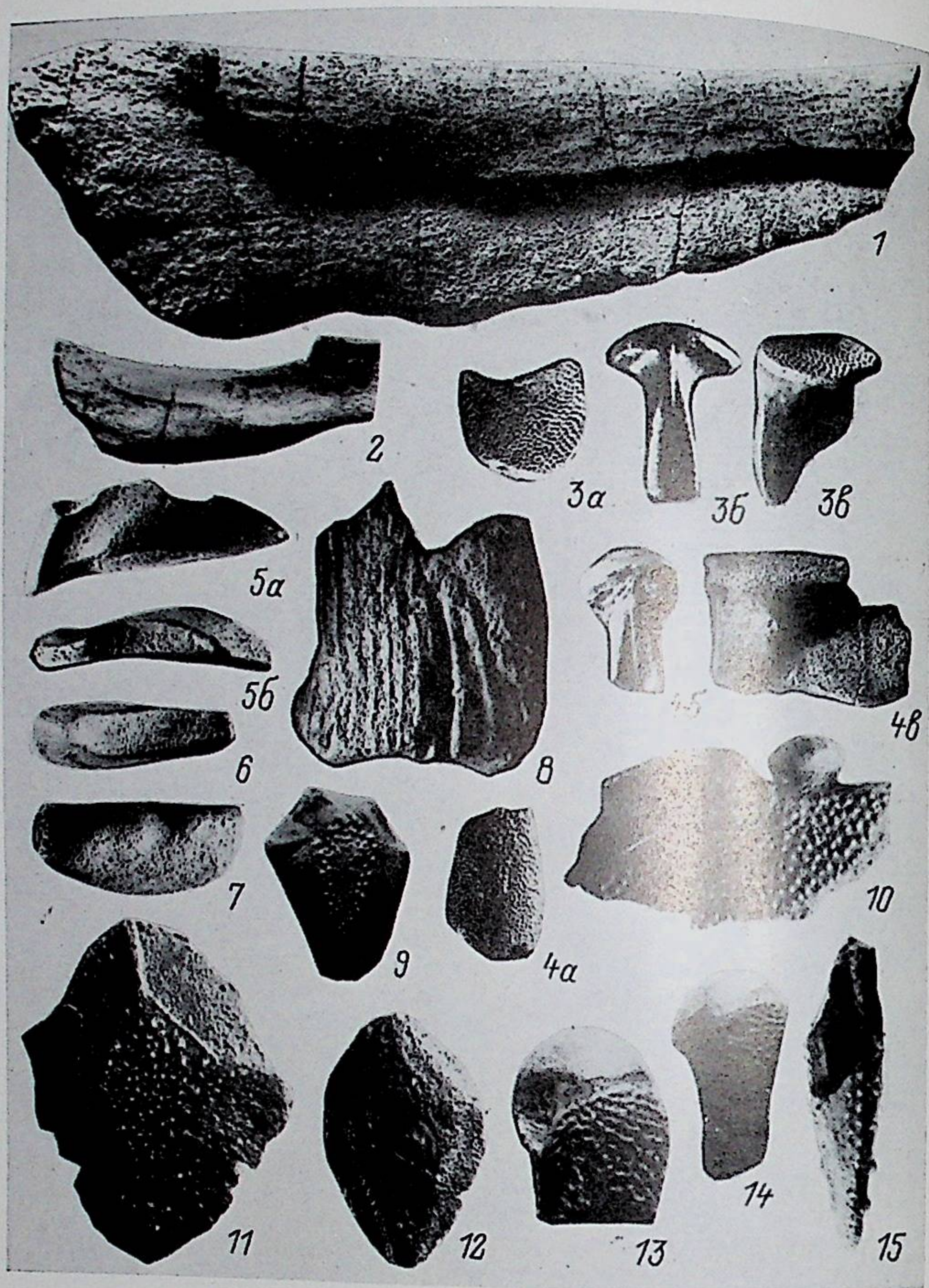


Рис. 6. Кости панцирных рыб из среднего девона Новинки:

1 — *Homostius* sp., задняя часть *infragnathale*; 2—4, 9 и 10 — *Coccosteus* cf. *C. markae*, 2 — часть *infragnathale*, 3 и 4 — задние фрагменты *medio-dorsale* (а — сверху, б — сзади, в — сбоку), 9 — *posterior-medio-ventrale*, 10 — *anterior-dorso-laterale*, 8 — *Homostius* sp., медиальная часть *interlaterale*, 5—7 — *Ptyctodus* sp., 5 — верхнечелюстная (?) пластинка (а — сбоку, б — снизу), 6 и 7 — нижнечелюстные пластинки, сверху; 11—15 — *Asterolepis* sp., 11 и 12 — *medio-ventrale*, 13 — *centrale-ventrale* 1, 14 — *centrale-dorsale* 1, 15 — *terminale*. Увеличение: 5—7 — $\times 2.1$, 10—15 — $\times 2.43$, остальные — $\times 0.9$.

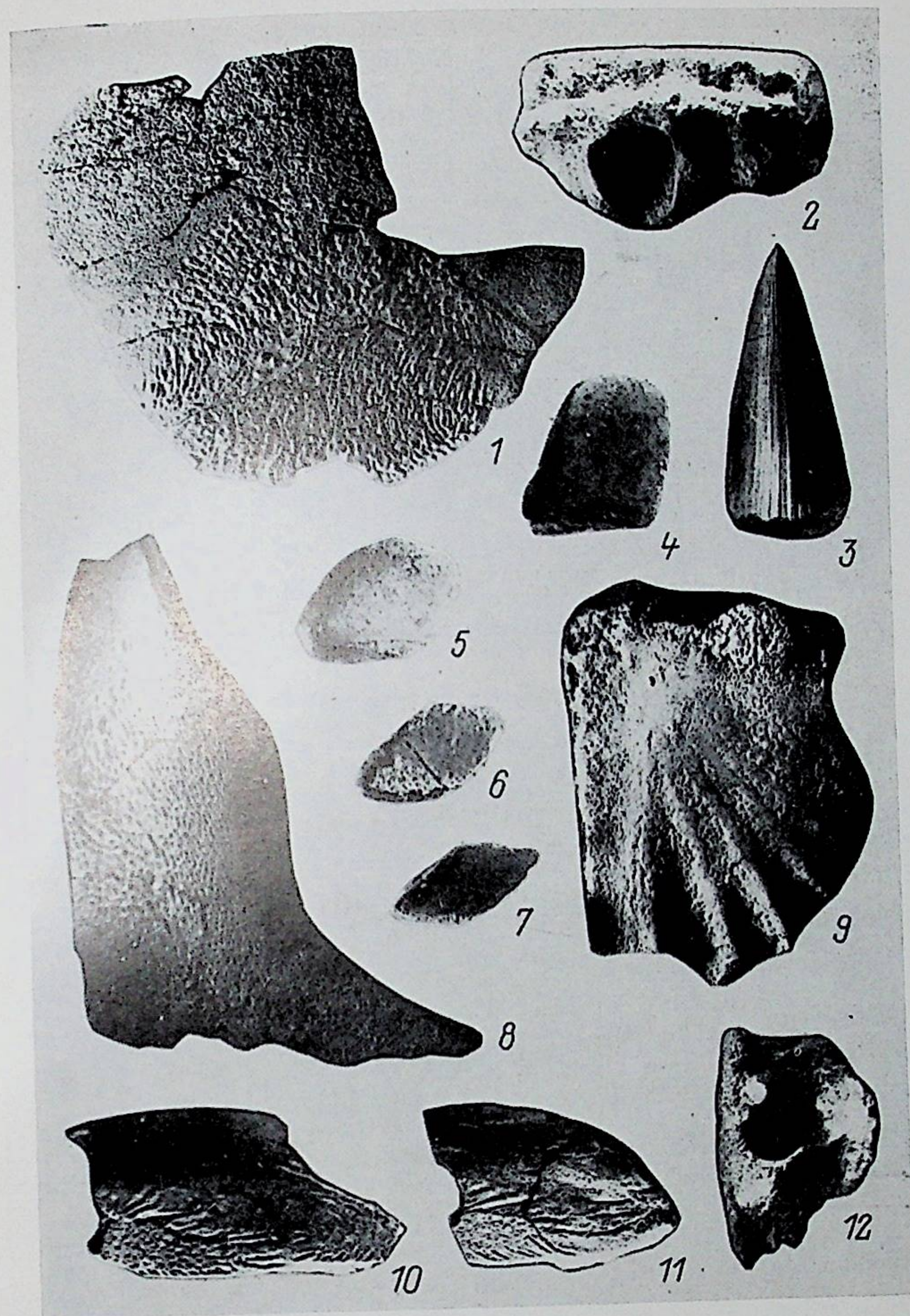
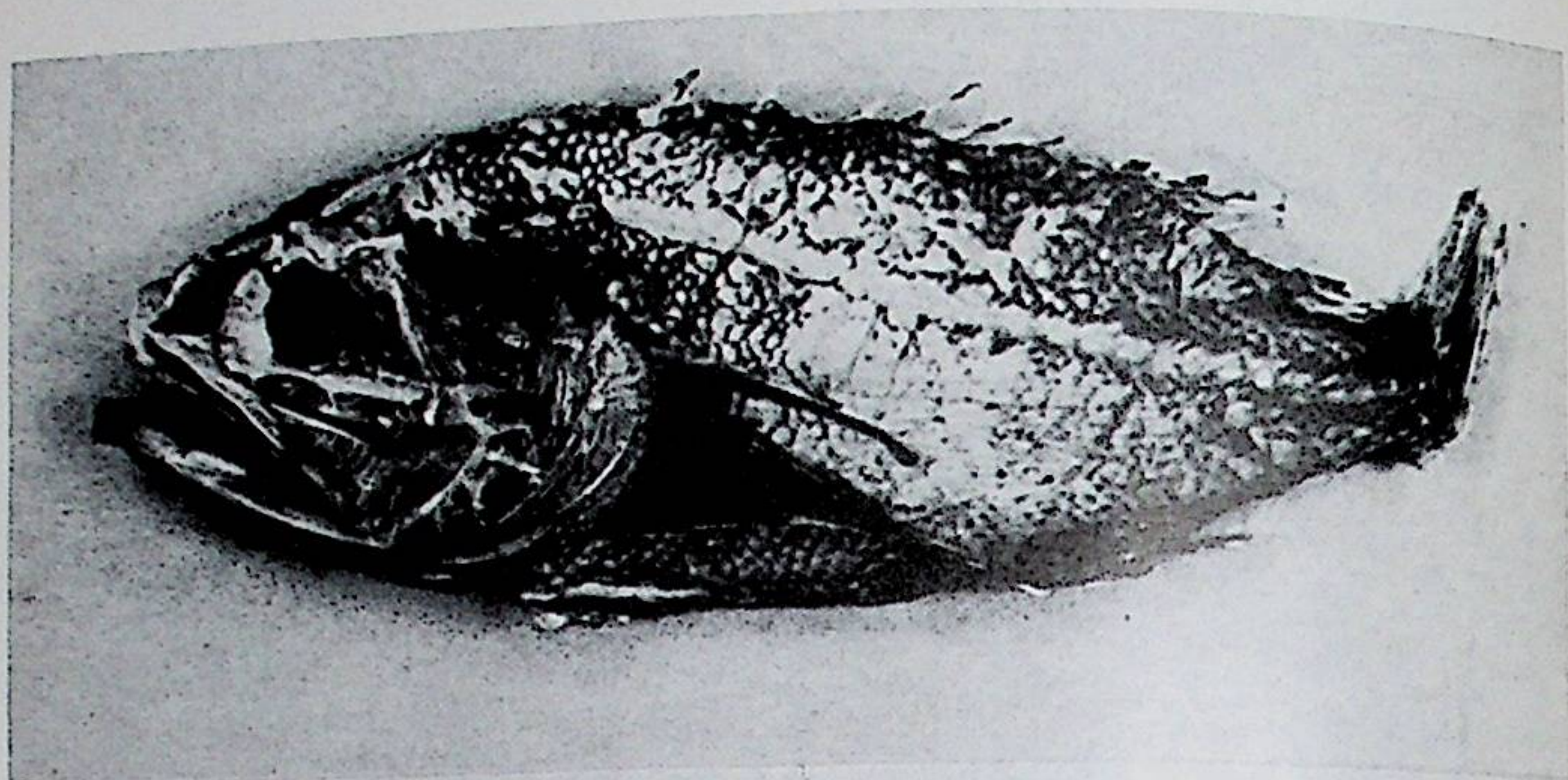


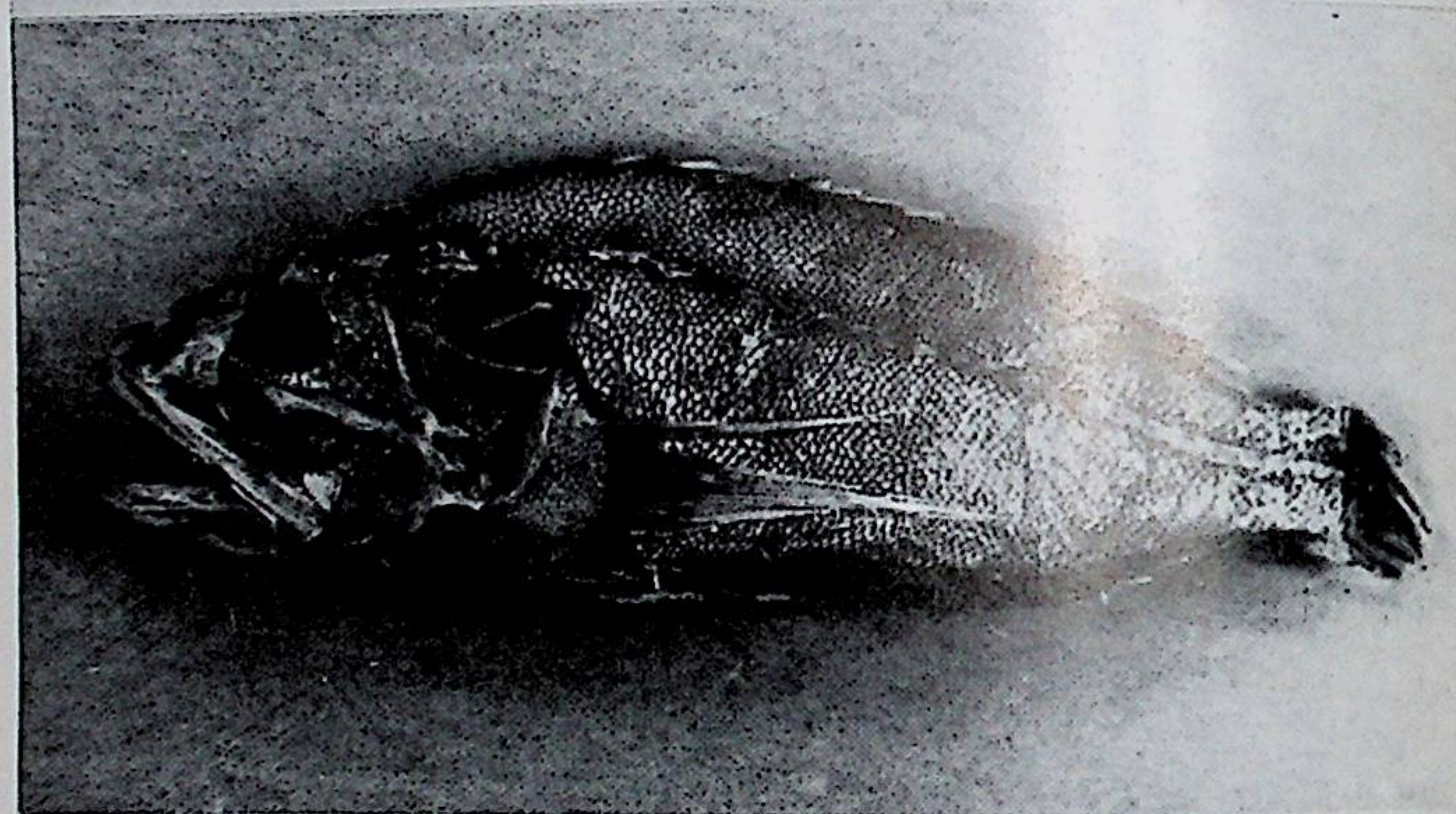
Рис. 8. Ископаемые остатки кистеперых (1—8, 10—12) и двоякодышащих (9) рыб. Средний девон, Новинка:

1 — *Glyptolepis* sp., чешуя, 2 и 3 — *Holoptychiidae* indet., 2 — *Coronoid* 1, 3 — зуб, 4—7 — *Osteolepididae* indet., чешуи, 8 и 12 — ?*Gyroptychius* sp., 8 — *cleithrum*, 12 — *vomer*, 9 — *Conchodus* sp., верхняя зубная пластинка, 10 и 11 — *Crossopterygii* indet., фрагменты нижней челюсти. Увеличение: 1 и 4—7 — $\times 2.7$, остальные — $\times 1$.

К статье С. А. Мандрицы, стр. 16—28



А



Б

Рис. 1. А — *Ectreposebastes niger*, ЗММГУ Р-18044, *SL* — 134.5 мм; Б — *Ectreposebastes imus*, ЗИН № 49437, *SL* — 191.0 мм

К статье В. Г. Пчелинцева, стр. 91—93

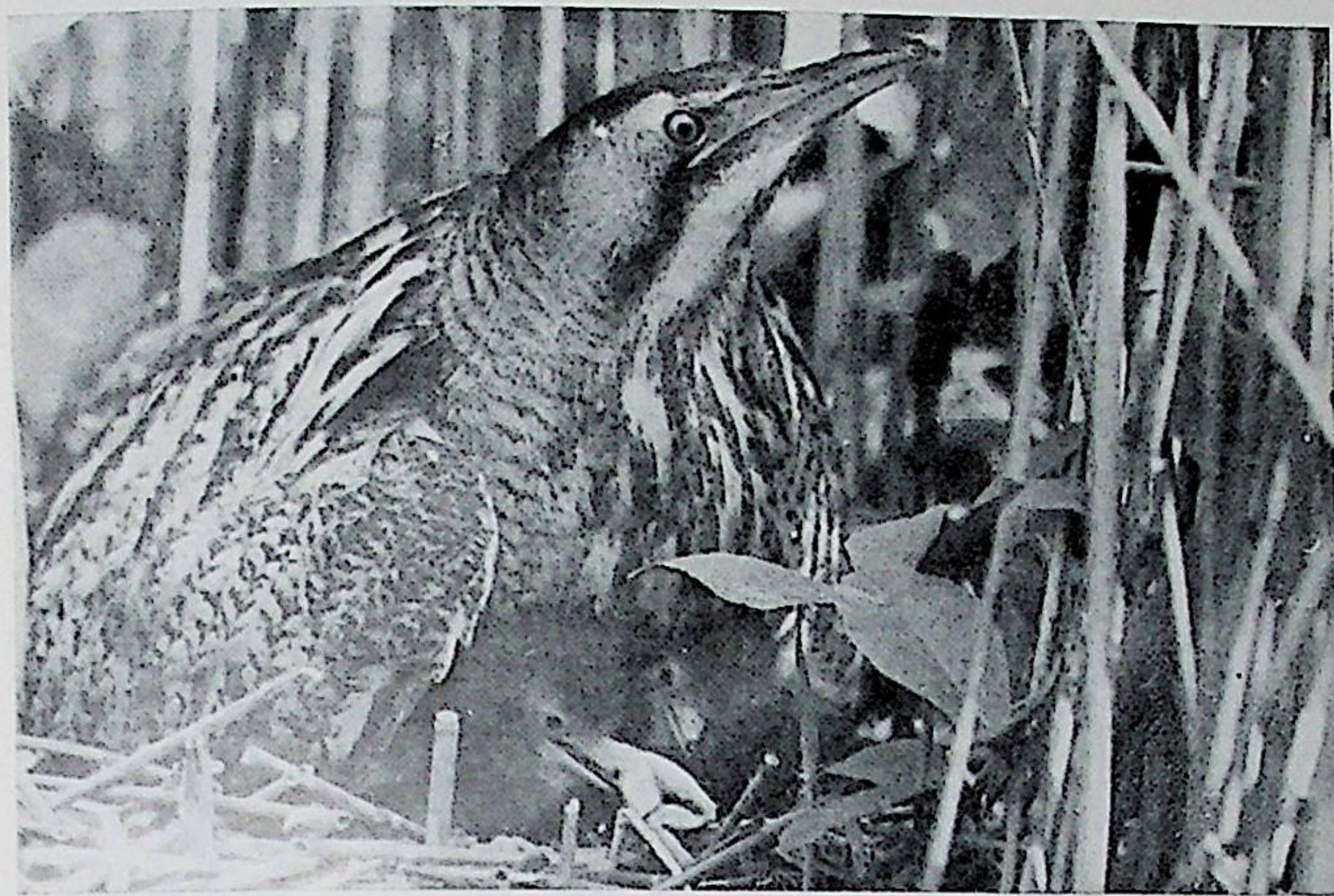


Рис. 1. Птенец заглатывает лягушку больших размеров.
Псковская обл., оз. Осыно, июнь 1986. Фото автора.

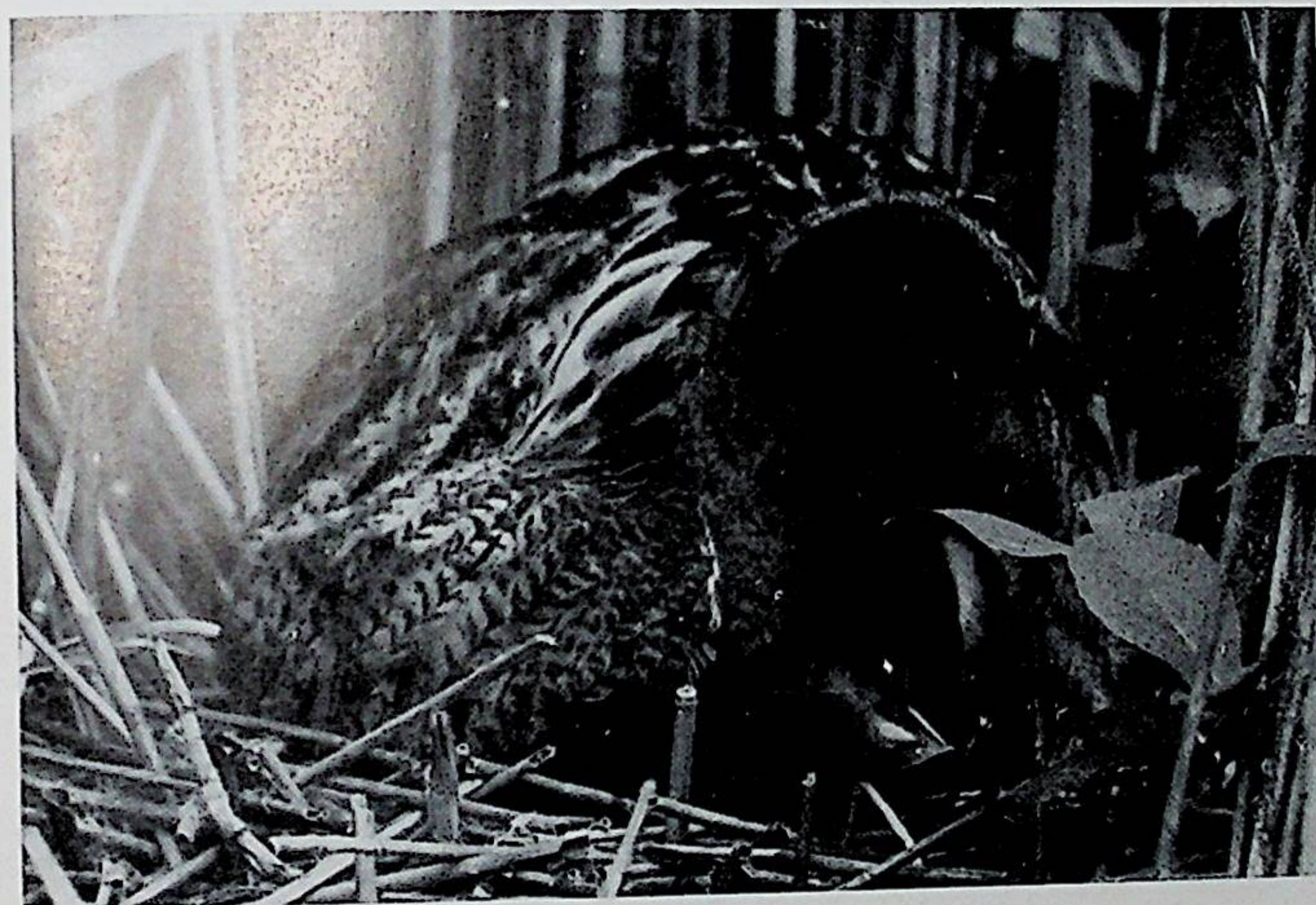
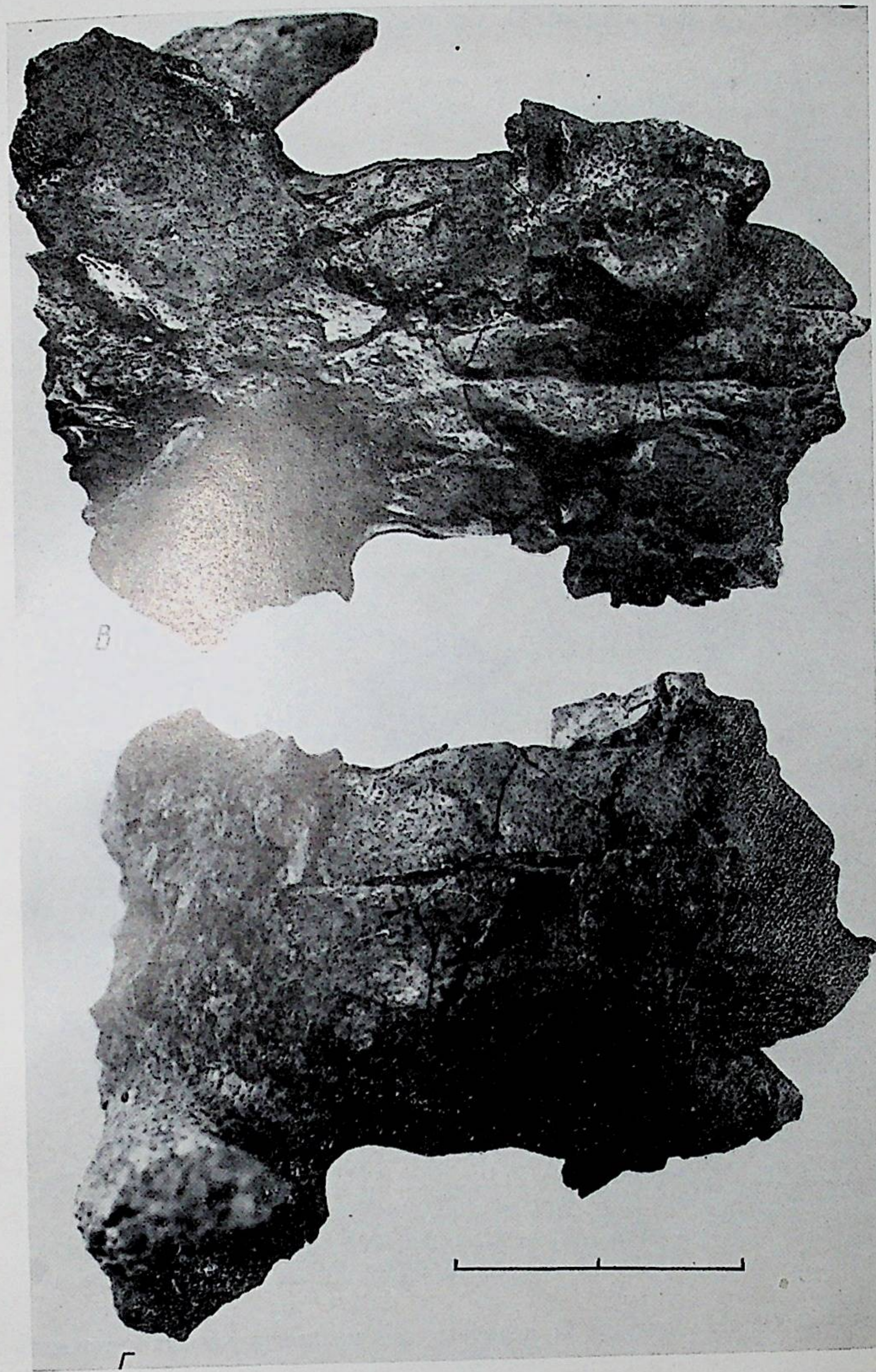
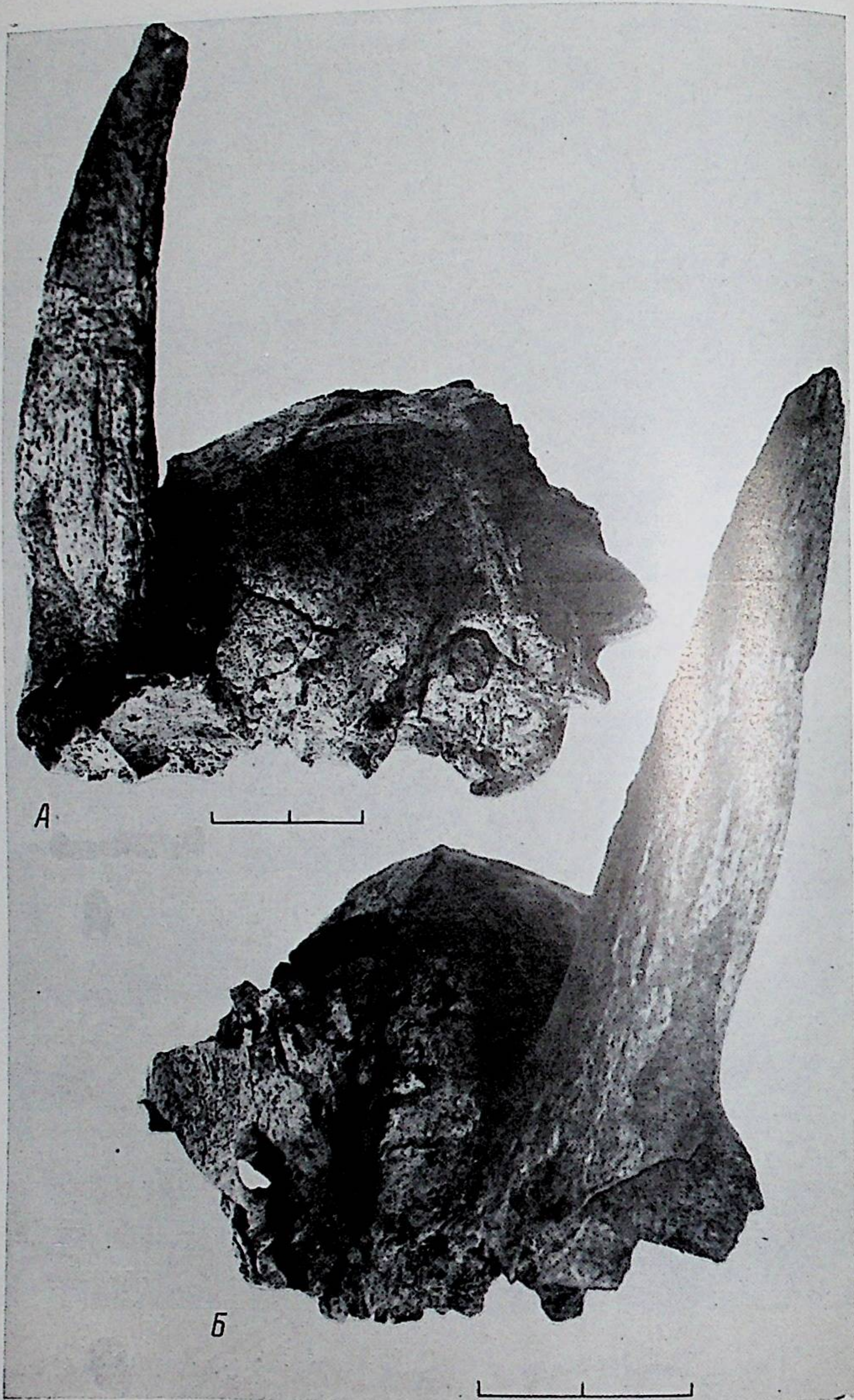


Рис. 2. Голодный птенец выпрашивает корм у взрослой птицы.
Псковская обл., оз. Осыно, июнь 1986. Фото автора.



Задняя часть черепа *Vetagazella dorcadoides* (Schlosser, 1903), Западная Монголия (Хиргис-Нур II), верхний миоцен (свита Алтан-Тээли).
А — сбоку, Б — спереди, В — снизу, Г — сверху.

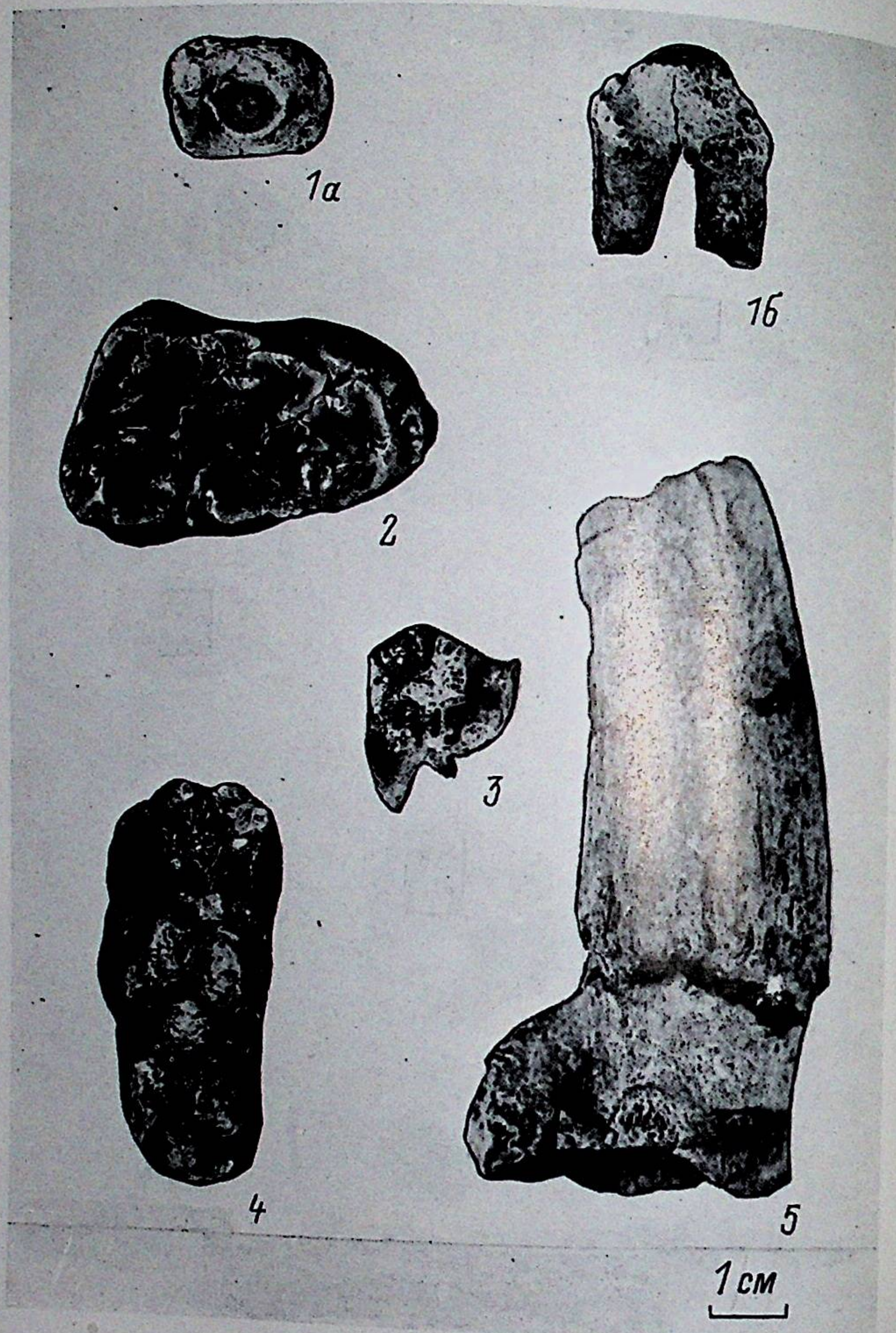


Рис. 1—5. Остатки хищных и копытных из нижнеапшеронских отложений
Азербайджана:
1—P₃ *Pachycrocuta* cf. *P. perrieri* 33137/4: а—сверху, б—изнутри; 2—M₃ *Sus strozzii*
3319/6 сверху, 3—P₄ *Sus strozzii* 33139/1 снаружи, 4—M₃ *Sus strozzii* 33139/5 сверху,
5—фрагмент правого рога *Gazella (Vetagazella) parasinensis* 33138/5 снаружи

CONTENTS

Preface	3
Averianov A. O. A new locality of Middle Devonian vertebrates in Leningrad region	4
Mandrytsa S. A. Morphological characteristics of lateral sensory canals of the family Congiopodidae (Pisces: Scorpaeniformes)	16
Mandrytsa S. A. On the validity of <i>Ectreposebastes niger</i> and distribution of species of the genus <i>Ectreposebastes</i> (Pisces: Scorpaenidae)	29
Pitruk D. L. A preliminary list and distribution of species of fishes of the family Liparididae in the Okhotsk Sea	35
Lavrova T. V. A preliminary list and distribution of species of the family Stichaeidae in the Okhotsk Sea	46
Salmanov A. V. Morphometric characteristics of the brown trout from rivers and lakes of the Caspian Sea basin (<i>Salmo</i> , Salmonidae, Pisces)	55
Sapozhnikov G. P. Some peculiarities of larval development and growth of <i>Salamandrella keyserlingii</i>	75
Pchelintzev V. G. On the feeding of the bittern (<i>Botaurus stellaris</i> L.)	91
Sokolov A. M. Systematics and phylogeny of the Stormy-petrel (Hydrobatidae, Procellariiformes, Aves)	94
Sokolov A. M. Numbers and distribution of Procellariidae birds in polar-frontal zone in the South-West Atlantic	124
Tikhonov A. N., Averianov A. O. The first finding of the gazella <i>Vetagazella dorcadoides</i> (Schlosser, 1903) skull from the late Miocene of Mongolia	132
Sablin M. V. Remains of carnivores and ungulates from Lower Apsheronian deposits from Azerbaijan	138
Slaktionenko J. B. Data on maternal behaviour and postnatal development of the dormouse (<i>Muscardinus avellanarius</i> L.)	143