

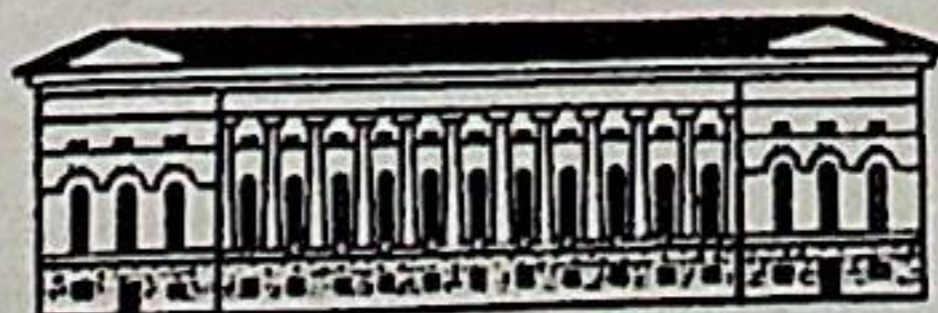
П-58
154

ISSN0206—0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ РЫБ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 154

МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
РЫБ

Под редакцией В. М. Коровиной

ЛЕНИНГРАД

1986

MORPHOLOGY AND ECOLOGY OF FISHES

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. Тряпцын, И. М. Фокин,
С. Я. Цалолых, В. В. Хлебович

Рецензенты:

А. П. Андрияшев, М. Я. Широкова

Этот сборник авторы посвятили памяти Г. У. Линдберга — крупного советского зоогеографа и ихтиолога с мировым именем. В сборник помещены ранее не опубликованная статья Г. У. Линдберга и полный хронологический указатель его печатных работ. Авторы изучали промысловых рыб, большинство которых — объекты рыбоводства, исследовали внешнюю морфологию, остеологические особенности половозрелых рыб и на ранних стадиях их онтогенеза. Уточнены филогенетические связи некоторых рыб и эти результаты послужат созданию естественной системы. Сборник предназначен для ихтиологов, специалистов рыбного хозяйства, преподавателей и студентов биологических факультетов высших учебных заведений.

М 2005000000—15
055(02)3—86

Без объявления
Библиотечная
Зоологический институт АН СССР, 1986

БИБЛИОТЕКА
Академии наук Кирг. ССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник открывается неопубликованной ранее статьей Г. У. Линдберга. На основании ретроспективного анализа истории морских и пресноводных акваторий предложена рабочая гипотеза о механизме влияния крупных колебаний уровня океана на формирование и развитие крупных озер. Памяти Георгия Устиновича Линдберга, выдающегося советского ученого с мировым именем, проработавшего в Зоологическом институте АН СССР 45 лет, коллектив авторов посвящает этот сборник.

Диапазон научных интересов Георгия Устиновича был чрезвычайно широк. Об этом свидетельствует составленный З. В. Красюковой и Э. А. Козак хронологический указатель его печатных трудов. Они посвящены зоогеографии, истории ихтиофауны и водоемов, систематике морских и пресноводных рыб, основанной на изучении морфологических особенностей, биологии рыб, а также рыбохозяйственной тематике и общим вопросам зоологии. Георгием Устиновичем описано много новых видов рыб, список их включен в статью. В ней же имеется перечень отредактированных Г. У. Линдбергом изданий и список литературы о нем и его научном наследии, а также перечень гидробионтов, названных в его честь.

Г. У. Линдберг был одним из организаторов, научным руководителем и начальником Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН—ТИНРО (1947—1949). В трудах этой экспедиции содержится обильная информация, характеризующая особенности условий обитания многих видов промысловых и непромысловых видов рыб и беспозвоночных. В статье З. В. Красюковой и З. И. Кобяковой использованы сведения, касающиеся только представителей одного мало изученного семейства рыб — морских лисичек.

Характерной чертой научно-исследовательской работы Г. У. Линдберга всегда было стремление увязать ее с запросами практики рыбного хозяйства, поэтому в данном сборнике представлены статьи, в которых отражены результаты изучения в разных аспектах промысловых рыб, большинство которых — объекты рыбоводства. Исследованы внешняя морфология, остеологические и анатомо-гистологические особенности половозрелых рыб и на ранних стадиях их онтогенеза. В результате уточнены филогенетические отношения некоторых рыб, что послужит созданию естественной системы. Большое внимание было обращено на связь развития морфологических особенностей рыб с условиями обитания в природе и при искусственном воспроизводстве.

В. В. Барсуков на своем материале и используя материалы Калифорнийской академии наук изучал внешние морфологические признаки морских окуней с учетом размерно-возрастной изменчивости. Дана определительная таблица для видов ветви SSS подрода *Sebastodes* рода *Sebastes*.

Н. Г. Богуцкая описала особенности скелета и сейсмочувствительной системы линия. Обсуждаются признаки, сближающие его с представителями как подсемейства *Leuciscinae*, так и подсемейства *Cyprininae*.

Согласно договору о научном содружестве Зоологического института АН СССР и Биологического института в Сараево (Югославия) изучались

морфологические особенности средиземноморских форелей. Установлено, что они отличаются как от черноморских форм, так и от форелей северных морей. Обсуждается их положение в системе рыб (статья Е. А. Дорофеевой, Т. Вуковича, Д. Косорича).

Исследованы особенности внешней морфологии молоди семги из популяции р. Умбы (Белое море) и выращенной Умбским рыбноводным заводом. По большинству признаков обнаружены достоверные различия заводской и природной молоди. Полученные данные обсуждаются в связи с несоответствием гидрологического режима рыбноводного завода потребностям рыб (статья Р. В. Казакова, О. В. Семеновой). К такому же заключению пришел и А. В. Салманов на основании сравнительного анализа остеологических признаков заводской и природной молоди семги из р. Лувеньга бассейна Белого моря.

С применением гистологических методик О. Л. Христофоров изучал состояние половых желез осенью у молоди, карликовых самцов и возвращающихся на нерест в р. Тымь (Северный Сахалин) самцов и самок кижуча. В статье есть материал по гаметогенезу и заводских рыб.

Выявленные В. М. Коровиной резкие различия в строении пищеварительного тракта корюшковых и лососевых — серьезный аргумент в пользу выделения корюшковых из подотряда Salmonoidei в сепаратный подотряд Osmergoidei.

При искусственном воспроизводстве рыб случается так называемое перезревание икры. Последствиям «перезревания» икры в эмбриогенезе костистых рыб посвящена статья В. М. Коровиной.

Е. С. Беляева с применением гистологических методик изучала ранее не исследованное развитие пищеварительного тракта белуги в период от перехода на активное питание до выпуска молоди в естественные водоемы. Знание развития особенностей пищеварительного тракта у объектов рыбноводства необходимо для практики. Кроме того, выявлен ряд особенностей дифференцировки этого органа белуги и раннее становление признаков вида, что представляет интерес для сравнительной морфологии и систематики.

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ УРОВНЯ ОКЕАНА НА РАЗВИТИЕ КРУПНЫХ ОЗЕР

Г. У. Линдберг

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Совершенно бесспорно, что климатический фактор играет очень большое и важное значение в развитии крупных озер. Однако, помимо этого фактора, на развитие крупных озер в прошлом большое влияние оказывали крупные колебания уровня океана.

Совершенно очевидно, что при понижении уровня океана понижался и уровень крупных озер, расположенных на равнинах в пределах изогипс от 0 до 200 м и входящих в бассейны рек, впадающих в океан или связанные с ним моря. С понижением уровня озер сокращалась их площадь и, наоборот, при подъеме уровня океана уровень озер повышался, а их площадь увеличивалась. Это происходило в результате подпора речных вод в устьях рек морскими водами.

Если указанный механизм изменения уровня крупных озер достаточно ясен, то не ясным остается размах колебаний уровня Мирового океана. Многие геологи признают стабильность уровня океана. В последнее время получило широкое признание представление о ледниково-эвстатических колебаниях уровня океана, размах которых определяется размером принимаемого исследователями ледникового щита. По данным Маркова и Суевой (1964) уровень океана понижался до — 100 м и повышался, но не более чем на +10 м по сравнению с современным уровнем.

По данным других авторов объем ледникового щита признается значительно более обширным. Тем самым признается и более значительное понижение уровня океана. Однако при таянии ледникового щита уровень океана возвращается к прежнему, но не превышает его. Поэтому, исходя из этого представления, можно говорить о влиянии на развитие озер крупных колебаний уровня океана, оговариваясь при этом, что современные озера не имели в недавнем прошлом большего размера, чем теперь.

К иному выводу приводит биогеографический анализ, позволивший высказать гипотезу крупных планетарного характера колебаний уровня океана в плиоцене и четвертичном периоде (Линдберг, 1955, 1972).

Уровень океана в акчагыле поднялся на 180 м выше современного уровня; в середине четвертичного периода, после понижения до — 300 м, вновь поднялся на 80 м; затем, после понижения до — 200 м, поднялся до современного.

Возражения против гипотезы, впервые опубликованной в 1955 г., сводились в значительной степени против планетарного характера колебаний и, в частности, против морского происхождения средиземноморских террас, в том числе калабрийской, расположенной на высоте 180 м от современного уровня океана. Однако обнаружение лестницы средиземноморских террас у стабильных побережий Индии, Австралии и Америки вынудило признать планетарный характер колебаний, морское происхождение калабрийской террасы высотой 180 м, а также признать, что колебания уровня океана были не только гидрократическими (ледниково-эвстатическими), но и геократическими, обусловленными изменениями емкости котловины Мирового океана. Для объяснения геократических

колебаний было использовано представление Зюсса о том, что понижение уровня океана было обусловлено сжиманием земного шара, за которым следовало море, причем только в одном направлении в сторону понижения (Марков и Величко, 1967 : 387). На этот процесс накладывались, по представлению авторов, ледниково-эвстатические колебания. Уровень океана понизился, начиная с калабрия, на 180 м.

Таким образом, по существу отпадает возражение против высокого 180 м уровня океана в калабрий, т. е. уровня, который предусмотрен гипотезой крупных колебаний уровня океана, а также отпадает возражение против планетарного характера изменений уровней океана. Расхождение сводится к отрицанию не высоких уровней океана, а низких уровней кривой колебаний, превышающих — 100 м. Однако новые геологические факты, не говоря о биогеографических, убедительно говорят о понижении уровня океана в недавнем прошлом не на 100 м, а на 200 м. Подводная терраса на такой глубине была обнаружена (Jongsma, 1970) в Арафурском море у берегов Австралии. Более того, исследованиями колонок грунта на коралловых островах и дне океана было установлено, что новейшие тектонические движения на дне Тихого океана также активны, как и на суше (Агаджанян и др., 1973 : 23). Эти же авторы считают доказанным фактом относительно быстрых изменений уровня океана в плейстоцене. По данным Эмилиани (1972), число фактически установленных уровней затопленных террас у тектонически стабильных побережий заметно превышает число принимаемых четырех ледниковых фаз. Все это указывает на изменения уровня океана не только в результате ледниково-эвстатических колебаний, но и независимо от них в результате тектоники на дне океана, вызывающей то увеличение, то уменьшение емкости котловины океана.

Как видно из сказанного, в последние годы накапливается все больше и больше фактов справедливости гипотезы крупных колебаний уровня Мирового океана. Но все же и в настоящее время это представление продолжает оставаться пока только рабочей гипотезой.

Так как ценность гипотезы определяется в значительной мере ее способностью объяснять имевшие место события недавнего прошлого, то поэтому попытаемся представить себе возможное влияние крупных колебаний уровня океана на формирование и развитие крупных озер, уделив основное внимание 180 м трансгрессии, имевшей место в плиоцене.

По данным геоморфолога Никольской (1952) оз. Ханка существовало непрерывно с миоцена до наших дней. Режим озера на протяжении этого времени неоднократно менялся, но озеро все время оставалось проточным. Границы его, указанные для миоцен—плиоцена, совпали, как удалось выяснить, с изогипсой в 200 м, а для нижнего—среднего четвертичного периода — с изогипсой в 100 м, т. е. с высотами уровня океана в плиоцене в 180 м и, позднее, в 80 м. Изменения в границах озера указываются с подпором морских вод в указанные трансгрессии. Сходный уровень (180 м) был у водоема на месте Якутско-Алданской впадины (котловины). Образование этого водоема Лунгерсгаузен (1961) объяснял ледниковой преградой, однако соответствие уровня водоема уровню трансгрессии говорит в пользу гипотезы крупных колебаний уровня океана. Терраса р. Лены выше Покровска расположена на высоте 45—50 м над меженью реки, севернее Якутска — на высоте 70—80 м, а еще севернее — на высоте 100 м; при этом сама терраса на всем протяжении остается почти постоянной по абсолютной высоте. Поскольку межень р. Лены у г. Якутска расположена на абсолютной высоте 92 м, а высота террасы над меженью равна 70—80 м, то уровень водоема был близок к высоте 180-метровой трансгрессии.

Возникновение Мансийского озера-моря на юге Западно-Сибирской низменности во время 180-метровой трансгрессии можно объяснить только подпором пресных вод Оби и Енисея морскими водами трансгрессии. В связи с этим уместно вспомнить представления Котта (1869) о существовании моря на месте Западно-Сибирской низменности, взгляды Обручева

(1934 : 41) о связи цепи озер Кулундинской степи с дюнами прежнего морского берега и Миддендорфа (1870) о почвах Барабинской степи как о выщелоченных новейших морских отложениях.

Сходного типа водоемы, подпертые трансгрессирующими водами океана, существовали во время 180-метровой трансгрессии на месте Великой Средне-Дунайской низменности и на месте плато Корат в Таиланде. Существование этих обширных водоемов, являющихся рефугиумами для типично пресноводных рыб, было установлено биогеографическим методом. Этим же методом была установлена вероятность перелива солоноватых вод Мансийского озера-моря в Туранскую низменность. Это предположение о затоплении Туранской низменности с севера через Тургайский прогиб позволяет пролить свет на происхождение акчагыльского водоема и причину отличия в современных составах фаун Каспийского и Черного морей.

При наступлении 180-метровой трансгрессии перелив вод с севера в Черноморскую котловину произошел позднее, чем в Арало-Каспийскую. Объяснить это предположительно можно тем, что преграда в районе Тургайского прогиба была ниже, чем в северном водоразделе Русской равнины, поэтому сперва начала заполняться Арало-Каспийская котловина и только позднее начался перелив через северные водоразделы Русской равнины преимущественно в районе Окско-Донской низменности. Обе эти котловины довольно хорошо изолированы друг от друга. Связь могла осуществляться преимущественно через узкую Кумо-Манычскую впадину шириной (в ее узкой части) всего 1—2 км. Следствием такой геоморфологической изоляции Арало-Каспийского водоема от Черноморского формирования фаун в этих водоемах протекало независимо друг от друга даже при высоком уровне 180-метровой трансгрессии. Затронутый вопрос заслуживает детального рассмотрения и, в первую очередь, геоморфологического изучения водоразделов с высотами, близкими к 180 м, с целью уточнения степени изоляции этих впадин друг от друга в пределах указанных высот.

Выше было рассмотрено возможное влияние 180-метровой планетарной трансгрессии Мирового океана на развитие крупных озер и водоемов. Сходное влияние должны были оказывать трансгрессии меньшего масштаба. О высотах трансгрессий можно судить по абсолютной высоте поверхности озер, в которых сохранились морские или солоноватоводные реликтовые виды растений и животных, достаточно широко представленные в озерах равнинных участков всех континентов. Например, подвиды ледовитоморской рогатки *Myoxocephalus quadricornis* известны в Онежском, Ладожском, Веттер и других озерах Азии и Северной Америки. Имеются в них и реликты из беспозвоночных, которые указываются, помимо перечисленных в озерах Путоранских (Трофименко, 1969), Норильских (Вершинин, 1960) и других озерах севера.

Морские организмы обитают во многих озерах мира. В этом отношении значительный интерес представляет оз. Тенле-сап в Таиланде, в котором известен ряд морских реликтов, в частности акул.

Крупные озера, упомянутые выше, и им подобные водоемы являются прекрасными объектами при уточнении размаха крупных колебаний уровня океана в недавнем геологическом прошлом. При этом необходимо иметь в виду, что прежние береговые линии подпертых трансгрессиями озер и солоноватоводных водоемов следует искать вдали от современных береговых линий озер и при этом в пределах изогипс соответствующих очередной трансгрессии. Особенно это касается береговой линии водоемов, существовавших во время 180-метровой трансгрессии.

Следует также иметь в виду, что во время регрессий уровень озер понижался, а поэтому не исключена возможность обнаружения следов обитания первобытного человека на затопленных в настоящее время побережьях озер времени регрессии.

Влиянием трансгрессий можно объяснить и замкнутые соленые водоемы юга Австралии, а также соленые водоемы и шотты северного побережья Африки.

Часть высказанных выше предположений — результат своего рода ретроспективного анализа. Многие из высказанных ранее предположений о прошлом водоемов в свете гипотезы крупных колебаний уровня океана подтвердились, поэтому автор надеется, что предположения о влиянии этих колебаний на развитие крупных озер, высказанные в настоящей статье, также найдут подтверждение.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А. К. и др. География атоллов юго-западной части Тихого океана. М. Наука, 1973, с. 142.
- Вершинин Н. В. К вопросу о происхождении реликтовой фауны в Норильской группе озер. — ДАН СССР, М., 1960, т. 135, вып. 3, с. 753—756.
- Котта Б. Ф. Степи Западной Сибири. — Горный журн., 1869, т. 4, вып. 11, с. 220—231.
- Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.—Л., изд. АН СССР, 1955, 334 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., Наука, 1972, 548 с.
- Лунгерсаузен Г. Ф. Геологическая история средней Лены и некоторые вопросы стратиграфии четвертичных отложений Восточной Сибири. — Матер. Всесоюз. совещ. по изуч. четверт. периода, т. 3, М., 1961, с. 209—217.
- Марков К. К., Величко А. А. Четвертичный период. Т. 3. Материки и океаны. М., Наука, 1967, 440 с.
- Марков К. К., Суетова И. А. Эвстатические колебания уровня океана. — В кн.: Современные проблемы географии. М., Наука, 1964, с. 149—156.
- (Миддендорф А.) Middendorf A. Die Varaba.—Mem. Acad. Sci. St. Pétersb., VII ser., v. 15, N 9, 1870, p. 1—78.
- Никольская В. В. Некоторые данные по палеогеографии озера Ханка.—Тр. Ин-та геогр. АН СССР, т. 57, 1952, с. 215—225.
- Обручев В. А. История геологического исследования Сибири. Период третий (1851—1888). М., изд. АН СССР, 1934, 354 с.
- Трофименко В. Я. Гельминтофауна рыб пресных вод азиатской Субарктики. Автореф. канд. дисс., М., 1969.
- Emiliani C. The last interglacial paleotemperature and chronology. — Science, 1971, vol. 172, N 3971, p. 571—573.
- Jongsma D. Eustatic sea level changes in the Arafura sea. — Nature (Gr. Brit.), 1970, vol. 228, N 5267, p. 150—151.

G. U. Lindberg

EFFECT OF THE CHANGING OCEAN LEVEL ON THE DEVELOPMENT OF LARGE LAKES

As a result of a retrospective study of the history of seas and lakes a working hypothesis is proposed about the mechanisms underlying the effect of great fluctuations of the ocean level on the formation and development of large lakes. A special emphasis is laid on the 180 m transgression that occurred during the Pliocene.

ХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ПЕЧАТНЫХ РАБОТ Г. У. ЛИНДБЕРГА

З. В. Красюкова, Э. А. Козак

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Крупный советский зоогеограф и ихтиолог, один из ведущих организаторов ихтиологии СССР, ученый с мировым именем, старейший сотрудник Зоологического института Академии наук СССР, заслуженный деятель науки РСФСР, профессор Георгий Устинович ЛИНДБЕРГ ушел из жизни 10 лет назад (16 октября 1976 г.), оставив нам в наследство более 250 печатных работ — плоды новаторской мысли, увлеченного творчества, беззаветного служения науке и исключительной трудоспособности. Эти труды посвящены систематике, зоогеографии, истории фауны рыб и населяемых ими территорий в недавнем геологическом прошлом, общим вопросам зоологии и рыбохозяйственной тематике; особое место занимают работы о морских и пресноводных рыбах Дальнего Востока, одним из немногих знатоков которых был Г. У. Линдберг. Партия и правительство, высоко оценив вклад Георгия Устиновича в науку и народное хозяйство, наградили его Орденом Ленина и Орденом Октябрьской революции, а Президиум Академии наук СССР присудил премию за создание Атласа рыбопоисковых карт.

При ознакомлении с приводимым полным списком трудов Г. У. Линдберга становится очевидной неслучайная связь его углубленных теоретических исследований с запросами практики и обнаруживается незаурядно широкая эрудиция автора.

Педагогический талант Георгия Устиновича — воспитателя многих поколений биологов и, в частности, ихтиологов, сделал его произведения полезными для осуществления специальных курсов в средних и высших учебных заведениях.

1920. Праздники и будни революции. «Дальневосточная республика», № 24, Верхнеудинск.
1923. Анабиоз. Чита, «Школа».
1923. Материалы для зоологических экскурсий. (Зимние наблюдения). Чита, «Наука и школа», № 1, с. 174—187.
1925. К географическому распространению проходной формы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) (японская мазу, у гольцов — пани, у русских около Владивостока — сима). — Бюлл. Краеведческого научн.-исслед. ин-та при гос. Дальневост. ун-те, Владивосток, № 1, с. 49.
1925. On the geographical distribution of the anadromous form of the *Oncorhynchus masu* (Brevoort). — Bull. Far East St. — Univ. Inst. f. local Sci. Research 1, pp. 2.
1925. Перспективы и задачи рыбоведения на ДВ. — «Советское Приморье», Владивосток, № 8, с. 3—13.
1926. К охране лососевого хозяйства. — «Красное знамя», Владивосток, № 1669.
1927. Заметка о рыбах, собранных Г. Н. Гассовским в бассейне рек Уркуна и Гилюя (система реки Зеи Амурской области). — «Производительные силы Дальнего Востока», вып. 4, Животный мир, Хабаровск—Владивосток, с. 571—573.
1927. К предстоящему III Всероссийскому съезду зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде. — Вестн. Манджурии, № 7, с. 54—55.
1927. Промысловые рыбы Дальнего Востока и их использование. — «Производительные силы Дальнего Востока», вып. 4, Животный мир, Хабаровск—Владивосток, с. 19—59.
1927. Список рыб, собранных А. А. Емельяновым в реках Ботчи и Копи, впадающих в Японское море, с описанием нового вида из рода *Cottus* (*C. emeljanovi*). — Тр. Гос. Дальневост. ун-та, серия 8, Владивосток, № 2, 9 с.

1927. Способы лова и собирания рыб. — Работы кружка юных краеведов при Владивост. отд. гос. Географ. о-ва, вып. 1, с. 6—12.
1927. Тихоокеанская научно-промысловая станция во Владивостоке. — Вест. Манджурии, № 9, с. 58—61.
1928. Вредители древесины в морской воде. — Экономическая жизнь Дальнего Востока, № 11—12, с. 39—52.
1928. Заметка о камчатском харнусе (*Thymallus arcticus pallasi* V a l.). — Изв. Тихоокеанск. научн.-промысл. станции, т. 1, вып. 1, с. 317—324.
1928. Рецензия кн.: В. К. Солдатов. Рыбы и рыбный промысел. Курс частной ихтиологии. ГИЗ. М.—Л. 1928, 15, 320 с. — Экономическая жизнь Дальнего Востока, № 7—8, с. 177—178.
1928. Рецензия кн.: Е. Абдергальден. Руководство и методика биологических исследований (на нем. яз.). — Вестн. Манджурии, № 7, с. 2—4.
1928. Южные элементы среди рыб в заливе Петра Великого. — Природа, № 11, с. 1005—1006.
1928. Southern elements in the fish fauna of Peter the Great Bay (Sea of Japan). — Докл. АН СССР, с. 529—534.
1929. Материалы по рыбам Шантарского моря. В соавторстве с Г. К. Дулькейт. — Изв. Тихоокеанск. научн.-промысл. станции, т. 3, вып. 1, Владивосток, 138 с.
1929. Реферат работы: Х. Асано. Миграция «Бури» (*Seriola quinqueradiata* T. S.). В протоколах 3-го Тихоокеанского конгресса, Токио, 1928, с. 2268—69. — Научн. новости Дальнего Востока, № 6, с. 21—22.
1929. О вышем рыбохозяйственном образовании на ДВ. — Экон. жизнь ДВ, № 5, с. 46—50.
1929. Рецензия кн.: Т. Борисов. Тайна маленькой речки. Владивосток, 1928, 216 с. — Рыбн. хоз-во ДВ, № 1, с. 68.
1929. Рисосеяние и рыболовство. — Рыбн. хоз-во ДВ, № 1, с. 34—35.
1929. Список рыб Владивостокского музея. — Зап. Владивост. отдела Русск. Геогр. о-ва, т. 4 (21), с. 221—266 (в соавторстве с А. Я. Таранцом).
1929. On a new genus and species of the family Zoarcidae (Pisces) from the Okhotsk sea. — Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, т. 30, вып. 1, с. 39—42 (в соавторстве с В. К. Солдатовым).
1930. Кадры в рыбной промышленности ДВ края. — «Красное знамя». Владивосток.
1930. К предстоящей учебе. — «За пролетарские кадры». № 10—11. Владивосток.
1930. О квалифицированных кадрах в рыбной промышленности. — Экон. жизнь ДВ, № 1—3, с. 17—25.
1930. Обзор рыб дальневосточных морей. — Изв. Тихоокеанск. научн. ин-та рыбного хозяйства, т. 5. Владивосток, 576 с. (в соавторстве с В. К. Солдатовым).
1930. On a new Japanese fish *Paraconthochaetodon modestus* gen. et sp. n. (Chaetodontidae). — Докл. АН СССР, с. 468—470 (в соавторстве с П. Ю. Шмидтом).
1930. Против универсализма. I, вопросу об активизации методов преподавания. — «За пролетарские кадры». № 24 (32). Владивосток.
1930. A list of fishes collected in Tsuruga (Japan) by W. Roszkowski. — Изв. АН СССР, № 10, с. 1135—1150 (в соавт. с П. Ю. Шмидтом).
1931. О задачах и принципах организации НТО. — «Красное знамя», № 13. Владивосток.
1932. Рецензия кн.: Е. К. Суворов. Техника добывающего рыбного промысла. М.—Л. Сельхозгиз, 1932, 256 с. (в соавт. с А. П. Заниным).
1933. К изучению рыбного хозяйства Киргизской АССР. — «Советская Киргизия».
1933. К юбилею профессора В. К. Солдатова. — Природа, № 5—6, с. 137—138.
1933. Насекомоядные рыбы и малярия. — Природа, № 10, с. 56—60.
1933. Слово имеет проф. Линдберг. (Впечатления от полнотоя). — «За социалистическую науку». № 3 (15).
1934. Изучение биоценозов Японского моря. — «За социалистическую науку».
1934. Итоги обследования рыбного хозяйства Киргизии. — «Советская Киргизия».
1934. Ихтиологический отряд (Средняя Азия, Киргизская компл. экспедиция). — Экспедиции АН СССР 1932—1933 г., с. 107—113.
1934. К систематике гамбузии. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. 4, с. 361—367.
1934. О нахождении *Gambusia affinis holbrookii* на о. Сара. — Природа, № 2, с. 73—74.
1934. Описание нового рода и вида *Gobiodonella macrops* (Gobiidae, Pisces) из Мисаки, Япония. — Докл. АН СССР, т. 2, № 7, с. 436—440.
1934. Усилить внимание рыбному хозяйству. — «Советская Киргизия».
1935. Задачи и перспективы рыбного хозяйства Киргизии. Тезисы докладов. — Резолюции 2 конф. по освоению природных ресурсов Киргизской АССР. М.—Л., с. 42.
1935. К акклиматизации нерки на Амуре. — Природа, № 3, с. 74—75.
1935. Краткий полевой отчет о гидробиологической экспедиции ЗИН АН СССР в районе о. Петрова в Японском море. — Вестн. ДВ филиала АН СССР, № 12, с. 93—98 (в соавт. с Е. Ф. Гурьяновой).
1935. Материалы по современному состоянию рыбного хозяйства на озере Иссык-Куль. — Тр. Кирг. компл. экспедиции АН СССР, 1932—1933 г., т. 3, вып. 2. Озеро Иссык-Куль. М.—Л., с. 147—183.
1935. О нахождении иваси и анчоуса на Камчатке. — Природа, № 5, с. 47—48.
1935. Описание нового вида *Bothragonus occidentalis* (Agonidae, Pisces) из Японского моря. — Изв. АН СССР, № 8—9, с. 1223—1227.
1935. Предисловие к кн.: Труды Киргизской комплексной экспедиции АН СССР, 1932—1933 г., т. 3, вып. 2. Озеро Иссык-Куль. М.—Л., с. 5.

1935. Рыбное хозяйство и малярия. — Природа, № 7, с. 44—46.
1936. Материалы по рыбам Приморья. Научные результаты Дальневосточной гидрофаунистической экспедиции Зоологического Музея 1927 г. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 3, с. 393—407.
1936. О камбалах Японского моря *Liopsetta obscura* (Herzenstein) и *Limanda schrencki* (Schmidt). — Докл. АН СССР, т. 4 (13), № 4 (108), с. 197—200 (в соавт. с Д. И. Охрямкиным).
1936. Задачи и перспективы рыбного хозяйства Киргизии. — Докл. конф. АН по изучению Киргизии в 1935 г., с. 16.
1936. Предисловие к кн.: Труды Киргизской комплексной экспедиции АН СССР, 1932—1933 г., т. 3, вып. 1. Рыбное хозяйство Киргизской АССР. М.—Л., с. 5.
1936. Работа ихтиологического отряда Киргизской комплексной экспедиции в 1933 году. — Тр. Кирг. компл. экспедиции АН СССР, 1932—1933 г., т. 3, вып. 1. — Рыбное хозяйство Киргизской АССР. М.—Л., с. 7—48.
1936. Кадастры: Пресноводные рыбы Казахстана. Пресноводные рыбы Крыма. Пресноводные рыбы Советской Средней Азии (в соавт. с А. Н. Световидовым). Пресноводные рыбы Якутии (в соавт. с А. Н. Световидовым). Рыбы Японского моря. — Справочник по водным ресурсам СССР. М.—Л., 96 с.
1936. Рыбы и рыбные промыслы. — Справочник по водным ресурсам СССР. Лено-Инди-гирский р-н, т. 17. М.—Л., с. 405—418 (в соавт. с А. Н. Световидовым и А. М. Рубиным).
1936. Фауна рыб Японского моря и ее история развития. — Тез. докл. совещ. по зоол. проблемам 2—4 декабря 1936 г. М.—Л., с. 14—18.
1937. К заметке А. Кротова «Интересный случай миграции севрюги». — Природа, № 7, с. 113.
1937. О систематике и распространении песчанок рода *Ammodytes* (Pisces). — Вестн. ДВ филиала АН СССР, № 27, с. 85—93.
1937. Памяти доктора Н. П. Рухадзе (1870—1936). — Природа, № 1, с. 121—122.
1937. Успехи ихтиологии за 20 лет. — Природа, № 10, с. 197—206.
1937. Проблемы зоогеографии Тихого океана и задачи Тихоокеанской экспедиции АН СССР. — Докл. на сессии географ. группы АН СССР.
1937. Успехи советских гидробиологических исследований в Дальневосточных морях. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, с. 1537—1546 (в соавт. с Е. Ф. Гурьяновой).
1937. Фауна рыб Японского моря и история ее развития. (Дисс. на соискание степени доктора биол. наук). Л. АН СССР. ЗИН. 187 с.
1937. Die ichtiologische Fauna des Japanischen Meeres und die Geschichte ihrer Entstehung. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, с. 1225—1244.
1937. Гамбузия в борьбе с малярией. — Экспедиции АН СССР за 1936 год. Л., изд. АН СССР, 10 с.
1938. Подводные долины Дальневосточных морей и их связь с проблемами зоогеографии. — Докл. на сессии географ. группы АН СССР, 30 с.
1938. Задачи и ход работ гидробиологической экспедиции 1934 года на Японское море. — Тр. гидробиол. экспедиции Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японское море. Вып. 1. М.—Л., 36 с.
1938. О родах и видах сем. Blenniidae, близких к роду *Apoplarchus*. — Тр. гидробиол. экспедиции Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японское море. Вып. 1. М.—Л., с. 499—514.
1938. Обзор географических форм дальневосточного бычка *Icelus spiniger*. — Тр. гидробиол. экспедиции Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японское море. Вып. 1. М.—Л., с. 515—525.
1940. Рецензия кн.: Н. П. Соколов. Гамбузии и их роль в борьбе с малярией. Ташкент, 1939, 184 с. — Мед. паразитология и паразитарные болезни, т. 8, вып. 6, с. 646—647.
1945. Геоморфология дна крайних морей Восточной Азии и зоогеография. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1944 г. АН СССР. Отд. биол. наук, М.—Л., с. 122—123.
1945. Итоги изучения гамбузии в связи с определением норм ее посадки в Таджикистане. — Зоол. ин-т АН СССР. Отчетная сессия. Тез. докл. Душанбе, с. 21—23.
1945. Рецензия кн.: И. Ф. Правдин. Обзор исследований дальневосточных лососей. Владивосток, 1940, 105 с. — Природа, № 5, с. 96.
1946. Богатства Южного Сахалина. — «Труд», № 300 (7867).
1946. Геоморфология дна крайних морей Восточной Азии и распространение пресноводных рыб. — Изв. Всесоюз. географ. о-ва, т. 78, вып. 3, с. 279—300.
1946. Новый способ перевозки рыбы. — «Рыбн. хоз-во», № 7, с. 12—16.
1947. О причине бедности состава фауны типично пресноводных рыб бассейна северной части Тихого океана. — В кн.: II Всесоюз. геогр. съезд 25—31 янв. 1947 г. Тез. докл. по биогеографии. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 46—49.
1947. Годичный цикл развития популяции гамбузии. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук, М.—Л., с. 193.
1947. Заметка об уклоняющейся форме *Diptychus maculatus* (Cyprinidae, Pisces). — Тр. Кирг. гос. пед. ин-та, т. 2, вып. 1, с. 61—62.
1947. История фауны рыб и территории Палео-хуанхэ. — Изв. Всесоюз. географ. о-ва, т. 79, вып. 2, с. 137—158.
1947. История фауны и территории Палео-хуанхэ. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук, М.—Л., с. 190.
1947. Курило-Сахалинская экспедиция Академии наук СССР. — «Красное знамя», Владивосток, № 163 (8802).

1947. Новый принцип транспортировки живой рыбы. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук., М.—Л., с. 193—194.
1947. Личинкоядные рыбы Средней Азии. АН СССР. Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, № 25. М.—Л., 56 с.
1947. Предварительный список рыб Японского моря. — Изв. Тихоокеанск. научн.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., т. 25, с. 125—206.
1947. Происхождение фауны типично пресноводных рыб бассейна Японского моря. — Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. 52, вып. 3, с. 11—27.
1947. Сезонные изменения в количественных соотношениях между самками и самцами гамбузии. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук., М.—Л., с. 194.
1947. Сезонные изменения длины тела гамбузии. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук., М.—Л., с. 191.
1947. Сезонные изменения плодовитости гамбузии. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук., М.—Л., с. 191—192.
1947. Современное состояние проблемы происхождения подводных долин. — Вопросы географии, № 3, с. 169—198.
1947. Современное состояние проблемы происхождения подводных долин. Сообщение 1. — Рефераты научн.-исслед. работ за 1945 г., АН СССР, отд. биол. наук., М.—Л., с. 190.
1948. Биogeографический метод познания четвертичного периода. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, с. 612—615.
1948. О причине сохранности микрорельефа суши на дне моря. — Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., т. 12, № 4, с. 349—359.
1948. О влиянии смены фаз трансгрессий и регрессий на эволюцию рыб и рыбообразных. — Докл. АН СССР, т. 63, № 1, с. 93—95.
1948. Прошлое Тихого океана в свете биogeографических данных. — В кн.: Памяти академика Сергея Алексеевича Зернова. М.—Л., с. 205—215.
1949. Ихтиофауна. Амурский сом — *Parasilurus asotus* (Linné). Амурский язь — *Leuciscus waleckii* (Dybowski). Белый амур — *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes). Белый амурский лещ — *Parabramis pekinensis* (Basilewsky). Верховляд — *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky). Востробрюшка — *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky). Восточная красноперка — *Leuciscus brandii* (Dybowski). Головешка — *Perccottus glehni* (Dybowski). Горбушка — *Erythroculter oxycephalus* (Bleeker). Желтощек — *Elopichthys bambusa* (Richardson). Змееголов — *Ophiocephalus argus warpachowskii* (Berg). Керчак — *Myoxocephalus scorpius* (Linné). Китайский ерш — *Siniperca chua-tsi* (Basilewsky). Конь — *Hemibarbus labeo* (Pallas). Касатка-скрипун — *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson). Лапша-рыба — *Salangichthys microdon* (Bleeker). Малоротая корюшка — *Hypomesus olidus* (Pallas). Минтай — *Theragra chalcogramma* (Pallas). Монгольский краснопер — *Erythroculter mongolicus* (Basilewsky). Одноперый терпуг — *Pleurogrammus monoptyerygius* (Pallas). Пелингас — *Mugil so-iuy* Basilewsky. Полурыл — *Hyporhamphus sajori* (Temminck et Schlegel). Сабля-рыба — *Trichiurus japonicus* (Temminck et Schlegel). Сайра — *Cololabis saira* (Brevoort). Тихоокеанская навага — *Eleginus gracilis* (Tilesius). Тихоокеанский морской ерш — *Sebastodes schlegeli* (Hilgendorf). Тихоокеанский сарган — *Tylosurus anastomella* (Cuvier et Valenciennes). Толстолобик — *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes). Тунец — *Thunnus thynnus* (Linné). Узкоголовый краснопер — *Pseudaspius leptoccephalus* (Pallas). Уссурийская косатка — *Liocassis ussuriensis* (Dybowski). Черный амур — *Mylopharyngodon piceus* (Richardson) = *M. aethiops* (Basilewsky). Черный амурский лещ — *Megalobrama terminalis* (Richardson). Японская скумбрия — *Rheumatophorus japonicus* (Houttuyn). — В кн.: Промысловые рыбы СССР. М. Пищепромиздат. 72 с.
1949. К фауне рыб Желтого моря. — Докл. АН СССР, т. 67, № 1, с. 185—188.
1949. О причине бедности состава фауны типично-пресноводных рыб бассейна Тихого океана. — Тр. 2-го Всесоюзн. географ. съезда, т. 3. М., с. 211—213.
1950. Недавние крупные колебания уровня океана и биogeография. — Землеведение, нов. сер., т. 3 (43), с. 46—59.
1950. Обзор рода *Sarritor cramer* (Pisces, Agonidae) из дальневосточных морей. — Исслед. дальневост. морей СССР, вып. 2. М.—Л., с. 293—302 (в соавт. с А. П. Андрияшевым).
1950. Описание нового вида из рода *Aporlagonus* Gill (Pisces, Agonidae) из Японского моря. — Исслед. дальневост. морей СССР, вып. 2. М.—Л., с. 303—304.
1951. О причине бедности состава фауны типично-пресноводных рыб бассейна северной части Тихого океана. — Тр. Карело-финск. отд. Всесоюзн. научн.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. 3, с. 381—390.
1952. Гамбузия. — БСЭ, изд. 2, т. 10. Л., с. 186.
1952. Голавль. Голец. — БСЭ, изд. 2, т. 11. М., с. 587, 596.
1952. Гольян. Горбуша. — БСЭ, изд. 2, т. 12. М., с. 14—15, с. 72—73.
1952. Даллия. — БСЭ, изд. 2, т. 13. М., с. 308.
1952. Длиннохвосты. — БСЭ, изд. 2, т. 14. М., с. 559—560.
1952. Еж-рыба. — БСЭ, изд. 2, т. 15. М., с. 490—491.
1952. Звездочеты. Занкл. — БСЭ, изд. 2, т. 16. Л., с. 417, 554.
1952. Змееголов. Змеерыбка. Золотая макрель. Зубастые карпы. Иглороты. — БСЭ, изд. 2, т. 17. М., с. 109, 110, 146, 218—219, 307.
1952. К вопросу о систематическом положении гамбузии, акклиматизированной в Советском Союзе. — Зоол. журн., т. 31, вып. 2, с. 308—311 (совместно с М. И. Легезой).
1952. Научно-промысловое освоение морских вод Южного Сахалина. — «Советский Сахалин», № 45 (7784), с. 2.
1952. Подводные каньоны и палеогеография. — Матер. по четверт. периоду СССР, вып. 3. М., с. 217—225.
1953. Закономерности распространения рыб и геологическая история дальневосточных морей. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., с. 47—57.
1953. Крылатка красная. — БСЭ, изд. 2, т. 23. Л., с. 535.
1953. Лабиринтовые. Лапша-рыба. Лепидосирен. — БСЭ, изд. 2, т. 24. М., с. 189, 301, 589.
1954. Летучки. Луна-рыба. — БСЭ, изд. 2, т. 25. М., с. 58, 473.
1954. Мешкожаберные. — БСЭ, изд. 2, т. 27. М., с. 400.
1954. Окунеобразные. — БСЭ, изд. 2, т. 30. М., с. 680.
1954. Обзор работ Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции Зоологического института АН СССР и Тихоокеанского н.-и. института рыбного хозяйства и океанографии МРП СССР 1947—1949 гг. — Тр. Курило-Сахалинской комплексной экспедиции ЗИН—ТИНРО 1947—1949 гг., изд-во АН СССР, т. 1, с. 7—100.
1954. Характеристика рельефа рыбопромысловых угодий района Южного Сахалина и Южной группы Курильских островов. — Тр. Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН—ТИНРО 1947—1949 гг., изд-во АН СССР, т. 1, с. 101—126.
1955. История фауны типично пресноводных рыб Западной Европы. — В кн.: Памяти акад. Л. С. Берга. М.—Л., с. 421—442.
1955. О нахождении рыбки-дракончика *Draculo mirabilis* Snyder (Pisces, Callionymidae) в заливе Посьет у Владивостока. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 18, с. 385—388.
1955. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 18, с. 389—458 (в соавт. с М. И. Легезой).
1955. Пегасы. — БСЭ, изд. 2, т. 32. М., с. 261.
1955. Понятие, содержание и методика составления рыбопоисковых карт мало освоенных районов. — Тр. совещаний ихтиол. комиссии АН СССР, вып. 5. Тр. совещания по вопросам поведения и разведки рыб, с. 70—73.
1955. Четвертичный период в свете биogeографических данных. — Изд. АН СССР. М.—Л., 335 с.
1956. К вопросу о происхождении прерванных ареалов морской фауны. — В кн.: Доклады на ежегодных чтениях памяти Л. С. Берга. 1—3. М.—Л., с. 5—32.
1956. К четвертичной истории дальневосточных морей. — Докл. АН СССР, т. III, № 2, с. 422—424.
1956. О двух формах колючей акулы *Squalus acanthias* L. — Зоол. журн., т. 35, вып. 11, с. 1685—1688 (в соавт. с М. И. Легезой).
1956. Основные принципы и методы составления рыбопоисковых карт для дальневосточных морей. — Тр. пробл. и тем. совещаний ЗИН АН СССР, вып. 6, с. 5—14.
1956. Подводные ландшафты. — В кн.: Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и южных Курильских островов, т. 2. Л.
1956. Рельеф дна и грунты. — В кн.: Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и южных Курильских островов, т. 2. Л.
1956. Факахи. — БСЭ, изд. 2, т. 44. М., с. 553.
1957. Некоторые результаты решения палеогеографических проблем биogeографическим методом. — Тр. I сессии Всесоюзн. палеонтол. о-ва. 24—28 января 1955 г. М., с. 107—125.
1957. Рецензия кн.: Г. В. Никольский. Рыбы бассейна Амура. 1956, 551 с. — Зоол. журн., т. 36, вып. 7, с. 1106—1109.
1957. Рыбопоисковая карта. — Вестн. АН СССР, № 6, с. 53—54.
1957. Хирурги. — БСЭ, изд. 2, т. 46. М., с. 193.
1957. Четырехзубы. — БСЭ, изд. 2, т. 47. М., с. 248.
1958. Александр Михайлович Дьяконов. 17.I.1886—1.IV.1956. — Исслед. дальневост. морей СССР, вып. 5. М.—Л., с. 381—385.
1958. Промысловая биоокеанография и ее задачи. — Вопр. ихтиологии, вып. 10, с. 41—51.
1958. Рецензия кн.: К. Matsubara. Fish morphology and hierarchy. Tokio, 1955. т. 1—3. — Зоол. журн., т. 37, вып. 1, с. 146—147.
1959. Картирование подводных ландшафтов с целью изучения закономерностей распределения животных. — Тр. 3-й сессии Всесоюзн. палеонтол. о-ва. М., с. 49—52.
1959. О народных названиях рыб. — Зоол. журн., т. 38, вып. 12, с. 1894—1896.
1959. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей, ч. 1. Amphioxii, Petromyzones, Mixini, Elasmobranchii, Holoccephali. — Изд. АН СССР. М.—Л., 208 с. (в соавт. с М. И. Легезой).
1959. Список фауны морских вод Южного Сахалина и южных Курильских островов. Составлен коллективом авторов при участии и под руководством Г. У. Линдберга. — Исслед. дальневост. морей СССР, вып. 6. М.—Л., с. 173—256.
1959. The discontinuous distribution of fishes and large fluctuations in ocean level. (Прерванные распространения рыб и крупные колебания уровня океана). — Reprints Internat. Oceanogr. Congress. New York, 1959.
1960. Прерванное распространение рыб и крупные колебания уровня океана. — Тр. Океаногр. комис. АН СССР, т. 10, вып. 4, с. 14—16.
1960. Светлой памяти Л. С. Берга. — Рыбоводство и рыболовство, № 6, с. 30—31.
1961. От редактора. — В кн.: Л. С. Берг. Избр. тр., т. 4. Ихтиология. М.—Л., с. 3.

1961. Рецензия кн.: Японская зоологическая энциклопедия иллюстрированная цветными рисунками. Токио, изд-во Хокурю, 1957—1960. — Зоол. журн., т. 40, вып. 7, с. 1116—1117 (в соавт. с А. А. Стрелковым).
1961. Связь европейских рек с реками Северной Америки и Североатлантический разрыв. — Зоол. журн., т. 40, вып. 5, с. 651—665.
1961. Рецензия кн.: Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Справочник. Петрозаводск, 1959. Справочник по озерам Карелии. — Рыбное хоз-во, № 11, с. 90—91 (в соавт. с Г. Х. Шапошниковой).
1962. Биоокеанографическая основа рыбопоисковой карты. — Сб. докл. на 2 пленуме комиссии по рыбохоз. исслед. западной части Тихого океана. М., с. 82—92.
1962. Геогидрографические колебания уровня океана и тектогенез. — Тр. 4 совещания по проблемам астрогеологии 7—12 мая 1962 г. Л., с. 103—104.
1962. О связи континентов Европы и Америки. — В кн.: Сов. рыбохоз. исслед. в Северо-Западной части Атлантического океана. М., с. 69—82.
1962. Памяти Анатолия Яковлевича Таранца (1910—1941). — Вопр. ихтиологии, т. 2, вып. 3 (24), с. 547—555. Список научных работ А. Я. Таранца (совместно с А. П. Андрияшевым и П. А. Моисеевым).
1962. Пособие для рыбаков. Рецензия кн.: Промысловые и некоторые непромысловые рыбы западного побережья Африки. Калининград, 1961, 176 с. — Рыбное хоз-во, № 2, с. 84.
1962. Рецензия кн.: Исследования по рыбам Ледовитого и Тихого океанов. М., 1960, 236 с. (Тр. ин-та океанологии АН СССР, т. 31). — Зоол. журн., т. 41, вып. 6, с. 960—962.
1962. Principles of the distribution of fishes and geological history of the Far-Eastern Seas. Nanaimo Station, Canada.
1962. Legature dintre riurile europene si cele ale Americii de Nord si discontinuitatea nord Atlantica. R(о)umania.
1962. Respndirea discontinua a pestilor si oscilatiile mari ale nivenului oceanului. R(о)umania.
1962. Probleme actuale de Zoogeografie. Biblioteca anelelor Romine-Sovietice. Seria agrobiologie. N 9, с. 55—74.
1962. Probleme actuale de Zoogeografie. Biblioteca anelelor Romino-Sovietice. Seria agrobiologie, с. 120—123.
1963. Зоогеография суши и колебания уровня океана. — Тез. 3. Всесоюзн. совещания по зоогеографии суши. Ташкент, с. 174—175.
1963. О попытке исправления написания родовых названий в «Системе рыб» Л. С. Берга. (По поводу замечаний американского ученого на работу советского ученого). — Зоол. журн., т. 42, вып. 7, с. 1105—1107.
1963. Рецензия книги: Д. Г. Панов. Происхождение материков и океанов. М., Географгиз, 1961, 183 с. — Изв. Всесоюзн. географ. о-ва, т. 95, вып. 4, с. 381—383.
1963. Связь европейских рек с реками Северной Америки. — Изв. Всесоюзн. географ. о-ва, т. 95, вып. 2, с. 107—114.
1963. Современные рыбы рассказывают о прошлом Земли. (О биогеограф. методе изучения геол. истории нашей планеты). — «Наука и жизнь», № 11, с. 46—49.
1963. On the connection between the continents of Europe and America. — [Ju] Marti, J. J. (edit.) Soviet Investigations in the Worwest Atlantic. Translations Jerusalem, с. 768—813.
1964. Зоогеография суши и колебания уровня океана. (Четвертичный период в свете биогеогр. данных). — Зоол. журн., т. 43, вып. 3, с. 385—397.
1964. К вопросу о генезисе ихтиофауны Японского моря. Тезисы доклада. — Тр. конф. по совместн. исслед. фауны и флоры зап. части Тих. океана. Зоол. ин-т АН СССР. Л.
1964. Крупные планетарные колебания уровня океана и палеогеография четвертичного времени. — Тез. докл. к Всесоюзному совещанию по изучению четвертичного периода. Пленарные заседания. Новосибирск, с. 13—15.
1964. Иллюстрированный словарь названий промысловых рыб западной части Тихого океана. Пекин, 600 с. (в соавт. с Чжу-Шупин и др.).
1965. Биогеография и ее значение для решения палеогеографических проблем. — Зоол. журн. т. 44, вып. 1, с. 3—16.
1965. Великие потопа. — «Наука и жизнь», № 8, с. 124—128.
1965. Великие потопа. Загадки планеты Земля. — «Неделя», № 34, с. 18—19.
1965. Крупные планетарные колебания уровня океана и палеогеография четвертичного периода. — В кн.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. М., с. 135—142.
1965. Рыбы и тайны истории земли. — «Красное знамя», Владивосток, № 225 (14399).
1965. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей, ч. 2. Teleostomi. XII. Acipenseriformes. XXVII. Polynemiformes. М.—Л., 391 с. (в соавт. с М. И. Лезгой).
1965. Рецензия на кн.: С. В. Пигулевский. Рыбы, опасные для человека. Л., 1964, 115 с. — Зоол. журн., т. 44, вып. 9, с. 1433—1436.
1966. Географическая изоляция, ее происхождение и значение для видообразования. — Четвертая межвузовская конференция. Тез. докл. Одесса, с. 149—150.
1966. О причине отсутствия эндемиков в составе фауны морских рыб в пределах континентальной материковой отмели юго-восточной Азии. — Докл. ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, № 12, Иркутск, с. 52—63.
1966. Рецензия кн.: Г. В. Никольский. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. Ин-т морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М., Наука, 382 с. — Вестн. АН СССР, № 11, с. 100—101.
1966. The reason of absence of endemics in the marine fish fauna of the South-Eastern Asia continental shelf. Abstracts of Papers related with fisheries, marine and freshwater Science. — Proc. XI Pacific Sci. Congr. Tokyo, с. 6.
1967. Успехи советской ихтиогеографии за 50 лет. — Вопр. ихтиологии, т. 7, вып. 5 (46), с. 757—768.
1967. Fishes of the Sea of Japan and the adjacent areas of the Sea of Okhotsk and Yellow Sea. Pt. 1. Amphioxii, Petromyzones, Muxini, Elasmobranchii, Holocephali. Translated from Russian. Israel Program for scientific translations. Published for the Smithsonian Institution and the Nat. Science Foundation, Washington D. C., pp. 1—48 (в соавт. с М. И. Лезгой).
1968. Итоги изучения географического распространения ядовитых животных СССР и их картирование. — В кн.: Третье научное совещание по проблемам мед. географии. Матер. совещания (20—30 ноября 1968 г.). Л., с. 212—214 (в соавт. с И. С. Даревским, Д. В. Наумовым и Ф. З. Поповым).
1968. Крупные колебания уровня океана в четвертичное время и их влияние на область Полярного бассейна и ее органический мир. — Тез. симпозиума «Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий», Л., с. 98—99.
1969. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей, ч. 3. Teleostomi. XXIX. Perciformes. Изд. Наука, Л. 479 с. (в соавт. с З. В. Красюковой).
1969. Fishes of the Sea of Japan and the adjacent areas of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea. Part 2. Teleostomi. XI. Acipenseriformes. XXXVIII. Polynemiformes. Translated from russian. Israel Program for scientific translation, p. 1—389 (в соавт. с М. И. Лезгой).
1970. Убежище для рыб Палео-Меконга. — Вопр. ихтиологии, т. 10, вып. 3 (62). М., с. 577 (в соавт. с Ле Минь Вьеном).
1970. Крупные колебания уровня океана в четвертичное время и их влияние на бассейн Северного Ледовитого океана и его органический мир. — В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Гидрометиздат., с. 101—112.
1970. Парадоксальные выводы биогеографии в свете новейших данных океанической геологии и геофизики. — Зоол. журн., т. 49, вып. 11. М., с. 1605—1613.
1970. О размахе и характере колебаний уровня океана в четвертичное время. — В кн.: Корреляция новейших отложений севера Евразии. Матер. к симпозиуму. Географическое общ. СССР. Л., с. 55—57.
1971. Роль крупных колебаний уровня океана в расселении и эволюции организмов. — Тез. докл. на 17 сессии Всесоюзн. Палеонтол. общ. Л., Недра., с. 49—51.
1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л., Наука, с. 1—470.
1971. Современное представление о естественной системе ныне живущих рыб. — Вопр. ихтиологии, т. 11, вып. 3 (68). М., с. 380—407 (в соавт. с Т. С. Рассом).
1971. Ихтиофауна. Батимастеровые — Bathymasteridae. Бычковидные — Gobioidae. Костистые рыбы — Teleostei (в соавт. с Т. С. Рассом). Круглоперые — Cyclopteridae. Лисички морские — Agonidae. Лучеперые рыбы — Actinopterygii (в соавт. с Т. С. Рассом). Салансковые — Salangidae. Слизни морские — Liparidae. — В кн.: Жизнь животных. Рыбы. М., Просвещение, т. 4, ч. 1, с. 494, 524, 116, 576, 578, 99, 195, 579.
1971. Веслоносы (Polyodontidae). — БСЭ, изд. 3-е, т. 4, с. 571.
1971. Волосохвосты (Trichiuridae). — БСЭ, изд. 3-е, т. 5, с. 328.
1971. Гамбузия (*Gambusia affinis holbrooki*). — БСЭ, изд. 3-е, т. 6, с. 86.
1971. Fishes of the Sea of Japan and the adjacent areas of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea. Part 3 (в соавт. с З. В. Красюковой). (Пер. для Смитсониевского ин-та США). Иерусалим, с. 1—498.
1972. Словарь названий пресноводных рыб СССР на языках народов СССР и европейских стран. Л., Наука, с. 1—368 (в соавт. с А. С. Гердом).
1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. (Биогеографические обоснования гипотезы). Л., Наука, с. 1—548.
1972. Ихтиофауна. Голавль (*Leuciscus cephalus*). Гольяны (*Phoxinus*). Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*). Горбыль. — БСЭ, изд. 3-е, т. 7, с. 12, 129, 76, 77.
1973. Ихтиофауна. Лабиринтовые (*Anabantidae*). Лампридовые (*Lampridae*). Лапша-рыба (*Salangichthys microdon*). Ленточные рыбы (*Pegalecidae*). Лепидосирен (*Lepidosiren paradoxa*). Летучие рыбы (*Echocetidae*). Летучки (*Dactylopteriformes*). — БСЭ, изд. 3-е, т. 14, с. 82, 137, 166, 334, 346, 387, 388.
1973. История «Берингии» в свете гипотезы крупных геогидрографических колебаний уровня океана. — Тез. докл. Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша...». Хабаровск. ДВНЦ АН СССР.
1973. Families Agonidae, Cyclopteridae and Liparidae in Check list of the fishes of the north eastern Atlantic and of the Mediterranean (Clofnam). — Unesco. Paris, p. 605—612.
1974. Роль Академии наук в изучении фауны рыб. — Вопр. ихтиологии, т. 14, вып. 3 (86), с. 357—366.
1974. Значение нынеживущих организмов для познания геологического прошлого. — Общ. биология, т. 35, вып. 1, с. 3—12.
1974. Современные организмы, как источник информации о закономерностях развития Земли и ее биосферы. (Перспективы развития гипотезы о крупных колебаниях уровня океана). — Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология. Вып. 1. Л., изд-во АН СССР, с. 52—70.

1974. Происхождение шельфа в свете гипотезы крупных колебаний уровня океана. — Тез. симпозиум по гидробиологии и биогеографии шельфа холодных и умеренных вод Мирового океана. ЗИН АН СССР, Л., 18—21 XI, с. 7—9.
1974. Луна-рыба (*Mola mola*). — В кн.: БСЭ, изд. 3-е, т. 15, с. 66.
1974. Ихтиофауна. Мойва (*Mallotus villosus*). Морские налимы. Морское шило (*Nerophis ophidion*). — БСЭ, изд. 3-е, т. 16, с. 421, 591, 594.
1974. Ожунеобразные (*Perciformes*). — БСЭ, изд. 3-е, т. 18, с. 367.
1975. Несколько замечаний по поводу критики моих палеогеографических представлений. — В кн.: Колебания уровня Мирового океана в плейстоцене. Л., изд-во Географ. о-ва СССР, с. 46—52.
1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л., Наука, с. 1—464, (в соавт. с З. В. Красюковой).
1976. Коралловые острова, как дополнительное доказательство крупных колебаний уровня океана. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, с. 11—18.
1976. Происхождение шельфа в свете гипотезы крупных колебаний уровня океана. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, с. 19—23.
1976. Проблемы зоогеографии моря в работах Льва Семеновича Берга. — Биология моря, № 4, Владивосток, с. 3—6.
1976. Лев Семенович Берг как ихтиолог. — Вопр. ихтиологии, т. 16, вып. 4, М., с. 721—725.
1976. Борис Евсеевич Быховский (1908—1974). — Биология моря, № 2, Владивосток, с. 7—9 (в соавт. с О. А. Скарлато и А. А. Стрелковым).
1976. О двух видах рода *Stereolepis* (сем. *Serranidae*, *Pisces*) в водах Японии (в соавт. с З. В. Красюковой). — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, с. 135—142.
1978. Об одной из возможных причин этапности в развитии органического мира. — Тр. XVIII сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва, Л., с. 16—22.
1980. Словарь названий морских промысловых рыб Мировой фауны. Л., Наука, 562 с. (в соавт. с А. С. Гердом и Т. С. Рассом).
1981. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. (На яп. яз.). Токио, Япония.
1983. Fishes of the Sea of Japan and the adjacent of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea. Part 4 (в соавт. с З. В. Красюковой). Дели, Индия.
1986. Влияние изменений уровня океана на развитие крупных озер. — В кн.: Морфология и экология рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 000, с. 000.

Издания, отредактированные Г. У. Линдбергом

1935. Труды Киргизской комплексной экспедиции 1932—1933 гг., т. 3, вып. 2. Озеро Иссык-Куль. Материалы по гидрологии, ихтиологии и рыбному хозяйству. АН СССР. Совет по изучению природных ресурсов. Серия Киргизская. М.—Л., 1935, 184 с.
1936. Труды Киргизской комплексной экспедиции 1932—1933 гг., т. 3, вып. 1. Рыбное хозяйство Киргизской АССР. АН СССР. Совет по изучению производительных сил. Серия Киргизская. М.—Л., 1936, 295 с. (в соавт. с Л. С. Бергом).
1938. Труды гидробиологической экспедиции ЗИН АН СССР в 1934 году на Японское море. Вып. 1. АН СССР, Дальневосточный филиал. М.—Л., 1938, 536 с.
1953. Очерки по общим вопросам ихтиологии. АН СССР. Ихтиологическая комиссия. М.—Л., 1953, 319 с.
1955. Атлас океанических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и южных Курильских островов, т. 1. Карты распределения кормовых и поисковых организмов. ЗИН АН СССР. — ТИПРО. Л., 1955.
1956. Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и южных Курильских островов, т. 2. Карты подводных ландшафтов и текст к картам. ЗИН АН СССР. — ТИПРО. МРП. Л., 1956.
1958. Труды Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции Зоологического института АН СССР и Тихоокеанского н.-и. ин-та рыбного хозяйства и океанографии 1947—1949 гг., т. 2. АН СССР. ЗИН. Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. М.—Л., 1959, 258 с.
1961. Берг Л. С. Избранные труды, т. 4. Ихтиология. М.—Л., изд-во АН СССР. 1961, 746 с.

Литература о Г. У. Линдберге и его научном наследии

- Андрияшев А. П. и Красюкова З. В. (Andriashev A. P. and Krasnyukova Z. V.). G. U. Lindberg 1894—1976. — *Coreia*, 1977, № 3, pp. 612—613.
- Герд А. С. Стандартизация русской ихтиологической терминологии. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., Изд-во АН СССР, 1976, с. 184—189.
- Голиков А. Н. Значение биогеографического метода и учения о крупных геогидрологических колебаниях уровня мирового океана для познания закономерностей эволюции и расселения морской фауны. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, 1976, с. 24—36.

- Гусев А. В. и Шульман С. С. Паразитологические материалы и биогеографический метод Г. У. Линдберга. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, 1976, с. 50—53.
- Засельский В. И. Развитие морских биологических исследований на Дальнем Востоке в 1923—1941 гг. Владивосток. 1984, с. 5, 6, 38—40, 42, 50, 53, 55, 58, 69, 76, 86, 89, 105, 156, 159, 162, 169, 173, 174, 176, 178, 179, 193.
- Кизиветтер И. В. и др. Г. У. Линдберг. — В кн.: Люди, наука, океан. Владивосток, 1975, с. 16.
- Красюкова З. В. Исследования Г. У. Линдберга ихтиофауны шельфа Японского и Охотского морей. — Тр. XIV Тихоокеанск. научн. конгр. Секция F III. Биологическая продуктивность Тихого океана. Хабаровск, 1979, с. 89—92.
- Красюкова З. В. (*Krasnyukova Z. V.*) G. U. Lindberg's research of the ichthyofauna in the shelf of the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk. — In: XIV Pacific Science congress. Section F III. Biological productivity of the Pacific ocean. Khabarovsk. 1979, p. 72—75.
- Красюкова З. В. Использование теории и зоогеографического метода Г. У. Линдберга при изучении дальневосточных морей и их фауны. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 114, Л., 1982, с. 10—14.
- Красюкова З. В. *Krasnyukova Z. V.* Exploration of Ichthyofauna of the Shelf of the Sea of Japan and Okhotsk Sea. — *U.O.*, N 32, 1983, p. 25—28.
- Красюкова З. В. и Скарлато О. А. Значение работ Г. У. Линдберга в изучении морей северо-западной части Тихого океана и их фауны. — XIV Тихоокеанский научный конгресс. Секция F II. Биология шельфов. Хабаровск, 1979, с. 30.
- Ле-Минь-Вьен. К истории формирования пресноводной ихтиофауны и территории Южно-Китайского моря. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, 1976, с. 37—49.
- Расс Т. С. Рецензия. Г. У. Линдберг. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л., Наука, 1971, 472 стр. — Вопр. ихтиологии, т. 15, вып. 1 (90), 1975, с. 183—185.
- Скарлато О. А. Памяти профессора Г. У. Линдберга (1894—1976). — Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 3, с. 536—537.
- Скарлато О. А. и Красюкова З. В. Георгий Устинович Линдберг — ихтиолог и зоогеограф. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., изд-во АН СССР, 1976, с. 5—10.

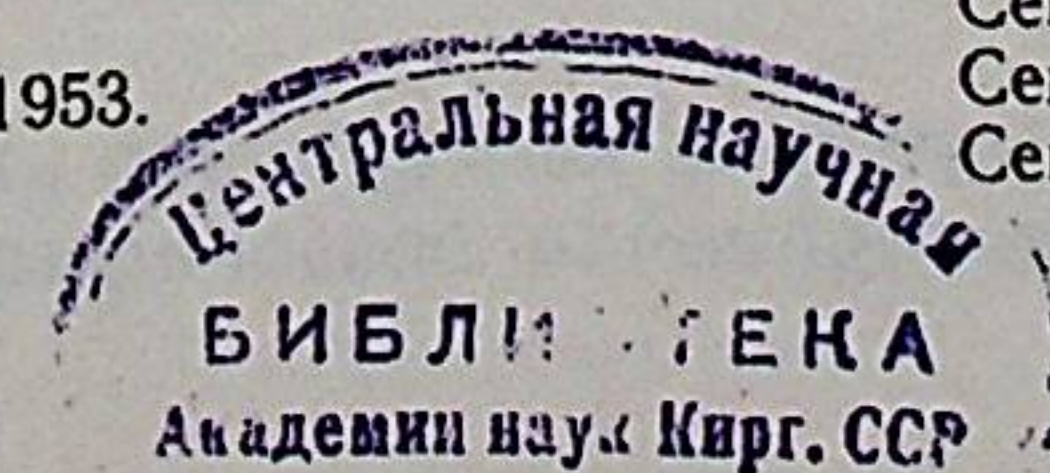
Список родов, видов и подвидов рыб, описанных Г. У. Линдбергом

- Alectridium cirratus* Lindberg, 1938
Alectridium gallinum Lindberg, 1938
Anoplagonus occidentalis Lindberg, 1948
Bathymaster derjugini Lindberg, 1930
Bothragonus occidentalis Lindberg, 1935
Cryptacanthodes Lindberg, 1930
Cryptacanthodes bergi Lindberg, 1930
Eumicrotremus schmidti Lindberg et Legeza, 1955
Eumicrotremus tartaricus Lindberg et Legeza, 1955
Eurymen bassargini Lindberg, 1930
Liparis niger Soldatov et Lindberg, 1930
Liparis schmidti Lindberg et Krasnyukova, 1986
Liparis tartaricus Soldatov et Lindberg, 1930
Lycodes sigmatoides Lindberg et Krasnyukova, 1975
Lycogrammoides Soldatov et Lindberg, 1930
Lycogrammoides schmidti Soldatov et Lindberg, 1930
Neoliparis schantarensis Lindberg et Dulkeit
Pelagocycclus Lindberg et Legeza, 1955
Pelagocycclus vitiazi Lindberg et Legeza, 1955
Radulinopsis Soldatov et Lindberg, 1930
Radulinopsis derjavini Soldatov et Lindberg, 1930
Sarritor frenatus occidentalis Lindberg et Andriashev, 1937
Sarritor leptorhynchus knipowitschi Lindberg et Andriashev, 1937
Stereolepis doederleini Lindberg et Krasnyukova, 1969
Syngnathus schlegeli soldatovi Lindberg, 1930
Urolophoides Lindberg, 1930
Urolophoides giganteus Lindberg, 1930

Виды животных, названных в честь Г. У. Линдберга

- Tubulovesicula lindbergi* Layman, 1930.
Amphithoe lindbergi Gurjanova, 1938.
Gurjanovillia lindbergi Jakovleva, 1952.
Pontarpinia robusta lindbergi Gurjanova, 1953.
Glycinde lindbergi Uschakov, 1955.

- Сем. Hemiuridae
Сем. Amphithoidae
Сем. Ischnochitonidae
Сем. Phoxocephalidae
Сем. Glyceridae



Eualus lindbergi Kobijakova, 1955.
Scoliodota lindbergi Djakonov, 1958.
Mycale lindbergi Koltun, 1958.
Gyrodactylus lindbergi Bychowsky, 1959.
Dactylogyrus lindbergi Gussev, 1987.
Cyclopteropsis lindbergi Soldatov, 1930.
Lycodes lindbergi Popov, 1931.
Rhinogobius similis lindbergi Berg, 1933.
Genioliparis lindbergi Andriashev et Neelov, 1976.
Lindbergia gen. n. Balushkin, 1976 =
Lindbergichthys gen. n. Balushkin, 1979.
Hadropogonichthys lindbergi Fedorov, 1982.
Liparis lindbergi Schmidt in: Krasnyukova, 1984.

Z. V. Krasnyukova, E. A. Kozak

A CHRONOLOGICAL INDEX OF PUBLISHED WORKS BY G. U. LINDBERG

The list of works by G. U. Lindberg, the world-wide authority in zoogeography and ichthyology includes 250 titles. These works deal with taxonomy of fishes, zoogeography, history of fish faunas and water bodies inhabited by them, general issues of zoology, fishery, marine and freshwater fishes of the Far East, of which G. U. Lindberg had rare knowledge. His published scientific works are useful not only to professional ichthyologists and zoogeographers, but can also be used for special courses in secondary and higher schools.

Сем. Hippolytidae
Сем. Synaptidae
Сем. Mycalidae
Сем. Gyrodactylidae
Сем. Dactylogyridae
Сем. Cyclopteridae
Сем. Zoarcidae
Сем. Gobiidae
Сем. Liparididae
Сем. Nototheniidae

Сем. Zoarcidae
Сем. Liparididae

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МОРСКИХ ЛИСИЧЕК (AGONIDAE) ПО МАТЕРИАЛАМ КУРИЛО-САХАЛИНСКОЙ МОРСКОЙ КОМПЛЕКСНОЙ ЭКСПЕДИЦИИ ЗИН—ТИНРО 1947—49 ГГ.

З. В. Красюкова, З. И. Кобякова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Курило-Сахалинская морская комплексная экспедиция ЗИН—ТИНРО (КСЭ) работала в течение 3 летне-осенних сезонов (1947—1949 гг.) на р/т «Топорок» в водах Южного Сахалина и южных Курильских островов под начальством и научным руководством Г. У. Линдберга (1954). Этот участок акватории северо-западной части Тихого океана отличался недостаточной изученностью по сравнению с другими районами советских дальневосточных морей, между тем именно он был известен своими рыбными богатствами и считался перспективным в промысловом отношении. КСЭ собрала обширный и разносторонний материал, позволивший узнать много нового о природе этого региона. Впервые были составлены комплексные гидрологическая, гидробиологическая и промысловая характеристики особенностей этого района. В фаунистическом отношении КСЭ удалось овладеть новыми сведениями не только о составе ихтиофауны, но и об условиях ее обитания и закономерностях распределения морских организмов. Это позволило создать основы для составления научно-промысловых карт. Их биологической базой стали выявленные З. И. Кобяковой (1955) группировки донных беспозвоночных животных и растений и приуроченность к ним тех или иных представителей ихтиофауны.

Таким образом, в трудах КСЭ (1954, 1955, 1959) содержится информация, характеризующая особенности условий обитания многих видов рыб и беспозвоночных. В настоящей статье приводятся сведения, касающиеся только представителей одного мало изученного семейства рыб — морских лисичек.

Представители этого семейства распространены в северной части Тихого и Атлантического океанов, а также у берегов Чили, Уругвая, Бразилии и в морях Ледовитого океана. Это семейство включает в себя около 30 родов и 50 видов (Линдберг, 1971).

В Японском и сопредельных водах Охотского морей это семейство представлено 13 родами и 23 видами. Из них 19 видов — общие для Японского и Охотского морей, 4 вида отсутствуют в Охотском море.

Ознакомление с характеристиками мест поимки 309 экз. агонид рыб по материалам КСЭ (1954, 1959) позволило нам располагать сведениями о условиях обитания 15 видов этих рыб.

Обработка ихтиологического материала была в свое время произведена участником КСЭ М. И. Легезой. Данные по характеристике видов надсемейства бычковых рыб (Cottoidae) послужили основой ее кандидатской диссертации и статьи (Легеза, 1956). Автор этой статьи приводит обстоятельное обоснование и описание 3 экологических групп бычковых рыб: сублиторальной, элиторальной и верхнебатиальной, существующих на материковой отмели и ее склоне.

Биомасса бентоса и состав донных группировок животных и растений изучались З. И. Кобяковой. Зоогеографическое районирование разрабатывалось Е. Ф. Гурьяновой.

Под донной группировкой подразумевается комплекс организмов, которые сходно приспособились к условиям обитания и совместно существованию на одном и том же участке дна при одинаковых для всех организмов этого комплекса условиях среды. На участках морского дна, относительно ограниченных, сходных по условиям обитания, развивается одна и та же группировка, отличная по видовому составу от группировок других участков дна с иными условиями существования, к которым приспособлены другие виды организмов, образующих свой комплекс. В районе работ КСЭ выявлено на материковой отмели 21 донная группировка животных и растений. Каждой из них дано название по руководящим видам животных, легко отличимым от прочих видов по размерам, форме и окраске.

Для 15 видов морских лисичек (*Agonidae*), обзор которых входит в настоящую статью и которые составляют 65 % от числа видов агонидов, обитающих в Японском и сопредельных водах Охотского моря, оказались наиболее предпочитаемыми 4 донных группировки — 1, 2, 3, и 6. Наиболее частым местом пребывания агонидов была группировка (2)* — морских звезд и крупных брюхоногих моллюсков. Показатели: пятилучевая амурская звезда (*Asterias amurensis*), многолучевые звезды — солнечники (*Solaster pacificus* и *Crossaster papposus*) и крупные брюхоногие моллюски (*Neptunea lirata*, *Buccinum bayani* и *B. verkrüzeni*). Кормовая ценность группировки очень велика; здесь обильны черви (*Sigalion mathildae*, *Magelona*, *Ampharete*, *Pectinaria*, *Scalibregma*, *Glycera*, *Travisia* и др.), мелкие моллюски (*Yoldia johanni*, *Axinopsis*, *Liocyma fluctuosa*, *Nucula*, *Macoma*, *Solen*, *Siliqua*, *Spisula*, *Serripes grönlandicus*, *Polynices* и др.), змеехвостки (*Amphiodia rossica*, *A. craterodmeta*, *Ophiura sarsi vadicola*), креветки, раки-отшельники, кумовые раки, бокоплав и другие.

Характерна для песчаных грунтов мелководий (глубина 25—60 м). Здесь основные кормовые поля камбал, отчасти камчатского и синего краба и колючей акулы, промысловые скопления морской кубышки. Здесь можно встретить японскую лисичку — *Percis japonicus* (Pallas), агониды — *Agonomalus jordani* Schmidt, рогатого гипсагона — *Hyporhamphus quadricornis corniger* Taranetz, тонкорылую лисичку — *Sarritor leptorhynchus knipowitschi* Lindberg et Andriashev, лисичку Гильберта — *Podothecus gilberti* (Collett), лисичку-дракон — *Podothecus sachi* (Jordan et Snyder), подотека Томпсона — *Podothecus thompsoni* Jordan et Gilbert, оцеллу — *Ocella dodecaedron* (Tilesius) и щитоноса Бартона — *Aspidophoroides bartoni* Gilbert.

Второе место по предпочтению занимает группировка (3) моллюсков, морских козочек и змеехвосток. Показатели — двустворчатый моллюск макама (*Macoma calcarea*), рачок «морская козочка» (*Caprella* sp.) и змеехвостка амфиоплус (*Amphioplus macraspis*). Кормовая ценность очень велика: здесь много червей (*Maldanidae*, *Sternaspis*, *Onuphis conchylega*, *Chone cincta* и др.), мелких моллюсков (*Yoldiella derjugini*, *Verticordia*, *Yoldia thraciaeformis*, *Y. johanni*, *Y. lanceolata*, *Crenella*, *Acila*, *Axinopsis*, *Serripes*, *Polynices*, *Admete* и др.), змеехвосток (*Amphioplus*, *Ophiura leptactenia*, *Amphiodia rossica*, *A. craterodmeta*, *Ophiura sarsi* и др.), многолучевых звезд-солнечников (*Solaster dawsoni*, *S. pacificus*), пятилучевых звезд (*Pseudarchaster parellii*), плоских морских ежей (*Echinarachnius parma*), бокоплавов (*Ampelisca*, *Socarnes*), кумовых раков (виды родов *Diastylis*, *Campylaspis*, *Brachydiastylis*), морских тараканов (*Synidothea*, *Arcturus*), звездчатых червей и др.

Характерна для чистых и илистых песков на глубинах 50—100 м только у западных берегов Сахалина. Летом является местом скопления камбал (главным образом большеротых), колючей акулы, скатов, терпугов,

* Далее в тексте статьи будет приводиться цифра в скобках после слова „группировка“, она соответствует порядковому номеру данной группировки по З. И. Кобяковой (1955: 73).

здесь кормовые поля камчатского краба. Здесь можно встретить японскую лисичку, горбатую тилезину — *Tilesina gibbosa* Schmidt, которая не была встречена ни в одной из других донных группировок, паллазину бородатую — *Pallasina barbata* (Steindachner), тонкорылую лисичку, лисичку-дракон, подотека Томпсона и щитоноса Бартона. Столь же посещаемы группировки 6 и 1. Группировка 6 — гидроидов, губок, мшанок, и аномии. Показатели — прикрепленные формы (мелкие губки, гидроиды, мшанки) и двустворчатый, прикрепленный к камням моллюск аномия (*Anomia macrochisma*). Кормовая ценность низкая. В состав группировки входят многочисленные многощетинковые черви (*Serpulidae*, *Polynoinae*, *Glycera*, *Stylarioides*, *Sabellaria cementarium* и др.), моллюски (*Astarte*, *Musculus*, *Arvella*, *Saxicava*, *Lepeta concentrica*, *Scala*, *Trichotropis insignis*, морские хитоны), раки-отшельники, мягкохвостые десятиногие раки (*Dermaturus mandti*, *Hapalogaster grebnizkii*), креветки (*Sclerocrangon*, *Euatus*, *Nectocrangon crassa* и др.), морские желуди (*Balanus balanus*, *B. rostratus*), морские тараканы (*Arcturus*, *Tecticeps renoculus*), бокоплав (*Stenothoidae*, *Erichthonius tolli*, *Melita*), морские звезды (*Henricia*, *Lethasterias nanimensis*, *Crossaster papposus*), змеехвостки (*Ophiopholis aculeata*, *Ophiura maculata* и др.), морские ежи, сложные асцидии.

Характерна для скал и каменистых грунтов на глубинах от 0 до 200 м. В этом районе нередко наблюдаются высокие концентрации терпуга. Здесь же встречаются уже известные нам японская лисичка, тонкорылая лисичка, агониды — *Agonomalus jordani*, хоботный агонид, рогатый гипсагон и лептагон *Leptagonus decagonus* (Schneider).

Группировка (1) — моллюсков, червей и ракообразных. Показатели — двустворчатый моллюск теллина розовая (*Tellina lutea*), многощетинковый червь сколопос (*Scoloplos armiger*) и песчаная креветка (*Crangon dalli*). В этой группировке обитает много червей (*Travisia*, *Glycera*, *Goniada*, *Nephtys*, *Onuphis iridescens* и др.), мелких моллюсков (*Axinopsis*, *Macoma*, *Siliqua*, *Solen*, *Polynices* и др.), ракообразных (*Synidothea*, *Tecticeps*, *Pontogeneia*, *Nototropis*, *Pinnixa*, креветки, раки-отшельники), мелких морских звезд (*Asterias amurensis* juv.), змеехвосток (*Amphiodia rossica*) и других кормовых животных.

Характерна для прибрежных песков (глубина 0—25 м). В марте—апреле в пределах этой группировки появляется много камчатского краба, а в апреле—июне здесь наблюдаются плотные скопления камбал. В летне-осенний период здесь можно встретить лисичку Гильберта, паллазину бородатую, агониды хоботного, гипсагона рогатого, сахалинскую лисичку — *Brachyopsis segaliensis* (Tilesius) и оцеллу.

Менее посещаемы донные группировки 4, 14, 17 и 12.

Группировка (4) — морской лилии, змеехвостки и горгононефала. Показатели: морская лилия (*Heliometra glacialis maxima*), змеехвостка Сарса (*Ophiura sarsi*) и горгоноцефал (*Gorgonocephalus caryi*); у восточного берега и в проливе Лаперуза также змеехвостка коротколучевая (*Stegophiura brachyactis*). Кормовая ценность ниже, чем предыдущих группировок, хотя здесь порядочно червей (*Onuphis conchylega*, *Pectinaria moorei*, *Terebellides strömi*, *Sternaspis*, *Maldanidae*), моллюсков (*Acila*, *Nucula*, *Yoldiella*, *Leda pernula*, *Pandora glacialis*, *Astarte banksi*, *Solariella*, *Bela*, *Cylichna*, *Dentalium* и др.), змеехвосток (*Ophiura quadrispina*, *Ophiopenia vicina*), коротколучевых звезд (*Ctenodiscus crispatus*), кумовых раков (*Diastylis bidentata*, *Brachydiastylis hexoceros*), креветок, бокоплавов и др. Характерна для сильно заиленных песков и илов на глубинах 60—200 м. Образует кормовые поля для некоторых илов на глубинах 60—200 м. Образует кормовые поля для некоторых более холодноводных камбал; встречается треска, камчатский краб. Эта группировка посещается японской лисичкой, лисичкой-драконом, подотекой Томпсона и щитоносом Бартона.

В группировке (14) бокаловидных губок, крупных брюхоногих и змеехвосток показатели — губки геодии (*Geodia mülleri*), брюхоногие моллюски (*Argobuccinum oregonensis*) и змеехвостка

(*Amphiodia rossica*). Кормовая ценность высокая: масса червей (*Sigalion*, *Lumbriconereis latreilli japonica*, *Nephtys caeca*, *Sternaspis scutata*, *Asychis gotoi*, *Drilonereis filum* и др.), мелких моллюсков (*Yoldia johanni*, *Nucula*, *Axinopsis*, *Cardita*, *Crenella*, *Turbonilla* и др.), креветок, крабов, раков-отшельников, змеехвосток (*Amphiodia rossica*, *Ophiura sarsi vadicola*, *Amphioplus macraspis*) и др.

Характерна для песчаных грунтов Южно-Курильского пролива с глубинами 40—75 м. Здесь кормовые поля камбал, а также колючего, камчатского и волосатого краба; много терпугов, колючей акулы, скатов, встречается палтус и небольшие скопления морской кубышки. В этих местах можно встретить паллазину бородастую, лисичку Гильберта, лисичку-дракона и подотека Томпсона.

Группировка (17) бокаловидных губок, кораллов и аномий; показатели — крупные губки (*Semisuberites*), роговые кораллы (горгонарии), гидрокораллы (*Allopora* и *Errinopora*), одиночные кораллы (*Caryophyllina clavus*) и двустворчатый прикрепленный моллюск аномия (*Anomia macrochisma*). Много червей (*Serpulidae*, *Sabellidae*, *Polynoinae*, *Travisia*, *Cirratulus*, *Nereis*, *Sigalion* и др.), морских тараканов (*Synidotea*, *Arcturus*, *Tecticeps*), бокоплавов (*Erichthonius*, *Anonyx*), раков-отшельников, креветок (*Pandalus borealis eous*, *Sclerocrangon*), моллюсков (*Admete*, *Margarites*, *Polynices*, *Nucula*, *Lyonsia*, *Astarte*, *Pecten erythromatus*), змеехвосток (*Ophiopholis aculeata*, *Ophiacantha bidentata*), морских звезд (*Henricia*, *Pteraster*, *Evasterias*), гидроидов, мшанок, брахиопод и актиний.

Характерна для каменисто-скалистых грунтов у о. Итуруп на глубинах 30—160 м. Летом здесь были отмечены промысловые скопления колючего, камчатского и волосатого краба; встречаются палтус, треска, минтай, палтусовидная камбала. В феврале—марте образуются нерестовые скопления трески. Здесь встречен четырехрогий гипсагон — *Hypsagonus quadricornis* Cuvier, подотек Томпсона, щитонос Бартона и японская лисичка.

Группировка (12) красных губок, кораллов и аномий; показатели — красные губки (*Suberites domuncula*), в которых поселяются раки-отшельники, розовый гидрокоралл (*Allopora boreopacifica*) и двустворчатый моллюск аномия (*Anomia macrochisma*). Кормовая ценность средняя: фауна червей и мелких моллюсков очень разнообразна, но с малой численностью каждого вида. Много крупных, большей частью тепловодных морских звезд (*Distalasterias nipon*, *Aphelasterias japonica*, *Lethasterias*, *Evasterias*), плоских морских ежей (*Echinarachnius parma*), змеехвосток (*Ophiopholis aculeata*, *Amphiodia craterodmeta*, *Ophiura masulata*, *Amphioplus*), много крабов (*Oregonia*, *Pinnoxodes*), креветок, мягкохвостых раков (*Hapalogaster*, *Dermaturus*, *Sculptolithodes*), моллюсков (*Macrocallista shishimana*, *Musculus*, *Cardium californiense*, *Crenella*, *Arca*, *Nucula*, *Solariella*, *Trichotropis* и др.), мшанок, гидроидов и губок. Распространена в Южно-Курильском проливе на песках, на глубине 20—30 м, местами 80 м. Здесь много молодых колючих крабов, встречаются банки гигантских мидий (*Mytilus grayanus*), гребешок Свифта (*Pecten swifti*), японский гребешок (*Pecten jessoensis*) и скопление морской кубышки. Здесь встречены паллазина бородастая, агонимал хоботной, сахалинская лисичка и оцелла.

Тремя и двумя видами лисичек посещаемы 13, 7 и 19 донные группировки.

В группировке (13) морских звезд, красных губок и раков-отшельников были обнаружены японская лисичка, подотек Томпсона и лисичка Гильберта. Показатели — пятилучевая амурская звезда (*Asterias amurensis*) и красные губки с живущими в них раками-отшельниками (*Suberites domuncula* + *Pagurus pectinatus*). Кормовая ценность очень велика: здесь изобилуют черви (*Glycera*, *Travisia*, *Goniada*, *Magelona*, *Onuphis iridescens*), тепловодные (*Sigalion mathildae*, *Lumbriconereis latreilli japonica*), моллюски (*Cardita*, *Macra*, *Cardium californiense*, *Solen krusensternii*, *Soletellina olivacea*, *Macoma calcarea*, тепловодные *Turbo sangarensis*, *Tellina lutea venulosa* и др.), крабики (*Pinnixa*, *Oregonia gracilis*, *Doclea bidentata*), креветки, различные виды раков-отшельников, бокоплав; очень характерно обилие тепловодных морских звезд (*Patiria pectinifera*, *Distalasterias nipon*, *D. elegans*, *Lysastrosoma anthosticta*), масса амурских пятилучевых звезд (*Asterias amurensis*), змеехвосток (*Amphiodia rossica*, *A. periercta*).

Характерна для песчаных грунтов на глубинах 30—40 м. в Южно-Курильском проливе. Здесь кормовые поля камбал, зимой промысловые скопления колючего и волосатого краба, весной — камчатского краба, летом много колючей акулы, крупные промысловые скопления морской кубышки и японского морского гребешка (*Cucumaria japonica* и *Pecten jessoensis*).

Группировка (7) горгоноцефала, крупных брюхоногих и краба-стригуна. Здесь встречены японская лисичка и щитонос Бартона. Показатели этой группировки — горгоноцефал (*Gorgonocephalus caryi*), крупные брюхоногие моллюски букциниды (*Buccinum bayani*, *Argobuccinum oregonensis*, *Neptunea lirata*, *N. eulimata*) и краб-стригун (*Chionoecetes opilio*), по преимуществу его мелкие особи, иногда образующие большие скопления. Кормовая ценность очень высокая (биомассы до 1 кг на 1 м²); масса червей (*Maldanidae*, *Polynoinae*, *Terebellidae*, *Sternaspis*), мелкие моллюски (*Leda*, *Nucula*, *Macoma calcarea*, *Solariella*, *Margarites*, *Trichotropis*), мелкие голотурии (*Chiridota pellucida*, *Myriotrochus*), звездчатые черви (*Phascolosoma hudsonianum*), креветки, масса мелких крабов-пауков.

Характерна для сильно заиленных песков и илов на глубинах 50—120 м только у восточных берегов Сахалина, в заливе Анива и проливе Лаперуза. Весной здесь скопления камчатского краба. Летом имеется много волосатых крабов промыслового размера, из рыб встречаются треска и минтай.

В группировке (19) красных кораллов, колючей змеехвостки и аномии оказались щитонос Бартона и подотек Томпсона. Показатели — гидрокораллы (*Allopora* и *Errinopora*), змеехвостка (*Ophiopholis aculeata*) и моллюск аномия (*Anomia macrochisma*). Характерна для Южных Курильских островов на скалисто-гравийных грунтах, на глубине 100—250 м. Летом в этих местах встречается треска.

По одному виду лисичек было встречено в донных группировках 8, 9, 11, 18, 20.

Группировка (8) леды и иольдии; показатели — двустворчатые моллюски: леда обыкновенная (*Leda pernula*) и иольдия северная (*Yoldia hyperborea*). Кормовая ценность высокая (биомасса до 1.5 кг на 1 м²), но почти не используется рыбами; здесь много червей (*Maldanidae*, *Sternaspis*, *Lumbriconereis*, *Nephtys*, *Arcteoidea*), звездчатых червей (*Phascolosoma margaritaceum*, *Ph. pavlenkoi*), мелких двустворчатых моллюсков (*Leda*, *Yoldia*, *Lyocima fluctuosa*, *Cardium ciliatum*, *Macoma calcarea*, *Yoldiella*, *Nucula* и др.), кумовых раков (*Gaussicuma*, *Eudorellopsis*), бокоплавов (*Pontoporeia femorata*, *Anonyx*), креветок; из иглокожих — морские звезды (*Asterias amurensis*, разные виды *Leptasterias*, *Crossaster diamesus*), горгоноцефал (*Gorgonocephalus caryi*), змеехвостки (*Amphiodia craterodmeta*, *Ophiura sarsi* и *Ophiopenia vicina*).

Характерна для илистых грунтов в заливах Анива, Терпения и Мордвинова на глубинах 50—90 м. В местах этой группировки летом обнаружены молодь камчатского краба, много волосатых крабов, встречается треска, минтай, палтусовидная камбала. Здесь была встречена из лисичек только паллазина бородастая.

Группировка (9) чистая леда; показатель — двустворчатый моллюск леда обыкновенная (*Leda pernula*), образующий огромные скопления на жидких илах в заливах Анива и Терпения на глубинах 60—85 м. Биомасса высокая (до 2 кг на 1 м²). Моллюск леда здесь почти в чистом

виде (отсюда и название группировки); других видов очень мало и встречаются они единично — это звездчатые черви (*Bonellia misakiensis*), прозрачные голотурии (*Chiridota pellucida*) из моллюсков макама (*Macoma calcarea*), несколько видов червей, змеехвосток. Здесь была добыта лисичка Гильберта.

В группировке (11) морской травы (*Zostera marina*) была найдена сахалинская лисичка; показатели — заросли морской травы (*Zostera marina*). У западного берега Сахалина широко развита на глубинах 0,5—2 м на песчаном, слабо заиленном грунте; особенно много в районе м. Слепиковского, в южной части Южно-Курильского пролива, в проливах между островами Малой Курильской гряды, у о. Кунашир и о. Шикотан. Здесь в этих водорослях держится промысловый чилим (*Pandalus latirostris*).

Там, где находилась группировка (18) красных морских тараканов и морских звезд, был обнаружен подотек Томпсона. Показатели: красные морские тараканы (*Synidothea sculpta*), и пятилучевая звезда (*Lethasterias fisheri*). Много червей (*Travisia*, *Maldanidae*, *Phyllodocidae*, *Polynoinae*), морских тараканов (*Synidothea*, *Arcturus*, *Tecticeps renoculus*), бокоплавов (*Stegocephalus inflatus*, *Anonyx nugax*, *Erichthonius tolli*, *Lembos arcticus*), креветок (*Paracrangon echinata*, *Pandalus borealis eous*, *Spirontocaris*), прозрачных морских гребешков (*Propeamusium alaskensis*), крупных брюхоногих, морских звезд (*Lethasterias*, *Distolasterias*, *Pseudarchaster parelii*, *Ctenodiscus crispatus*), змеехвосток (*Ophiopholis aculeata*, *Ophiura sarsi*, *O. quadrispina*).

Характерна для песчаных грунтов у о. Итуруп на глубинах 120—300 м. Летом много колючего, камчатского, синего и волосатого краба; встречается палтус, треска, минтай.

В группировке (20) прозрачного гребешка, трубчатых червей и кораллов из лисичек был только щитонос Бартона. Показатели — прозрачный морской гребешок (*Propeamusium alaskensis*), морские черви в трубках (*Onuphis conchylega*) и роговые кораллы-горгонарии. Характерна для илистых грунтов с выходами скал на глубине 200—400 м у Южных Курильских островов.

Не посещаемыми агонными оказались 5 донных группировок — 5, 10, 15, 16 и 21.

Группировка (5) морской лилии, змеехвостки, прозрачных голотурий, где показателями являются морская лилия (*Heliogeton glacialis maxima*), змеехвостка Сарса (*Ophiura sarsi*) и прозрачные голотурии, такие как хиридота (*Chiridota pellucida*) и синаллакты (*Synallactes nozawai*). Кормовая ценность низкая. Характерна для жидких илов на материковой отмели. В районе этой группировки встречается треска и минтай.

Группировка (10) глубоководного сердцевидного ежа и ктенодиска; показатели — сердцевидный морской еж (*Brisaster latifrons*) и коротколучевая морская звезда ктенодиск (*Ctenodiscus crispatus*); расположена за пределами материковой отмели, на ее свале и на глубинах свыше 300—500 м у восточных берегов Сахалина и Южных Курильских островов на глубинных илах; группировка (15) мелких губок, гидроидов, мшанок и бокоплавов; показатели — разнообразные губки, гидроиды, мшанки и бокоплавов. Кормовая ценность небольшая. Характерна для гравийно-скальных грунтов на глубинах 100—200 м только для пролива Екатерины. Зимой здесь промысловые скопления колючего краба; группировка (16) мелких ракообразных и песчаных асцидий: показатели — кумовые раки (*Diastylis bidentata*), бокоплавов (*Haustoriidae*) и песчаная асцидия (*Pelonaia corrugata*), много червей, разнообразных кумовых раков, бокоплавов, морских тараканов, креветок и моллюсков (*Spisula*, *Crenella decussata*, *Solariella*). Характерна для прибрежных песков о. Итуруп; группировка (21) глубоководной лилии и ктенодиска, показате-

тели — мелкие морские лилии (*Thaumathometra tenuis*) и коротколучевая звезда (*Ctenodiscus crispatus*). Эта группировка есть у западных берегов Сахалина на глубине более 500—600 м.

По предпочтительности донных группировок 6 видов морских лисичек могут быть охарактеризованы высокой степенью эврибионтности. К ним относятся подотек Томпсона, встреченный в 8 группировках, японская лисичка и щитонос Бартона (обнаруженные каждый в 7 группировках), лисичка Гильберта и паллазина бородастая (присутствующие каждый в 5 группировках) и лисичка-дракон, найденная в 4 группировках. Относительная стенобионтность выражена тонкорылой лисичкой, агонмалом хоботным, гипсагоном рогатым, сахалинской лисичкой и оцеллой, каждый из них встречен только в 3 группировках. Агонмал Джордана — в двух, а тилезина горбатая, лептагон и четырехрогий гипсагон найдены каждый только в одной донной группировке.

Если сопоставить частоту встречаемости семейств, родов и видов беспозвоночных, населяющих донные группировки с предпочтительностью их определенным видом агонных рыб, то обнаруживается, что беспозвоночные, населяющие предпочитаемый комплекс, не встречаются в других комплексах или, если встречаются, то единично. Исходя из этого, можно предположить ожидаемый спектр питания для видов морских лисичек, различающихся по степени эврибионтности. Подотек Томпсона, японская лисичка и щитонос Бартона встречены вместе в 2, 3, 4 и 17 группировках, поэтому наиболее вероятны для них в качестве объектов питания из кольчатых червей виды сем. *Maldanidae*, *Serpulidae*, *Sabellidae*, *Phyllodocidae* и родов *Travisia*, *Glycera*, *Sigalion*, *Magelona*, *Ampharete*, *Pectinaria*, *Scalibregma*, *Sternaspis* и *Onuphis*; из моллюсков виды родов *Macoma*, *Polynices*, *Yoldia*, *Nucula*, *Serripes*, *Yoldiella*, *Crenella*, *Acila*, *Pondora*, *Astarte*, *Cardita*, *Turbonilia*, *Buccinum*, *Anomia*, *Solen*, *Admete*, *Axinopsis*, *Tellina*, *Leda*, *Solariella* и мелкие экземпляры *Cardium*; из членистоногих — креветки, бокоплавов, кумовые раки-отшельники и морские тараканы. Представителей этих членистоногих названные 3 вида морских лисичек находят во всех посещаемых ими донных комплексах, где они обычно представлены большой численностью каждого вида. Кроме того, в 2, 3, 4 и 17 донных группировках имеется 21 вид иглокожих, молодые формы которых могут быть также использованы как кормовые объекты.

Сходный состав пищи можно ожидать у лисички-дракона, так как она встречена в 2, 3 и 4 донных группировках. Паллазина бородастая и лисичка Гильберта встречены еще и в группировке моллюсков, червей и ракообразных (1), отличающейся хорошей кормовой ценностью, поэтому ассортимент кормовых беспозвоночных для них расширен за счет червей — *Scoloplos*, *Goniada*, *Nephtys* и *Onuphis*, за счет моллюска теллинии розовой, образующего здесь массовое скопление, за счет молодежи *Crangon*, *Synidothea*, *Tecticeps*, *Pontogeneia*, *Nototropis* и крабика *Pinnexa*, плюс к этому множество кормовых беспозвоночных, обитающих в 8 и 9 донных группировках. Тонкорылая лисичка, агонмал хоботной, гипсагон рогатый, сахалинская лисичка, оцелла и агонмал Джордана в основном довольствуются ассортиментом беспозвоночных 1, 2, 6 и 12 донных группировок, в которых фауна кормовых беспозвоночных многочисленна и разнообразна.

Пищевые возможности тилезины горбатой ограничены составом беспозвоночных третьей донной группировки. Из кольчатых червей здесь имеются виды сем. *Maldanidae* и родов *Sternaspis*, *Onuphis*, *Chone*; моллюски представлены в этой группировке 10 родами (*Admete*, *Axinopsis*, *Macoma*, *Polynices*, *Yoldia*, *Serripes*, *Yoldiella*, *Verticordia*, *Crenella* и *Acila*); из членистоногих здесь имеются креветки, бокоплавов, кумовые; иглокожие представлены 6 родами.

Лептагоны встречены только в группировке гидроидов, губок, мшанок и аномии (6). Эта группировка характеризуется низкой кормовой ценностью и абиотическими условиями, не свойственными для обитания мор-

ских лисичек. Но все же здесь имеются из кольчатых червей представители семейства *Serpulidae* и родов *Glycera*, *Polynoinae*, *Stylarioides* и *Sabella-ria*; из моллюсков 8 родов (*Astarte*, *Musculus*, *Arvella*, *Saxicava*, *Lepeta*, *Scala*, *Trichotropis* и массовый род *Anomia*); членистоногие представлены 14 родами и видами сем. *Stenothoidae*; иглокожие не обильны, всего 5 родов. Четырехрогий гипсагон, обитая в донной группировке бокаловидных губок, кораллов, аномий (17), обеспечен множеством кольчатых червей, моллюском аномия, морскими тараканами, бокоплавами и креветками.

Большая часть донных группировок (50%), посещаемых лисичками, характеризуется высокой кормовой ценностью за счет числа видов и многочисленности каждого вида червей, моллюсков, ракообразных и молодых особей иглокожих. Из 2200 видов беспозвоночных, учтенных во всех донных группировках, примерно лишь десятая их часть является кормовыми объектами.

Помимо приуроченности к определенным донным группировкам и составу пищевых беспозвоночных, рассмотренные виды морских лисичек отличаются и некоторыми другими особенностями биологии.

Подотек Томпсона не образует скоплений, обычно встречается единично, но иногда за час траления вылавливается до 30 экз. В местах добычи этих рыб придонная температура всегда положительная, в пределах от 1.8° до 12.9°С. Высокая температура (12.9°С) наблюдалась на малых глубинах (до 12 м), где держалась молодь этого вида длиной до 34 мм. Если не учитывать глубину, которой придерживаются молодые экземпляры, то подотек Томпсона был добыт с глубины от 57 до 206 м, чаще всего с песчаного грунта или на границе с илисто-песчаным, и очень редко на скалисто-гравийном грунте. В местах добычи соленость воды наблюдалась в пределах от 32.82‰ до 34.18‰. Достаточно ясно выраженная эврибионтность этого вида не позволяет установить приуроченность к какой-либо из 8 предпочитаемых им донных группировок.

Вскрытие в полевых условиях 10 желудков этих рыб обнаружило различные виды амфипод.

Японская лисичка встречалась единично, иногда за час траления удавалось добыть не более 10 экз. В местах лова на глубине 37—206 м придонная температура наблюдалась от -1.5°С до 3.0°С (молодые экземпляры были пойманы при температуре воды +14.7°С с глубины 21 м). Грунты — главным образом песчаные или илисто-песчаные, очень редко каменисто-скальные; соленость 32.45—33.68‰. Этот вид отличается так же, как и предыдущий, высокой эврибионтностью, но следует заметить, что у западного берега Южного Сахалина наиболее предпочтительными оказались 3 и 4 донные группировки, в заливе Анива и у восточного берега Южного Сахалина 7 группировка и в меньшей степени 2, а у о. Итуруп посещаемыми этим видом оказались группировки 13 и 17.

Щитонос Бартона за час траления попадает не более 10—13 экз. Взрослые особи ловились в районах с относительно низкой придонной температурой от -1.5°С до +5.9°С, с глубины 24—400 м. Молодь придерживалась небольших глубин с температурой воды +8.3, +9.4°С. Грунты в местах добычи в основном песчаные, реже песчаные с галькой и камнями. Соленость не превышала 32—35‰. Несмотря на то, что этот вид отличается, как и два предыдущих, эврибионтностью, он не встречен в группировках моллюсков, червей и ракообразных (1), а также красных губок, кораллов и аномий (12) и мелких ракообразных и песчаных асцидий. Это связано, по-видимому, с высокими положительными температурами в местах, где эти группировки встречаются. У 11 экз. щитоноса были вскрыты желудки, в пищевом комке которых оказались различные виды *Amphipoda* и рачок *Caprella*.

Лисичка Гильберта образует большие скопления, позволяющие за час траления добыть до 1000 и более экз. с глубины от 10 до 200 м, при придонной температуре в местах траления от -1.5°С до +14.3°С и с различных грунтов (песок, песок с камнями, заиленный песок). Встречен

в 5 донных группировках (1, 2, 9, 13 и 14). В 20 вскрытых желудках оказались виды *Amphipoda*, *Decapoda*, *Mysidacea*, *Cumacea*, *Caprellidae* и мелкие моллюски.

Паллазина бородачатая — прибрежная морская рыба, которая встречалась единично, на небольших глубинах от уреза воды до 70 м, обычно при положительных температурах (до +16.2°С), реже при отрицательных, до -1.4°С, на смешанных грунтах (песчаных, песчаных с примесью крупных фракций, илисто-песчаных), часто попадала в зарослях морской травы. Хорошо переносит значительное опреснение воды, часто встречалась в солоноватых озерах, лиманах рек и лагунах; в море придерживается воды соленостью 30.75—34.0‰. Будучи эврибионтным видом известна в 6 донных группировках.

Лисичка-дракон — наиболее крупный представитель морских лисичек, образующий небольшие скопления в несколько десятков экземпляров. Встречался всегда при положительных температурах (от +2 до +13.5°С) на глубине от 20 до 170 м на песчаных или илисто-песчаных грунтах при солености 33.57—34.20‰. Четко проявлена приуроченность к 4 донным группировкам (2, 3, 4 и 14).

Тонкорылая лисичка встречалась редко и обычно единично. Иногда за час траления попадало до 5—6 экз. В местах лова придонная температура была от -0.3°С до 10.9°С, глубина от 30 м до 200 м и соленость от 32.68‰ до 34.22‰. Заметно предпочтение песчаным и илисто-песчаным грунтам. Встречена только в 3 донных группировках (2, 3 и 6). В пищевом комке 10 экз. тонкорылой лисички были обнаружены различные виды *Amphipoda* и рачка *Caprella*.

Агономал хоботной — встречался также очень редко и единично, поэтому данные об условиях его обитания ограничены как в литературе, так и у нас. В районе поймок этого вида температура придонной воды была всегда положительной от +4.1°С до 14.2°С, глубины небольшие, от 30 до 50 м, грунты песчаные с гравием, камнем или ракушкой (на заиленных грунтах не обнаружен). У западного берега Южного Сахалина и в зал. Терпения в местах добычи этого вида соленость была 33.03—33.95‰. По-видимому, этот вид может переносить и значительное опреснение, так как описан по экземпляру из лимана у г. Николаевска-на-Амуре. Приуроченность к донным группировкам выражена четко. Встречен в 3 донных группировках (1, 6 и 12). Преградой к расселению этого вида можно считать отрицательную температуру и заиленность грунта.

Гипсагон рогатый встречается единично, не образует скоплений, придерживается воды с положительной температурой (от +0.1° до +8.7°С), небольших глубин (от 36 до 105 м), смешанных грунтов (песчаный, галечный, ракушник, на границе с илисто-песчаным грунтом; а у восточного берега Южного Сахалина — на илистом песке с гравием). Соленость в местах поймки этого подвида была 30.75—34.07‰. Приуроченность к донным группировкам выражена достаточно отчетливо. Обнаружен среди 3 донных группировок (1, 2 и 6).

Сахалинская лисичка не образует скоплений, встречалась на мелководье, от уреза воды до 15—20 м, всегда при положительных температурах, но не выше 10°С. Придерживается песчаных или песчаных с небольшой примесью гальки и гравия грунтов. По-видимому, хорошо переносит низкую соленость (до 29.45‰) и даже пресную воду устьев рек. Посещает только 3 донные группировки (1, 11 и 12).

Агономал Джордана также встречался единично, на глубине от 20 до 90 м, при температуре придонной воды от -0.6°С до +12.7°С, в основном на песчаных грунтах, никогда не был встречен на чистом иле. Соленость в местах обитания этого вида наблюдалась от 31.71‰ до 34.09‰. Посещает только 2 донные группировки (2 и 6). Преградой при распределении этого вида, по-видимому, служат заиленные грунты и отрицательные температуры воды.

Оцелла скоплений не образует, обычно встречается единично, редко в орудие лова попадает до 10 экз. Эта прибрежная рыба обитает при положительных температурах от 0.6 до 17.3 °С, на глубине от 2 м до 50 м, на песчаном или песчаном с гравием и галькой грунте, иногда илисто-песчаном с гравием. Соленость в этих местах 31.09—33.91 ‰, иногда встречается в сильно опресненной воде устьев рек и лиманов. Этот вид связан с 1, 2 и 12 донными группировками.

Тилезина горбатая скоплений не образует. Добывалась с глубины от 15 до 104 м, в местах лова были смешанные грунты (песок, песчаный ил, илистый песок, иногда с гравием), придонная температура от 3.7° до 17.3 °С, соленость 33.60—34.16 ‰. По составу прилова в орудиях лова можно полагать, что тилезина горбатая обитает только среди донной группировки моллюсков, морских козочек и змеехвосток (3).

Лептагон. В районе работ КСЭ встретилось лишь несколько экземпляров этого вида среди донной группировки (6) гидроидов, губок, мшанок и аномии, отличающейся низкой кормовой ценностью, каменистыми грунтами на глубине от 0 до 200 м, при температуре воды от + 4 до - 2 °С и солености до 35.70 ‰.

Дерюгин (1928), изучая условия обитания этого вида в Белом море, относит его к биоценозу губок, гидроидов и мшанок нижнего отдела сублиторали.

Гипсагон четырехрогий был обнаружен экспедицией только у тихоокеанского берега о. Итуруп в сентябре при температуре воды удна + 8.8 °С, на глубине от 39 до 135 м и взят с песчаного грунта. Скопления не образует и приурочен к донной группировке бокаловидных губок, кораллов и аномии (17).

Представленная таблицей приуроченность некоторых видов лисичек к донным группировкам Южно-Сахалинского и Южно-Курильского районов показывает, что высокая эврибионтность подотека Томпсона, японской лисички, щитоноса Бартона, лисички Гильберта, паллязины бородастой и лисички-дракона позволяет им широко распространяться в обоих районах, тогда как тонкорылая лисичка, рогатый гипсагон, агонимал Джордана, тилезина горбатая и лептагон могут посещать донные группировки только Южно-Сахалинского района, не выходя за его пределы, предпочитая при этом ограниченное число группировок, среди которых доминирующую роль играет вторая и шестая. Последняя из них по числу видов лисичек, встречающихся в ней, равноценна донной группировке 1, хотя резко отличается от нее по кормовой ценности, которая считается низкой. Это указывает на четко проявляющуюся пищевую избирательность различных видов лисичек и на то, что степень кормовой ценности донной группировки, выражаемой биомассой в кг на 1 м², не всегда соответствует пищевым требованиям того или иного вида агонимов рыб. Примером такого несоответствия может служить не только шестая группировка, которая имея низкую кормовую ценность посещается 40 % лисичек, но и группировки с очень высокой кормовой ценностью, такие как 7, 8, 9 и 13, имеющие биомассу от 1 до 1.5 кг на м², а посещаемые лишь 1—3 видами этих рыб.

В последние два десятилетия в Охотском море (в том числе и в районах, обследуемых ранее Курило-Сахалинской экспедицией) проводятся работы по изучению количественного распределения планктона и бентоса. Сравнительная осредненную схему распределения биомассы зообентоса (Маркина и Чернявский, 1984, рис. 5, с. 115) обнаруживается сходство оценок кормовой ценности заливов Анива и Терпения, а также Южно-Курильского района, приводимых авторами цитированной статьи и сделанных в свое время в результате работ КСЭ (1955), с той лишь разницей, что показатели КСЭ немного превышают показатели, приведенные в статье Маркиной и Чернявского. Эти авторы обращают внимание на то, что в результате работ ТИНРО по изучению планктона и бентоса Охотского моря выявлены условия формирования продуктивных зон в связи с новыми

Посещаемость лисичками донных группировок

Районы обследования	Южно-Сахалинский										Южно-Курильский									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Кормовая ценность донных группировок	хорошая	очень высокая	очень высокая	хорошая	низкая	низкая	очень высокая	очень высокая	очень высокая											
Номера донных группировок по Кобяковой	1	2	3	4	5	6	7	8	9											
Подотек Томпсона — <i>Podothecus thompsoni</i>		+	+	+																
Японская лисичка — <i>Percis japonicus</i>		+	+	+		+	+													+
Щитонос Бартона — <i>Aspidophoroides bartoni</i>		+	+	+																+
Лисичка Гильберта — <i>Podothecus gilberti</i>	+	+							+											
Паллязина бородастая — <i>Pallasina barbata</i>	+	+	+				+													
Лисичка-дракон — <i>Podothecus sachi</i>		+	+	+																
Тонкорылая лисичка — <i>Sarritor l. knipowitschi</i>		+	+																	
Хоботный агонимал — <i>Agonomalus proboscidalis</i>	+					+	+	+												
Рогатый гипсагон — <i>Hypsagonus q. corniger</i>	+	+																		
Сахалинская лисичка — <i>Brachyopsis segaliensis</i>	+																			
Агонимал Джордана — <i>Agonomalus jordani</i>		+																		
Оцелла — <i>Ocella dodecaedron</i>		+																		
Тилезина горбатая — <i>Tilesina gibbosa</i>																				
Лептагон — <i>Leptagonus decagonus</i>																				
Четырехрогий гипсагон — <i>Hypsagonus q. quadricornis</i>																				
Число видов, посещающих донную группировку	6	9	7	4	—	6	2	1	1	—	1	4	3	4	—	4	1	2	1	1

данными о циркуляции вод этого моря. В свете этих данных приобретает новое научное и практическое значение дальнейшее изучение изменений в составе и распределении донных группировок животных и растений как мест, где сосредоточивается множество промысловых и не промысловых рыб, о условиях обитания которых в настоящее время нет полного представления и понимания закономерностей формирования донных комплексов.

Приведенная в настоящей статье характеристика условий обитания 15 видов морских лисичек — лишь небольшая часть информации, имеющейся в материалах Курило-Сахалинской экспедиции, полученных в результате обследования акватории в 200 000 км². Она содержит данные о 370 семействах беспозвоночных животных и 50 семействах рыб. Анализ особенностей встречаемости в районе обследования массовых форм бентоса позволил представить характер распределения и состав основных фаунистических донных группировок или комплексов и выявить приуроченность к ним тех или иных видов рыб, а также важнейших кормовых беспозвоночных — объектов питания рыб. Установлена стабильность донных комплексов как по составу животных и растений, так и по абиотическим условиям, характеризующих каждый комплекс. На примере морских лисичек показана избирательность рыб к этим группировкам, определяемая, в первую очередь, видовым составом кормовых беспозвоночных, а также глубиной положения группировки, характером грунта, температурным режимом и соленостью. Недостаточно четко установлена степень использования рыбами кормовых беспозвоночных, свойственных группировке. Это требует специального более точного и полного анализа содержимого желудков рыб на местах их добычи. Эври- и стенобионтность рассмотренных нами морских лисичек определила их различную возможность посещения донных группировок в Южно-Сахалинском и Южно-Курильском районах.

ЛИТЕРАТУРА

- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. — Исслед. морей СССР, 1928, № 7—8, с. 1—8 + 1—511.
- Кобякова З. И. Схема распределения донных группировок животных и растений Курило-Сахалинского района. — В кн.: Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты, 1955, том 1, с. 73—76.
- Легеза М. И. Экология и распределение бычковых рыб в водах Южного Сахалина и Южных Курильских островов. — Тр. проблемных и тематических совещаний, изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1956, вып. 6, с. 122.
- Линдберг Г. У. Обзор работ Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции Зоологического института АН СССР и Тихоокеанского н.-и. института рыбного хозяйства и океанографии МРП СССР 1947—1949 гг. — Тр. Курило-Сахалинской экспедиции ЗИН—ТИНРО 1947—1949 гг, 1954, том 1, с. 7—100.
- Линдберг Г. У. Список фауны морских рыб вод Южного Сахалина и Южных Курильских островов. — Тр. Курило-Сахалинской экспедиции ЗИН—ТИНРО 1947—1949, 1959, том 2, с. 173—256.
- Линдберг Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л., Наука, 1971, с. 1—470.
- Маркина Н. П., Чернявский В. И. Количественное распределение планктона и бентоса в Охотском море. — Изв. ТИНРО, 1984, том 109, с. 109—119.

Z. V. Krasnyukova, Z. I. Kobyakova

HABITATS OF SCORPAENIFORMES (AGONIDAE) FROM THE MATERIALS OF THE KURILO-SAKHALIN MARINE COMPLEX EXPEDITION ZIN—TINRO 1947—1949

The paper contains detailed data about habitats of 15 species of Scorpaeniformes fam. Agonidae and their relation to bottom groups of plants and animals. 21 bottom groups, revealed by the Kurilo-Sakhalin expedition during the summer-autumn seasons of 1947—1949 are characterized.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ SEBASTES VEXILLARIS И S. CAURINUS (SCORPAENIDAE)

В. В. Барсуков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В подсемействе морских окуней (Sebastinae) нередко встречаются виды, очень слабо отличающиеся друг от друга морфологически. К таким видам относятся, в частности, *S. caurinus* Richardson, 1845 и *S. vexillaris* (Jordan et Gilbert, 1880). Определение этих видов ныне основывается на различиях, приведенных Филлипсом (Phillips, 1957). Филлипс исследовал пластические признаки у 14 экз. *S. vexillaris* стандартной длиной 17—40 см и у 14 экз. *S. caurinus* длиной 18—32 см; счетные признаки — у 36 и 20 экз. соответственно. Он привел для каждого из видов лишь пределы колебаний признаков и совсем не касался размерно-возрастной изменчивости пластических признаков.

Для уточнения различий между *S. vexillaris* и *S. caurinus*, и, прежде всего, между молодыми особями этих видов, мною были подробно исследованы 19 экз. *S. vexillaris* длиной 3—33 см (здесь и всюду ниже указывается стандартная длина) и 26 экз. *S. caurinus* длиной 5—30 см, большей частью из коллекций Калифорнийской Академии наук. * Места сбора и хранения этих экземпляров ** приведены ниже, со следующими сокращениями: CAS — Калифорнийская Академия наук, CAS SU — переданные туда коллекции Станфордского университета, ZIN — Зоологический институт АН СССР.

S. vexillaris: Ла-Холья (1 экз., ♀, SL 208 мм, CAS 11 536; 1 ♀, 231, CAS 18451; 1 ♀, 220, CAS 18 461; 1 ♀, 190, CAS H-46 — 10; 1 ♀, 272, CAS H-47 — 129); зал. Моро (2, 59—60, CAS 48 887); мористее м. Сан-Луис (1, 32, CAS 26 511); зал. Монтерей и по соседству (1, 49, CAS 25 494; 1, 55, CAS 27 355; 1, 47, CAS 46 454; 1 ♂, 158, и 1, 152, CAS 1963-III:14); Сан-Франциско (1 ♂, 290, ZIN 6 352); о. Сан-Хуан, штат Вашингтон (1 ♂, 176, CAS 21 340); побережье южной части Британской Колумбии (2 ♀♀, 113—167, CAS 48 433); русская Америка (2 ♂♂, 290—330, ZIN 371, 373).***

S. caurinus: каньон Скрипса близ Сан-Диего (1 ♀, 240, ZIN 37 150); Большая лагуна (1 ♀, 259, CAS 26 336); зал. Моро (2, 59 и 61, CAS 25 494; 1, 73, CAS 48 887); зал. Монтерей и по соседству (1 ♂, 188, CAS 14 805; 3, 62—67, CAS 40 641; 2 ♀♀, 173 и 209, CAS 1963—III:14); район Сан-Матео, зал. Хаф Мун (1, 51, CAS 40 638); зал. Сан-Франциско (1 ♀, 170, CAS 25 966); район Сан-Франциско, мористее Форт Пойнт (1 ♀, 292, CAS 1948-VI:13); Калифорния (1 ♀, 195, CAS 1959-XIII:6); о. Сан-Хуан, Вашингтон (3 ♀♀, 128—180 и 1 ♂, 181, CAS 21340); мыс Дифайанс, Вашингтон (1 ♀, 246, CAS 1957-IX:10); Ситка (1 ♀, 84, ZIN 1924 и 4 ♂♂, 146—229, CAS SU 5767); русская Америка (1 ♂, 296, ZIN 372).

Определения, под которыми рыбы были записаны в коллекциях, большей частью сохранены. Из 29 экз., записанных в коллекциях Калифорнийской Академии наук, как *S. caurinus* мной переопределено лишь 6: 3 — как *S. vexillaris* (176, CAS 21340; 55, CAS 27355; 47, CAS 46 454) и по одному — как *S. maliger* (77, CAS 21340), *S. auriculatus* (54, CAS 25 494) и *S. rastrelliger* (101, CAS 1957-VII:13). Из 13 экз., записанных как *S. vexillaris* переопределен лишь 1, в качестве *S. caurinus* (73, CAS 48887). В сборах Зоологического института АН СССР из 2 экз., записанных как *S. vexillaris*, один определен в качестве *S. caurinus* (240, ZIN 37 150); определение особи длиной 84 мм (ZIN 1924) как *S. caurinus* сохранилось; а 2 экз. *S. vexillaris* (292, 330, ZIN 371 и 373) и 1 экз. *S. caurinus* (296, ZIN 372) были первоначально записаны в этих коллекциях как *S. auriculatus*.

* Пользуюсь случаем выразить глубокую признательность д-ру У. Ешмейеру и всему коллективу Отделения ихтиологии Калифорнийской Академии наук, создавшему все условия для успешной работы во время моего визита.

** Среди них Филлипс мог использовать в своей работе не более 6—7, остальные не подходят по размерам или времени и месту сборов.

*** Судя по видам рыб, собранным Ф. П. Врангелем в 1835 г. вместе с *S. vexillaris* и *S. caurinus*, это южная часть залива Аляска.

Шипы на верхней части головы у обоих видов длинные и острые. Носовые шипы выдаются над верхним контуром головы, как обычно и предглазничные, но последние в общем выдаются меньше, а иногда направлены как раз по контуру; заглазничные, тимпанальные и нухальные шипы не выдаются, хотя над покровами приподняты довольно высоко. Тимпанальные шипы обычно мельче заглазничных, правый и левый из них расходятся, вершинами вбок и назад, обычно под меньшим углом друг к другу, чем заглазничные. Их основания обычно располагаются сразу под вершинами заглазничных шипов (расстояние между основаниями заглазничных и тимпанальных шипов и в этом случае покрыто чешуей), или чуть позади; реже заметно позади, но не более, чем на одну длину тимпанального шипа.

Межглазничное пространство плоское или чуть выпуклое, реже чуть вогнутое. Фронтальные гребни низкие, покрыты чешуей, у крупных особей обычно не заметны, а у мелких чаще всего располагаются на одном уровне с надглазнично-заглазничными гребнями. Надглазнично-заглазничные и париетально-нухальные гребни чешуей не покрыты, париетально-нухальные начинаются на уровне средин, реже вершин тимпанальных шипов.

Тимпанальные шипы иногда отсутствуют (у 1 экз. *S. vexillaris* — справа, у 1 — слева; оба шипа — у 1 экз. *S. vexillaris* и 2 экз. *S. caurinus*). Гораздо реже отсутствуют заглазничные (у 1 экз. *S. caurinus*, слева) или нухальные* (у 1 экз. *S. caurinus*, справа). Надглазничные и корональные шипы отсутствуют у всех особей, как (за одним исключением — *S. caurinus*, 180 мм, слева) — и париетальные.

На боках головы отсутствуют птеротикальные и подглазничные шипы, и за исключением *S. caurinus* длиной 84 мм, также сфенотикальные.

Средний выступ заднего края слезной кости обычно закруглен, реже тупоугольный, задний выступ тупоугольный, но у *S. caurinus* длиной 188 мм он остроугольный, в форме хорошо выраженного шипика. Из 5 преоперкулярных шипов 2-й обычно самый длинный (редко 3-й или 1-й); верхний, 1-й шип у молодых особей обычно стоит по длине на 3—4-м месте, а у крупных взрослых — на 2—3-м; нижний, 5-й шип всегда самый короткий. Шипы расположены с тенденцией быть направленными назад: верхний из них смотрит вверх и назад под углом 3—20° к продольной оси тела, нижний — вниз и назад под углом 20—40 (85)°. Преоперкулярные шипы у части особей бывают двух- или трехвершинными, особенно при длине тела 15—18 см и чаще у *S. vexillaris*, чем у *S. caurinus*. Многовершинным чаще всего бывает 3-й шип (у 5 из 8 *S. vexillaris* длиной 152—330 мм и у 3 из 10 *S. caurinus* длиной 128—293 мм) или 4-й (у 4 из 8 и 4 из 10 экз. соответственно), и затем идут 1-й, 2-й и наконец 5-й (у 1 экз. *S. caurinus*).

Верхний оперкулярный шип иногда сходен по длине с нижним, но чаще немного длиннее его, а временами и заметно длиннее, до 1.5 раз. Не достигает верхне-заднего края оперкулярного клапана на 0.7—1.5 своей длины, чаще всего примерно на 1 длину. Нижний оперкулярный шип простирается как раз до края suboperculum, или немного не хватает до него, или чуть выступает. У *S. caurinus* длиной 209 мм верхний оперкулярный шип и справа, и слева — трехвершинный; у *S. caurinus* длиной 173 мм нижний оперкулярный шип слева двувершинный.

Субоперкулярный шип появляется при длине тела 55 мм у *S. vexillaris* и 67 мм у *S. caurinus*. Этих шипиков становится больше, вплоть до 4 и даже 6, у *S. vexillaris* при длине 113 мм и больше, у *S. caurinus* при длине 188 мм

и больше. Интероперкулярный шипик возникает при той же длине тела, что и субоперкулярный, но в дополнение к нему шипиков больше не появляется.

Супраклейтральный и верхний посттемпоральный шипы острые, хорошо развитые. Нижний посттемпоральный шип чаще имеется, чем отсутствует, и обычно он мельче, чем верхний посттемпоральный, особенно у более крупных особей. Клейтральный шип обычно имеется; у *S. caurinus* длиной 292 мм он трехвершинный.

Подглазничная опора направлена к верхнему краю основания 2-го преоперкулярного шипа, которого, однако, не достигает.

Передние края челюстей расположены на одном уровне, или нижняя челюсть, реже верхняя, слегка выступают (до 14 и 5 % длины верхней челюсти соответственно). Зубы нижнечелюстной ленты, как и верхнечелюстной, не выступают из-под верхней губы. Нижнечелюстные зубные ленты в области симфиза нижней челюсти приподняты слабо. Форма сошниковой ленты у мелких особей близка к V-образной, со слабым выступом на вершине, у крупных — выраженная Y-образная, с сильно развитым выступом. Задний конец верхнечелюстной кости при длине рыбы 3.2 см — близ вертикали заднего края зрачка (*S. vexillaris*), при длине 6—19 см — близ вертикали заднего края орбиты, 22 см и больше — немного дальше этой вертикали. Симфизальный бугорок незаметен у мелких особей; мал, закруглен и направлен вниз у крупных.

Самая длинная жаберная тычинка обычно расположена на суставе еpi-ceratobranchiale, реже это 1-я, соседняя тычинка на ceratobranchiale и еще реже — 2-я (однако у крупных особей, длиной 23 и более — 2-я чаще, чем 1-я).

Дорзальный профиль тела обычно в той или иной мере более выпуклый, чем вентральный, реже эти профили сходны.

Самая длинная колючка в спинном плавнике — 4-я или 5-я, изредка 6-я бывает равна им по длине, в анальном плавнике — 2-я, реже, и только у крупных особей — 3-я. Самый длинный луч в спинном плавнике — у мелких особей чаще 2-й, а при длине тела больше 14 см — (1—2) 3—4 (5—6)-й; в анальном плавнике 1-й и 2-й лучи нередко равны по длине, или 2-й длиннее, редко 1-й; сходно и в брюшном плавнике, причем первый бывает длиннее 2-го лишь в одном из этих плавников, правом или левом и очень немного; в грудном плавнике — (9) 10(11)-й сверху, он же (5—7) 8 (9)-й снизу, это обычно верхний из нижних неветвистых лучей, реже нижний из ветвистых и еще реже 2-й сверху из нижних неветвистых.

Хвостовой плавник усеченный или слегка округлый. Анальный плавник изредка округлый, но чаще с выраженным скатом назад (т. е. концы всех его лучей простираются назад далее вертикали, опущенной от конца последнего луча). Сложенный плавник далеко не достигает вертикали, проведенной через основание хвостового плавника, у молодых особей примерно на треть расстояния от нее до вертикали, опущенной от основания последнего луча анального плавника, а у самых крупных — примерно на половину этого расстояния.

Грудной плавник слегка приостренный, верхний его контур, от верхнего края основания плавника до вершины самого длинного луча — от сходного с нижним до значительно более выпуклого.

Основание брюшного плавника — немного позади вертикали, проведенной через основание грудного плавника. Основание колючки брюшного плавника, как и у других морских окуней, всегда располагается в области миделя.

У малька *S. vexillaris* длиной 32 мм на голове чешуи еще не видно. У мальков обоих видов длиной 59—61 мм на межглазничном пространстве чешуя уже появляется, но на рыле, верхнечелюстной, нижнечелюстной и слезной костях, на лучах жаберной перепонки чешуи нет. У *S. caurinus* длиной 19 см межглазничное пространство покрыто чешуей сплошь,

* Их часто называют париетальными шипами, но на деле это нухальные шипы, настоящие же париетальные исчезают при слиянии париетальных и нухальных гребней.

кроме надглазнично-заглазничных гребней, так же и рыло, кроме участка латеральное носовых шипов и верхней части вертикальных ветвей межглазничной кости, а слезная кость — кроме ее передней части и нижнего края. На открытых частях 2-го и 3-го лучей жаберной перепонки — небольшие пятна очень мелких чешуек. На верхнечелюстной кости — большое пятно чешуй. На нижнечелюстной кости чешуи нет, как и у всех других особей обоих видов.

У всех более крупных особей *S. caurinus* чешуя на верхнечелюстной кости и лучах жаберной перепонки обычно имеется, а у *S. vexillaris* обычно отсутствует до длины тела около 27 см, после чего она здесь также появляется, по крайней мере на верхнечелюстной кости (у большинства особей).

На основания перепонки, соединяющих колючки спинного плавника, чешуя заходит со спины начиная с 3—6-й у *S. vexillaris* и с 1—4-й у *S. caurinus*. Последнюю перепонку у крупных особей чешуя покрывает сплошь примерно на половину ее высоты, перепонку между передними мягкими лучами — на 2/3—4/5, между последними примерно наполовину; перепонки между колючками анального плавника сплошь покрыты чешуей лишь в основании, между передними лучами — на 4/5—8/9, между задними — на 2/3—3/5; между ветвистыми лучами хвостового плавника — на 5/6—9/10. У мальков длиной около 6 см чешуя на плавниках зачаточная и ее мало, а на прилегающей к телу стороне брюшного и грудного плавников совсем нет; однако у особей длиной 19 см и больше чешуя здесь имеется, она появляется, в отличие от наружной стороны этих плавников, лишь отступая от основных лучей и перепонки. На грудном плавнике чешуя обычно покрывает перепонки сплошь менее чем на 1/2 их высоты. На внутренней стороне брюшного плавника и у крупных особей чешуя покрывает перепонки сплошь только недалеко от основания, тогда как на наружной стороне — между передними лучами на 2/5—7/8 (между задними заметно меньше). По боковым сторонам мягких лучей, откуда чешуя заходит и на соседние части перепонки (чем ближе к вершине луча, тем меньше), она простирается гораздо дальше; на всех плавниках почти до самых вершин лучей. На колючках чешуя располагается в соответствии с тем, как они налегают друг на друга, когда сложены, предпочитая те места, где колючки не прижимаются друг к другу.

Окраска молоди длиной около 6 см — выраженная поперечно-полосатая. Передняя темная полоса простирается от затылка и первых трех колючек спинного плавника косо вниз и назад, ко 2—3-й порам боковой линии и далее вниз, заканчиваясь под серединой грудного плавника; она прервана светлым перерывом под верхней частью плавника, а иногда и еще одним, сразу под боковой линией. Исходя из максимального числа полос у морских окуней, эта полоса представляет собой слитые 1-ю и 2-ю полосы.

Третья полоса от 5—7-й колючек спинного плавника простирается до верхнего края грудного плавника, проходя через 8—12-ю поры боковой линии.

Четвертая полоса от 9—10—12-й колючек направляется к 17—18-й порам боковой линии, но их не достигает, будучи прервана светлым перерывом в области боковой линии, после которого она продолжается вниз примерно на столько же, что 1+2-я полоса; верхняя часть этого продолжения 4-й полосы иногда соединяется темным мостиком с нижней частью 3-й полосы. Нижний конец полосы располагается напротив пространства между анусом и началом анального плавника.

Пятая полоса начинается под 4—8-м, а шестая — под 10—13-м мягкими лучами; над боковой линией они объединяются (над 24—30-й порами) и после светлого перерыва в области боковой линии слитыми направляются к задним лучам анального плавника и области хвостового

стебля сразу позади них, но заметно не достигают нижнего контура тела, как и 4-я полоса.

Седьмая полоса от верхней части хвостового стебля сразу перед основанием хвостового плавника направляется к 35—37-й порам боковой линии, и после светлого перерыва в области последней иногда бывает видна и в нижней половине стебля в виде темного пятна, заметно не достигающего нижнего контура тела.

У *S. vexillaris* длиной 59 мм, в отличие от *S. caurinus* длиной 61 мм, 4-я полоса ниже боковой линии, а также 4-я и 5-я полосы разбиты на отдельные более темные пятна; ниже боковой линии расположены пятна, соединяющие 4-ю и 5-ю полосы. Полосы, расположенные под колючей частью спинного плавника, продолжают и на нее.

На голове мальков — типичные для морских окуней радиальные полосы. Верхняя из них от верхне-задней четверти орбиты простирается к париетально-ноухальным гребням. Вторая хорошо выражена как темное пятно на крышечной кости до проксимальных частей оперкулярных шипов включительно. Третья идет от задне-нижнего края орбиты через 1-й и 2-й оперкулярные шипы к нижнему и заднему краям *suboperculum*, четвертая — от нижнего края орбиты или подглазничного кольца — к 4-му преоперкулярному шипу; пятая — вдоль открытой части верхнечелюстной кости по ее середине (у *S. caurinus* длиной 61 мм эта полоса незаметна).

Правая и левая верхние радиальные полосы на верхней части головы сливаются, образуя хорошо выраженные поперечные полосы, одна из которых проходит перед париетально-ноухальными гребнями, а вторая — через них, в области их задних концов.

С ростом рыбы темные поперечные полосы на туловище и в хвостовой части тела в значительной мере сливаются между собой, причем от светлых промежутков между полосами под спинным плавником сохраняются светлые участки неправильной формы; боковая же линия позади 3-й темной поперечной полосы вся остается в сплошной светлой продольной полосе. Верхняя, 2-я и 3-я радиальные полосы на боках головы и поперечные полосы на ее верхней части также частично сливаются между собой, оставляя неправильной формы светлые пятна вполне определенного расположения (см. Herald, 1961 : 241).

Узор из темных пятен и полос у *S. vexillaris* и *S. caurinus* — весьма сходный, но по общему тону окраски эти формы хорошо различаются. У *S. vexillaris* окраска — от лимонно-желтой с розовато-оливковыми участками до кирпично-красной, а у *S. caurinus* гораздо более темная и тусклая — от оливковой до темно-бурой или темно-зеленой с розовато-желтыми или темно-желтыми участками и даже до сплошь черной. Брюхо, нижняя часть боков и светлая полоса вдоль боковой линии у обоих видов обычно молочно-белые, но после трупного окоченения становятся медно-розовыми или светло-бурными (Jordan a. Gilbert, 1881 : 466; Eigenmann a. Beason, 1894 : 181; Jordan a. Evermann, 1998 : 1820; Starks, 1911 : 181; Hubbs a. Schultz, 1933 : 34; Phillips, 1957 : 96).

Из приведенных в данном разделе признаков давно отмеченные различия в общем тоне окраски, наиболее пригодны для отделения *S. vexillaris* от *S. caurinus*. Может также помочь в диапазоне длин 5,5—8 см более позднее появление субоперкулярных шипов у *S. caurinus* в диапазоне 11—18 см — множественность этих шипов у *S. vexillaris* не характерная для *S. caurinus*, а в диапазоне 18—27 см — обычное для *S. caurinus* наличие пятна чешуй на нижнечелюстной кости при его отсутствии у *S. vexillaris*.

Счетные признаки, не изменяющиеся с ростом рыбы
в исследованном диапазоне длины рыб

Различия в таких счетных признаках между *S. vexillaris* и *S. caurinus* незначительны, модальные значения всех этих признаков у них одинаковы или почти одинаковы (табл. 1—6).

Средние значения счетных признаков в северных частях ареала, от побережья штата Вашингтон до зал. Аляска, по сравнению с их значениями у берегов Калифорнии, изменяются у *S. vexillaris* и *S. caurinus* в большинстве случаев однонаправленно: и у той, и у другой формы на севере ветвистых лучей в хвостовом и грудном плавниках в среднем больше, а мягких лучей в спинном плавнике, пор в боковой линии, косых рядов чешуи и жаберных тычинок — меньше, чем на юге. При этом различия между *S. vexillaris* и *S. caurinus* чаще остаются однозначными: и на севере, и на юге у *S. vexillaris* мягких лучей в спинном плавнике и жаберных тычинок наружного ряда в среднем меньше, а ветвистых лучей в грудном плавнике, пор боковой линии и жаберных тычинок внутреннего ряда больше, чем у *S. caurinus*. Однако почти все полученные различия в средних величинах как между *S. vexillaris* и *S. caurinus* из одного и того же района, так и между особями одной и той же формы из разных районов, статистически недостоверны и для их надлежащей проверки нужен более обширный материал.

Счетные признаки, изменяющиеся с ростом рыбы

Сюда относится число зубов на зубных лентах, число ветвлений у ветвистых лучей плавников и число концевых веточек на этих лучах, а также число мелких дополнительных чешуек на крупных основных чешуях туловища и хвостовой части.

Различия между *S. vexillaris* и *S. caurinus* в этих признаках малы. У обеих форм поперек верхнечелюстной ленты и ее передней, наиболее широкой части у рыб длиной 2—10 см насчитывается 7—9 зубов, длиной 10—20 см — 7—10 зубов, длиной 20—40 см — 8—10 зубов (2, 2 и 4 экз. соответственно), посередине ленты — 4—8, 4—7 и 5—8 зубов; в передней наиболее широкой части нижнечелюстной ленты — 6, 6 и 6—7, посередине — 4, 4—5 и 4—5; в передней, самой широкой части сошниковой ленты — 6—8, 6—7 и 6—10, посередине — 4, 4 и 4—5; в передней части небной ленты — 4—5 и 4—8, посередине — 3—4, 4—5 и 4—8. Среднее число ветвлений, приходящихся на один ветвистый луч спинного плавника — 0.93—0.93, 1.73 и 1.93—2.64 (2, 1 и 5 экз.); хвостового — 1.00—1.50, (?) и 2.67—2.91; анального — 0.86—1.00, 1.71 и 2.53—2.71; грудного — 0.63—0.63, 1.00—1.38 и 1.50—2.00 (2, 2 и 7 сторон); брюшного — 1.80—

Таблица 1

Лучи спинного, анального и хвостового плавников

Вид	Район	Лучи плавников													
		спинного						анального, мягкие			хвостового, ветвистые				
		колючие			мягкие										
XIII	XIV	M	12	13	14	M±m	5	6	7	M±m	11	12	M±m		
V C	А	14	—	13.00	2	12	—	12.86±0.08	1	13	—	5.98±0.08	1	12	11.92±0.09
		15	—	13.00	2	11	2	13.00±0.15	—	14	1	6.07±0.08	1	10	11.91±0.10
V C	Б	5	—	13.00	2	3	—	12.60±0.21	1	3	1	6.00±0.42	—	5	12.00±0.00
		10	1	13.10	2	9	—	12.82±0.10	—	11	—	6.00±0.00	—	11	12.00±0.00

Примечание. В табл. 1—5 приведена частота встречаемости особей с различным числом элементов, указанных в названии таблицы. V — *S. vexillaris*; C — *S. caurinus*; А — побережье Калифорнии, Б — побережье Северной Америки от штата Вашингтон до зал. Аляска.

Таблица 2

Лучи грудного плавника

Вид	Район	Лучи												всего									
		верхние неветвистые						ветвистые						нижние неветвистые									
		0	1	2	M±m	6	7	8	9	10	M±m	5	6	7	8	9	10	M±m	16	17	18	M±m	
V C	А	—	13	2	1.13±0.08	—	3	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	25	1	16.96±0.1	
		—	15	1	1.06±0.07	1	2	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27	3	17.10±0.0
V C	Б	1	9	—	0.90±0.11	—	—	6	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	3	—	17.30±0.1
		—	19	—	1.00±0.00	—	1	13	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	1	17.00±0.1

2.20, 2.80—3.20 и 3.00—4.00 (4,2 и 7 сторон). Среднее число концевых веточек соответственно 1.93—1.93, 2.93 и 3.42—4.46 в спинном плавнике, 2.00—2.92, (?) и 6.17—6.92 в хвостовом, 1.86—2.00, 3.14 и 4.53—5.28 в анальном, 1.73—1.73, 2.11—2.50 и 2.00—3.71 в грудном и 3.00—3.20, 6.00—6.20 и 7.60—9.60 в брюшном. На крупных основных чешуях туловища и хвостовой части при длине рыбы 2—10 см дополнительных чешуек не отмечено, при длине 10—20 см найдено не более 7 таких чешуек на одной основной чешуе, а при длине 20—40 см — не более 8—15 чешуек.

Пластические признаки

Во время измерений рыба удерживалась выпрямленной, с приведенными подвесками, жаберными крышками и межчелюстной костью. Измерения производились штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Острым концом его ножки край основания колючки или мягкого луча прощупывался без удаления покровов. Длина колючек и мягких лучей всегда измерялась от нижнего края их основания до вершины, а толщина — в медиальной плоскости плавника, посередине длины колючки или луча.

Стандартная длина измерялась от самой передней точки верхней губы до заднего конца гипуралий (обозначенного ложбинкой), в месте его пересечения боковой линией.

Длина головы — от передней точки верхней губы до самой задней точки оперкулярного клапана. Правое и левое измерения иногда заметно отличаются друг от друга; в таком случае принималось среднее из этих двух измерений.

Наибольшая ось орбиты — наибольшее расстояние от переднего до заднего краев орбиты.

Межглазничное расстояние — наименьшее расстояние между вершинами межглазничных гребней.

Размерно-возрастные изменения пластических признаков у *S. vexillaris* и *S. caurinus* чаще всего протекают сходно. По большинству пластических признаков обе формы мало отличаются друг от друга и ради экономии места значения таких пластических признаков в данной статье не приводятся. В эту категорию попадают наибольшая высота тела, высота тела у начала анального плавника, наибольшая толщина туловища и головы, длина рыла и верхней челюсти, антедорсальное расстояние, дорсальная и вентральная длины хвостового стебля, длина основания колючей и мягкой части спинного плавника.

Таблица 3

Поры боковой линии

Вид	Район	На туловище и хвостовой части (без хвостового плавника)										На хвостовом плавнике								
		34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	n	M±m	0	1	2	n	M±m
V C	А	—	—	—	—	2	2	1	3	9	4	4	3	28	42.18±0.33	1	8	15	24	1.58±0.11
		—	—	1	—	—	—	3	10	10	3	2	1	30	41.60±0.41	—	5	25	30	1.83±0.05
V C	Б	—	—	—	1	1	2	3	—	2	1	—	10	40.00±0.65	—	3	5	8	1.63±0.13	
		1	—	1	2	1	3	5	5	1	1	1	—	21	39.67±0.59	—	15	5	20	1.25±0.06

Таблица 4

Косые ряды чешуй

Вид	Район	40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55														n	M±m		
		40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53			54	55
V C	А	—	—	—	—	2	4	1	8	5	3	—	1	—	—	1	1	26	47.58±0.56
		—	—	—	—	—	2	3	6	8	5	2	1	—	1	—	—	28	47.96±0.38
V C	Б	—	—	1	—	1	1	3	1	2	—	—	—	—	—	—	9	45.78±1.60	
		1	—	2	5	2	3	4	3	—	1	1	—	—	—	—	22	44.92±0.57	

Таблица 5

Жаберные тычинки

Вид	Район	Epibranchiale										Сустав	Ceratobranchiale															Hypobranchiale			
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		14	15	M±m	M±m	4	5	6	7	M±m										
V C	А	—	—	—	—	9	5	—	—	—	—	8	6	14	8.36±0.08	13.43±0.08	—	3	9	2	5.93±0.16										
		—	—	—	—	11	4	—	—	—	—	6	8	15	8.27±0.08	13.67±0.15	—	3	8	4	6.07±0.15										
V C	Б	—	—	—	—	3	2	—	—	—	—	2	3	5	8.40±0.21	13.60±0.21	—	1	4	—	5.80±0.22										
		—	—	—	—	7	4	—	—	—	—	6	4	11	8.36±0.10	13.50±0.20	4	2	7	1	5.73±0.30										
V C	А	2	5	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.37±0.26	11.23±0.09	7	6	—	—	4.46±0.08										
		1	9	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.67±0.23	11.13±0.16	9	6	—	—	4.40±0.08										
V C	Б	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.20±0.43	11.20±0.21	4	1	—	—	4.20±0.21										
		1	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.00±0.20	11.00±0.20	9	1	1	—	4.27±0.20										
Вид	Район	Cerato + hypobranchiale															Всего														
		15	16	17	18	19	20	21	M±m	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	M±m								
V C	А	—	—	—	1	7	6	—	19.36±0.16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28.71±0.16								
		—	—	—	—	7	5	3	19.73±0.15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29.00±0.15								
V C	Б	—	—	—	—	3	2	—	19.40±0.21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28.56±0.43									
		—	—	—	—	2	5	3	1	19.27±0.30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28.64±0.40								
V C	А	6	5	2	—	—	—	—	15.69±0.17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21.08±0.26									
		7	8	—	—	—	—	—	15.53±0.08	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20.87±0.23									
V C	Б	3	2	—	—	—	—	—	15.40±0.21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20.80±0.64									
		8	3	—	—	—	—	—	15.27±0.10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20.36±0.20									

Некоторые измерения
(в процентах стандартной длины)

Таблица 6

Признак	Стандартная длина, см		
	2—10	10—20	20—40
	В % SL		
Кспд	9.5 (1) 8.3—8.5—8.7 (3) 7.1—9.7—12.2 (2)	—	7.4—7.9—8.3 (3) 8.4—9.3—10.0 (6) 9.7—9.9—10.1 (4)
Ксдп	12.4 (1) 18.3—19.2—19.6 (6)	—	11.2—11.4—12.2 (6) 12.2—13.7—14.8 (7)
Кад ³	14.8—17.8—19.1 (7) 25.4 (1)	15.2—15.8—16.2 (5) 15.4—16.5—17.8 (7) 20.5—20.9—21.3 (2)	14.5—15.5—17.1 (7) 19.1—20.6—21.5 (3)
Хпд	24.5—24.6—24.6 (2) 14.0—16.1—17.2 (6)	21.0—22.3—28.6 (5) 13.5—14.1—14.6 (6)	19.6—22.0—23.2 (7) 12.2—12.9—13.4 (6)
Кбд	15.7—16.8—17.5 (3)	13.9—15.2—16.3 (8)	12.9—14.2—16.7 (9)

Примечание. В числителе — *S. vexillaris*, в знаменателе — *S. caurinus*; крайние числа вне скобок — пределы колебаний, в середине — среднее арифметическое, в скобках — число исследованных экземпляров.

а также анального и грудного плавника, длина самой длинной колючки спинного и передней колючки анального плавника, самого длинного луча грудного и брюшного плавников — в процентах стандартной длины; наибольшая ось орбиты, длина рыла и верхней челюсти, межглазничное и заглазничное расстояния, расстояние от переднего края основания передней жаберной тычинки на 1-й жаберной дуге до середины основания тычинки, расположенной на суставе *epi-ceratobranchiale* (база), длина самой длинной жаберной тычинки и самого длинного жаберного лепестка, диаметр переднего и заднего носовых отверстий, наименьшая ширина подглазничных костей, длина затылочного-ноухальных гребней, антедорсальное расстояние — в процентах длины головы; вертикальная ось орбиты, длина рыла и верхней челюсти, заглазничное расстояние и наименьшая ширина подглазничных костей — в процентах наибольшей оси орбиты; высота тела у начала анального плавника, наибольшая толщина туловища и головы, высота хвостового стебля, длина основания грудного плавника и расстояние от грудного до брюшного плавника — в процентах наибольшей высоты тела; наибольшая толщина туловища в процентах наибольшей толщины головы; вентральная длина хвостового стебля в процентах его дорсальной длины; длина самой длинной жаберной тычинки в процентах длины самого длинного жаберного лепестка и в процентах базы; диаметр заднего носового отверстия в диаметре переднего; наибольшая ширина верхнечелюстных зубных лент в процентах длины верхней челюсти; наименьшее расстояние между верхнечелюстными зубными лентами и наибольшая ширина нижнечелюстных зубных лент в процентах наибольшей ширины верхнечелюстных зубных лент; длина основания мягкой части спинного плавника в процентах длины основания его колючей части; длина передней и предпоследней колючек спинного плавника в процентах длины его самой длинной колючки; длина передней колючки анального плавника в процентах длины второй колючки; длина самой длинной и последней колючек спинного плавника в процентах длины его самого длинного луча; длина последней колючки спинного плавника в процентах длины предпоследней; длина третьей колючки анального плавника в процентах длины его самого длинного луча и в процентах длины второй колючки; длина колючки брюшного плавника в процентах длины его самого длинного луча; длина основания грудного плавника в процентах длины этого плавника и в процентах высоты хвостового стебля; расстояние от конца грудного плавника до ануса в процентах длины плавника; то же самое для брюшного плавника; ширина передней, самой длинной, предпоследней и последней колючек спинного плавника, всех трех колючек анального и колючки брюшного плавника, на половине длины этих колючек, в процентах их же длины.

S. vexillaris и *S. caurinus* заметно отличаются друг от друга по сравнительно немногим пластическим признакам (табл. 6, рис. 1—9).

Характер этих различий, многие из которых уже были отмечены Филлипсом (Phillips, 1957), остался и на новом материале тем же самым: например, если Филлипс отмечал у *S. vexillaris* сдвиг пределов колебаний относительной длины хвостового стебля в меньшую сторону, по сравнению с *S. caurinus*, то подобный же сдвиг выявляется и в наших материалах (рис. 1). Однако при этом пределы колебаний у особей сходной длины, измеренных мной и Филлипсом, лишь в немногих признаках (рис. 1 и 6) совпадают почти полностью. Длина мягких лучей в плавниках, а также

наибольшей оси орбиты у моих экземпляров сдвинуты в большую сторону, по сравнению с экземплярами Филлипса, скорее всего, в силу моего расхождения с Филлипсом в методике измерений: от основания луча, а не от места выхода луча из покровов; с включением в промер неглубокой выемки в переднем крае орбиты или с исключением ее из промера. Последнее сказывалось и на других измерениях, если они выражались в процентах продольной оси орбиты (рис. 4), за исключением тех случаев, когда расхождение нейтрализовалось сходно направленным расхождением в измерении длины лучей (рис. 8).

В некоторых случаях, при сохранении общего характера различий между *S. vexillaris* и *S. caurinus*, мои данные по одной из форм сдвинуты в большую сторону по сравнению с данными Филлипса, а по другой — в меньшую (рис. 2). Можно предполагать отсюда, что размах изменчивости подобных признаков в популяциях заметно больше того, который отражается в отдельной малой пробе из них.

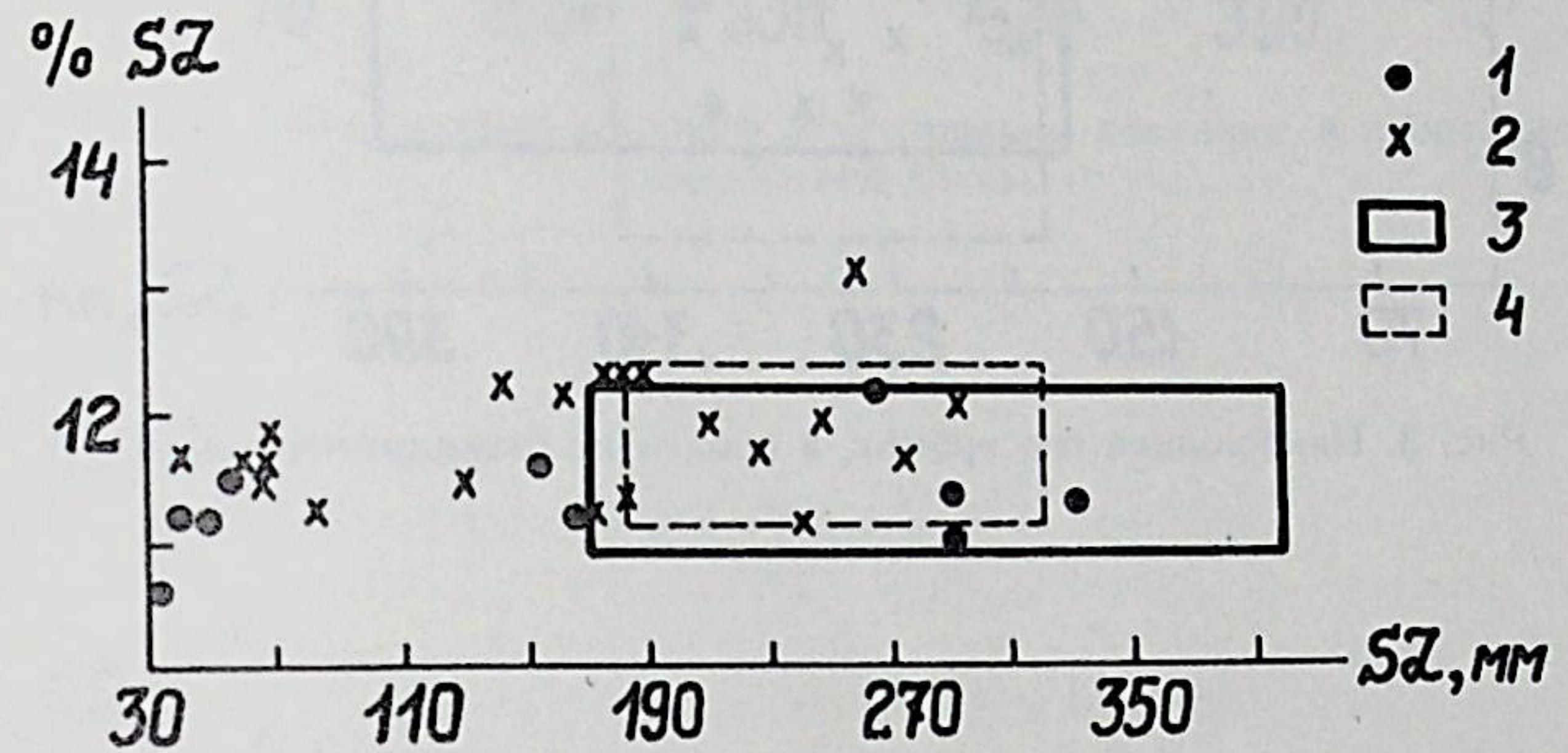


Рис. 1. Высота хвостового стебля в процентах стандартной длины.

1 — *S. vexillaris*, 2 — *S. caurinus*, по моим данным для каждой особи в отдельности; 3 — пределы колебаний признака у *S. vexillaris*, исследованных Филлипсом; 4 — то же для *S. caurinus*. На рис. 2—9 обозначения те же.

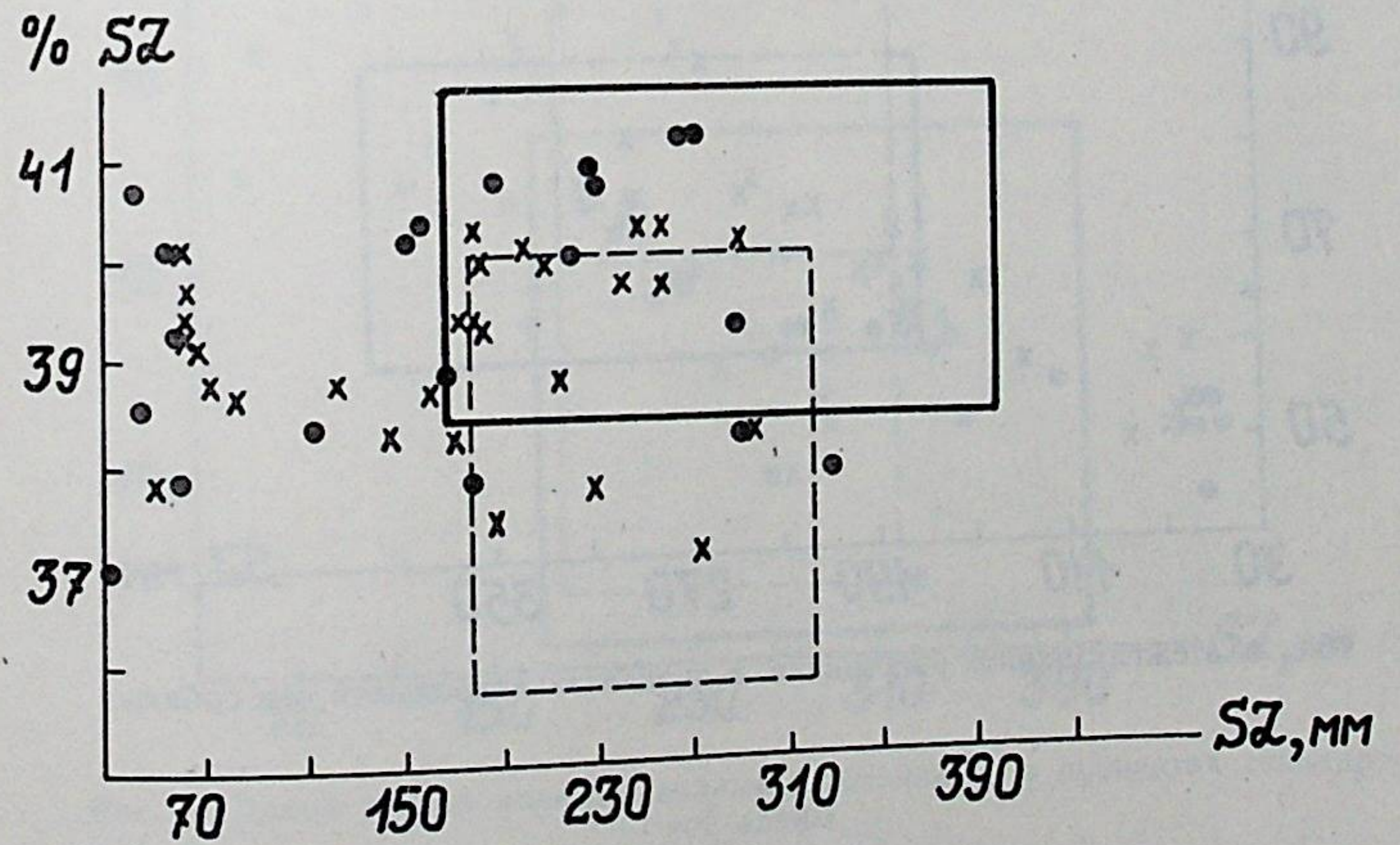


Рис. 2. Длина головы в процентах стандартной длины.

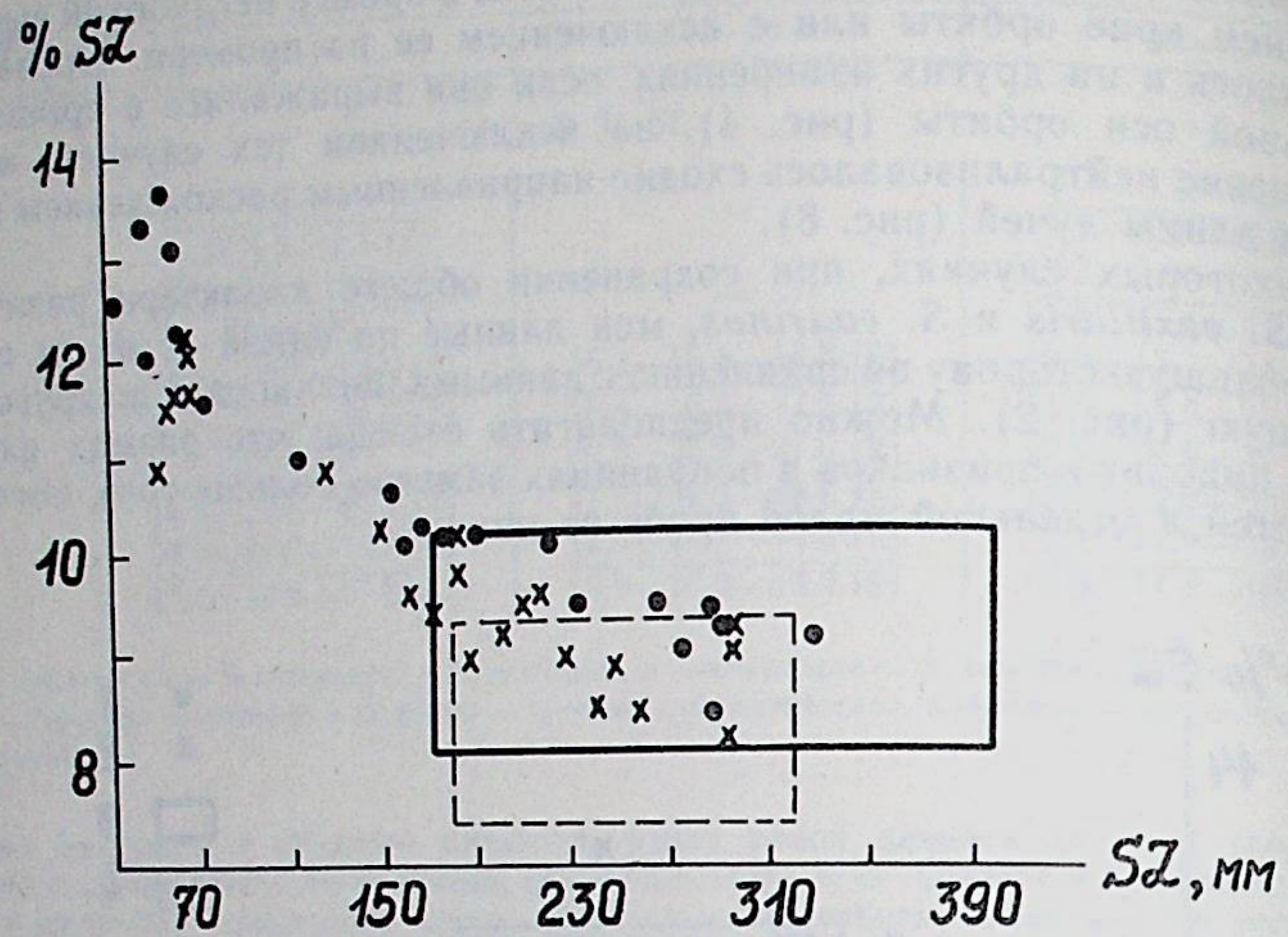


Рис. 3. Наибольшая ось орбиты, в процентах стандартной длины.

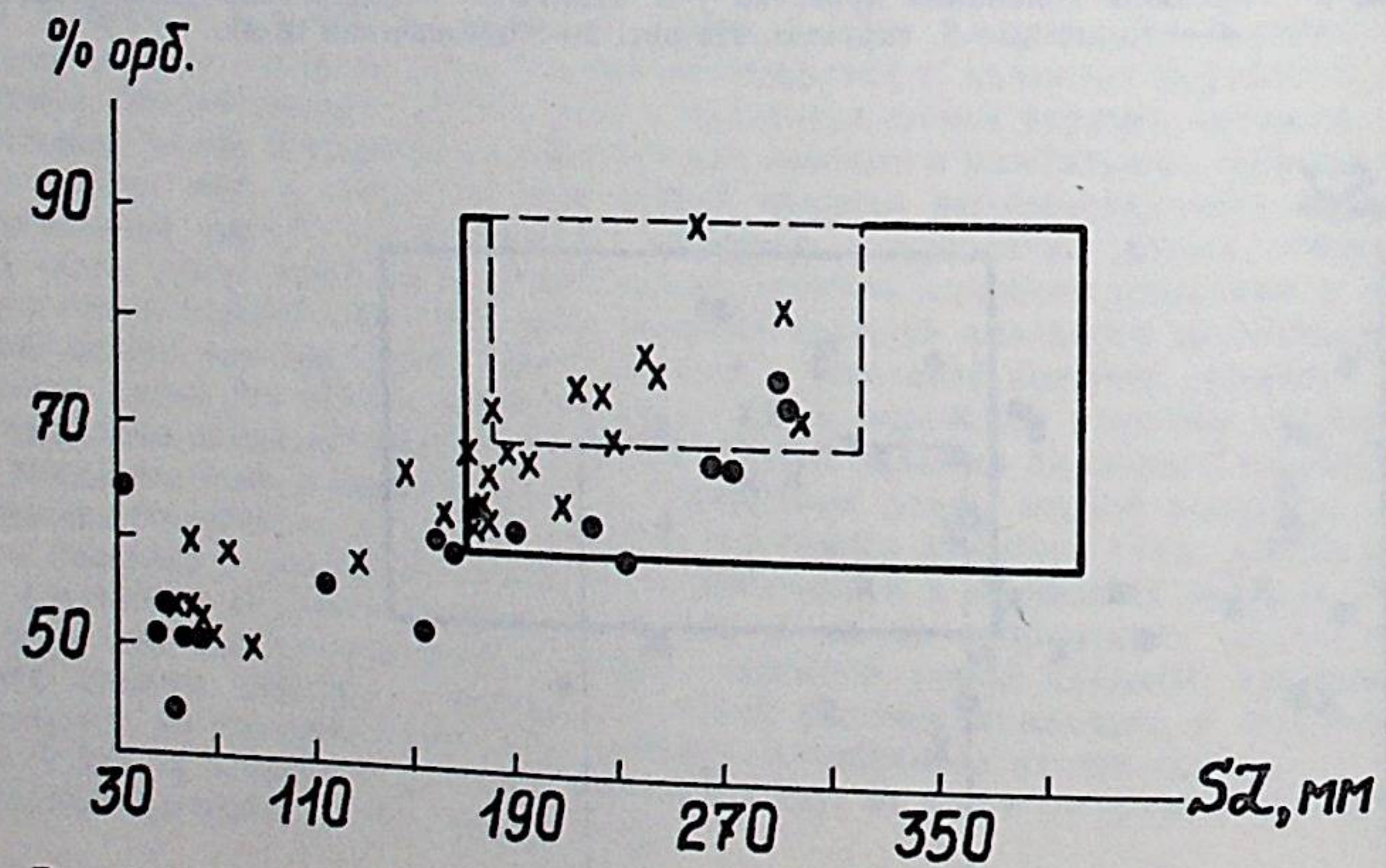


Рис. 4. Межглазничное расстояние, в процентах наибольшей оси орбиты.

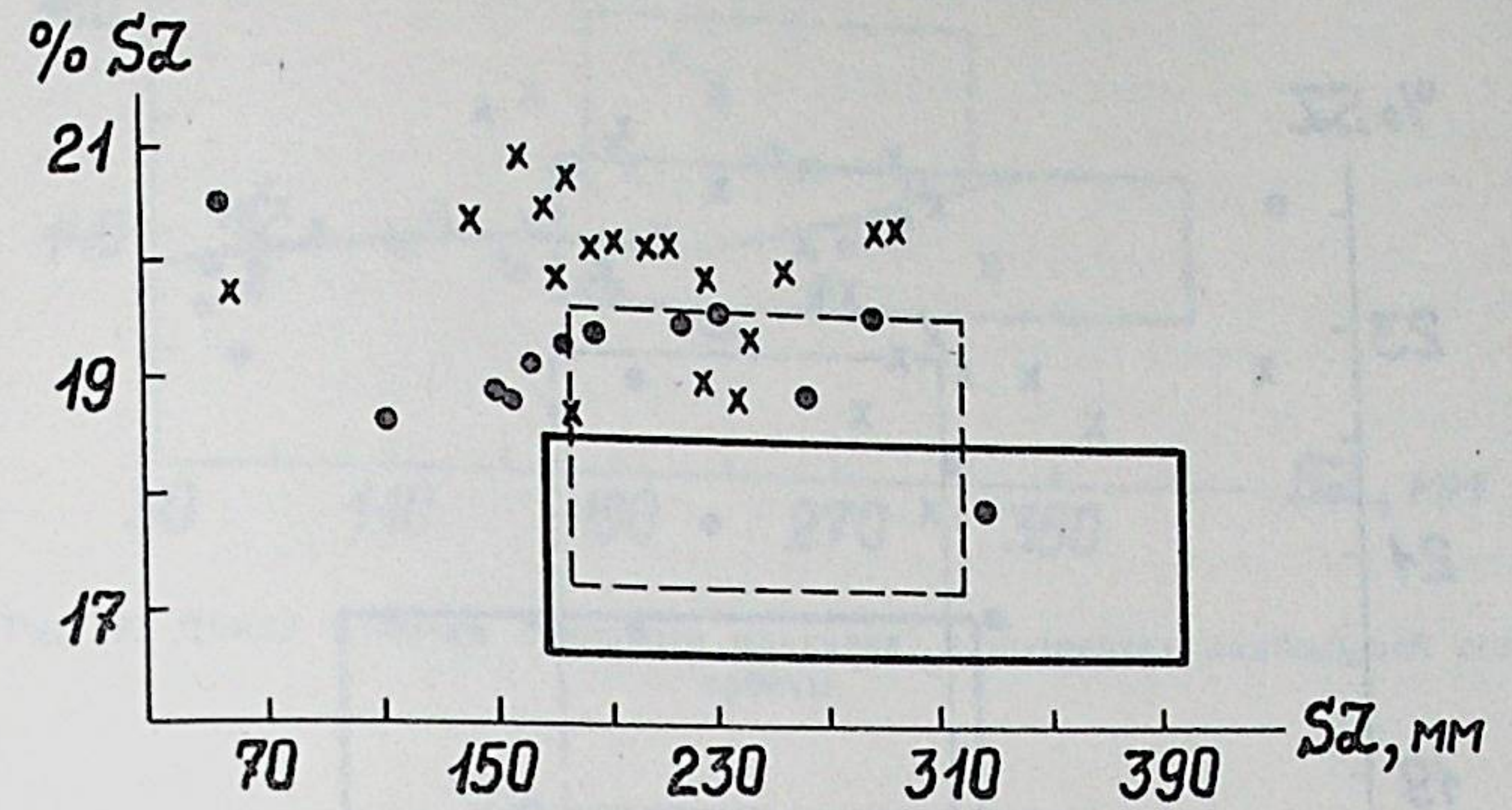


Рис. 5. Длина самого длинного луча спинного плавника, в процентах стандартной длины.

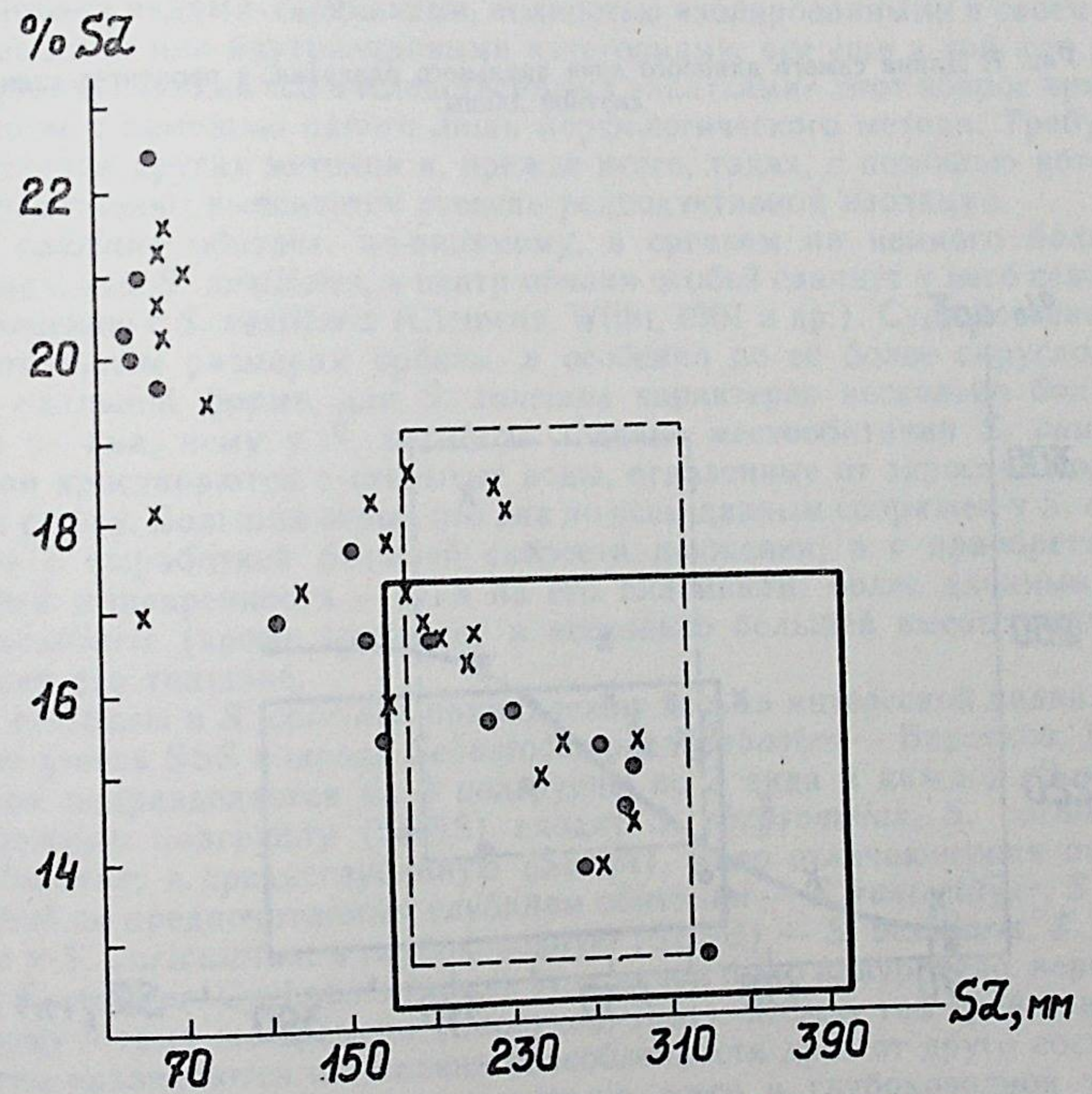


Рис. 6. Длина второй колючки анального плавника, в процентах стандартной длины.

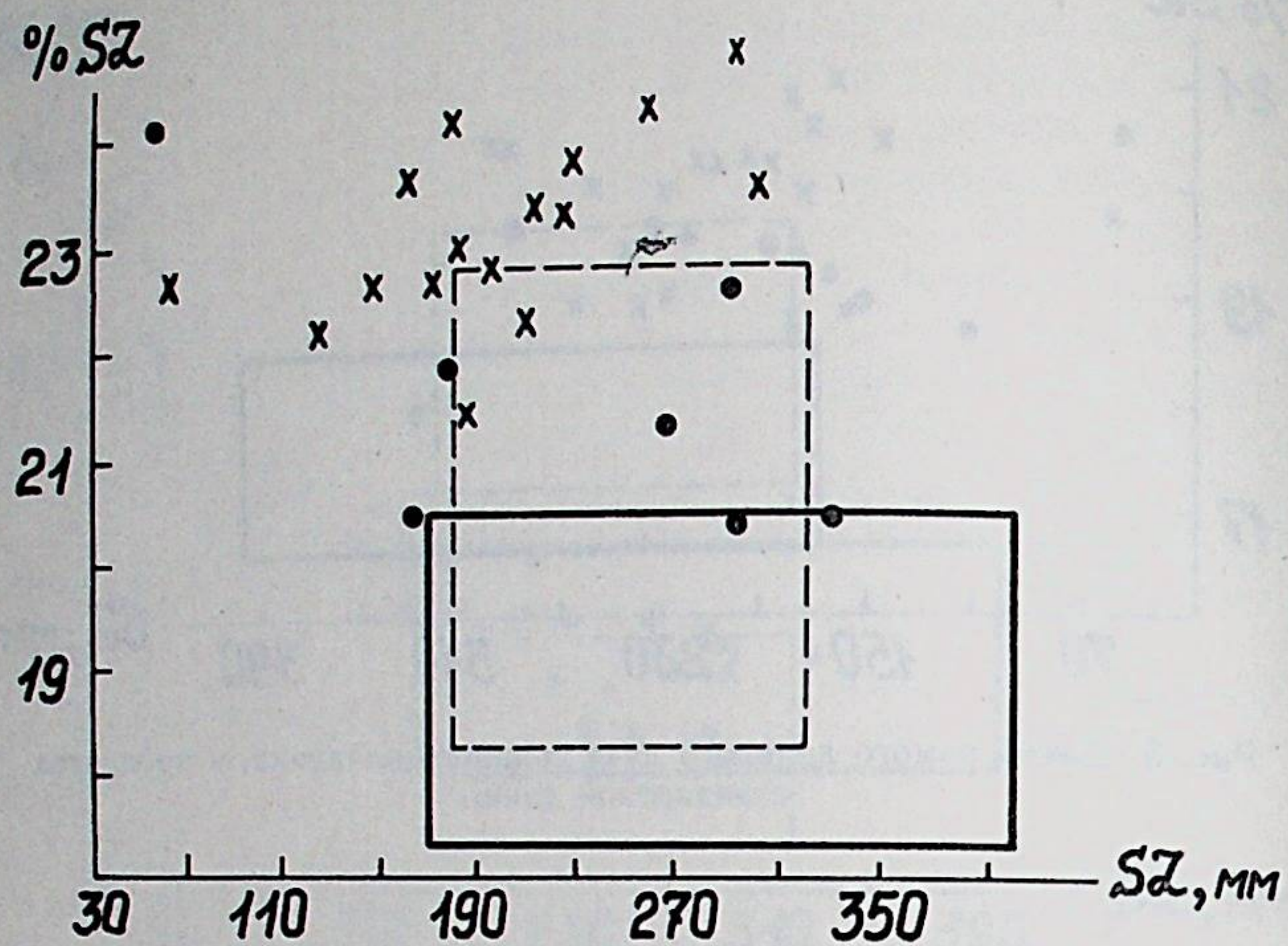


Рис. 7. Длина самого длинного луча анального плавника, в процентах стандартной длины.

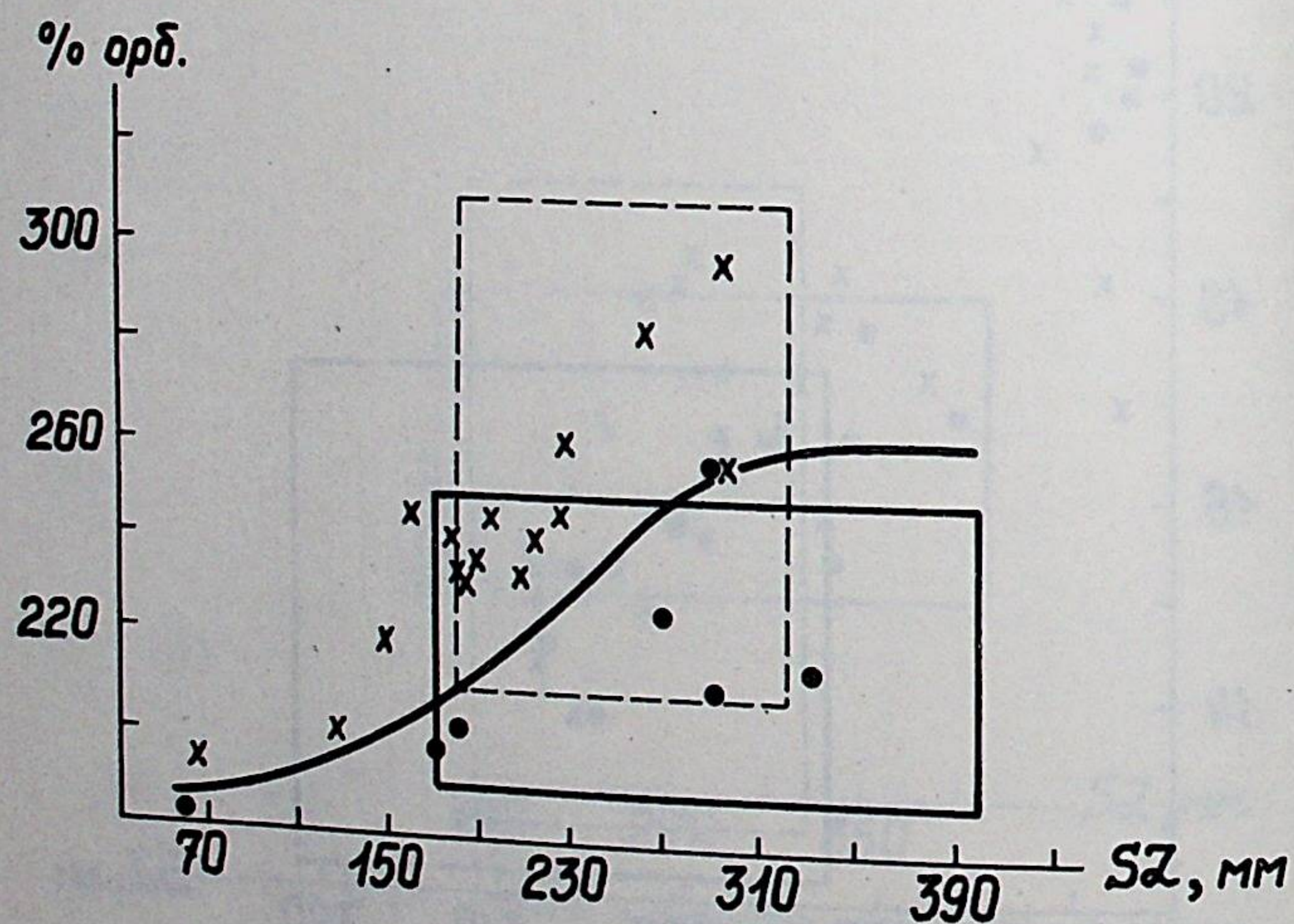


Рис. 8. Длина самого длинного луча анального плавника, в процентах наибольшей оси орбиты.

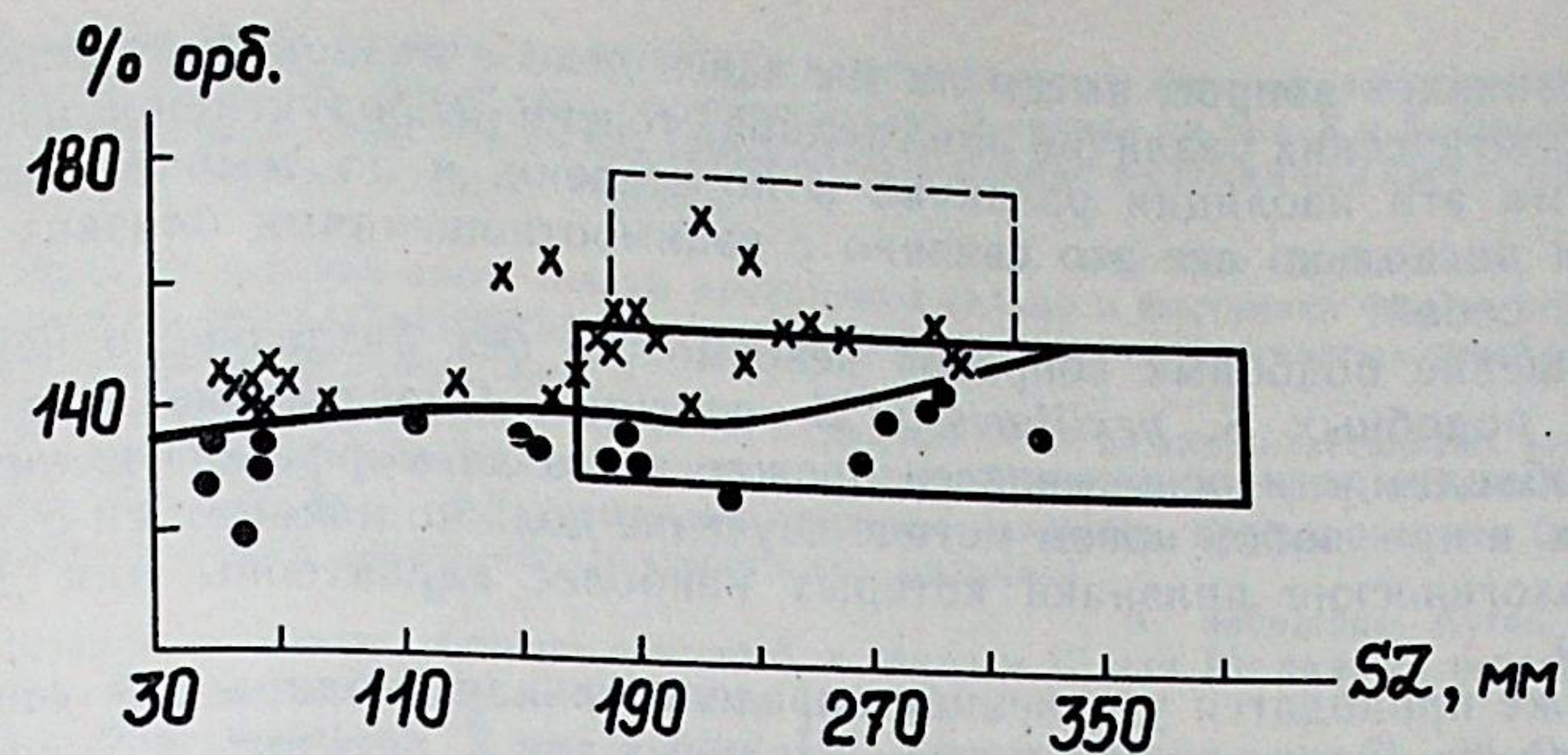


Рис. 9. Длина колючки брюшного плавника, в процентах наибольшей оси орбиты.

Обсуждение результатов

S. vexillaris и *S. caurinus* несомненно очень близки друг к другу морфологически и все же, как показывают стойкие различия в ряде пластических признаков, эти формы представляют собой устойчиво обособленные друг от друга группировки. Другой вопрос, являются ли эти группировки видами-двойниками, полностью изолированными в своем воспроизведении или внутривидовыми категориями, все еще в той или иной мере обменивающимися наследственными задатками? Этот вопрос вряд ли разрешим с помощью одного лишь морфологического метода. Требуется привлечение других методов и, прежде всего, таких, с помощью которых непосредственно выясняется степень репродуктивной изоляции.

S. caurinus обитает, по-видимому, в среднем на немного больших глубинах, чем *S. vexillaris*, и центр обилия особей сдвинут у него севернее по сравнению с *S. vexillaris* (Clemens, Wilbi, 1961 и др.). Судя по меньшим относительным размерам орбиты, а особенно по ее более округлой, не столь овальной форме, для *S. caurinus* характерен несколько больший отрыв от дна, чему у *S. vexillaris*. Однако местообитания *S. caurinus* вряд ли простираются в открытые воды, отдаленные от зарослей водорослей и рифов. Большой отрыв ото дна по всем данным сопряжен у *S. caurinus* не с выработкой большей скорости движения, а с приобретением большей маневренности — судя по его плавникам, более длинным, чем у *S. vexillaris* (кроме грудного) и несколько большей высоте тела при меньшей его толщине.

S. vexillaris и *S. caurinus* принадлежат весьма интересной надвидовой группе (ветвь SSS подрода *Sebastes* рода *Sebastes* — Барсуков, 1981), которая подразделяется на 3 подгруппы по 3 вида в каждой. В самую прибрежную подгруппу (SSSS) входят *S. chrysomelas*, *S. carnatus* и *S. nebulosus*; в среднеглубинную (SSSM), мало отличающуюся от прибрежной по предпочитаемым глубинам обитания — *S. rastrelliger*, *S. atrovirens* и *S. auriculatus*; в глубоководную (SSSD) — *S. vexillaris*, *S. caurinus* и *S. maliger*. Становление всех этих видов было приурочено, вероятно, к одному и тому же времени (Барсуков, 1981). Между тем тройки весьма заметно различаются по степени обособленности друг от друга составляющих их видов. Эти различия меньше всего в глубоководной тройке (SSSD). В прибрежной тройке (SSSS) *S. chrysomelas* и *S. carnatus* обособлены друг от друга почти столь же слабо, как *S. vexillaris* и *S. caurinus* в SSSD, но наиболее глубоководный член SSSS, *S. nebulosus*, обособлен от *S. chrysomelas* и *S. carnatus* заметно лучше, чем наиболее глубоководный вид SSSD, *S. maliger* от *S. vexillaris* и *S. caurinus*. В среднеглубинной тройке SSSM все три вида хорошо обособлены друг от друга.

Возникает вопрос, имеем ли мы здесь дело с разной выраженностью морфологических различий при сходной степени репродуктивной изоляции, ли сама эта изоляция различна и по степени, и по темпам становления, и насколько все это связано с взаимоотношениями близких видов между собой?

Решение подобных вопросов невозможно без отдельного изучения форм, подобных *S. vexillaris* и *S. caurinus*. Определение этих форм по необходимости основывается прежде всего на морфологических признаках, и при любом новом методе изучения должно начинаться с особей, морфологические признаки которых наиболее характерны для данной формы.

Ниже приводится уточненная определительная таблица для упомянутых 9 видов. Один из лучших отличительных для *S. vexillaris* и *S. caurinus* признаков, длина колючки брюшного плавника в процентах наибольшей оси орбиты (отмеченный Филлипсом), дается здесь с учетом его изменчивости с увеличением длины рыбы. Разграничительные значения этого признака сдвинуты в меньшую сторону по сравнению с данными Филлипса в силу иной методики измерения наибольшей оси орбиты (см. выше). Следует сказать, что эти значения нельзя абсолютизировать, их еще надо уточнить на более обширном материале.

Определительная таблица видов ветви SSS
подрода *Sebastodes* рода *Sebastes*

- 1(18). В спинном плавнике 13 колючек и 13 или 14 мягких лучей, в анальном плавнике 6 или 7 мягких лучей, пор боковой линии 22—25, жаберных тычинок 22—34, позвонков 26; отклонения от этих модальных значений редки. Шипы на верхней части головы, носовые, предглазничные, тимпанальные и нухальные, у одного из видов также корональные, обычно хорошо развиты, но надглазничные шипы отсутствуют, как обычно и парietальные; все шипы простые, не многовершинные. Передние концы верхнечелюстных зубных лент не выдаются из-под верхней губы в виде выростов. У взрослых особей на туловище и хвосте нет хорошо выраженных поперечных или продольных полос; у молоди передняя поперечная полоса и следующая за ней направлены косо, вниз и назад.
- 2(3). Жаберных тычинок 23—25. Лучей в грудном плавнике обычно 19, в анальном 6. Окраска черновато-зеленоватая, с более светлыми неясными пятнами *S. rastrelliger* (Jordan et Gilbert, 1880).
- 3(2). Жаберных тычинок 26—31, лучей в грудном плавнике 17 или 18, в анальном 6 или 7.
- 4(5). Корональные шипы обычно имеются. Лучей в грудном плавнике обычно 18. Окраска светло-бурая, с неправильными темно-бурыми пятнами *S. auriculatus* Girard, 1854.
- 5(4). Корональных шипов нет. Лучей в грудном плавнике 17 или 18.
- 6(13). Шипы на верхней части головы приподняты слабо и, за исключением носовых, не выдаются или почти не выдаются над ее контуром. Межглазничное пространство плоское, слабо выпуклое, или лишь слегка вогнутое. Нижних неветвистых лучей в грудном плавнике чаще всего 8.
- 7(10). Лучей в анальном плавнике обычно 7. Чешуя на нижнечелюстной кости обычно имеется. Нет светлой полосы в области задних 2/3 боковой линии.
- 8(9). Лучей в спинном плавнике обычно 14. Самая длинная колючка спинного плавника — обычно меньше 19 % стандартной длины. Окраска светло-бурая, красновато-бурая или темно-бурая с неясными более темными пятнами на спине и боках (у живой рыбы, в естественной обстановке, они гораздо ярче) *S. atrovirens* (Jordan et Gilbert, 1880).
- 9(8). Лучей в спинном плавнике обычно 13. Самая длинная колючка спинного плавника обычно больше 19 % стандартной длины. Окраска желтая, желтовато-бурая, розовато-бурая, шиферно-бурая или черная, с более темными пятнами на верхней части головы, спине и боках в передней части туловища, а также на плечевом поясе перед грудным плавником и на груди, где эти пятна мельче *S. maliger* (Jordan et Gilbert, 1880).
- 10(7). Лучей в анальном плавнике обычно 6. На нижнечелюстной кости нет чешуи. У живых особей задних 2/3 боковой линии заключены в довольно широкую светлую полосу.
- 11(12). Длина колючки брюшного плавника и самого длинного луча анального плавника, в процентах наибольшей оси орбиты — меньше значений, отмеченных разграничительной линией на рис. 8 и 9. Окраска от лимонно-желтой с розовато-оливковыми участками до кирпично-красной *S. vexillaris* (Jordan et Gilbert, 1980).

- 12(11). Длина колючки брюшного плавника и самого длинного луча анального плавника больше значений, отмеченных разграничительной линией на рис. 8 и 9. Окраска — пятнами, иногда сплошь черная *S. caurinus* Richardson, 1845).
- 13(6). Шипы на верхней части головы приподняты сильно и выступают над ее верхним контуром. Межглазничное пространство вогнутое. Нижних неветвистых лучей в грудном плавнике обычно 9 или 10.
- 14(15). Лучей в анальном плавнике обычно 7, в грудном — 18, нижних неветвистых чаще 10. Окраска темная с мелкими пятнами и желтой лентой, которая начинается на перепонке между 3—4-й колючками спинного плавника, простираясь до боковой линии и далее вдоль нее до хвостового плавника *S. nebulosus* Ayres, 1854.
- 15(14). Лучей в анальном плавнике обычно 6, в грудном 17 или 18, нижних неветвистых чаще 9. Сплошной желтой полосы на теле нет.
- 16(17). В грудном плавнике 17 или 18 лучей. Пор в боковой линии чаще 37—38. Окраска почти черная с желтыми пятнами *S. chrysomelas* (Jordan et Gilbert, 1880).
- 17(16). В грудном плавнике обычно 17 лучей. Пор в боковой линии чаще 39—41. Окраска темно-оливковая или оливково-бурая со светло-серыми или розовыми пятнами *S. carnatus* (Jordan et Gilbert, 1880).
- 18(1). В спинном плавнике обычно 12 или 14 колючек, или 12 или 15 мягких лучей, или в анальном 5 или 8—9 мягких лучей, или пор боковой линии 56 и больше, или жаберных тычинок 35 и больше, или позвонков 27 и больше; или шипы на верхней части головы, по крайней мере некоторые, многовершинные, или редуцированы до очень мелких, при этом некоторые отсутствуют совсем; или передние концы верхнечелюстных зубных лент выдаются из-под верхней губы в виде выростов, или туловище и хвостовую часть покрывают хорошо выраженные продольные или поперечные полосы; из последних передняя или следующая за ней направлены у молоди прямо вниз остальные *Sebastinae* тихоокеанского побережья Северной Америки.

ЛИТЕРАТУРА

Барсуков В. В. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (*Sebastinae*). — Вопр. ихтиологии, 1981, т. 21, вып. 1(126), с. 3—27.

Ayres W. O. New species of Californian fishes. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 1856, vol. 5 (1854—1856), p. 94—103.

Clemens W. A., Wilbi G. V. Fishes of the Pacific coast of Canada. — Bull. Fish. Res. Bd Canada, 1946, N 68, 368 p.

Eigenmann C. H., Beason C. H. A revision of the fishes of the subfamily *Sebastinae* of the Pacific coast of America. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1884, vol. 14, N 1009, p. 375—407.

Girard Ch. Description of new fishes, collected by Dr. A. L. Heermann, naturalist attached to the survey of the Pacific Railroad Route, under Lieut. R. S. Williamson, USA. — Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 1856, vol. 7 (1854—1855), p. 129—140.

Herald E. S. Living fishes of the world. New York, 1961, 304 p.

Hubbs C. L., Schultz L. P. Description of two new American species referable to the rockfish genus *Sebastodes*, with notes on related species. — Univ. Washington Publ., Biol., 1933, vol. 2, N 2, p. 15—44.

Jordan D. S., Evermann B. W. The fishes of North and Middle America, II. Washington, 1898, pp. I—XXX+2183.

Jordan D. S., Gilbert C. H. Description of a new species of rockfish (*Sebastichthys carnatus*), from the coast of California. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1881a, vol. 3 (1880), p. 73—75.

Jordan D. S., Gilbert C. H. Description of seven new species of *Sebastoid* fishes, from the coast of California. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1881, p. 287—298.

Jordan D. S., Gilbert C. H. Description of new species of rockfish (*Sebastichthys chrysomelas*), from the coast of California. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1881, vol. 3 (1880), p. 465—466.

Phillips J. B. A review of the rockfishes of California (family *Scorpaenidae*). — California Fish. Bull., 1957, N 104, 158 p.

Richardson J. Ichthyology of the voyage of H. M. S. Erebus a. Terror, under the command of captain sir James Clark Ross, R. N., F. R. S. London, 1844—1848, VIII+139 p.

Starks E. C. Results of an ichthyological survey about the San Juan Islands, Washington. — Ann. Carnegie Mus., 1911, vol. 7, N 2, pp. 161—213.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF SEBASTES VEXILLARIS AND S. CAURINUS
(SCORPAENIDAE)

Morphological features of 19 specimens of *S. vexillaris* (SL from 3 to 33 cm) and of 26 specimens of *S. caurinus* (5—30 cm) have been studied with regard to size-age variation. Hiatus has not been discovered in any of the features. Nevertheless both the forms differ from one another in the average values of the features as has been previously observed by Phillips (1957). To clarify the status of *S. vexillaris* and *S. caurinus* (specific, subspecific, etc.) an integrated study of these forms would be needed. A key for species of SSS branch of *Sebastodes* subgenus (genus *Sebastes*) is given.

К ВОПРОСУ О ПОЛОЖЕНИИ ЛИНЯ TINCA TINCA (L.)
В СИСТЕМЕ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE)

Н. Г. Богуцкая

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Как было отмечено еще Бергом (1949), положение линия *Tinca tinca* (L.) в системе карповых рыб неясно. Гюнтер (Günther, 1868), разделив семейство Cyprinidae на 14 групп, включил его в группу Leuciscina (род 61), и до настоящего времени этот вид обычно включается в подсемейство ельцовых (Leuciscinae) (Никольский, 1971; Sterba, 1977; Agai, 1982). На основании эмбриологических данных род *Tinca* также относят к подсемейству ельцовых, но включают его в группу Tincina, противопоставляя остальным родам этого подсемейства — группе Leuciscina и подчеркивая его особенное положение в системе (Крыжановский, 1947). Изучение многочисленных ископаемых остатков карповых из миоценовых отложений Средней Европы позволяет выделить ряд развития («Entwicklungsreihe»), начинающийся *Leuciscus* — подобными ископаемыми формами и приведший к современному *Tinca* (Obrhelová, 1970). Из этих данных делается вывод, что *T. tinca* представляет собой последнего сохранившегося до настоящего времени представителя отдельной трибы (подсемейства) семейства Cyprinidae, которая претерпела длинную эволюцию в Центральной Европе и, возможно, также в Сибири (Bânarescu, 1973).

Тот факт, что *T. tinca* скрещивается с представителями подсемейства Cyprinini и не скрещивается с некоторыми из группы Leuciscina, говорит, по мнению Николюкина (1972) (автор ссылается также на неподтвердившиеся данные о тетраплоидии линия), в пользу включения рода *Tinca* в группу Cyprinini. *T. tinca* относят к подсемейству Cyprininae также на основании частой встречаемости у него четырех неразветвленных лучей в дорсальном плавнике (Gosline, 1978) и по данным изучения некоторых остеологических признаков (Sogescu, 1970). Однако описание, даваемое в последней работе, приводится сразу для трех родов — *Cyprinus*, *Carassius* и *Tinca*; оно весьма краткое, обобщенное и не отражает особенностей строения черепа каждого из этих родов. Изучение с помощью биохимического метода обнаружило большое сходство *T. tinca* и видов рода *Carassius* и отличие этих родов по двум важным биохимическим признакам от группы родов подсемейства Leuciscinae *Alburnus*, *Phoxinus*, *Rutilus* (Dumitrescu, Bânarescu, 1979). *T. tinca* относят также к группе Barbini (Лукаш, 1956), подтверждая высказывание Ригана (Regan, 1911) о большей близости рода *Tinca* к роду *Barbus*, чем к роду *Leuciscus*.

Как видно из приведенного краткого обзора, мнения авторов относительно систематического положения *T. tinca* разноречивы и не всегда достаточно аргументированы. Подробного, всестороннего исследования морфологии линия, в частности, особенностей скелета, в литературе нами найдено не было. Трудность решения рассматриваемого вопроса заключается в том, что надродовая классификация в семействе Cyprinidae

пока очень слабо разработана; не определен объем отдельных подсемейств, недостаточно изучена внутренняя морфология их представителей. Лишь в отношении безусых карповых (*Leuciscinae sensu lato*) следует отметить, что изучение их филогенетических отношений начато Хаусом (Howes, 1978, 1979, 1981 и др).

Материал и методика

Помимо 13 экз. *T. tinca* (l 124—335 мм), были окрашены (Якубовски, 1970), отпрепарированы и изучены скелеты представителей 53 видов и подвидов 25 родов карповых рыб:

- Abramis brama* (L.) (50 экз.; l 70—480 мм)
Abramis ballerus (L.) (8 экз.; l 87—238 мм)
Abramis sapa (Pall.) (8 экз.; l 137—210 мм)
Alburnoides bipunctatus bipunctatus (Bloch) (3 экз.; l 92—98 мм)
Alburnoides bipunctatus eichwaldi (Filippi) (3 экз.; l 79—85 мм)
Alburnoides bipunctatus fasciatus (Nordm.) (2 экз.; l 95, 96 мм)
Alburnoides bipunctatus rossicus Berg (2 экз.; l 62, 75 мм)
Alburnus alburnus (L.) (6 экз.; l 91—133 мм)
Aspius aspius aspius (L.) (1 экз.; l 93 мм)
Aspius aspius taeniatus (Eichwald) (7 экз.; l 93—430 мм)
Barbus brachycephalus Kessler (1 экз.; l 737 мм)
Barbus meridionalis petenyi Heckel (2 экз.; l 225—240 мм)
Barbus prespensis Karaman (1 экз.; l 165 мм)
Blücca bjoerkna (L.) (16 экз.; l 76—270 мм)
Capoetobrama kuschakewitschi (Kessler) (3 экз.; l 99—105 мм)
Carassius auratus gibelio (Bloch) (6 экз.; l 130—270 мм)
Carassius carassius (L.) (6 экз.; l 80—245 мм)
Chalcalburnus chalcoides (Güldenstädt) (1 экз.; l 108 мм)
Chondrostoma nasus (L.) (2 экз.; l 94—120 мм)
Chondrostoma toxostoma Vallot (1 экз.; l 136 мм)
Cyprinus carpio L. (5 экз.; l 147—560 мм)
Diptychus dybowskii Kessler (1 экз.; l 132 мм)
Hypophthalmichthys molitrix (Val.) (1 экз.; l 142 мм)
Leuciscus borysthenicus (Kessler) (1 экз.; l 98 мм)
Leuciscus cephalus (L.) (1 экз.; l 92 мм)
Leuciscus cephalus pyrenaicus Günther (1 экз.; l 115 мм)
Leuciscus danilewskii (Kessler) (2 экз.; l 119, 121 мм)
Leuciscus idus (L.) (5 экз.; l 188—418 мм)
Leuciscus leuciscus leuciscus (L.) (1 экз.; l 130 мм)
Leuciscus leuciscus baicalensis (Dyb.) (3 экз.; l 123—153 мм)
Leuciscus schmidti (Herz.) (1 экз.; l 154 мм)
Leuciscus waleckii (Dyb.) (3 экз.; l 139—213 мм)
Mylopharyngodon piceus (Richardson) (1 экз.; l 115 мм)
Parabramis pekinensis (Basilewsky) (1 экз.; l 105 мм)
Pelecus cultratus (L.) (1 экз.; l 92 мм)
Phoxinus lagowskii Dyb. (2 экз.; l 87, 89 мм)
Phoxinus percunurus mantschuricus Berg (2 экз.; l 96, 115 мм)
Pseudaspius leptcephalus (Pall.) (3 экз.; l 88—144 мм)
Rutilus frisii frisii (Nordm.) (1 экз.; l 154 мм)
Rutilus frisii kutum (Kamensky) (2 экз.; l 425, 545 мм)
Rutilus rubilio (Bonaparte) (2 экз.; l 92, 133 мм)
Rutilus rutilus aralensis Berg (1 экз.; l 190 мм)
Rutilus rutilus aralensis n. bucharensis Nikolsky (3 экз.; l 105—115 мм)
Rutilus rutilus caspicus (Jakowlew) (15 экз.; l 145—280 мм)
Rutilus rutilus heckeli (Nordm.) (5 экз.; l 119—150 мм)
Rutilus rutilus lacustris (Pall.) (11 экз.; l 57—240 мм)
Rutilus rutilus rutilus (L.) (10 экз.; l 90—290 мм)
Scardinius erythrophthalmus (L.) (9 экз.; l 110—285 мм)
Schizothorax intermedius McClelland (3 экз.; l 129—180 мм)
Squaliobarbus curriculus (Richardson) (1 экз.; l 117 мм)
Vimba vimba vimba (L.) (9 экз.; l 98—318 мм)
Vimba melanops (Heck.) (4 экз.; l 72—95 мм)
Xenocypris argentea Gunther (3 экз.; l 95—138 мм)

l — длина тела до конца чешуйного покрова. Названия костей даются по работе Харрингтона (Harrington, 1955), только за сошником оставлено название vomer.

Результаты и обсуждение

Каналы сейсмоденсорной системы. Надглазничный канал *canalis supraorbitalis*, начинается несколько впереди уровня переднего края ноздри, идет почти прямо и оканчивается, слегка загибаясь латерально, немного не достигая надвисочного канала (на уровне середины *parietale*). Число пор надглазничного канала 14—17 (у большинства экземпляров каналы правой и левой сторон различаются на 1—2 поры; это касается и всех остальных каналов). Канал проходит в тонких, более или менее длинных костных трубочках. Фрагментация выражена очень сильно: *nasale* состоит из 1—3 фрагментов, участок над *frontale* и *parietale* — из 5—11. Трубочки слабо окостеневают в своей верхней части. Отверстия для выхода канальцев широкие, удлиненные; часто между ними лишь тонкие костные перемычки, которые на некоторых участках (чаще всего на *nasale*) исчезают и трубочка становится незамкнутой сверху, превращаясь в желобок. Иногда костные трубочки срастаются с отдельными участками крыши черепа, чаще всего на *frontale* у антемедиального угла *fossa dilatatoris operculi* и на *parietale*, но это срастание всегда поверхностное, канал не погружается в соответствующую кость крыши черепа.

Подглазничный канал, *canalis infraorbitalis*, проходя в подглазничных костях, огибает глаз вдоль его нижнего и заднего края, поворачивая назад, проходит по поверхности *m. dilatator operculi*. Далее подглазничный канал переходит в височный, *canalis temporalis*, который идет по *ptericium* и, сливаясь с надвисочным каналом в *extrascapula* или *posttemporale*, продолжается уже в канал боковой линии. Суммарное число пор подглазничного и височного каналов от 27 до 31.

Предкрышечно-нижнечелюстной канал, *canalis praeoperculomandibularis*, проходит вдоль *dentale*, *articulare* и в *praeoperculum*. Его костные стенки не срастаются с подлежащими костями нижней челюсти и верхним концом *praeoperculum*. Канал заканчивается слепо, доходя до нижнего края *processus antedorsalis operculi*. Ни у одного из исследованных экземпляров не обнаружено соединения предкрышечно-нижнечелюстного канала с подглазничным: в отростке *operculum* и в *ptericium* нет соответствующих отверстий, и в коже не наблюдается имеющего лишь соединительнотканые стенки участка, соединяющего указанные два канала, как это было описано Третьяковым (1948). Число пор предкрышечно-нижнечелюстного канала 21—24.

Надвисочный канал, *canalis supratemporalis* проходит с обеих сторон через одну или две *extrascapulae* (которые представляют собой лишь костные стенки канала), переходит на *parietale* и *supraoccipitale*. Из всех изученных видов канал на *supraoccipitale* имеется только у *Phoxinus lagowskii*. Костные трубочки, одевающие канал, местами срастаются с подлежащими костями, но канал не погружается в тело кости. Отверстия широкие, удлиненные, разделенные лишь тонкими перемычками. Число пор 11—13. Центральная пора лежит у основания *crista supraoccipitalis*. У 2 экз. надвисочный канал прерывается в центральной части, правая и левая ветви оканчиваются самостоятельными порами, располагающимися близко друг от друга.

Особенность линия, заключающаяся в том, что костные трубки сейсмоденсорной системы обособлены от костей черепа, за исключением *ptericium* и большей части *praeoperculum*, и проходят в глубоком кожном слое, лишь местами прирастая к подлежащим костям, уже отмечалась ранее (Третьяков, 1944, 1946, 1948; Lekander, 1949). Это заставило Третьякова (1946) рассматривать линия как весьма специализированную форму, как представителя особой группы карповых. Обособление стенок каналов сейсмоденсорной системы от костей черепа можно проследить в ряду ископаемых форм, близких *T. tinca* (Obghelová, 1970). У *Varhostichthys brevis* (Agassiz) канал на *parietale* виден отчетливо,

всегда присутствует, у *Paleotinca egeriana* Obrhelova имеется не всегда, «unregelmässig», у *Tinca furcata* Agassiz отсутствует, т. е. уже не признает к parietale. Следует также подчеркнуть такие апоморфные признаки, как необычная редукция задних подглазничных костей и большое количество пор во всех каналах, за исключением восходящей ветви предкрышечно-нижнечелюстного канала.

Однако наиболее важным признаком является общий рисунок расположения каналов на голове. Значение его для систематики карповых подчеркивали многие авторы (Repo, 1969; Gosline, 1974; Hensel, 1976). Можно выделить два основных типа расположения каналов. Тип I (рис. 1, а) характерен для большинства Сургиниин и Барбини, тип II (рис. 1, б) — для большинства Леуцискиин (других подсемейств и групп, филогенетические связи которых пока неясны, касаться не будем). Различие между этими типами заключается в том, что в типе II отсутствует соединение надглазничного канала с височным. Исходя из типа II могут возникать производные типы расположения каналов, а именно путем редукции отдельных их участков. К одному из таких типов можно отнести расположение каналов на голове линя (рис. 1, в). Таким образом, ход каналов сейсмодативной системы сближает род *Tinca* с подсемейством Леуцискиин.

Нейрокраниум *T. tinca* сравнительно низкий и широкий, причем почти равной ширины в области крыльев ethmoidalia lateralia, между боковыми краями processus levatores arcus palatini sphenoticorum и между processus pteroticorum. Особенно уплощенная, низкая (около 10% длины черепа) и широкая этмоидально-сошниковая область, что не характерно ни для Леуцискиин, ни для Сургиниин. Сходная форма этой области черепа наблюдается лишь у некоторых видов рода *Barbus* (например, *B. brachycephalus*), рыло которых сильно уплощено дорсо-вентрально, чего не наблюдается у линя.

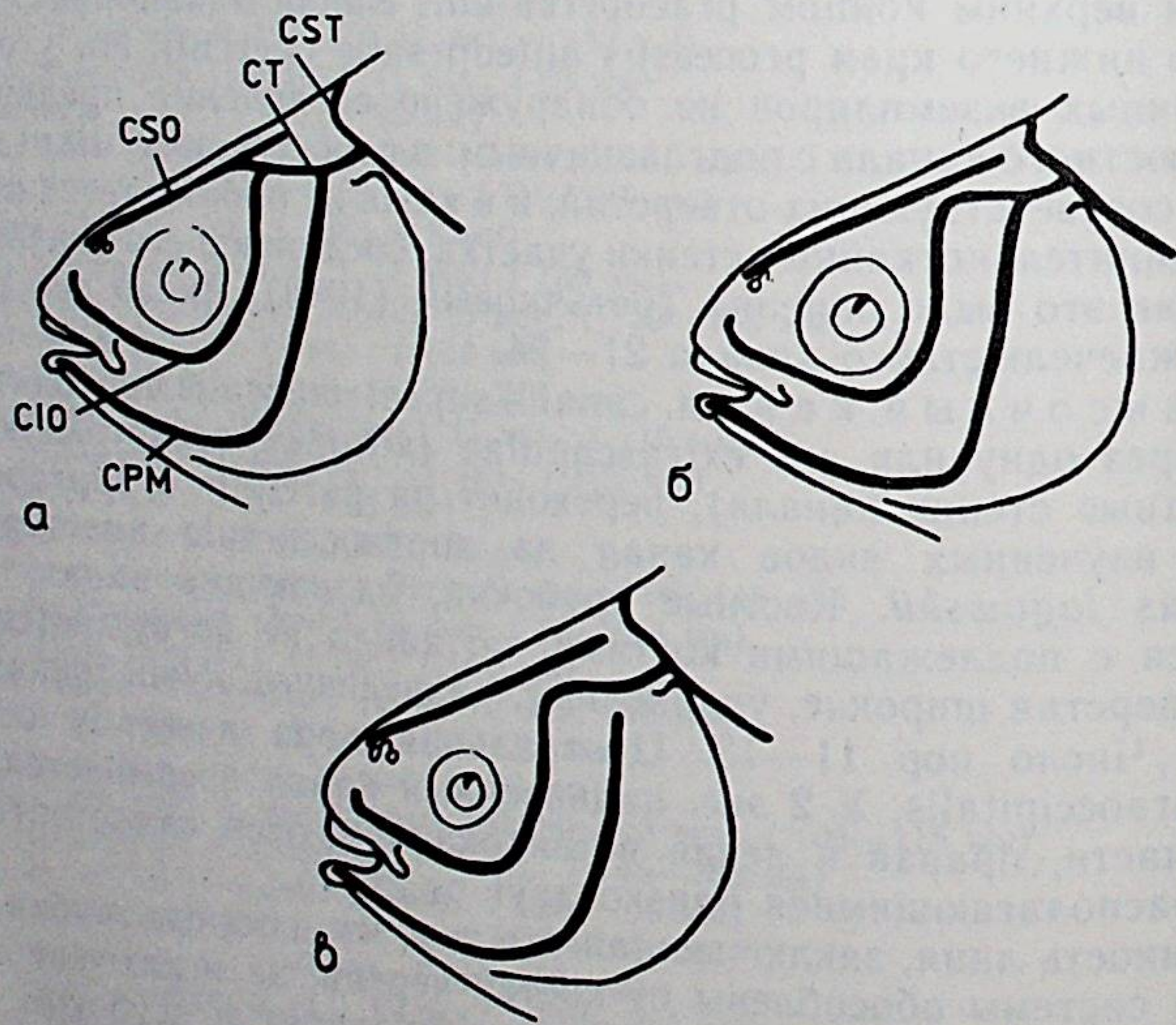


Рис. 1. Ход каналов сейсмодативной системы.
а — тип I, б — тип II, в — *T. tinca*.
CSO — canalis supraorbitalis; CIO — canalis infraorbitalis; CT — canalis temporalis;
CPM — canalis praeoperculo-mandibularis; CST — canalis supratemporalis.

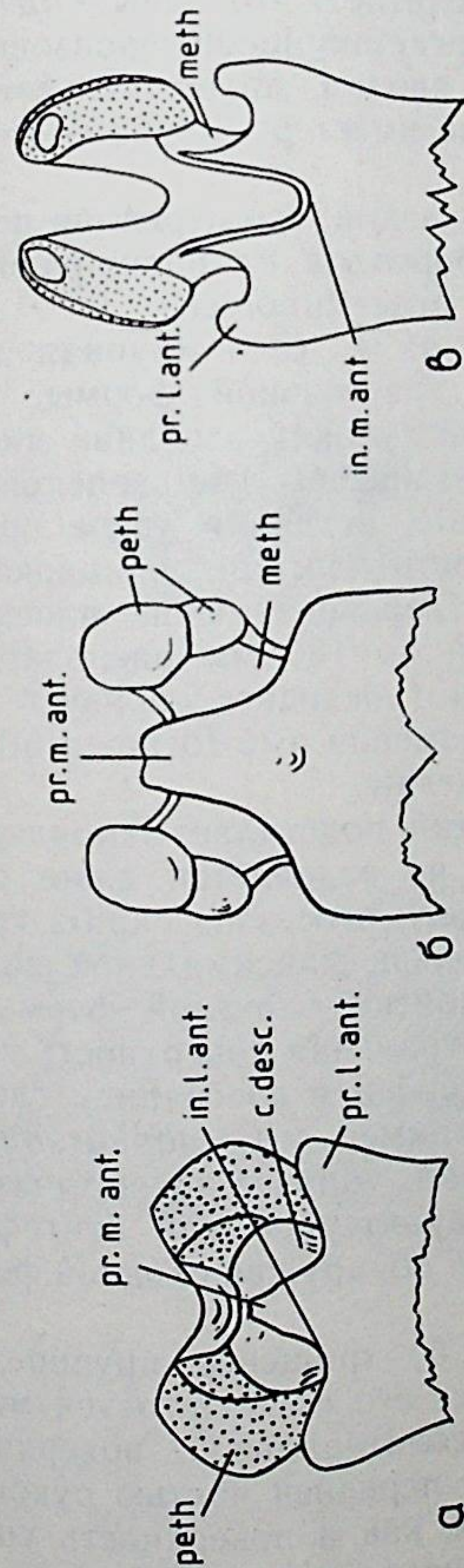


Рис. 2. Этмоидально-сошниковая область нейрокраниума, вид сверху.
а — *T. tinca*, б — *C. carpio*, в — *A. brama*.
c. desc. — condilum descendens mesethmoidei; in. l. ant. — incisura lateralis anterior supraethmoidei; in. m. ant. — incisura medialis anterior supraethmoidei; meth — mesethmoideum; peth — praethmoideum; pr. l. ant. — processus lateralis anterior supraethmoidei; pr. m. ant. — processus medialis anterior supraethmoidei; v — vomer.

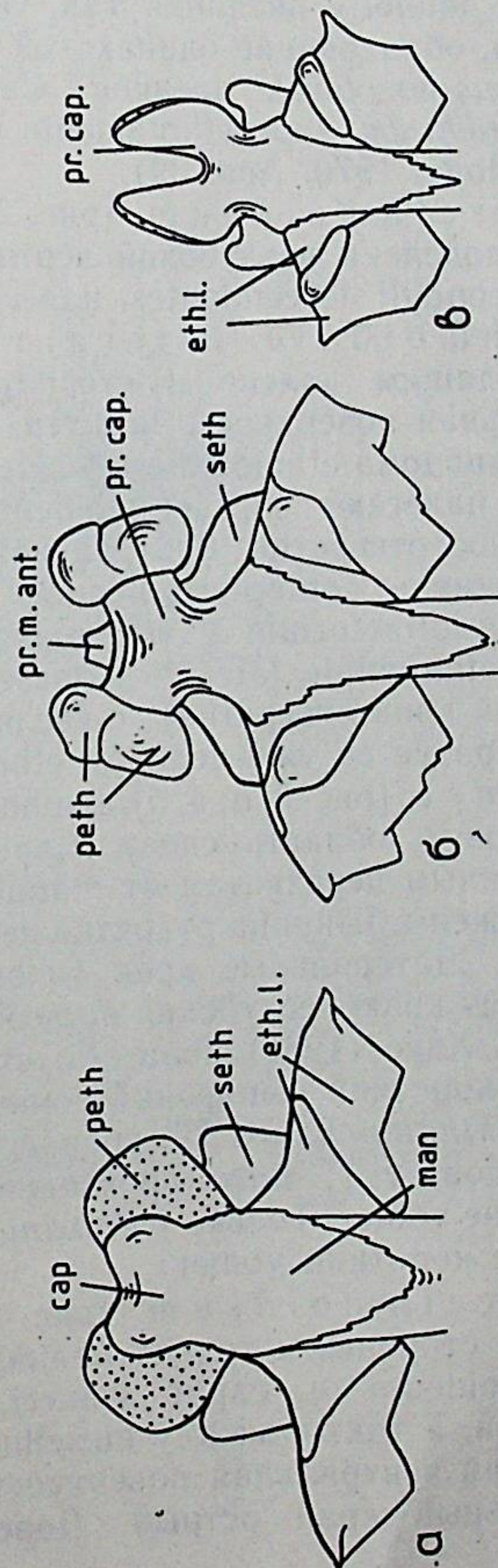


Рис. 3. Этмоидально-сошниковая область нейрокраниума, вид снизу.
а — *T. tinca*, б — *C. carpio*, в — *A. brama*, cap — caput vomeri; eth. l. — ethmoidale laterale; man — manubrium vomeri; peth — praethmoideum; pr. cap. — processus capitis vomeri; pr. m. ant. — processus medialis anterior supraethmoidei; seth — supraethmoideum.

Supraethmoideum (рис. 2, а) плоский, ширина его примерно в 1,5 раза больше максимальной длины. По переднему краю расположен центральный отросток (*processus medialis anterior*), ограниченный хорошо выраженными вырезками (*incisurae laterales anteriores*). Боковые углы (*processus laterales anteriores*) загибаются вниз. За исключением их вся остальная поверхность *supraethmoideum* расположена в одной плоскости с центральной частью *frontale*. Предполагают, что плезиоморфным состоянием является широкий и короткий *supraethmoideum* со слабо выраженным *pr. medialis anterior* (Howes, 1981). Исходя из этого состояния изменение формы *supraethmoideum* происходило в двух направлениях: удлинение *pr. medialis anterior*, что характерно для *Surgininae* (рис. 2, б), многих *Varbinae* и *Gobioninae*; у *T. tinca* по сравнению с плезиоморфным состоянием произошло лишь некоторое удлинение этого отростка; или образование в центральной части переднего края *supraethmoideum* более или менее глубокой вырезки, что характерно для *Leuciscinae* (рис. 2, в), включая *Xenocirrininae* и *Chondrostominae*, а также некоторых видов из *Schizothogacinae* (наши данные; Alexander, 1966; Howes, 1981). Пока нельзя ответить на вопрос, является ли форма *supraethmoideum* синапоморфным признаком для рода *Tinca* и родов подсемейств *Surgininae* и *Varbinae*. Развитие *pr. medialis anterior supraethmoidei* могло произойти независимо в этих группах в связи с приспособлением к донному питанию. Так, Обрхелова считает, что роды *Paleotinca* и *Tinca*, обладающие одинаковой формы *supraethmoideum* произошли от *Leuciscus*-подобных предков. Связующим звеном автор считает род *Varhostichthys*, *supraethmoideum* которого не имеет *pr. medialis anterior* (Obrhelová, 1970, Авв. 39).

Mesethmoideum (рис. 2, а; 4, а) низкий, его передняя поверхность поделена неглубокой вертикальной бороздой на расширяющиеся книзу *condyli descendentes*, налегающие на *praeethmoidei*.

Ethmoidale laterale (рис. 3, а; 4, б) — крупная кость, с отходящим далеко в сторону крылом треугольной формы. Постмедиальная поверхность вогнута, образуя неглубокий передний миодом. Выше миодома *ethmoidale laterale* граничит с крылом *orbitosphenoideum*, сверху налегают *supraethmoideum* и *frontale*, оставляя узкое орбито-назальное отверстие. Вентральная поверхность плоская, площадка для сочленения с *entopterigoideum* лежит в горизонтальной плоскости. *Foramen olfactorium* у экземпляров длиной до 180 мм располагается между *ethmoidale laterale* и *mesethmoideum* (последнее образует лишь передний край отверстия); с увеличением размеров рыб *foramen olfactorium* образуется уже целиком *ethmoidale laterale*.

Vomer (рис. 3, а; 4, б) длинный и широкий, подстилает этмоидально-сошниковую область снизу. *Carut vomeri* не отделяется даже слабо выраженным перехватом от *manubrium vomeri*, *processus capitis vomeri* не выражены. Ширина рукоятки несколько больше максимальной ширины головки. Латеральные края головки и рукоятки округлой формы, по переднему краю неглубокая вырезка. Вся вентральная поверхность *vomer* плоская. Хаус (1981) полагает, что плезиоморфным состоянием следует считать короткий и широкий *vomer*, как, например, у *Stenopharyngodon* и *Hypophthalmichthys*. По сравнению с формой *vomer* у представителей этих родов, у *T. tinca* произошло лишь характерное для бентофагов удлинение *vomer*. Только у *Phoxinus lagowskii* обнаружен сходной формы, но более короткий *vomer*.

Praeethmoideum (рис. 3, а; 4, а, б) хрящевое, крупное, выдается в стороны, и только медиальная часть его располагается между *mesethmoideum* и *carut vomeri*, на дорсолатеральной поверхности последней, а также между *mesethmoideum* и передней частью рукоятки. Свободная вентральная поверхность плоская, как и поверхность *vomer*. Латеральный край острый. Дорсальная поверхность слабовыпуклая.

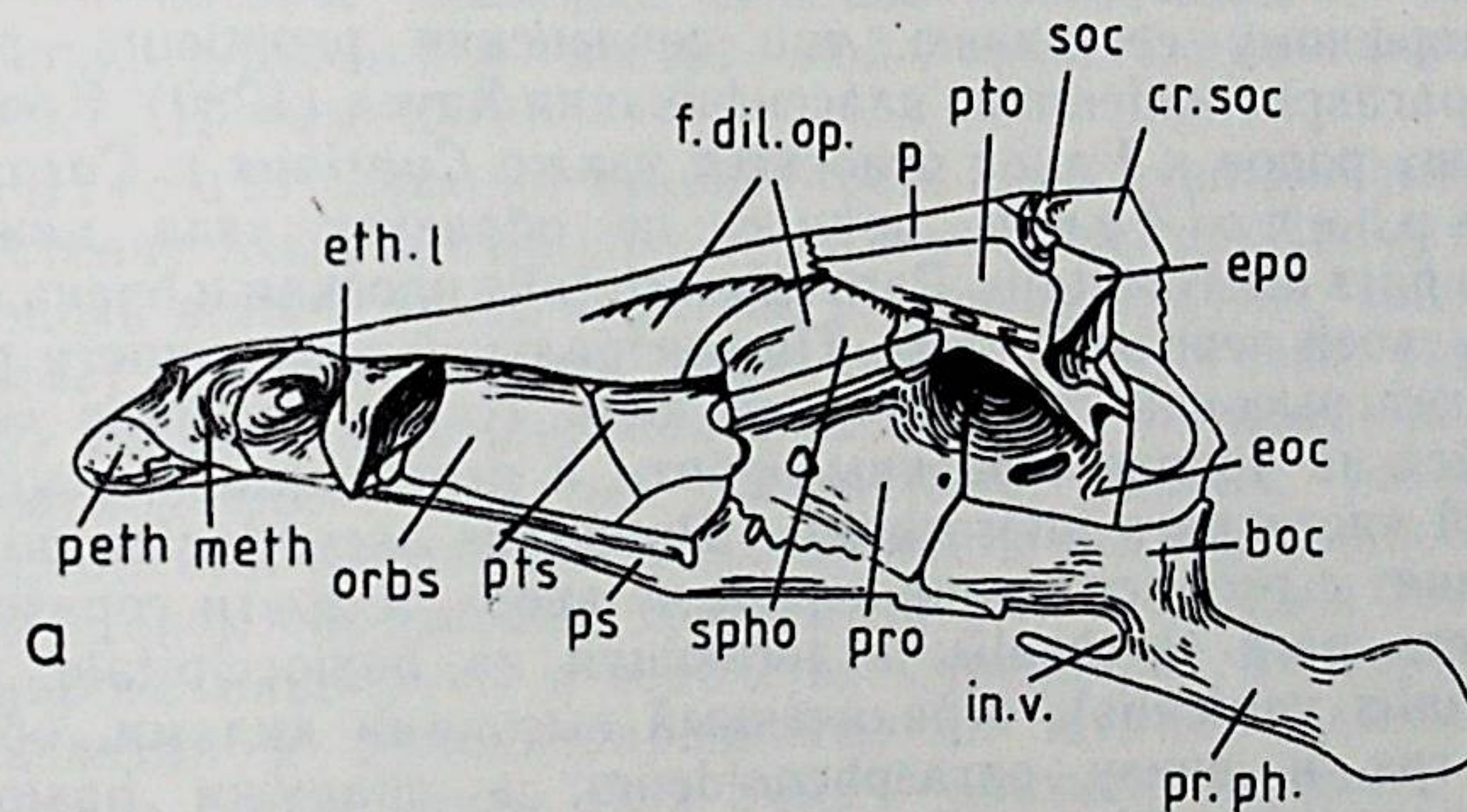
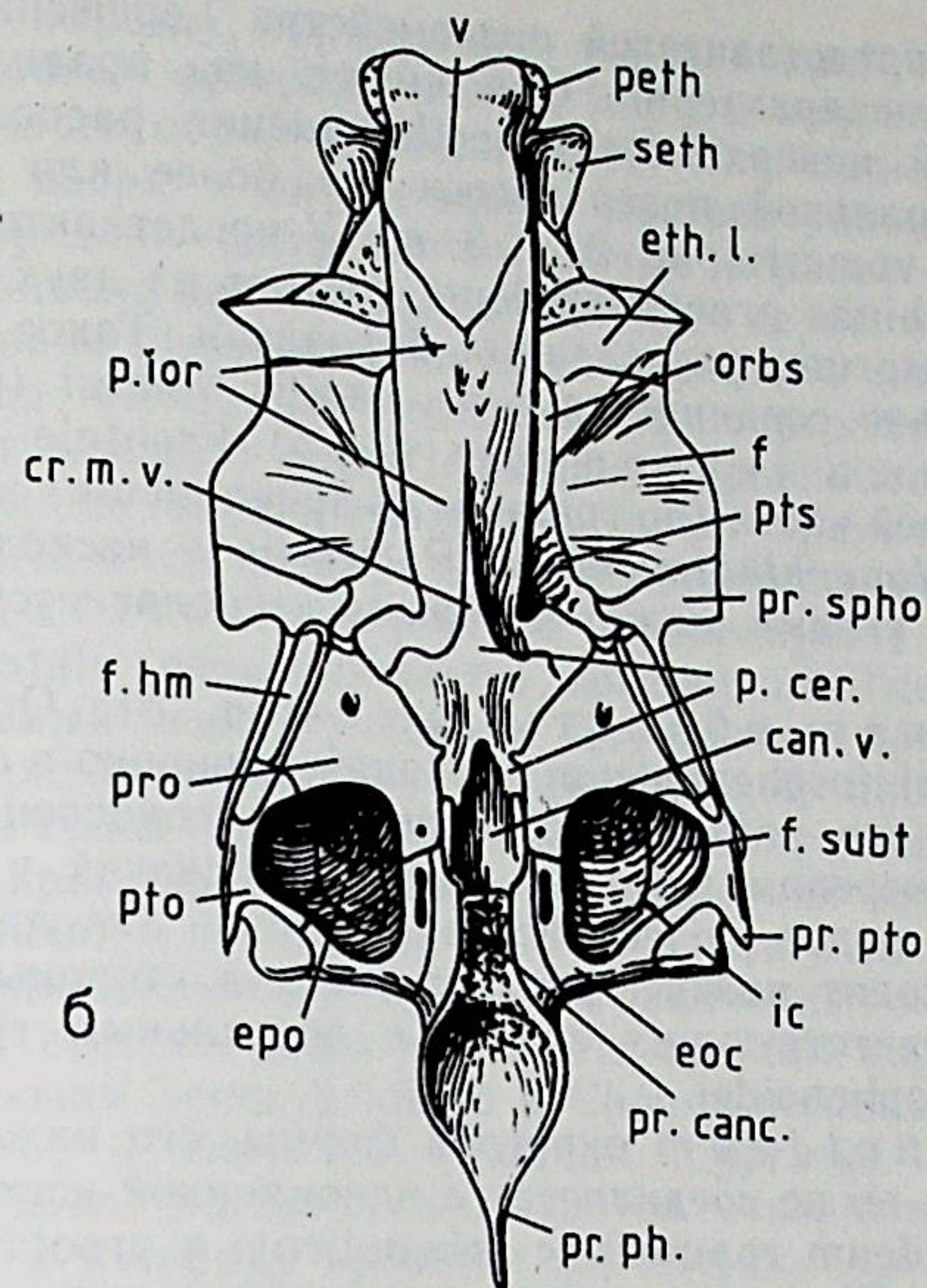


Рис. 4. Нейрокраниум *T. tinca*.

а — вид сбоку, б — вид снизу. *boc* — basioccipitale; *can. v.* — canalis ventralis; *cr. m. v.* — crista medialis ventralis parasphenoidei; *cr. soc* — crista supraoccipitalis; *eoc* — exoccipitale; *epo* — epioticum; *eth. l.* — ethmoidale laterale; *f* — frontale; *f. dil. op.* — fossa dilatatoris operculi; *f. hm* — hyomandibularis; *f. subt.* — fossa subtemporalis; *ic* — intercalare; *in. v.* — incisura ventralis basioccipitalis; *meth* — mesethmoideum; *orbis* — orbitosphenoideum; *p* — parietale; *p. cer.* — pars cerebralis parasphenoidei; *p. ior* — pars interorbitalis parasphenoidei; *peth* — parietale; *pr. canc.* — processus cancellatus basioccipitalis; *pr. ph.* — processus pharyngealis; *pr. pto* — processus pterotici; *pr. spho* — processus levatoris arcus palatini sphenotici; *pro* — prooticum; *ps* — parasphenoideum; *pto* — pteroticum; *pts* — pterosphenoideum; *seth* — supraethmoideum; *soc* — supraoccipitale; *spho* — sphenoticum; *v* — vomer; *V* — incisura nervi trigemini; *VII* — foramen nervi facialis.

Для изученных представителей подсемейства Leuciscinae такая форма праеethmoideum нехарактерна. Они имеют, как правило, округлый по дорсолатеральной поверхности праеethmoideum, расположенный почти всей своей вентральной поверхностью на более или менее развитом processus carpitis vomeri (рис. 2, в; 3, в). У представителей подсемейств Cyprininae и Varbinae праеethmoideum состоит из двух частей, праеethmoidei 1 и 2 auctorum, разделенных бороздкой. Такое парное праеethmoideum медиально соединяется с рг. carpitis vomeri (рис. 2, б; 3, б).

Кости крыши черепа (рис. 4, а, б). Frontale — плоская, очень широкая в передней части (до границы со sphenoticum) кость, что наблюдается лишь у *Hypophthalmichthys*. Parietalia с несколько срезанными постмедиальными углами, между которыми располагается передняя часть supraoccipitale.

Орбитальная область (рис. 4, а, б). Orbitosphenoideum низкое. Крылья orbitosphenoideum расходятся широко в стороны. Septum interorbitale нет, что наблюдается лишь у высокоспециализированных видов с низким черепом в родах *Aspius* и близких к нему, а также некоторых видов родов подсемейства Varbinae. От линии соединения крыльев вниз отходят низкие, расходящиеся в стороны гребни, соединяющиеся с соответствующих сторон с дорсальным гребнем на pars interorbitalis parasphenoidei.

Pterosphenoideum округлой формы, его нижняя часть загибается медиально, но не соединяется с одноименной костью. По заднему краю pterosphenoideum граничит с sphenoticum и prooticum и в образовании fossa hyomandibularis участия почти не принимает — образует лишь небольшой участок ее передней стенки. Отсутствие соединения pterosphenoideum с parasphenoideum характеризует I, наиболее близкий к плезиоморфному состоянию, тип сочленения prooticum—pterosphenoideum—parasphenoideum по классификации Хауса (1980). Кроме *Tinca*, из изученных родов к I типу относятся также *Cyprinus* и *Carassius*.

Parasphenoideum прямое, не образует угла между pars cerebralis и pars interorbitalis. Pars interorbitalis плоская и очень широкая, особенно в своей передней части. По вентральной поверхности parasphenoideum идет высокий пластинчатый киль (crista medialis ventralis), кончающийся на уровне середины орбиты и переходящий в углубление на передней части pars interorbitalis. Processus ascendentes по заднему краю граничат с prootici и направлены не вверх, а почти горизонтально. Задняя часть pars cerebralis, налегающая на basioccipitale, образует желоб (canalis ventralis), ограниченный высокими киями, образованными изнутри и внизу parasphenoideum, а снаружи basioccipitale. По форме parasphenoideum лишь отличается от всех изученных видов подсемейства Leuciscinae. У последних pars interorbitalis расширена и уплощена лишь в передней части, в задней части узкая, треугольная в сечении; рг. ascendentes, даже в случае сильно уплощенного черепа, как, например, у *Aspius*, направлены более вверх, чем в стороны; если имеется высокая crista medialis ventralis (роды *Abramis*, *Vimba*, *Hypophthalmichthys* и другие), то она не простирается далее области восходящих отростков. Исключение составляет только *Stenopharyngodon idella* у которого, судя по описанию (Howes, 1981), pars interorbitalis parasphenoidei так же расширена на всем протяжении, как и у линя. Parasphenoideum изученных представителей подсемейств Cyprininae и Varbinae отличается от уплощенного и широкого parasphenoideum линя. Общим для родов *Tinca*, *Carassius*, *Abramis* и *Xenocypris* является наличие глубокого, ограниченного киями желоба, образованного parasphenoideum и basioccipitale.

Слуховая область (рис. 4, а, б). Prooticum — крупная кость, передняя часть которой прободена большим отверстием для выхода лицевого нерва (foramen nervi facialis). В своей нижней части prooticum разделяется надвое: lamina externa направлена вниз, граничит с parasphe-

poideum и имеет вырезку, образующую верхний край очень маленького отверстия для сонной артерии; lamina interna направлена медиально, в задней своей части образует крышу заднего миодома, затем направляется вперед и вверх и соединяется с поствентральным краем pterosphenoideum. Передняя часть lamina interna образует, таким образом, нижнюю стенку канала для выхода тройничного нерва, внутренняя стенка которого образована pterosphenoideum, а верхняя и наружная — prooticum выше lamina interna. По переднему краю prooticum в этом месте имеется вырезка (incisura nervi trigemini). Sphenoticum располагается над prooticum и по постлатеральному краю граничит с pteroticum. Processus levatoris arcus palatini отходит горизонтально в сторону.

Fossa dilatatoris operculi образуется дорсальными поверхностями frontale (передняя часть), sphenoticum (центральная часть) и pteroticum (самый задний участок). Дорсальные поверхности frontale и sphenoticum располагаются в горизонтальной плоскости, почти не отклоняясь вниз. Fossa dilatatoris operculi мелкая, но широкая. По постеромедиальному краю над ней нависает невысокий киль, образованный frontale, sphenoticum и pteroticum. Такая же, как у линя, расположенная в основном на sphenoticum и frontale и ограниченная медиально каналом сейсмо сенсорной системы fossa dilatatoris operculi характерна для всех Leuciscinae, включая Xenocyprininae и Chondrostominae. У родов подсемейств Cyprininae и Varbinae (*Esomus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Catla*, *Varicorhinus*, *Labeo*, *Barbus*) наблюдается совершенно иное строение участка черепа, к которому крепится m. dilatator operculi: sphenoticum располагается под frontale и контактирует с ним не по всему переднему краю, а лишь латерально, и между этими двумя костями образуется отверстие, в которое проходит большая часть волокон m. dilatator operculi, прикрепляющаяся с вентральной стороны frontale (наши данные; Gosline, 1978; Howes, 1978).

Pteroticum образует заднюю треть fossa hyomandibularis и латеральную стенку fossa subtemporalis; по постероventральному краю несет направленный вниз и назад короткий processus pterotici, конец которого не достигает уровня заднего края exoccipitale. Fossa subtemporalis (рис. 4, б) сравнительно широкая и неглубокая; ее передний угол образован постмедиальной частью sphenoticum, задний, расположенный выше — epioticum. Вверху центральные части как медиальной, так и латеральной стенок образованы хрящом. Форма и глубина fossa subtemporalis широко варьируют в семействе Cyprinidae, что связано со степенью развития и функционированием m. levator posterior. Участие sphenoticum в образовании этой ямки — признак, который, по мнению Хауса (1981) является синапоморфным для родов *Squaliobarbus*, *Mylopharyngodon* и *Stenopharyngodon*, а также *Cyprinus* и некоторых видов рода *Barbus*. Однако количество родов, обладающих этим признаком, больше. Передний угол fossa subtemporalis образован sphenoticum также у видов родов *Rutilus*, *Alburnoides*, *Aspius*, *Scardinius*, а из изученных видов рода *Leuciscus* только у *L. idus*. Возможно, участие sphenoticum обусловлено углублением или расширением вперед fossa subtemporalis.

Затылочная область (рис. 4, а, б). Supraoccipitale образует угол около 90°; вертикально и горизонтально расположенные части равны по длине. Crista supraoccipitalis невысокий и короткий, начинается по длине. Crista supraoccipitalis начинается от места перегиба. Его дорсальный край не поднимается выше уровня крыши черепа.

Intercalage крупное, располагается между латеральным краем крыла exoccipitale и processus pterotici. Вентральный край exoccipitale располагается немного выше горизонтали. Крыло exoccipitale располагается в вертикальной плоскости и вентральная часть его отклоняется назад, образуя таким образом вместе с intercalage и заостренной частью pteroticum сравнительно неширокий, слабо вогнутый горизонтальный

участок, от которого берет начало часть волокон *m. levator posterior*. Форма костей за *fossa subtemporalis* и расположение *intercalare* сходно у *T. tinca* и видов родов *Rutilus*, *Squaliobarbus* и *Mylopharyngodon*. У представителей двух последних родов, как и у *T. tinca*, задняя часть волокон *m. levator posterior* берет начало в основном от *intercalare*. Нужно отметить, что отхождение части волокон этого мускула за *fossa subtemporalis* наблюдается также у видов родов *Xenocypris*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Varicorhynchus*, *Barbus*, *Schizothorax* (наши данные; Еремеева, 1950; Eastman, 1971), что, видимо, связано с функционированием зубного аппарата этих по преимуществу бентоядных рыб.

Basioccipitale с вентральной стороны имеет желоб, описанный в связи с рассмотрением *parasphenoideum*. *Processus pharyngealis* мощный, с высоким, округлым по дорсальному краю килем. Жевательная площадка широкая, овальной формы с засотренным задним концом и передним решетчатым отростком, *processus cancellatus*, достигающим уровня заднего края *parasphenoideum*. От тела *basioccipitale* решетчатый отросток отделяется глубокой вырезкой, *incisura ventralis basioccipitalis*. Жерновок располагается только на жевательной площадке, не налегая на решетчатый отросток. Такой отросток имеется среди изученных видов только у линя и функциональное значение его неясно. Форма жевательной площадки линя такая же, как и у видов рода *Rutilus*, но у линя она отнесена назад: передний край жерновка располагается на уровне заднего края *exoccipitale*, а у видов рода *Rutilus* — на уровне отверстия для IX нерва.

Подглазничные кости. *Suborbitale 1* удлиненное, ладьевидное; сейсмический канал идет вдоль переднего и вентрального краев и, не достигая заднего края, переходит на *suborbitale 2*, прилегающее с вентральной стороны. *Suborbitale 2* имеет хорошо выраженную пластину — «*lamellar part*», «*composant membrano*» *auctorum*. *Suborbitale 3* удлиненное, сужающееся к заднему концу. Три передние *suborbitalia* у всех экземпляров сходны по форме и редко фрагментированы. Следующие за ними кости сильно редуцированы, исчезает их «*lamellar part*» и остается лишь костная трубочка, одевающая канал — «*latero-sensory component*», «*composant dermo*» *auctorum*; отверстия для выхода канальцев широкие, часто сливаются и кости имеют вид желобка. Точное число *suborbitalia* определить нельзя, поскольку следующие за *suborbitale 3* кости фрагментированы, и число фрагментов колеблется от 3 до 7 у разных экземпляров. Редукция и фрагментация подглазничных костей, в особенности *suborbitale 4* и *5* встречается достаточно часто в подсемействах *Leuciscinae* и *Cultrinae*: у представителей родов *Mylopharyngodon*, *Alburnoides*, *Capoetobrama*, *Abramis*, *Pelecus*, *Parabramis*, *Oreoleuciscus* и др. (наши данные; Howes, 1978). У изученных представителей подсемейств *Varbinae* и *Cyprininae* *suborbitalia* крупные; особенно отличаются в этом отношении представители родов *Carassius* и *Cyprinus*, имеющие широкие, прочные, орнаментированные *suborbitalia*.

Небно-квадратная дуга (рис. 5). *Hyomandibulare* широкое и длинное, с крупными и параллельными передним и задним краями. Антедорсальный конец закруглен, постдорсальный вытянут в заостренный отросток. Хорошо выражена *crista transversa*, высокая *crista praeopercularis*. *Metapterigoideum* округлой формы, вдоль его антедорсального края проходит *crista laminaris externa*. *Entopteroideum* сравнительно короткое и высокое, с глубокой ямкой для сочленения с *palatinum* по переднему краю и с расположенной над ней в горизонтальной плоскости площадкой для сочленения с *ethmoidale laterale*; вдоль переднего и вентрального краев идет *crista externa*. *Ectopteroideum* крупное, располагается почти вертикально. *Symplecticum* длинное, узкое. *Quadratum* треугольной формы с коротким *processus posterior*. Угол, образуемый передним и поствентральными краями, около 90°. В целом комплекс из этих пяти костей короткий и высокий, его длина примерно равна высоте. *Palatinum*

удлиненное. На переднем конце медиально располагается ямка для сочленения с *praethmoideum*, ограниченная снизу плоским горизонтальным отростком, а сверху восходящим отростком, *processus ascendens palatini*, соединенным с помощью *ligamentum palato-ethmoidalis* с латеральным краем *pr. medialis anterior supraethmoidis*. Вперед выдается короткий *processus anterior*, к которому крепится *ligamentum palato-maxillaris*, а медиально у основания этого отростка крепится связка, идущая к *kinethmoideum*. На черепе *palatinum* располагается почти горизонтально.

Для *Cyprinidae* характерно сравнительное однообразие в строении небно-квадратной дуги (Howes, 1981), за исключением высокоспециализированных в отношении питания форм. В целом взаиморасположение и форма костей небно-квадратной дуги черепа линя обычны для карповых с более или менее слабо выраженной специализацией в питании.

Челюстной аппарат. Рот линя конечный, небольшой, обращенный вверх, слабо выдвигной. При максимально открытом рте и выдвинутых *praemaxillaria* длина хоботка относится к высоте ротового отверстия как 1 : 6) у форм с сильно выдвигным ртом — например, *A. brama* — это отношение достигает 1 : 2). *Praemaxillare* (рис. 6, б) узкое, L-образное, с треугольной формы высоким *processus ascendens anterior*. *Maxillare* (рис. 6, а) невысокое, с крупным, имеющим широкое основание *processus ascendens dorsalis*, расположенным на середине дорсального края кости.

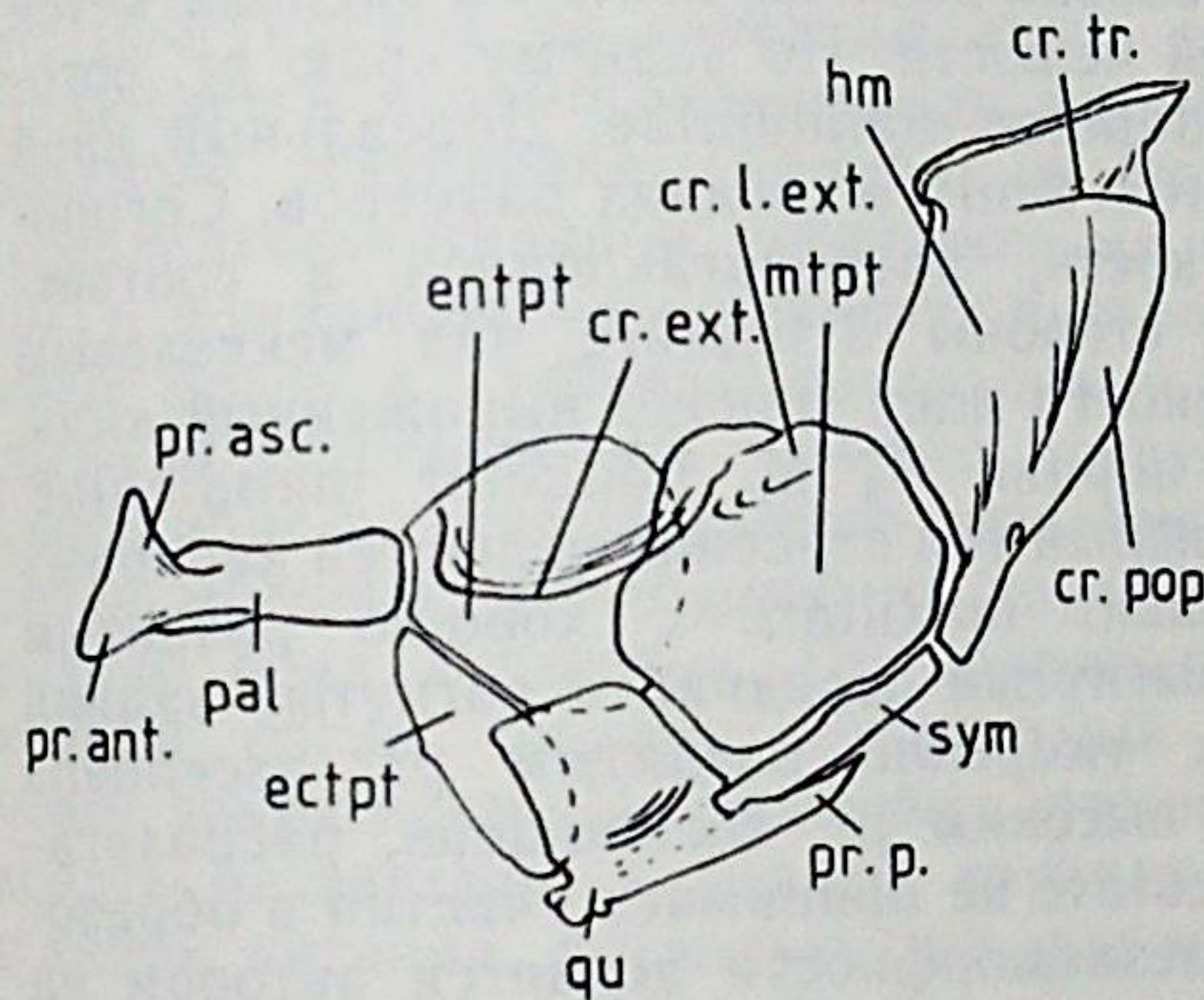


Рис. 5. Небно-квадратная дуга *T. tinca*.

ectpt — ectopteroideum; *entpt* — entopteroideum; *hm* — hyomandibulare; *cr. ext.* — crista externa entopteroidei; *cr. l. ext.* — crista laminaris externa metapterigoidei; *cr. pop* — crista praeopercularis hyomandibularis; *cr. tr.* — crista transversa hyomandibularis; *mtpt* — metapterigoideum; *pal* — palatinum; *pr. p.* — processus posterior quadrati; *qu* — quadratum; *sym* — symplecticum; *pr. asc.* — processus ascendens palatini; *pr. ant.* — processus anterior palatini.

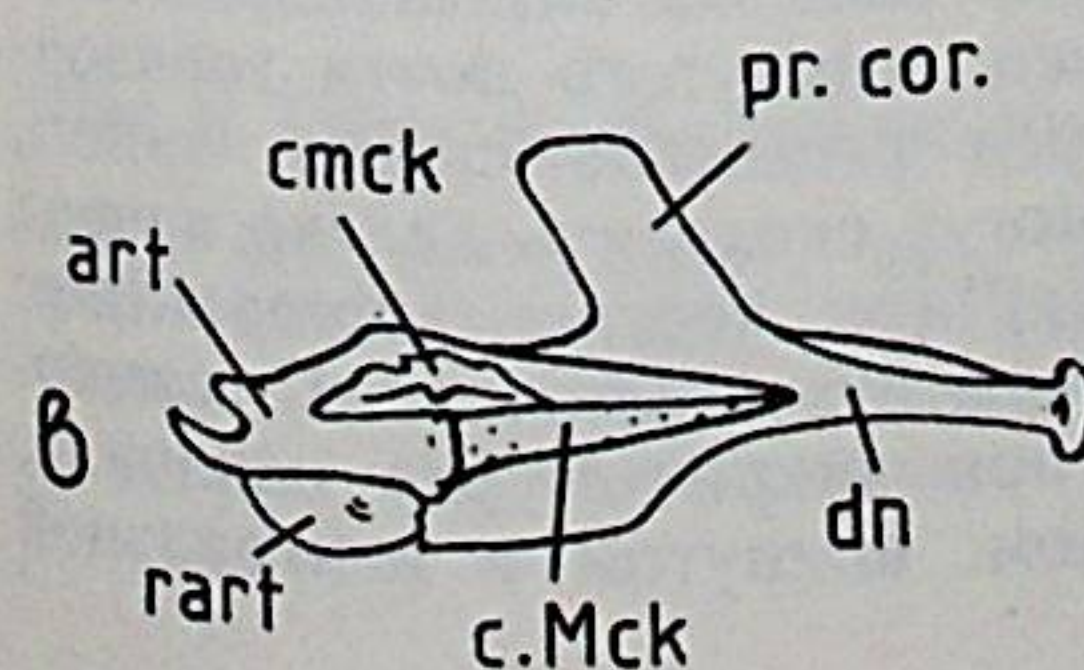
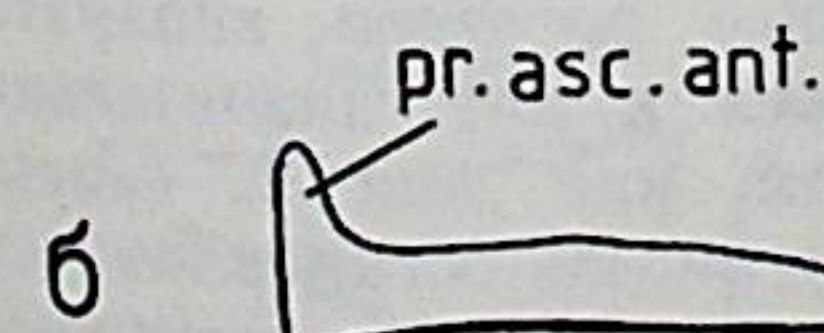
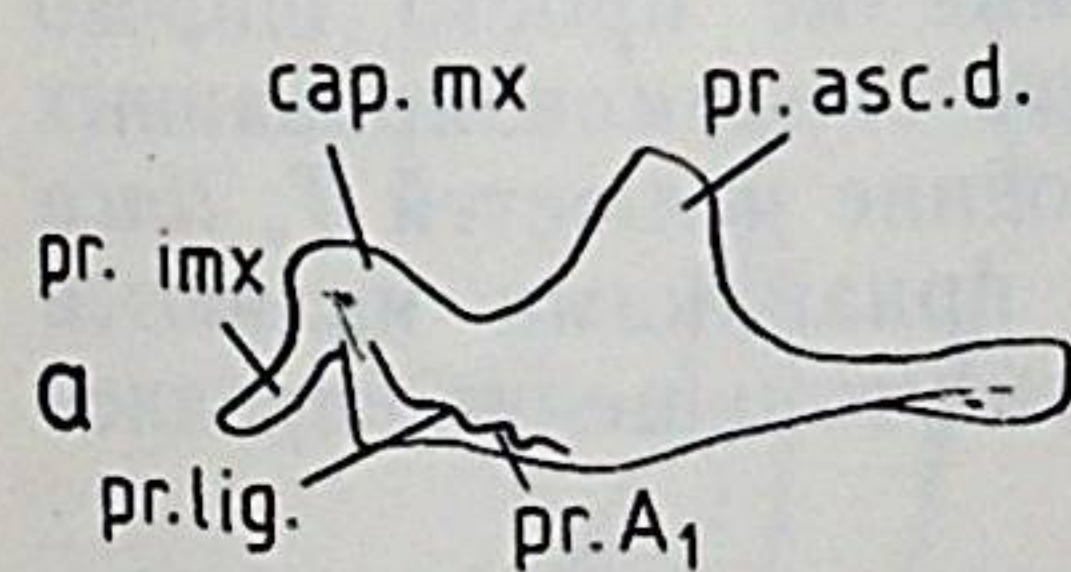


Рис. 6. Кости челюстей *T. tinca*.

а — maxillare, б — praemaxillare, в — кости нижней челюсти.

art — articulare; *c. Mck.* — cartilago Meckeli; *cap. mx* — caput maxillaris; *cmck* — os coronomeckeli; *dn* — dentale; *pr. A₁* — processus ligamenti adductoris mandibulae; *pr. asc. ant.* — processus ascendens anterior praemaxillaris; *pr. asc. d.* — processus ascendens dorsalis maxillaris; *pr. cor.* — processus coronoideus dentalis; *pr. imx* — processus intermaxillaris maxillaris; *pr. lig.* — processus ligamenti palato-maxillaris; *rart.* — retroarticulare.

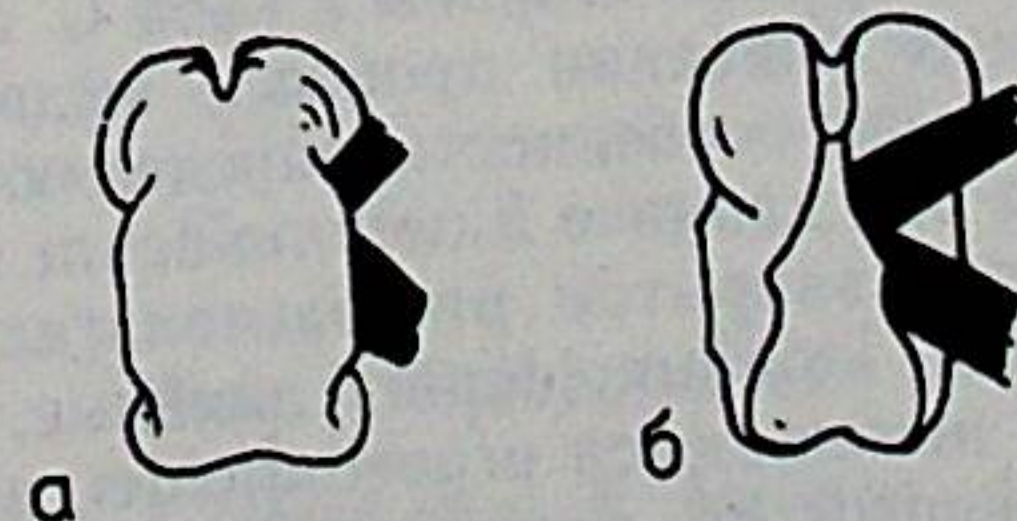


Рис. 7. Kinethmoideum *T. tinca*.

а — вид спереди, б — вид сзади.

Carpi maxillaris имеет на дорсальной поверхности расширенную спереди площадку для сочленения с субмаксиллярным хрящом, а через него с *praeethmoideum*. *Processus intermaxillaris* отходит не с медиальной стороны, а почти от переднего края головки, длинный, направлен вперед и вниз. Вдоль антевентрального и вентрального краев идет невысокий гребень, поделенный вырезкой на два отростка. К переднему крепится связка от *palatinum* (*processus ligamenti palato-maxillaris*), ко второму — сухожилие порции *A₁ m. adductor mandibulae* (*processus ligamenti adductoris mandibulae*). *Kinethmoideum* располагается при закрытом рте почти вертикально, слегка наклонно назад в описанной выше небольшой выемке, образованной *vomere* и *mesethmoideum*, прилегая дорсальным концом к краю *pr. medialis anterior supraethmoidei*. *Kinethmoideum* короткое, широкое (рис. 7, а, б). Такая форма этой кости является апоморфным признаком; плезиоморфным для карповых предполагают палочковидный *kinethmoideum* (Howes, 1981). Связки к *palatinum* и *maxillare* (к основанию *pr. intermaxillaris*) отходят от центральной части с латеральных сторон медиального гребня. Связка, соединяющая *kinethmoideum* с черепом, сравнительно короткая, около $\frac{1}{2}$ длины *kinethmoideum*. Субмаксиллярный хрящ располагается между *carpi maxillaris* с одной стороны и *praeethmoideum* и *palatinum* — с другой.

Нижняя челюсть (рис. 6, в) сочленяется с *quadratum* на уровне заднего края ноздри. *Dentale* узкое в передней части, удлиненное. Высокий *processus coronoideus* образован целиком *dentale* и располагается в центре дорсального края нижней челюсти. По заднему краю *pr. coronoideus* крепится порция *A₂ m. adductor mandibulae*. Дорсальный край *articulare* треугольной формы. *Retroarticulare* средних размеров. *Coronotemporalis* — высокая, удлиненная кость, располагающаяся в соответствующей выемке с медиальной стороны *articulare* над меккелевым хрящом. По ее медиальной поверхности идет хорошо выраженный киль, к которому крепится сухожилие порции *A₃ m. adductor mandibulae*. Хаус (1982) считает, что плезиоморфный тип строения челюстей карповых характеризуют следующие признаки: *maxillare* с хорошо развитым *pr. ascendens dorsalis*, имеющим выгнутый передний и вогнутый задний края; *L*-образное *praeethmoideum* с умеренно развитым *pr. ascendens anterior*; *dentale* с вертикальным, высоким *pr. coronoideus*, располагающимся у заднего края кости; *articulare* не принимает участия в образовании *pr. coronoideus*. Вывод о плезиоморфности делается автором на основании широкого распространения такого типа строения челюстей среди карповых. Хотя использование этого критерия не всегда дает соответствующий действительности результат (Sawada, 1982), автор, по-видимому, прав, поскольку описанное строение не просто широко распространено, но распространено среди наименее специализированных форм. В этом отношении можно сказать, что строение челюстей *T. tinca* близко к плезиоморфному типу; апоморфными признаками являются только расположение *pr. intermaxillaris maxillaris* и утоньшение передней части *dentale*.

В связи с этим интересно отметить, что строение не только челюстей, но и других описанных выше структур, определяющих тип функционирования ротового аппарата линия (по преимуществу бентофага, способного глубоко зарываться в ил), значительно отличается от строения этих структур у таких бентоядных форм, как лещ *A. brama* (*Leuciscinae*) с одной стороны и карп *C. carpio* (*Syrpininae*) — с другой. Не останавливаясь на подробном описании процесса выдвижения *praeethmoideum*, отметим лишь некоторые морфологические особенности, определяющие образование длинного всасывающего хоботка. У *A. brama* это длинное *kinethmoideum* и его связки; глубокая вырезка *supraethmoideum*, в которой при закрытом рте располагается дорсальный конец откинутого почти горизонтально назад *kinethmoideum*; длинные, направленные вперед *processus capituli vomeri*, на которых помещаются *praeethmoidei*, по которым *palatini* могут скользить далеко вперед и вниз; длинный *pr. ascendens praeethmoidei*; высокое *maxillare*; костное *submaxillare*. Порция *A₁ m. adductor mandibulae* крепится к *maxillare* одним сухожилием. У *C. carpio*: *kinethmoideum* и его связки длинные, оно располагается при закрытом рте наклонно, почти горизонтально, дорсальным концом назад на длинном, выгнутом в центральной

части и направленном несколько вниз *pr. medialis anterior supraethmoidei*; выдающийся вперед *praeethmoideum* I; бочковидное крупное *submaxillare*; направленный вниз (при закрытом рте) отросток на заднем конце *maxillare*. *A₁ m. adductor mandibulae* разделено на две части: *A_{1a}* крепится к особому отростку у нижнего края *maxillare* и проходит дорсально; более вентральная часть, *A_{1b}*, перекрещивает сухожилие *A_{1a}* и проходит к отдельному отростку, расположенному выше. *A_{1b}* позволяет опускать *praeethmoideum* при полуоткрытом рте, что необходимо карпу и карасям для ощупывания дна усами или зарывания в грунт, когда *praeethmoideum* действуют как лопата (Еремеева, 1948). Разделение *A_{1a}* и *A_{1b}* наблюдается также у *Puntioptiles* и близких родов, обладающих нижним ртом, и у некоторых представителей рода *Barbus* (Еремеева, 1950; Howes, 1982).

У линя же рот слабо выдвижной, и мы не обнаруживаем у него морфологических особенностей, характерных для бентофагов с сильно выдвижным ртом из подсемейства *Leuciscinae* с одной стороны, и из *Syrpininae* — с другой. *Kinethmoideum* и его связки короткие; располагается *kinethmoideum* при закрытом рте почти вертикально; *pr. medialis anterior* короткий; субмаксиллярный хрящ уплощен. *Palatinum* может двигаться только вперед по *praeethmoideum*, а *maxillare* вперед и вниз по дорсальной поверхности передней части *praeethmoideum*. *A₁* не разделено и крепится одним сухожилием. Таким образом, рот в основном схватывающий, верхняя челюсть не может опускаться при полуоткрытом рте, и зарывание в грунт, по-видимому, происходит за счет движений головы в целом.

Что касается других признаков висцерального черепа — формы и расположения костей жаберной крышки (рис. 8), гиоидной дуги, жаберных дуг, то они либо сравнительно слабо варьируют в семействе *Syrpinidae*, либо значение их пока неясно. Наибольший интерес представляет форма *epibranchialia* — они дугообразно изогнуты и как бы огибают хорошо развитую соединительнотканную «подушку», расположенную на небе от *pr. pharyngealis* до середины *crista medialis ventralis parasphenoidei*. Наблюдается взаимосвязь между формой *epibranchialia*, глубиной вентрального углубления (желоба) и степенью развития небного органа (соединительнотканной «подушки» на небе, «palatal organ» (Eastman, 1971), функциональное значение которого пока неизвестно. У указанных выше родов с глубоким вентральным желобом хорошо развит небный орган и *epibranchialia* заметно закруглены (рис. 9). В подсемействе *Leuciscinae* s. l. наибольшего развития небный орган достигает у видов родов *Abramis*, *Xenocypris*; из изученных представителей *Syrpininae* — у видов рода *Carassius*. По сравнению с видами этих родов у линя небный орган тоньше, вентральный желоб мельче и *epibranchialia* менее закруглены. По-видимому, развитие небного органа могло происходить независимо в разных группах карповых и, возможно, связано с типом питания, поскольку все формы, обладающие хорошо развитым небным органом — бентофаги.

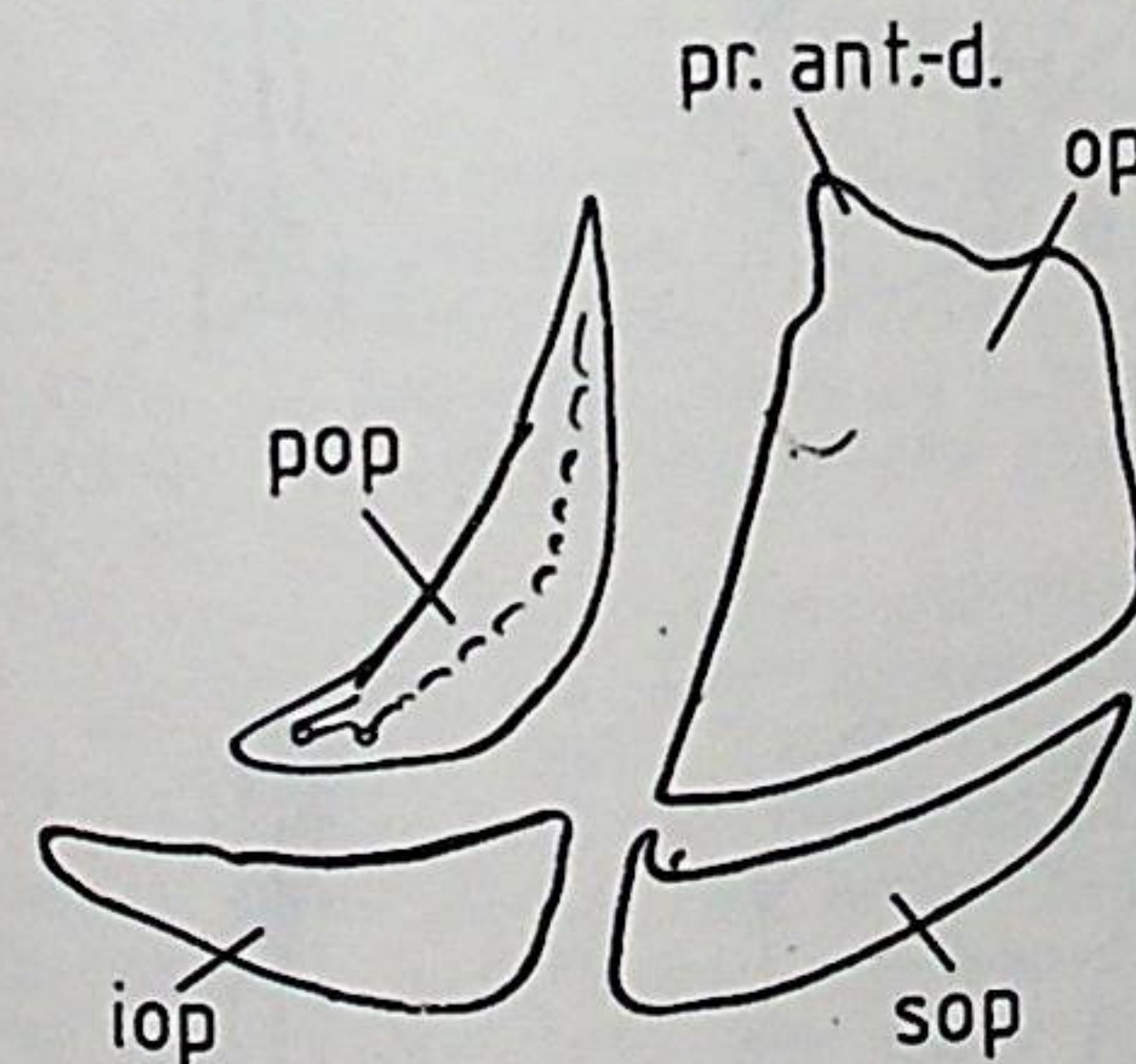


Рис. 8. Кости жаберной крышки *T. tinca*.
iop — interoperculum; op — operculum;
pop — praeoperculum; pr. ant.-d. — processus antedorsalis operculi; sop — suboperculum.

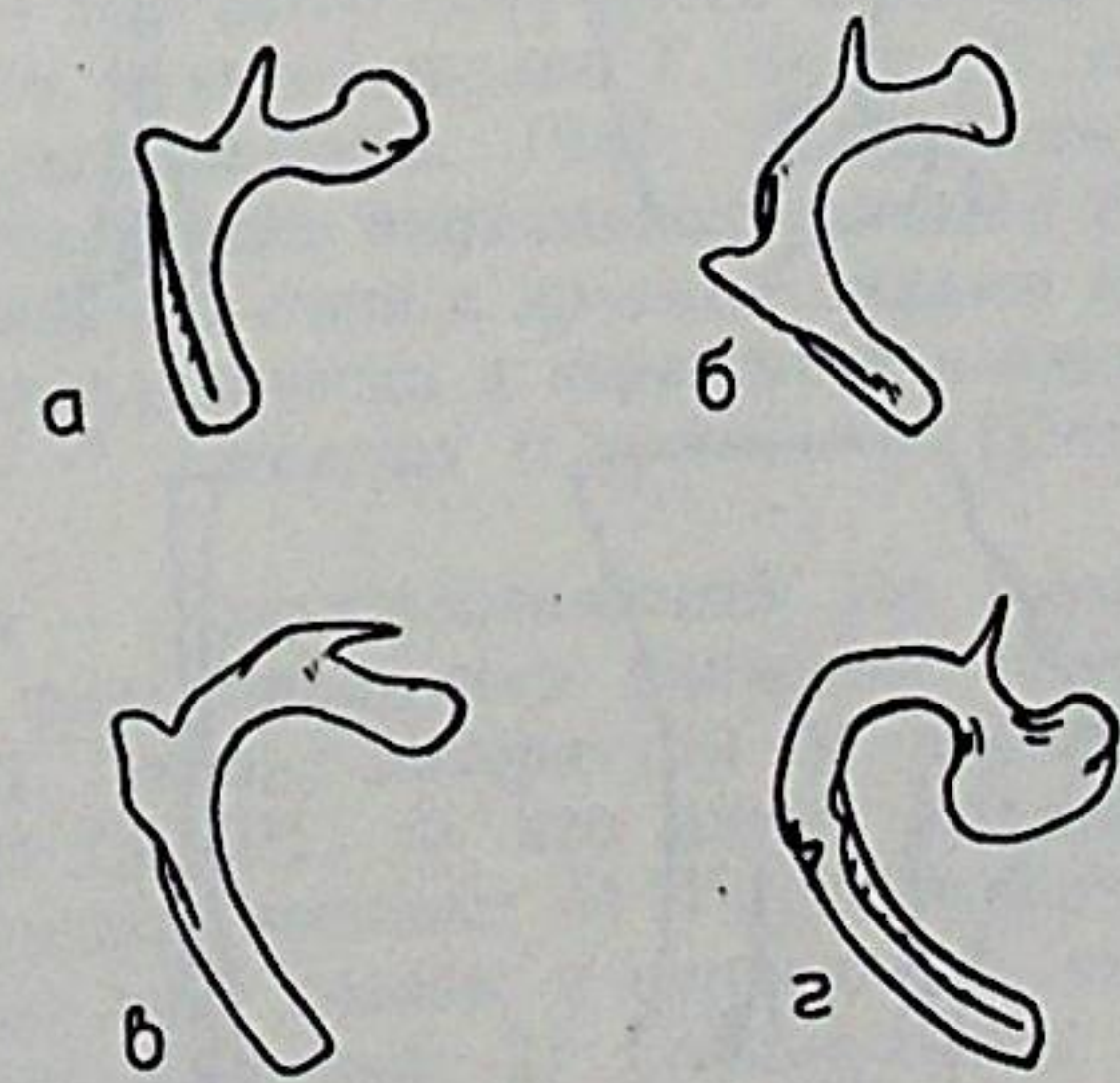


Рис. 9. Epibranchiale 4.

a — *T. tinca*, б — *A. ballerus*, в — *X. argentea*; z — *C. auratus gibelio*.

Веберов аппарат. Первый позвонок узкий, с гладкой передней поверхностью и направленными строго горизонтально заостренными средней длины парапофизами. Второй и третий позвонки срастаются без всяких следов слияния (даже у самых мелких изученных экземпляров). Парапофизы второго позвонка длинные, слегка расширенные на концах, направлены немного вверх и назад. *Ossa suspensoria* длинные, широкие, направлены строго вниз. Невральный комплекс (complex neuralis ауситогит) однолопастной, его дорсальный край в виде ломаной линии, с более или менее выраженной заостренной вершиной (рис. 10, а). *Tripus* удлинённый, узкий, его латеральный край прямой.

Форма отростков позвонков и костей, составляющих Веберов аппарат, варьирует в семействе Cyprinidae, и на настоящем этапе изучения нельзя говорить о значении тех или иных признаков. Лишь один признак, а именно форма неврального комплекса, достаточно стабилен в рамках подсемейств Leuciscinae, с одной стороны, и Cyprininae и Barbinae, с другой. У всех изученных представителей Leuciscinae (наши данные; Таранец, 1946; Howes, 1978, 1981) невральный комплекс раздвоен на вершине с образованием более или менее длинных, расходящихся в стороны лопастей (рис. 10, б). У видов родов *Cyprinus* и *Carassius* невральный комплекс развит гораздо сильнее, уплощен, однолопастной, высокий; по прямому дорсальному краю крепится к коже (рис. 10, в). Сходной формы невральный комплекс и у некоторых видов родов *Semiplotus* и *Cyprinion* (Howes, 1982). У изученных видов подсемейства Barbinae невральный комплекс ниже, но также однолопастной, с более или менее прямым дорсальным краем. У видов подсемейства Xepocypininae невральный комплекс трехлопастной — между боковыми пластинами располагается более высокая центральная пластина (рис. 10, г).

Cleitrum *T. tinca* имеет в своей передней части глубокую вырезку. Этот признак характерен для представителей подсемейств Cyprininae и Barbinae. Передний конец cleitrum большинства представителей подсемейства Leuciscinae в большей или меньшей степени закруглен. Лишь виды некоторых родов (из изученных — *Pseudaspius*, *Squaliobarbus*

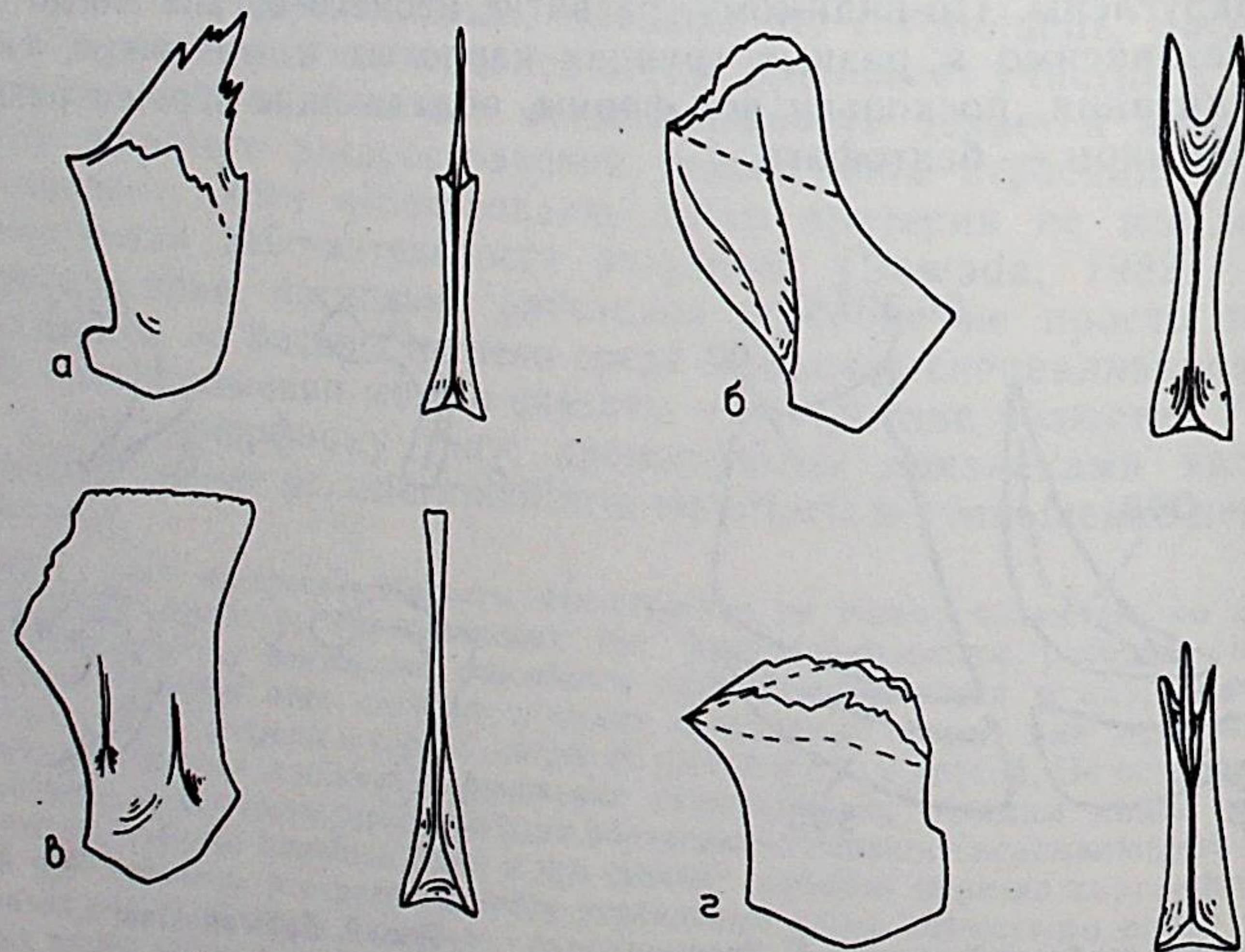


Рис. 10. Невральный комплекс, вид сбоку и сзади.
а — *T. tinca*, б — *L. idus*, в — *C. carpio*, г — *X. argentea*.

и *Mylopharyngodon*) имеют cleitrum с выемчатым передним краем. Возможность использования формы cleitrum как признака, позволяющего разграничить Leuciscinae и Cyprininae, отмечали уже давно (Regan, 1911). Однако из-за достаточной изменчивости формы cleitrum в связи с функционированием грудного плавника и развитием его мышц значение этого признака подвергалось сомнению (Gosline, 1978).

Суммируя обзор морфологических особенностей линия, можно сказать следующее: 1) Синапоморфными признаками *T. tinca* и представителей подсемейства Cyprininae является форма supraethmoideum и форма cleitrum; 2) Синапоморфными признаками *T. tinca* и представителей подсемейства Leuciscinae являются рисунок расположения каналов сейсмогенной системы на голове и форма fossa dilatatoris operculi. Следует отметить, что синапоморфность указанных четырех признаков является предположительной, в частности, ход сейсмогенных каналов у представителей Leuciscinae может представлять собой плезиоморфный признак (Яковлев В. Н., 1985, личн. сообщ.); 3) Остальные признаки являются либо аутапоморфными, либо плезиоморфными (и, следовательно, не могут служить для выяснения монофилии групп — Hennig, 1966), либо такими признаками, о значении которых судить пока невозможно. К аутапоморфным признакам *T. tinca* относятся отделение стенок каналов сейсмогенной системы от подлежащих костей, форма нейрокраниума в целом, форма таких костей как vomer, complex neuralis, tripus, parasphenoideum, форма praethmoideum, наличие processus cancellatus.

Помимо морфологических особенностей, рассмотрим данные, полученные с помощью других методов исследования.

T. tinca имеет $2n = 48$ (Nygren et al., 1975; Arai, 1982 и др.). Если взять подсемейство Leuciscinae sensu lato (Gosline, 1978), то его представители имеют $2n = 48, 50, 52$. Представители подсемейств Cyprininae, Barbinae и Schizothoracinae имеют $2n = 48, 50, 98, 100, 104$, причем полиплоидные виды принадлежат почти исключительно к этим подсемействам (Васильев, 1980; Токтосунов, Мазик, 1983; Li K. et al., 1983; Li Y. et al., 1983 и др.). Плезиоморфным считают $2n = 50$, из которого различными путями произошли все остальные. Так, $2n = 48$ могло возникнуть благодаря Робертсоновскому слиянию (Arai, 1982). Таким образом, на основании числа хромосом трудно судить о близости линия к той или иной группе карповых, поскольку уменьшение числа хромосом $50 \rightarrow 48$ очевидно происходило независимо в разных группах.

Многие авторы часто ссылаются на данные Крыжановского (1947) и Николюкина (1972 и др.) о том, что линия скрещивается с представителями подсемейства Cyprininae и не скрещивается с некоторыми из Leuciscinae. Это, по их мнению, указывает на близость линия к Cyprininae. Однако известно, что в эксперименте *T. tinca* дает более или менее жизнеспособное потомство от скрещивания с *R. rutilus*, *S. erythrophthalmus*, *A. alburnus*, *B. bjoerkna*, в то время, как *C. carpio* и *C. carassius* дают с представителями подсемейства Leuciscinae совершенно нежизнеспособное или матроклинное потомство (в случае, когда самка карп или карась). Вполне жизнеспособное потомство получается в случае скрещиваний *C. carpio* × *T. tinca* и *C. carassius* × *T. tinca*, а скрещивание *T. tinca* × *C. carassius* давало малочисленных уродливых личинок (Крыжановский, 1947; Николюкин, 1972). В результате скрещивания *T. tinca* × *C. carpio* получались аномальные потомки с $2n = 76$. Нужно отметить также, что гибриды линия с другими видами карповых (Sola et al., 1983). Нужно отметить также, что гибриды линия с другими видами карповых, например, с *S. erythrophthalmus* (Leuciscinae) и *C. carassius* (Cyprininae) (Dumitrescu, Bănărescu, 1979).

Еще один метод анализа родственных связей — паразитологический. На возможность его использования в систематике карповых не раз обращалось внимание (Buchowsky, 1933; Wierzbicka, 1977; Lambert, Romand, 1984). Анализ литературы по паразитофауне линия был сделан П. И. Герасевым (ЗИН АН СССР), за что автор выражает ему большую признательность. Были сделаны следующие выводы: 1) Паразитофауна линия представлена паразитами, поражающими широкий круг хозяев, и паразитами, специфичными только для линия, но число этих последних невелико; 2) Специфичные дактилогирозы линия отличаются от основной массы этих паразитов, но не столь сильно, как дактилогирозы с карпа и карасей, с одной стороны, и с усачей — с другой; 3) Можно говорить о «средней» обособленности паразитофауны линия от паразитофаун других карповых.

Суммируя все вышеизложенное, можно сделать заключение о достаточном обособлении рода *Tinca* от других родов карповых. Комплекса признаков, который сближал бы его с той или иной группой родов, выявить не удалось. Трудность в решении вопроса заключается в отсутствии

достаточной аргументации плезио- или апоморфности наиболее важных признаков. Если сделать не лишнее определенных оснований предположение о первичности для карповых «ельцеобразных» облика и некоторых черт строения (Gosline, 1978), то можно будет говорить о большей близости линия к «усатым» карповым (Cyprininae sensu lato). Что касается ранга таксона, включающего только род *Tinca*, то представляется данные позволяют рассматривать его как отдельное подсемейство Tincae.*

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.—Л., изд. АН СССР, 1949, с. 469—925.
- Васильев В. П. Хромосомные числа рыбообразных и рыб. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 3, с. 387—422.
- Еремеева Е. Ф. Строение и развитие ротового аппарата леща, воблы и сазана. — В кн.: *Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития*. М.—Л., изд. АН СССР, 1948, с. 54—143.
- Еремеева Е. Ф. Морфология черепа рыб группы *Varbina* из подсемейства *Barbini*. — *Тр. Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова*, 1950, вып. 3, с. 42—86.
- Крыжановский С. Г. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae). — *Зоол. журн.*, 1947, т. 26, вып. 1, с. 53—64.
- Лукаш Б. С. Материалы по филогении карповых рыб. — *Тр. Карельского фил. АН СССР*, 1956, т. 5, с. 13—38.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., Высшая школа, 1971, 471 с.
- Николюкин Н. И. Отдаленная гибридизация рыб. М., Пищ. пром., 1972, 335 с.
- Таранец А. Я. О некоторых особенностях строения передних позвонков карповых (Cyprinidae). — *Зоол. журн.*, 1946, т. 25, вып. 1, с. 65—67.
- Токтосунов А. Т., Мазик Е. Ю. О полиплоидном происхождении расщепобрюхих карповых Тянь-Шаня. — В кн.: *Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Средн. Азии и Казахстана* (матер. 14 научн. конф.) Ташкент, 27—29 сент., 1983, с. 237—239.
- Третьяков Д. К. Очерки по филогении рыб. Киев, изд. АН УССР, 1944, 177 с.
- Третьяков Д. К. Систематические группы карповых. — *Зоол. журн.*, 1946, т. 25, вып. 2, с. 149—155.
- Третьяков Д. К. До морфологии лина. — *Тр. Института зоологии*, 1948, т. 1, с. 21—28.
- Якубовски М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб. — *Зоол. журн.*, 1970, т. 49, вып. 9, с. 1398—1401.
- Alexander R. The functions and mechanisms of the protrusile upper jaw in two species of cyprinid fishes. — *J. Zool.*, 1966, vol. 149, p. 288—296.
- Arai R. A chromosome study on two cyprinid fishes, *Acrossocheilus labiatus* and *Pseudorasbora pumila*, with notes on eurasian cyprinids and their karyotypes. — *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, Ser. A*, 1982, vol. 8, N 3, p. 131—152.
- Bănărescu P. Some reconsiderations on the zoogeography of the euro-mediterranean freshwater fish fauna. — *Rev. Roum. Biol. — Zool.*, 1973, vol. 18, N 4, p. 257—264.
- Bychowsky B. Die Bedeutung der monogenetischen Trematoden für die Erforschungen des systematischen Beziehungen der Karpfensische. — *Zool. Anz.*, 1933, Bd. 102, Heft 9/10, S. 243—251.
- Chen Xiang-lin, Jue Pei-qi, Lin Ren-duan. Major groups within the family Cyprinidae and their phylogenetic relationships. — *Acta zootaxon. sin.*, 1984, vol. 9, N 4, p. 424—440.
- Dumitrescu M., Bănărescu P. A biochemical contribution to the taxonomical position of the genus *Tinca* (Pisces, Cyprinidae). — *Tr. Mus. Hist. Nat. Gr. Antipa*, 1979, vol. 20, N 1, p. 361—366.
- Eastman J. T. The Pharyngeal Bone Musculature of the Carp, *Cyprinus carpio*. — *J. Morph.*, 1971, vol. 134, N 2, p. 131—140.
- Gosline W. A. Certain lateral-line canals of the head in cyprinid fishes, with particular reference to the derivation of North American forms. — *Jap. J. Ichth.*, 1974, vol. 21, N 1, p. 9—15.
- Gosline W. M. Unbranched dorsal-fin rays and subfamily classification in the fish family Cyprinidae. — *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, N 684, p. 1—21.
- Günther A. Catalogue of the Fishes in the British Museum., vol. 7, London, Order of the Trustees, 1868, 512 pp.
- Harrington R. W. The Osteocranium of the American Cyprinid Fish, *Notropis bifrenatus*, with an Annotated Synonymy of Teleost Skull Bones. — *Copeia*, 1955, N 4, p. 267—290.

- Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana, 1966, 263 pp.
- Hensel K. The lateral-line canal system configuration in some cyprinids. — *Rev. Trav. Inst. Pech. Marit.*, 1976, vol. 40, fasc. 3—4, p. 601.
- Howes G. The anatomy and relationships of the cyprinid fish *Luciobrama macrocephalus* (Lacepede). — *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 1978, vol. 34, N 1, p. 1—64.
- Howes G. Notes on the anatomy of *Macrochirichthys macrochirus* (Valenciennes), 1844, with comments on the *Cultrinae* (Pisces, Cyprinidae). — *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 1979, vol. 36, N 3, p. 147—200.
- Howes G. The anatomy, phylogeny and classification of the bariliine cyprinid fishes. — *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 1980, vol. 37, N 3, p. 129—198.
- Howes G. Anatomy and phylogeny of the chinise major carps *Ctenopharyngodon Steind.*, 1866 and *Hypophalmichthys Blkr.*, 1860. — *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 1981, vol. 41, N 1, p. 1—52.
- Howes G. Anatomy and evolution of the jaws in the semiplotine carps with a review of the genus *Cyprinion* Heckel, 1843 (Teleostei: Cyprinidae). — *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 1982, vol. 42, N 4, p. 299—335.
- Lambert A., Romand R. Les monogenes *Dactylogyridae* marqueurs biologiques des cyprinidae? — *Cybiurn*, 1984, vol. 8, N 1, p. 15—25.
- Lekander B. The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi. — *Acta Zool.*, 1949, Bd. 30, S. 1—131.
- Li Kang, Li Yucheng, Zhou Mi, Zhou Dun. Studies of karyotypes of chinise cyprinid fishes. 2. Karyotypes of four species of *Xenocyprininae*. — *Acta Zool. sin.*, 1983, vol. 29, N 3, p. 207—213.
- Li Yucheng, Li Kang, Zhou Dun. Karyotypes of ten species of *Adramidinae*. — *Acta genet. sin.*, 1983, vol. 10, N 3, p. 216—222.
- Nygren A., Andreasson I., Jonsson L., Jahnke M. Cytological studies in Cyprinidae (Pisces). — *Hereditas*, 1975, vol. 81, N 2, p. 165—172.
- Obrhelová N. Die Osteologie der Vorläufer von *Tinca tinca* (Pisces) aus dem Süswassertertiär der CSSR. — *Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden*, 1970, Bd. 16, S. 99—209.
- Regan T. C. The classification of the Teleostean fishes of the order Ostariophysi. 1. Cyprinoidea. — *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8*, 1911, vol. 8, p. 13—32.
- Reno N. W. Cephalic lateral-line systems of the cyprinid genus *Hybopsis*. — *Copeia*, 1969, N 4, p. 736—773.
- Sawada J. Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes). — *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1982, vol. 28, N 2, p. 65—223.
- Sola L., Cataudella S., Gentili G., Monaco J. An experimental carp × tench hybrid: karyological analysis and SEM morphological observations. — *Bull. Zool.*, 1983, vol. 50, N 3—4, p. 159—171.
- Sorescu C. Etude comparative des crâne de quelques cyprins en relation avec leur phylogénie (sous-familles des Danioninae, Barbinae, Cyprininae). — *Rev. Roum. Biol., Zool.*, 1970, vol. 15, N 4, p. 239—245.
- Sterba G. Süswasserfische aus aller Welt. 3 Aufl. Leipzig, Urania-Verl., 1977, 559 S.
- Wierzbicka J. An attempt to explain affinities between *Blicca bjoerkna* (L.), *Abramis brama* (L.) and *Abramis ballerus* (L.) on the grounds of their parasitic fauna. — *Acta ichthyol. piscat.*, 1977, vol. 7, fasc. 1, p. 3—13.

N. G. Bogutskaya

TO THE POSITION OF THE TENCH *TINCA TINCA* (L.) IN THE SYSTEM OF CYPRINID FISHES (CYPRINIDAE)

Several aspects of morphology (lateral-line system, cranium, Weberian apparatus) of the tench, *Tinca tinca* (L.) are described. In order to detect ancestral and derived characters and to clear the relationships of *Tinca*, comparisons have been made with a number of other cyprinid genera. It is also given the data on karyology, hybridisation and parasitic fauna of the tench. The conclusions were made that the genus *Tinca* stands apart from another groups of cyprinid genera.

* Аналогичные выводы получены китайскими исследователями, с рефератом работы которых автор познакомился уже после подготовки данной статьи к печати (Chen Xiang-lin, Jue Pei-qi, Lin Ren-duan, 1984).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ ФОРЕЛЕЙ И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ПОЛИМОРФНОГО ВИДА SALMO TRUTTA L. (SALMONIDAE)

Е. А. Дорофеева, Т. Вукович, Д. Косорич

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Биологический институт университета, Сараево, СФРЮ

До настоящего времени в мировой ихтиологической литературе недостаточно представлены сведения об экологических и географических формах широко распространенного и важного в хозяйственном отношении вида лососевых рыб — кумжи (*Salmo trutta* L.). В то же время слабая изученность их внутривидовой дифференциации создает значительные трудности как в определении таксономического положения многих форм, так и в установлении их родственных отношений.

Кумжа широко распространена в Европе, ее ареал простирается от западных берегов Пиренейского полуострова и на севере охватывает бассейны всех северных морей вплоть до р. Печоры, где она уже отсутствует. В бассейнах Аральского, Каспийского, Черного и Средиземного морей она представлена особыми подвидами. Степень различий между подвидами кумжи из бассейнов этих морей и типичной формой (*S. trutta trutta*) еще недостаточно хорошо изучена, хотя известно, что одна из двух форм каспийской кумжи (*S. trutta caspius* Kessler) сильнее других подвидов уклоняется от нее (Дорофеева, 1968). Наименее изучены в этом отношении кумжи из бассейна Средиземного моря, откуда описаны многочисленные формы р. *Salmo*, многие из которых, по-видимому, близки или даже идентичны *S. trutta*. Сравнительное изучение этих форм усложняется тем, что они обитают только в пресных водах, в то время как в бассейнах других морей имеются еще и проходные формы, по которым в основном и проведены исследования.

Из южной части бассейна Средиземного моря (Алжир, Марокко, Сардиния, Корсика) выделен особый вид *Salmo macrostigma* Duméril, 1858, большинством последующих исследователей (Берг, 1932; Tortonese, 1954 и др.) рассматриваемый как подвид кумжи *S. trutta macrostigma* (Duméril). Согласно первоначальному описанию Дюмериля, *S. trutta macrostigma* имеет сравнительно высокое тело, сильно выемчатый хвостовой плавник, черные и красные пятна на теле, т. е. признаки существенно отличающие эту форму от других форелей. Однако последующие исследователи отметили ряд признаков, свойственных лишь этой форме: во-первых, низкие числа позвонков (56—57), пилорических придатков (25—30) и чешуй в боковой линии (95—128). Во-вторых, было установлено, что эта форма средиземноморских форелей отличается наличием как однорядных, так и двурядных зубов на сошнике и постоянным присутствием посторбитального пятна (Günther, 1866; Boulenger, 1901; Pellegrin, 1928; Pomini, 1940; Sommani, 1950; Tortonese, 1954; Spillman, 1961). В то же время было отмечено, что в разных частях ареала признаки выражены не всегда четко (Pomini, 1940, о. Сардиния). Наиболее устойчивыми следует рассматривать низкие числа позвонков и пилорических придатков и наличие посторбитального пятна (Tortonese, 1954). Что касается пластических признаков, то сведения, приводимые разными

авторами, к сожалению, трудно сопоставимы из-за отсутствия указаний, по какой схеме производились измерения.

Другая форма *S. dentex* Heckel, 1851 была описана из рек Неретвы, Крки, Цетины, Дрима, Морачи, Зеты и водоемов Ливанского поля (бассейн Средиземного моря). Эта форма характеризуется низкой, узкой и длинной головой, сравнительно низким телом, длинными челюстями и сильно развитыми зубами, особенно на ргаемахиллаге, тело покрыто многочисленными мелкими х-образными темными пятнами, между которыми располагаются редкие красные пятна, группирующиеся в основном вдоль боковой линии (Heckel and Kner, 1858; Günther, 1866). Особенности этой формы исследованы очень плохо и возможно, что сравнительное изучение не подтвердит ее видового статуса. (Vuković, 1977).

Из рек Адриатического побережья Югославии, Скадерского озера и рек Северной Италии описан эндемичный вид *S. marmoratus* Cuv., 1817, хорошо отличающийся от других видов рода особенностями окраски (тело покрыто темными разводами, на голове неправильно изогнутые полосы образуют «мраморную» окраску, без черных и красных пятен, свойственных другим видам) и остеологическими особенностями (Heckel and Kner, 1858; Pomini, 1940; Sommani, 1960; Nümann, 1964; Kosorić, 1970; Дорофеева, Сератлич-Савич, 1972).

Из оз. Охрид в Македонии описан особый эндемичный вид форелей *S. letnica* Karaman, широко дифференцированный на экологические расы и существенно отличающийся от *S. trutta* морфологически (Stefanović, 1940; Дорофеева и др., 1983).

Из оз. Гарда в Италии известен другой эндемичный вид *S. carpio* L., отличающийся от *S. trutta* в меньшей мере, но также экологически дифференцированный (Nümann, 1947, 1953; Merlo, 1955; D'Ancona, Merlo, 1959; Дорофеева, 1976).

Кроме того, из бассейна Средиземного моря описаны еще около 10 видов, близких *S. trutta* (Karaman, 1924, 1937; Pomini, 1941), таксономический статус которых до сих пор вызывает сомнение.

В целом лососевые средиземноморского бассейна характеризуются крайне высокой степенью эндемизма, что подтверждается присутствием эндемичного рода *Salmothymus*, подрода *Platysalmo* и многих эндемичных видов рода *Salmo*.

Что касается типичной формы *S. trutta*, то она, по мнению современных исследователей, также широко распространена на севере Средиземноморского бассейна в реках Адриатического побережья (Vuković, 1977) и образует повсеместно речные и озерные формы, однако до сих пор не решен вопрос о степени ее близости к форелям северных морей и черноморской кумже.

Задачей настоящей работы является попытка сравнить внешнеморфологические признаки средиземноморских форелей из бассейна р. Неретвы с признаками черноморского подвида (*S. trutta labrax* Pall.) и типичной формой (*S. trutta trutta* L.) из бассейна Белого моря и на этом основании с учетом экологических особенностей сравниваемых форм оценить различия между ними.

Материалом для работы послужили морфометрические измерения форелей, в основном из р. Неретвы, впадающей в Адриатическое море, и ее притоков и р. Врбас (приток р. Савы, Черноморский бассейн), а также измерения озерных форелей из оз. Бушко (Средиземноморский бассейн, Югославия) и оз. Плавское (Черноморский бассейн, Югославия). Материалы по речным формам форелей собирали в Биологическом институте в Сараево с 1968 по 1981 гг., и они в общей сложности включают 228 рыб разных размеров и возраста. К сожалению, измерены эти рыбы были не по стандартным для лососевых рыб схемам и в дальнейшем не были статистически обработаны (первичные измерения к настоящему времени утеряны), и поэтому полученные данные могут быть лишь частично сравнены с данными других авторов. В 1985 г. по стандартным схемам были

Морфометрическая характеристика речных форм форелей из различных водоемов (самки)

Признак	Средиземноморский бассейн р. Неретва, $n=19$		Черноморский бассейн р. Айчара, $n=8$ (Барач, 1941)		Беломорский бассейн р. Пулоньга, $n=30$ (Евскн, 1980)	
	lim	$\bar{x} \pm m$	lim	$\bar{x} \pm m$	lim	$\bar{x} \pm m$
L мм	141—250		167—210	190.38	172—267	213.63
		σ		σ		σ

В % длины тела (по Смитту)

c	20.53—25.53	23.41±0.266	1.16	21.10—24.50	22.76±0.413	1.17	20.60—23.00	21.60±0.11	0.61
h	9.00—10.28	9.67±0.096	0.42	8.30—9.30	8.84±0.120	0.34	7.70—8.90	8.37±0.07	0.39
ID	11.76—14.54	13.03±0.196	0.76	12.50—14.20	13.05±0.191	0.54	11.10—14.40	12.63±0.16	0.85
hD	14.44—19.01	16.89±0.263	1.02	13.00—14.76	13.53±0.190	0.54	12.40—14.00	13.18±0.09	0.52
IA	7.49—10.00	8.68±0.163	0.63	8.50—9.80	8.96±0.158	0.45	7.60—10.10	9.00±0.09	0.50
hA	14.38—16.00	15.29±0.124	0.48	11.40—12.50	11.68±0.141	0.40	11.00—13.30	12.38±0.22	1.24
aD	39.37—43.15	41.48±0.250	0.97	37.20—40.80	39.71±0.408	1.15	40.00—43.20	42.04±0.28	1.53
aA	63.89—67.43	66.12±0.243	0.94	—	—	—	64.40—72.20	67.25±0.33	1.81
pl	16.31—19.00	17.23±0.148	0.65	16.80—17.90	17.24±0.127	0.36	15.90—19.20	17.93±0.20	1.11
$P-V$	22.10—30.37	26.99±1.746	3.49	25.70—29.40	27.79±0.490	1.39	26.00—32.80	28.97±0.27	1.46
r	5.24—7.41	6.37±0.133	0.58	—	—	—	4.85—6.10	5.50±0.06	0.36
l_{max}	8.52—12.50	11.17±0.263	1.15	—	—	—	8.30—9.70	8.85±0.09	0.49
h_{max}	2.40—3.45	2.86±0.063	0.25	—	—	—	1.80—2.60	2.21±0.03	0.17
l_{md}	8.29—16.67	10.46±0.569	2.48	—	—	—	12.20—14.50	13.06±0.08	0.40
op	12.12—15.56	13.14±0.183	0.80	—	—	—	10.30—12.40	11.40±0.09	0.49
oi	5.49—8.15	6.74±0.135	0.59	—	—	—	5.30—8.50	6.46±0.09	0.51
o	4.13—5.67	4.81±0.999	0.44	—	—	—	3.82—4.80	4.28±0.05	0.24

В % длины головы

r	22.58—33.33	26.01±0.717	3.13	24.40—29.50	26.83±0.574	1.62
o	18.18—23.08	21.65±0.372	1.62	17.10—20.90	18.75±0.378	1.07
oi	25.68—34.69	28.85±0.686	2.99	28.50—32.60	30.55±0.508	1.44
l_{max}	38.58—53.49	47.66±0.850	3.71	34.70—40.90	39.40±0.844	2.24
h_{max}	10.00—13.89	12.06±0.271	1.05	—	—	—
l_{md}	51.43—69.23	56.24±0.987	4.30	—	—	—

Меристические признаки

ll	121—126	123.31	113—122	117.33±0.73	4.00
D	8—9	8.75	9—12	10.49±0.15	0.82
A	7—8	7.73	8—10	8.93±0.11	0.58
P	13—15	13.81	12—13	12.93±0.07	0.36
$sp. br$	12—19	11.07	13—19	15.93±0.28	1.55
$Vert.$	50—62	56.75	58—62	59.89±0.15	0.84

Примечание. Здесь и далее: L — длина тела по Смитту, L' — длина тела до конца чешуйного покрова, c — длина головы, H — наибольшая высота тела, h — наименьшая высота тела, ID — длина основания спинного плавника, hD — высота спинного плавника, IA — длина основания анального плавника, hA — высота анального плавника, IV — длина брюшного плавника, aD — антедорсальное расстояние, aA — антеанальное расстояние, $P-V$ — поствентральное расстояние, $P-U$ — пектоцентральное расстояние, pl — длина хвостового стебля, o — диаметр глаза, op — заглазничное расстояние, io — ширина лба, r — длина рыла, l_{max} — длина верхнечелюстной кости, l_{md} — длина нижней челюсти, ll — число чешуй в боковой линии, D — число лучей в спинном плавнике, A — число лучей в анальном плавнике, P — число лучей в грудном плавнике, $sp. br$ — число жаберных тычинок на первой дуге, $vert.$ — число позвонков.

измерены 19 рыб из бассейна Неретвы и 12 озерных форелей из югославских озер, принадлежащих Черноморскому и Средиземноморскому бассейнам, которые мы имеем возможность сравнить с данными Барача (1941) и Эланидзе (1983) по речным и озерным формам черноморских форелей и с данными Евсина (1969, 1980) по речным и озерным формам *S. trutta trutta* бассейна Белого моря.

При сравнении пластических и некоторых меристических признаков речных форм средиземноморских форелей (р. Неретва) с признаками форелей из бассейнов Черного моря (р. Айчара, Абхазия) и Белого моря (р. Пулоньга) наметился ряд отличий средиземноморской формы (табл. 1), причем по некоторым последняя сильнее уклоняется от северной формы, чем черноморская.

Таблица 2
Морфометрическая характеристика речных форелей бассейнов Черного и Средиземного морей (♂♂ и ♀♀)

Признак	Черноморский бассейн		Средиземноморский бассейн	Признак	Черноморский бассейн		Средиземноморский бассейн
	р. Врбас, приток р. Савы, n=28	р. Черная Абхазия, n=64 (Эланидзе, 1983)	р. Неретва, n=60		р. Врбас, приток р. Савы, n=28	р. Черная Абхазия, n=64	
	\bar{x}	\bar{x}	\bar{x}		\bar{x}	\bar{x}	\bar{x}
L' мм	194.39	252.10	176.16	o	В % длины головы		
В % длины тела							
c	24.07	23.30	25.39	op	18.59	20.26	18.83
h	24.41	22.72	24.76	oi	9.49	—	10.29
hA	9.49	9.63	10.29	r	27.41	—	28.27
aD	43.71	43.57	44.71		24.36	28.57	24.83
Меристические признаки							
aA	73.35	—	72.57	II	123.25	—	123.31
pD	44.47	45.24	43.87		122—125	—	121—126
pV	49.95	—	48.89	D	IV	—	III—IV
pl	25.20	20.91	20.24	P	14—15	—	13—15
ID	13.71	12.80	12.38				
IA	9.02	9.27	9.74				
hD	16.22	14.83	17.33				
hA	14.60	12.94	15.26				
IV	12.30	13.16	14.00				
P—V	32.60	31.63	30.90				

Таблица 3

Характеристика речных форелей из водоемов бассейна Средиземного моря

Признак	р. Грабовка n=9	р. Дольянка n=25	р. Требишница n=27	р. Гаско-Мушница n=37	Горная Неретва n=76	lim \bar{x}
	\bar{x}	\bar{x}	\bar{x}	\bar{x}	\bar{x}	
L' мм	152—196	82—200	144—234	210—326	118—265	
В % длины тела						
c	24.60	26.67	25.80	24.45	26.43	24.45—26.67
hD	19.09	20.24	17.91	17.41	18.73	17.91—20.24
hA	16.13	18.06	—	16.76	17.02	16.13—17.02
pl	21.35	21.16	20.54	20.69	20.38	20.33—21.35
P—V	28.67	27.05	28.40	27.33	26.69	26.69—28.67
op	13.42	14.19	15.18	13.48	14.35	13.42—15.18

Таблица 4

Морфометрическая характеристика озерных форелей бассейнов Средиземного и Черного морей (самки)

Признак	Средиземноморский бассейн		Черноморский бассейн		Бассейн Баренцева моря	
	оз. Бушко, n=6	lim $\bar{x} \pm m$	оз. Плавское, n=6	lim $\bar{x} \pm m$	оз. Большой Колгивар, n=16 (Евсин, 1969)	lim $\bar{x} \pm m$
L мм	272—470	408.7	165—356	260.3	315.45±3.96	
В % длины тела (по Смитту)						
c	20.22—24.83	21.81±0.667	21.82—22.47	22.25±0.147	19.6—20.8	20.25±0.05
h	8.05—9.47	8.74±0.214	7.27—8.80	8.24±0.334	8.0—9.75	8.6±0.2
ID	11.40—13.57	12.61±0.380	10.38—13.33	11.58±0.656	11.8—13.8	12±0.14
hD	11.84—14.47	12.82±0.504	11.51—12.64	11.92±0.264	10.3—13.4	11.88±0.22
IA	7.36—9.36	8.67±0.288	8.46—10.30	9.27±0.422	7.05—8.5	8.25±0.2
hA	10.53—14.25	12.24±0.540	10.77—12.92	12.01±0.504	9.8—12.3	11.09±0.18
aD	40.00—46.74	42.40±1.078	39.60—41.82	40.30±0.525	39.7—43.1	41.55±0.23
aA	63.16—68.51	65.82±0.875	69.60—73.85	70.12±0.358	65.2—70.6	66.88±0.32
pl	16.55—19.52	17.89±0.415	16.40—19.23	18.08±0.673	17.4—20.0	18.30±0.18
P—V	23.81—28.68	26.90±0.752	24.85—31.47	28.17±1.715	25.8—30.3	29.12±0.25
r	5.51—8.05	6.30±0.369	5.60—6.74	6.14±0.234	5.2—6.4	5.8±0.09
I _{max}	7.72—9.65	8.44±0.293	7.88—8.46	8.22±0.133	7.0—10.0	7.9±0.15
I _{mid}	12.34—16.55	14.09±0.585	11.51—13.20	12.36±0.345	11.5—12.6	11.96±0.07
op	11.58—12.87	12.16±0.204	12.31—12.92	12.59±0.142	11.0—12.4	12.03±0.1
oi	6.62—8.09	7.30±0.265	6.06—7.31	6.77±0.318	6.2—8.5	7.18±0.13
o	3.16—4.04	3.63±0.133	3.09—4.85	4.24±0.393	2.9—3.8	3.28±0.06
В % длины головы						
r	27.16—32.41	28.80±0.838	25.00—32.41	28.36±1.038	25.4—31.2	28.4±0.48
o	15.00—20.00	16.69±0.728	13.75—22.22	17.96±1.364	14.3—18.0	16.09±0.29
oi	32.10—36.17	33.46±0.695	27.78—35.79	31.64±1.213	30.1—36.3	33.4±0.42
I _{max}	37.00—41.41	38.68±0.602	32.63—37.93	36.24±0.778	34.9—41.7	38±0.39
I _{mid}	58.59—72.73	64.67±2.103	52.78—60.18	57.04±1.239	57.0—61.7	59.0±0.35
op	50.92—63.64	55.98±1.787	53.70—58.95	56.50±0.841	54.0—60.0	57.3±0.5
Меристические признаки						
II	121—124	122	110—113	112	95—126	106.93±0.21
D	9	9	9	9	10—14	11.66±0.285
A	7—8	7.2	8	8	8—10	8—10
P	13	13	15—19	17.66	12—14	12—13 чаще
sp. br.	17—18	17.75			13—19	15.07±0.37

Средиземноморским форелям свойственны более высокие спинной и анальный плавники, грудные и брюшные плавники у них сближены (меньше расстояние $P-V$), более длинная голова (в основном за счет большого заглазничного расстояния) и длинная верхняя челюсть. Из рассмотренных меристических признаков, помимо низкого числа позвонков, обращают на себя внимание более низкие числа колючих лучей в спинном и анальном плавниках и несколько более мелкая чешуя. Все отмеченные различия носят заходящий характер, и ни в одном случае не имеется хиатуса.

Анализ данных, полученных на большом материале с использованием схемы измерений, отличающейся от приведенной в табл. 1, выявил ряд тех же отличий средиземноморской формы от черноморской (табл. 2) по высоте плавников, в расстоянии $P-V$, длине головы. Здесь необходимо отметить особенность форелей из р. Врбас, отличающихся тонким длинным хвостовым стеблем от всех других изученных форм. Учитывая, что исток р. Врбас (приток Савы, впадающей в Дунай) находится на водоразделе бассейнов Черного и Средиземноморского морей, а черноморские форели отличаются от остальных именно более тонким хвостовым стеблем, можно предположить, что отмеченная особенность форелей из этого водоема — проявление общей закономерности, когда формы на границах ареала различаются особенно четко.

Изучение морфометрических характеристик форелей из 5 рек средиземноморского бассейна на территории Боснии и Герцеговины (Неретва, Гаско-Мушница, Грабовка, Дольянка-Яблонца и Требишница) выявило значительное постоянство признаков, которыми они отличаются от черноморских и северных форелей (табл. 3), а если и имеются отклонения, то в основном в сторону увеличения различий с последними. При сравнении пластических признаков речных и озерных форм в пределах средиземноморского бассейна (табл. 1 и 4) отмечены различия в высоте хвостового стебля и высоте непарных плавников, которые выше у речных форм. Речные формы имеют также более узкий лоб и более длинную верхнюю челюсть, для них характерно и более высокое число жаберных тычинок.

Озерные формы из бассейнов Средиземного (оз. Бушко), Черного (оз. Плавское) и Белого морей (оз. Большой Колгиявр, по Евсину, 1969) сохраняют только часть различий, отмеченных для речных форм (более высокие спинной и анальный плавники, меньшее расстояние $P-V$) другая часть нивелируется. Так, заглазничное расстояние у всех трех популяций почти одинаковое, в связи с этим сходна и длина головы (хотя длина рыла у всех относительно возрастает), уменьшаются и различия в длине верхнечелюстной кости. При этом появляется ряд признаков, по которым речные формы не различались — ширина лба и диаметр глаза, но оба эти признака характеризуют различия лишь между средиземноморскими и черноморскими форелями, в то время как первые проявляют по ним большее сходство с северной популяцией. Если учитывать и данные, полученные Д. Янкович (Janковић, 1963), исследовавшей 14 экз. форелей Плавского озера (без разделения по полу), то различия между форелями средиземноморского и черноморского бассейнов еще более существенны.

Отмечены некоторые особенности и меристических признаков у средиземноморской формы (большее число чешуй в боковой линии и большее число жаберных тычинок), однако эти признаки также сильно трансгрессируют.

Таким образом, анализ морфометрических признаков форелей из водоемов бассейна Средиземного моря выявил ряд признаков, которыми они отличаются как от черноморского подвида, так и от типичной формы. Все эти признаки имеют трансгрессивный характер и лучше выражены у речных форм, чем у озерных, которые в связи с условиями обитания приобретают сходные черты, свойственные озерным форелям в пределах всего ареала *S. trutta*. Проведенными в последние годы кариологическими

Таблица 5
Число позвонков форелей из водоемов бассейна р. Неретвы

Водоем	lim	\bar{x}	n
1. Грабовка	56—58	57.00	9
2. Дольянка	53—59	56.04	25
3. Требишница	56—59	58.00	27
4. Гаско-Мушница	53—60	57.10	30
5. Горная Неретва	53—62	56.75	29
6. Ливанское поле	51—59	57.09	21

исследованиями (Sofradžija, 1982) установлено, что кариотипы форелей из рек средиземноморского и черноморского бассейнов различаются одной перестройкой.

В заключение следует особо остановиться на двух меристических признаках, по которым форели южной части бассейна Средиземного моря *S. t. macrostigma* отличаются от остальных форелей — числа позвонков и пилорических придатков. На основании наших данных число позвонков в пяти исследованных популяциях из водоемов Боснии и Герцеговины (Средиземноморский бассейн) по средним показателям не превышает 56—58 хотя и имеется широкий спектр варьирования (табл. 5), такое же число позвонков (57) указывается и для форелей Плавского озера (Janковић, 1963). Следовательно, этим признаком все форели южных морей отличаются от северных. Что же касается пилорических придатков, то в изученных нами двух речных популяциях (р. Грабовка, $n=9$; р. Неретва, $n=15$) их было 63—77 (69, 55) и ни один экземпляр не имел столь низкого числа (25—30), которое приводится для *S. t. macrostigma*. Высокие числа пилорических придатков характерны и для черноморских и северных форелей. *S. t. macrostigma*, как уже указывалось, имеет еще одно существенное отличие — хорошо выраженное посторбитальное пятно. У изученных нами экземпляров пятно отсутствовало.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о наличии сравнительно устойчивых различий между изученными популяциями из водоемов, принадлежащих разным бассейнам, при этом степень отличия средиземноморских форелей как от черноморской, так и от типичной формы, не меньше, а в ряде признаков даже больше, чем степень различия между последними, а также между черноморскими и каспийскими подвидами (Берг, 1948; Дорофеева, 1968; Тамарин, 1986). Возможно, что в бассейне Средиземного моря, как и Каспийского, обитают два особые подвида *S. trutta* — в Южной части *S. t. macrostigma*, а в северной — еще недостаточно изученная подвиговая форма, описание которой станет возможным лишь после ревизии средиземноморских форелей в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Барач Г. П. Фауна Грузии. Тбилиси, изд. АН ГрузССР, 1941, 287 с.
 Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. Л., изд. АН СССР, 1948, 466 с.
 Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей. — *Вопр. ихтиологии*, 1967, т. 7, вып. 1 (42), с. 3—17.
 Дорофеева Е. А., Сераглич-Савич Д. Систематическое положение *Salmo marmoratus* Cuv. в связи с его остеологическими особенностями. — *Зоол. журн.*, т. 51, вып. 5, 1972, с. 759—764.
 Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы классификации эндемичных форелей горных озер. — В кн.: *Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология)*. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, с. 32—33.
 Дорофеева Е. А., Сидоровски М., Петровски Н. Остеологические особенности охридских форелей (*Salmo letnica* Karapan) в связи с их классификацией. — *Зоол. журн.*, т. 62, вып. 11, 1983, с. 1691—1700.
 Евсин В. Н. Озерно-речная форель озер Канентьявр и Большой Колгиявр. — Докл. отдел. и комиссий Географ. о-ва СССР, Л., 1969, с. 127—137.

- 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.
- Тамарин А. Е. Морфологические показатели кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler реки Терек. — В кн.: *Морфология и систематика лососевидных рыб*. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 26—36.
- Эланидзе Р. Ф. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси, Мецниереба, 1983, с. 315.

- Behnke R. J. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalus*, from Southcentral Turkey, with comments on the classification of the subfamily Salmoninae. — *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 1968, Bd. 66, S. 1—15.
- Berg L. S. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. — *Zoogeographica*, Bd. 1, N 2, S. 107—208.
- Boulenger G. A. On the occurrence of *Salmo macrostigma* in Sardinia. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1901, vol. VIII, Ser. 7, p. 15.
- D'Ancona U., Merlo S. Speciation in Italian trouts with special reference to those of Lake Garda. — *Proc. Int. Cong. Zool.* (1958), 1959, p. 141—145.
- Dumèril A. Note sur la Truite d'Algérie (*Salar macrostigma*). — *Rev. Mag. Zool.* 1858, t. 2, p. 396 (Цит. по: Tortoneze, 1954).
- Günther A. Catalogue of the fishes. — *Brit. Mus. London*, 1866, vol. 6, 368 p.
- Heckel J. und Kner R. Die Süßwasserfische der Österreichischen Monarchie. 1858, Leipzig, 388 S.
- Janković D. Pastrmka iz Plavskog jezera. — *Arhiv biol. nauka*, 1963, g. 15, b. 1—2, s. 25—35.
- Karaman S. Pisces Macedonae. Split, 1924, 90 p.
- Karaman S. Beitrag zur Kenntnis der Süßwasserfische Jugoslawiens. — *Glasnik Skop. nauc. drus.*, 1937, knj 18, s. 55—64.
- Kosorić D. Neki podaci o rasprostranjenju i migracijama glavatice (*Salmo marmoratus* Cuv.) u slivu Neretve. — *Glasnik Zem. muzeja — Prirodne nauke*, 1969, v. 8, s. 79—82.
- Merlo S. Accrescimento e ciclo vitale del *Salmo carpio* del Garda. — *Boll. Zool.*, 1955, vol. 22, fasc. 2, p. 265—274.
- Nümann W. Artbildungsvorgänge bei Forellen (*Salmo lacustris* und *S. carpio*). — *Biol. Zentralbl.*, 1947, N 66, S. 77—81.
- Nümann W. Artanalyse und Wachstumsunter-suchungen an *Salmo lacustris* und *Salmo carpio*. — *Zeitsch. f. Fischer.*, 1953, Bd. 11, S. 271—316.
- Nümann W. Formenkreise der italienischen, jugoslawischen und adriatischen Forellen, zugleich ein Beitrag über den Wert einiger meristischer Merkmale für Art- und Rasseanalysen. — *Schweiz. Z. Hydrol.*, 1964, vol. 26, f. 1, P. 102—146.
- Pellegrin J. Les Poissons des eaux douces d'Asie-Mineure. — *Voy. zool. Gadeau de Kezville*, 1928, t. 2, 134 p.
- Pomini F. P. Ricerche sul *Salmo macrostigma* Dum. — *Boll. pesca, piscic. idrobiol.*, 1940, A. XVI, fasc. 3, p. 13—63.
- Pomini F. P. Ricerche sui *Salmo* dell'Italia peninsulare. — *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, Milano, 1941, v. 70, p. 33—48.
- Sofradžija A. Hromosomi potočne pastrmke (*Salmo trutta* m. *fario* i *S. gairdneri*). — *Godišnjak Biol. inst.*, 1982, vol. 35, s. 117—128.
- Sommani E. Osservazione sulla sistematica ed ecologia delle trote nell'Italia meridionale. — *Boll. Pesca biol.*, 1950, Ann. 26, v. V, fasc. 1, p. 170—187.
- Sommani E. Il *Salmo marmoratus* Cuv.: Su a origine e distribuzione nell'Italia settentrionale. — *Boll. Pesca biol.*, 1960, Ann. 36, v. 15, fasc. 1, p. 40—47.
- Spillman C. J. Poissons d'eau douce. — *Faune de France*, 1961, t. 65, p. 1—303.
- Stefanović D. Recherches systematiques sur les Salmonides d'Ohrid. — *Acad. Serbe sci. spec. éd.*, 1948, t. 139 (38), p. 1—207.
- Tortonese E. The trouts of Asiatic Turkey. — *Hidrobiologi, Istamb. Univers., Fen. Fukült., Arast. Enstit.*, 1954, v. 11, N 1, p. 1—46.
- Vuković T. Ribe Bosne i Hercegovine. Sarajevo, «Svjitlost», 1977, 205 s.

E. A. Dorofeyeva, T. Vukovich, D. Kosorich

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE MEDITERRANEAN TROUTS
AND THEIR POSITION IN THE SYSTEM
OF THE POLYMORPHIC SPECIES *SALMO TRUTTA*

Morphological features of the Mediterranean trouts have been studied. It has been established that they differ both from the forms inhabiting the Black Sea and the ones inhabiting the Northern seas. Their taxonomic position is discussed.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАВОДСКОЙ
И ПРИРОДНОЙ МОЛОДИ СЕМГИ *SALMO SALAR* L.

Р. В. Казаков, О. В. Семенова

Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства,
Ленинград

Использование основанной на экологических принципах технологии разведения атлантического лосося дает возможность повысить общую выживаемость от начала инкубации икры до выпуска молоди в 10—30 раз и более по сравнению с выживаемостью в природных популяциях (Яндовская и др., 1979). В то же время выживаемость выращенных рыб сразу после выпуска в естественные водоемы остается чрезвычайно низкой, что часто сводит на-нет предшествующую выпуску молоди длительную и трудоемкую рыбоводную работу, а существование некоторых лососевых рыбоводных заводов делает практически бесполезным. Поэтому разработка путей повышения выживаемости молоди атлантического лосося в период от выпуска в реки до катадромной миграции — одна из наиболее актуальных задач современного лососеводства (Казаков, 1981, 1982; Костылев, 1981; Казаков и др., 1983а; Шустов, 1983 и др.).

Решение данной задачи скорее всего может быть найдено путем экологической подготовки рыб, длительное время находившихся в «тепличных» условиях (отсутствие хищников, конкуренции, регулярное кормление и т. д.) к обитанию в природных биотопах под постоянным контролем естественного отбора. Для разработки способов такой подготовки требуется предварительно изучить в сравнительном аспекте заводскую и природную молодь по морфологическим, физиологическим, биохимическим и другим показателям. Это позволит подобрать комплекс критериев, по которым возможна оценка заводской молоди, степени ее сходства с рыбами, выросшими в естественных условиях.

Известно, что выращенная на рыбоводных заводах молодь атлантического лосося часто уступает молоди из природных популяций по многим важным показателям. Так, у заводской молоди значительно понижены, в сравнении с обитающей в реках, параметры, характеризующие рео- и оптомоторную реакции, физическую выносливость, двигательную активность (Бакштанский и др., 1981; Щуров, 1981; Шустов, 1982; Волков и др., 1983, 1984; и др.). Отличается заводская молодь атлантического лосося от природной по составу аминокислот и липидов в органах и тканях, содержанию желчных кислот (Болгова и др., 1974, 1976, 1977; Болгова, 1978, 1980; Попова, Бехтерева, 1979; Попова и др., 1980; Крохин и др., 1980; Сидоров, 1983), количеству гемоглобина в крови, морфологическим и функциональным характеристикам эритроцитов, ряду других гематологических показателей (Степанов, Щуров, 1981; Щуров, 1983). В то же время известно, что правильно налаженное кормление полноценными искусственными кормами приводит к нормализации гематологических показателей уже в процессе выращивания (Маликова и др., 1984), а после выпуска в реку количество гемоглобина и эритроцитов у молоди заводского происхождения может быстро восстанавливаться до уровня, присущего природной молоди (Остроумова, 1966).

Относительно мало известно об особенностях морфологии молоди атлантического лосося, выросшей в контролируемых условиях, по сравнению с фенотипом рыб из природных популяций. Имеются сведения либо о некоторых особенностях экстерьера пестряток и смолтов из разных рек (Мельникова, 1959; Сидоров и др., 1977; Рубан, 1979; Мартынов, 1983 и др.), либо более подробные, но несопоставимые с первыми данными, полученные при исследовании только заводской молоди разного возраста и в разные сезоны (Галкин, 1955; Ильенкова, Казаков, 1981; Казаков и др., 1982, 1983б и др.).

Из работ по сравнительной фенотипической характеристике заводской и природной молоди атлантического лосося прежде всего следует упомянуть исследование А. Р. Митанса (1968), выполненное на реках Балтийского моря Салаце и Венте. В процессе смолтификации у рыб наблюдалось изменение ряда морфологических параметров, свидетельствующее об увеличении прогонистости тела (меняется индекс удлиненности, уменьшаются максимальная высота тела и длина головы, удлиняется хвостовой стебель) и переходе на хищное питание (происходит удлинение верхнечелюстной кости). Выращенная в аппаратах Аткинса с использованием искусственного корма КРТ молодь атлантического лосося не отличается по экстерьеру от речной. Рыбы, выращенные в прудах, где отсутствует течение воды, были мало прогонисты, с коротким (относительно длины тела) хвостовым стеблем, что может в дальнейшем отрицательно сказаться на их плавательной способности. Однако изучалось лишь 5 морфологических признаков и не рассматривались, в частности, такие важные и определяющие плавательную способность параметры, как размеры плавников и расстояния между ними, а также индексы внутренних органов, по которым в определенной степени можно судить о физиологическом состоянии выращиваемой молоди.

Сопоставление величины индексов внутренних органов было проведено при исследовании смолтов атлантического лосося, выловленных в р. Салаце, и молоди, выращенной Салацким рыболовным заводом (Зайцева, Конради-Кондрашов, 1984). При сравнении групп по 8—10 особей в каждой отмечено, что у рыб, выросших на рыболовном заводе, относительный вес селезенки, печени и желудочно-кишечного тракта несколько выше (статистическая обработка материала не выполнялась), чем у рыб из реки.

Напротив, по данным Ермолаева (1982, 1984), заводская молодь атлантического лосося имеет более низкие индексы жабр, сердца, печени, парных плавников и существенно отличается от природной относительной длиной головы, туловища, нижней челюсти, наименьшей высотой тела, антедорсальным и антевентральным расстояниями. Однако эти работы выполнены на малочисленном и генетически разнородном материале. В 1979 г. использовано всего по 10 экз. заводской и природной молоди; природная молодь из р. Поньгомы бассейна Белого моря сравнивалась с рыбами, выращенными Кемским рыболовным заводом, из икры, доставленной с р. Колы бассейна Баренцева моря.

В работе Коржуева и др. (1982) есть небольшие по объему и статистически не обработанные материалы, не сопоставимые для сравнения заводской и природной молоди. Например, заводские двухгодовики семги были исследованы в апреле на Тайбольском рыболовном заводе, а природные — в августе на р. Колвице.

Задача нашего исследования — сравнить по комплексу морфологических признаков молодь семги единого происхождения, но выросшую в разных экологических условиях — в реке и на рыболовном заводе.

Материал и методика

Исследование выполнено в 1983 г. в июне — в период массовой миграции смолтов из р. Умбы в Белое море и во время выпуска первых партий молоди, выращенной на Умбском рыболовном заводе. Всего исследовали 111 экз. рыб, в том числе 60 — из природной популяции и 51 — с рыболовного завода. Промеры и взвешивание выполняли только на свежем материале. Рыб взвешивали с точностью до 0,2 г, длину их измеряли по Смитту. Все измерения проводили в соответствии со схемой промеров лососевых рыб (Правдин, 1966), после чего рыб вскрывали и определяли их пол. Внутренние органы взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,5 мг. Индексы внутренних органов вычисляли по общепринятой методике (Смирнов и др., 1972, 1974). Печень взвешивали без желчного пузыря, так как в зависимости от накормленности ее вес у молоди атлантического лосося значительно варьирует — от крайне малых величин до 15—20 % веса самой печени (Talbot, Higgins, 1982). Сердце взвешивали с венозным синусом, удаляя из него сгусток крови.

Возраст молоди, выпускаемой рыболовным заводом, составлял 2+. Возраст рыб, выловленных в реке, определяли по чешуе. Первоначальную обработку материала вели раздельно по полу. В связи с тем что, как и в других исследованиях (Галкин, 1961; Митанс, 1968; Ильенкова, Казаков, 1981; Казаков и др., 1982, 1983), половой диморфизм по морфологическим признакам не был обнаружен, полученные при измерении самцов и самок данные были объединены. При сравнении морфологических показателей заводской молоди с природной только того же возраста — 2+ ($n = 17$), пользовались формулой для неравно-

Результаты исследования

Рыбы, отловленные в р. Умбе, имели окраску серебристых пестряток, реже серебрянок. Степень их серебрения, измеренная по коэффициенту отражения света поверхностью тела (Казаков, Козлов, 1985), достигла в среднем около 33 ед. Окраска заводской молоди в это же время была типично пестряточной или носила слабые признаки начавшегося серебрения, степень серебрения составляла в среднем около 10 ед.

На чешуе природной молоди в большинстве случаев можно было обнаружить 1—3, до 5—7 склеритов и лишь у отдельных особей прирост начавшегося вегетационного сезона отсутствовал. В общей выборке смолтов в возрасте 2+ было 17, 3+ — 43 экз. (28,33 и 71,67 % соответственно). Сравнение с литературными данными (Кузьмин, Смирнов, 1982) показывает, что это обычное соотношение основных возрастных групп молоди семги, мигрирующей из рек Терского берега Белого моря, в том числе р. Умбы. В отдельные годы численность двухгодовалых смолтов даже может превышать численность трехгодовалых, а мигранты более старшего возраста (4+) встречаются здесь единично (Суслова, Мельникова, 1966).

Природная молодь была значительно крупнее заводской. В среднем длина природных смолтов составляла $12,89 \pm 0,191$ см, вес — $19,31 \pm 1,018$ г, выпускаемой рыболовным заводом молоди — соответственно $10,66 \pm 0,151$ см и $12,16 \pm 0,501$ г. Аналогичные показатели длины и веса молоди, выпускаемой Умбским рыболовным заводом, отмечались нами и ранее (Казаков и др., 1983). Большие средние размеры природной молоди обусловлены не повышенным темпом ее роста, а наличием в выборке преимущественно рыб в возрасте 3+, как правило, более крупных, чем смолты в возрасте 2+. Так, средняя длина мигрантов в возрасте 2+ составляла $11,61 \pm 0,151$ см, средний вес $14,27 \pm 0,534$ г, что почти не отличается от размерных характеристик заводской молоди того же возраста во время выпуска. Средняя длина природных смолтов в возрасте 3+ равнялась $13,10 \pm 0,109$ см, средний вес $22,43 \pm 0,521$ г.

При сравнении заводской и природной молоди по 30 морфологическим признакам (табл. 1) оказалось, что по 24 из них имеются различия, в подавляющем большинстве случаев достоверные при $p \leq 0,001$. Достоверные различия обнаружены при сравнении заводской и природной молоди и по индексам сердца, жабр, печени, коэффициенту упитанности (табл. 2). При этом природная молодь превосходила заводскую по относительному весу сердца и жабр, а заводская, наоборот, имела более высокий индекс печени и коэффициент упитанности. Лишь по индексу селезенки заводская и природная молодь не различались между собой.

Использование относительных показателей дает возможность в определенной степени нивелировать различия, связанные с разными размерами рыб в сравниваемых выборках. Если морфологические признаки, выраженные в абсолютных единицах, обычно характеризуются относительной высотой и специфически различающейся у разных показателей изменчивостью, то признаки, выраженные в относительных единицах, при сравнении двух выборок характеризовались низкими и значительно более однообразными значениями коэффициентов вариации (см. табл. 1). На это явление специально обращает внимание Животовский (1984, с. 99), считающий, что «вычисление индексов оказывается полезным в тех случаях, когда они выявляют определенную закономерность, или когда они менее изменчивы, чем абсолютные величины». Тем не менее следует иметь в виду, что при сравнении морфометрических признаков желательно учитывать размеры рыб, входящих в исследуемые выборки даже в тех случаях, когда анализируются не только абсолютные, но и относительные значения промеров (см., например, Libosvarski, 1982). Вероятно, в связи с этим при изучении пластических и меристических показателей у представителей семейства Salmonidae рекомендуется регистрировать исследуемые признаки раз-

Таблица 1
Сравнительная характеристика морфологических признаков смолтов семги р. Умбы и молоди, выпускаемой Умбским рыболовным заводом

Признак *	Смолты из р. Умбы		Заводская молодь		t _{diff}
	X ± m _x	V, %	X ± m _x	V, %	
Длина туловища	72.18 ± 0.205	2.03	73.95 ± 0.165	1.58	6.70
Длина головы	22.65 ± 0.175	5.52	21.22 ± 0.106	3.53	6.99
Высота наибольшая	17.62 ± 0.119	4.84	18.24 ± 0.130	5.05	3.52
Высота наименьшая	7.17 ± 0.065	6.54	6.71 ± 0.064	6.79	5.04
Толщина тела	9.86 ± 0.084	6.09	10.51 ± 0.123	8.33	4.36
Длина рыла	5.86 ± 0.061	7.51	5.41 ± 0.083	10.89	7.20
Диаметр глаза	5.62 ± 0.069	8.85	5.66 ± 0.067	8.31	0.40
Заглазничный отдел головы	12.13 ± 0.091	5.34	10.46 ± 0.089	6.01	13.10
Ширина лба	5.77 ± 0.062	7.74	6.58 ± 0.051	10.21	10.00
Длина верхнечелюстной кости	9.26 ± 0.150	11.59	9.35 ± 0.090	6.82	0.53
Длина нижней челюсти	11.55 ± 0.105	6.50	10.78 ± 0.101	6.61	5.30
Высота головы у затылка	14.07 ± 0.114	5.82	13.94 ± 0.103	5.27	0.84
Антедорсальное расстояние	41.22 ± 0.158	2.75	42.26 ± 0.130	2.18	5.20
Постдорсальное расстояние	41.87 ± 0.142	2.43	41.92 ± 0.162	2.73	0.23
Антевентральное расстояние	47.97 ± 0.171	2.55	49.87 ± 0.348	4.93	4.90
Антеанальное расстояние	66.69 ± 0.168	1.81	67.73 ± 0.181	1.89	4.20
Длина хвостового стебля	19.86 ± 0.189	6.80	19.59 ± 0.248	8.98	0.87
Расстояние между P и V	28.27 ± 0.184	4.66	30.80 ± 0.175	4.02	10.00
Расстояние между V и A	19.69 ± 0.128	4.65	19.18 ± 0.156	4.98	2.52
Антепектральное расстояние	20.81 ± 0.159	5.46	20.88 ± 0.121	4.12	0.35
Поствентральное расстояние	44.59 ± 0.199	3.20	43.11 ± 0.221	3.63	4.98
Длина основания A	7.99 ± 0.094	8.26	7.49 ± 0.093	8.82	3.80
Длина основания D	12.71 ± 0.094	4.83	12.23 ± 0.114	6.70	3.20
Высота A	11.94 ± 0.148	8.90	11.19 ± 0.153	9.66	3.53
Высота D	15.68 ± 0.163	7.43	13.51 ± 0.246	12.88	7.40
Длина P	19.26 ± 0.207	7.68	16.19 ± 0.216	9.46	10.30
Длина V	13.45 ± 0.164	8.75	11.51 ± 0.163	10.06	8.40
Длина верхней лопасти C	14.91 ± 0.143	6.88	13.72 ± 0.131	6.76	6.10
Длина нижней лопасти C	15.31 ± 0.126	5.91	14.58 ± 0.107	5.21	4.40
Длина средних лучей C	5.65 ± 0.094	11.85	6.00 ± 0.094	11.08	2.63

* Здесь и в табл. 3 все признаки даны в процентах длины тела по Смитту.

Таблица 2

Индексы внутренних органов и коэффициент упитанности заводской и природной молоди семги

Показатель	Смолты из р. Умбы			Заводская молодь			t _{diff}
	Min-max	X ± m _x	V, %	Min-max	X ± m _x	V, %	
Индекс, ‰:							
сердца	1.64—4.17	2.51 ± 0.071	20.25	1.33—3.57	2.06 ± 0.058	19.98	5.00
жабр	25.07—40.48	32.72 ± 0.505	11.22	22.46—44.00	30.88 ± 0.597	13.68	2.35
печени	8.71—16.00	11.98 ± 0.235	14.05	11.20—20.00	15.11 ± 0.332	15.56	7.70
селезенки	0.50—2.22	1.07 ± 0.052	34.78	0.57—1.82	1.13 ± 0.044	27.34	0.58
Коэффициент упитанности, %	0.78—1.09	0.91 ± 0.008	6.33	0.78—1.21	0.98 ± 0.012	8.87	4.80

дельно по размерным классам рыб (Шапошникова, Дорофеева, 1974). С учетом этого отдельно выполнено сравнение по морфологическим признакам и индексам внутренних органов одновозрастной и одноразмерной молоди, выросшей на рыболовном заводе и в природных условиях (табл. 3, 4). В результате подтвердилось наличие фенотипических различий между исследуемыми группами рыб. При этом по сравнению с первоначально сопоставляемыми выборками не удалось обнаружить достоверных различий лишь по трем признакам: наибольшей высоте тела, длине основания спинного плавника и длине средних лучей хвостового плавника.

Таблица 3
Сравнительная характеристика морфологических признаков смолтов семги, мигрирующих из реки Умбы в возрасте 2+, и молоди, выпускаемой Умбским рыболовным заводом

Признак	Смолты из р. Умбы		Заводская молодь		t _{diff}
	X ± m _x	V, %	X ± m _x	V, %	
Длина туловища	71.31 ± 0.410	2.38	73.95 ± 0.165	1.58	7.10
Длина головы	23.15 ± 0.247	4.43	21.22 ± 0.106	3.53	8.40
Высота наибольшая	17.97 ± 0.347	7.99	18.24 ± 0.130	5.05	0.58
Высота наименьшая	7.18 ± 0.152	8.77	6.71 ± 0.064	6.79	3.32
Толщина тела	10.05 ± 0.126	5.14	10.51 ± 0.123	8.33	2.05
Длина рыла	6.03 ± 0.070	4.73	5.41 ± 0.083	10.89	4.18
Диаметр глаза	5.94 ± 0.121	8.49	5.66 ± 0.067	8.31	2.08
Заглазничный отдел головы	12.43 ± 0.160	5.30	10.46 ± 0.089	6.01	11.20
Ширина лба	5.61 ± 0.114	8.40	6.58 ± 0.051	10.21	5.54
Длина верхнечелюстной кости	9.59 ± 0.160	6.87	9.35 ± 0.090	6.82	1.21
Длина нижней челюсти	12.00 ± 0.138	4.77	10.78 ± 0.101	6.61	6.45
Высота головы у затылка	14.10 ± 0.189	5.53	13.94 ± 0.103	5.27	0.77
Антедорсальное расстояние	41.38 ± 0.320	3.19	42.26 ± 0.130	2.18	4.21
Постдорсальное расстояние	41.49 ± 0.239	2.36	41.92 ± 0.162	2.73	1.38
Антевентральное расстояние	48.28 ± 0.306	2.62	49.87 ± 0.348	4.93	2.56
Антеанальное расстояние	66.84 ± 0.328	2.02	67.73 ± 0.181	1.89	2.46
Длина хвостового стебля	19.71 ± 0.288	6.02	19.59 ± 0.248	8.98	0.26
Расстояние между P и V	28.48 ± 0.272	3.92	30.80 ± 0.175	4.02	5.98
Расстояние между V и A	19.73 ± 0.214	4.45	19.18 ± 0.156	4.98	2.49
Антепектральное расстояние	21.37 ± 0.192	3.90	20.88 ± 0.121	4.12	2.08
Поствентральное расстояние	44.36 ± 0.318	2.95	43.11 ± 0.221	3.63	2.96
Длина основания A	8.31 ± 0.204	10.11	7.49 ± 0.093	8.82	4.14
Длина основания D	12.48 ± 0.116	3.87	12.23 ± 0.114	6.70	1.21
Высота A	12.33 ± 0.257	8.59	11.19 ± 0.153	9.66	3.80
Высота D	16.22 ± 0.313	7.96	13.51 ± 0.246	12.88	5.92
Длина P	20.23 ± 0.160	3.28	16.19 ± 0.216	9.46	10.57
Длина V	14.07 ± 0.218	6.36	11.51 ± 0.163	10.06	8.31
Длина верхней лопасти C	15.35 ± 0.211	5.65	13.72 ± 0.131	6.76	6.42
Длина нижней лопасти C	15.92 ± 0.186	4.82	14.58 ± 0.107	5.21	6.29
Длина средних лучей C	5.91 ± 0.148	10.31	6.00 ± 0.094	11.08	0.49

Таблица 4

Индексы внутренних органов и коэффициент упитанности одновозрастной (2+) заводской и природной молоди семги

Показатель	Смолты семги р. Умбы			Заводская молодь			t _{diff}
	Min-max	X ± m _x	V, %	Min-max	X ± m _x	V, %	
Индекс, ‰:							
сердца	1.67—3.33	2.51 ± 0.097	16.02	1.33—3.57	2.06 ± 0.058	19.98	3.97
жабр	28.85—40.48	34.30 ± 0.849	10.21	22.46—44.00	30.88 ± 0.597	13.68	3.01
печени	9.24—14.07	11.78 ± 0.364	12.77	11.20—20.00	15.11 ± 0.332	15.56	5.49
селезенки	0.76—2.22	1.15 ± 0.102	36.98	0.57—1.82	1.13 ± 0.044	27.34	0.21
Коэффициент упитанности, %	0.85—0.96	0.91 ± 0.009	4.61	0.78—1.21	0.98 ± 0.012	8.87	3.04

Отчасти это может быть объяснено малой выборкой природных двух-годовалых смолтов. В то же время различия между рыбами, выросшими в разных экологических условиях, по остальным признакам остались высокими. Это подтверждает общие закономерности, обнаруженные в результате сравнительного исследования фенотипа молоди семги с рыболовного завода и мигрирующих смолтов из природной популяции. Обращает на себя внимание тот факт, что форма тела рыб, выращенных на рыболовном заводе, отличалась меньшей прогонистостью. У них оказались более низкими показатели, характеризующие длину рыла, заглаз-

ничного отдела головы и всей головы, длину туловища, тогда как максимальная высота тела была большей. В отличие от заводской молодежи у рыб, выросших в речных условиях, форма тела, судя по полученным данным, была более прогонистой и обтекаемой, лучше приспособленной к обитанию в потоке воды. Об этом свидетельствуют, в частности, достоверно меньшие показатели толщины тела, ширины лба, большее значение минимальной высоты тела, а также значительно пониженные коэффициенты упитанности (см. табл. 2, 4).

Заводская и природная молодежь достоверно (при $P \leq 0,001$) различалась между собой величинами антедорсального, антеанального, антевентрального расстояний, расстояний между грудными и брюшными, брюшными и анальным плавниками, что свидетельствует о различиях в относительном расположении плавников на теле. Особенно сильно заводская молодежь отличается от природной размерами плавников. Так, одновозрастная заводская и природная молодежь различалась по высоте спинного и анального плавников, длине грудных и брюшных плавников, длине верхней и нижней лопастей хвостового плавника. При сравнении заводской молодежи со всей природной (независимо от ее возраста) эти различия становились еще более значительными — они проявлялись также в длине основания спинного плавника и средних лучей хвостового плавника. У рыб, выросших в реке, как парные, так и непарные плавники были более развитыми.

Обсуждение

По подавляющему большинству исследованных признаков заводская молодежь семги достоверно отличается от молодежи того же происхождения, выросшей в природных условиях. Рыбы, выпускаемые в реку после двухгодичного выращивания на рыбоводном заводе и не уступающие природной молодежи того же возраста по размерам, имеют значительно худшие показатели экстерьера.

Известно, что в период смолтификации у атлантического лосося четко проявляются морфологические изменения, связанные с переходом к пелагическому образу жизни — окраска становится серебристой, тело прогонистым, коэффициент упитанности снижается (Европейцева, 1957; Баранникова, 1975; Knutsson, 1979; Folmar, Dickhoff, 1980; Wedemeyer et al., 1980, и др.). Все это наблюдалось у природной молодежи, среди которой 30 % составляли особи, мигрирующие в море в возрасте 2+. Характер окраски, особенности экстерьера, коэффициент упитанности заводских рыб того же возраста показал, что среди них не было особей, готовых к миграции вскоре после выпуска.

Данное обстоятельство особенно важно в связи с тем, что задача рыбоводных заводов — выпускать молодежь в состоянии, действительно близком к тому, чтобы она могла мигрировать на нагул, а не только имела размеры, подобные размерам смолтов из природных популяций. В связи с этим необходимо на практике следовать примеру лососеводов Швеции, где ранее, чем в других странах, добились весомых результатов в деле разведения атлантического лосося и не без основания считают, что сохранить популяции этого вида возможно лишь в том случае, если молодежь выращивать «... до такого возраста, когда она готова почти тотчас после высадки выйти в море» (Карлин, 1956, с. 58). Такого же мнения придерживаются и наши исследователи (Митанс, 1968; Яндовская и др., 1979, и др.). Если учесть, что само существование лососевых рыбоводных заводов предопределено чаще всего утратой условий для длительного обитания молодежи в реках, можно считать такую точку зрения правильной. Это не противоречит рекомендациям выпускать заводских пестряток, не достигших состояния смолтификации, в реки, где имеются недоиспользуемые выростные площади (Митанс, 1970; Aldridge, 1976; Смирнов, 1979; Смирнов и др., 1980; Шустов и др., 1981, и др.). Но и в этом случае

заводская молодежь должна как можно меньше отличаться от природной особенностями морфологии, которые в определенной степени служат индикаторами физиологического состояния рыб. При этом природную молодежь можно принимать за эталон. Полученные данные (см. табл. 1—4) свидетельствуют, однако, что заводская молодежь не выдерживает сравнения с природной, особенно по показателям, характеризующим относительное расположение плавников на теле и степень их развития.

Относительное расположение плавников на теле, как и форма самого тела рыб, несет функциональную нагрузку, поскольку детерминировано характером плавания и способом добывать пищу. Особенности топографии плавников чаще всего рассматриваются как признаки, носящие адаптивный характер и отражающие особенности эволюции тех или иных видов. На основании факторного анализа, например, показано, что размеры и расположение плавников связаны с обитанием рыб в определенных биотопах (Felley, 1984). Этот автор считает, что данные признаки в многомерном статистическом анализе более информативны, чем многие другие морфологические параметры. Уэбб (Webb, 1984a), анализируя различия в форме тела и локализации плавников некоторых видов хищных рыб (в том числе стальноголового лосося), питающихся одним и тем же объектом — *Pimephales promelas*, объясняет рассматриваемые признаки экологией этих видов и, прежде всего, их пищедобывательным поведением. По классификации данного автора (Webb, 1984b; Уэбб, 1984), лосось ближе всего стоит к «специалистам» в крейсерском плавании. С этой особенностью связана его функциональная морфология — комплекс важнейших характеристик (в том числе форма тела, расположение на нем плавников и их размеры), в немалой степени определяющих выживаемость. Наши данные об относительном расположении плавников на теле, расстояниях между ними показывают, что это достаточно пластичные признаки, проявляющиеся у молодежи семги изменчивость в зависимости от условий ее обитания.

Особо следует остановиться на обнаруженных различиях в размерах плавников заводской и природной молодежи. Большое функциональное значение плавников как локомоторных органов, известно в связи с особенностями экологии молодежи атлантического лосося. Путем визуальных наблюдений под водой установлено, что пестрятки, отличающиеся территориальным поведением и большую часть времени проводящие в придонных слоях воды, выбирают участки, на которых могут располагаться головой против течения, опираясь на грунт грудными и брюшными плавниками, а анальный, спинной и хвостовой плавники используя в качестве своеобразных рулей и стабилизаторов. Такая поза способствует снижению энергетических затрат для удержания на течении, улучшает обзор окружающей территории и дает возможность быстро перемещаться при бросках за кормовыми объектами или при уходе от хищников (Смирнов, 1979; Шустов и др. 1981; Шуров, Шустов, 1982; Шустов, 1983, и др.).

Особое значение в сохранении плавательной способности и выносливости молодежи атлантического лосося имеет развитие грудных плавников, действующих в потоке воды «аналогично рулям глубины» (Шуров, 1981). Наши данные о значительно более слабом развитии грудных плавников (см. рис., вклейка) у заводской молодежи семги в сравнении с одновозрастной природной (длина P соответственно $16,19 \pm 0,216$ и $20,23 \pm 0,160$) совпадают с материалами Шурова о различающихся индексах грудных плавников (отношении их площади к длине тела рыб) заводской и природной молодежи ($21,9 \pm 1,19$ и $53,0 \pm 2,02$ соответственно).

Недостатки развития грудных плавников, как и других локомоторных органов, по-видимому, могут быть одной из основных причин полупассивного сноса течением заводской молодежи атлантического лосося после выпуска в реки, что неоднократно наблюдалось многими исследователями (Шуров, Шустов, 1982; Шустов и др., 1980; Костылев, Ермолаев, 1983 и др.). Если выросшая в природных условиях молодежь атлантического

лососа больше находится в контакте с дном, то выпущенная с рыбоводных заводов чаще держится в средних слоях воды и вынуждена конкурировать в питании с молодью гольца, обитающей в этом же биотопе, затрачивает больше энергии на преодоление течения и подвергается сносу током воды (Dickson, MacGrimmon, 1982).

Вернидуб (1977), также отметившая меньшую длину хвостового, грудных и брюшных плавников у заводской молоди семги по сравнению с природной, считает основными причинами этого явления стирание их о дно бетонированных канав и поражение грибковыми заболеваниями. Однако среди исследованных нами рыб не встретились особи со следами таких повреждений, особенно на грудных и брюшных плавниках. Причины различий в размерах плавников (как и других различий морфологии) заводской и природной молоди иные.

В природных водоемах пестрятки семги расселяются на местах со скоростью течения 0,2—0,8 м/с и выше (Сидоров, 1979; Шустов и др., 1981; Шустов, 1983, и др.). При содержании в бассейнах, как показали результаты специальных экспериментов, молодь атлантического лосося предпочитает примерно такую же скорость течения воды — около восьми длин тела в секунду (что при длине рыб 9 см составляет 0,7 м/с), а быстрее всего достигает состояния смолтификации при скорости пять длин тела в секунду, т. е. 0,45 м/с (Thogre, Wankowski, 1979). В выростных сооружениях рыбоводных заводов, в том числе Умбского, скорость течения воды значительно ниже — 0,05—0,1 м/с и менее. Длительное время содержащиеся при таком водообмене и ведущие пассивный образ жизни при обильном кормлении рыбы оказываются физически хуже развитыми, чем в природных условиях. Это выражается, в частности, в их морфологических особенностях — меньших размерах плавников, измененных пропорциях тела, а также в повышенной упитанности и достоверно более низких индексах сердца и жаберного аппарата.

О влиянии на физиологическое состояние заводской молоди неадекватного ее потребностям кормления свидетельствует также достоверно (при $p \leq 0,001$) более высокий, по сравнению с природной молодь, индекс печени (см. табл. 2,4). Эти данные совпадают с материалами ряда авторов (Семенкова, 1979; Попова и др., 1980 и др.), показывающих, что у заводской молоди лосося в результате кормления несбалансированными по основным ингредиентам кормами, в печени наблюдается избыточное накопление липидов, в частности, триглицеридов, что приводит к жировой дистрофии. О нарушениях обмена веществ у заводской молоди в результате неправильного кормления косвенно можно судить также по достоверно (при $p \leq 0,001$) более высокому, чем у рыб, выросших в реке, коэффициенту упитанности. Несмотря на то, что применение данного показателя в качестве критерия реальной упитанности не всегда правомочно (Гершанович и др., 1984), в нашем случае его использование для сравнения состояния заводской и природной молоди вполне корректно. Учитывая, что по своей сути коэффициент упитанности дает определенные сведения о соотношении длины и веса (т. е. о пропорциях тела рыбы), полученные при сравнении заводской и природной молоди различия в средней величине данного показателя можно интерпретировать как следствие обильного регулярного кормления и малоподвижного образа жизни рыб, содержащихся в бассейнах.

Таким образом, установлено, что заводская молодь семги не отличается по размерам от одновозрастной природной. В то же время рыбы, выращенные на рыбоводном заводе, по большинству изучавшихся морфологических параметров значительно уступают выросшим в реке. Обнаруженные отличия, скорее всего, связаны с несоответствующим потребностям рыб гидрологическим режимом в выростных сооружениях и недостатками кормления. Существенные отклонения фенотипа заводской молоди от нормы делают ее недостаточно выносливой к физическим нагрузкам и доступной хищникам, что неоднократно показано в исследованиях, вы-

полненных на разных видах лососевых рыб (Miller, 1954; Green, 1964; Канидьева, 1966; Bams, 1967; Brett, 1967; Ногак, 1972; Шустов и др., 1981; Шустов, 1983 и др.). Улучшение состояния выращенных на рыбоводных заводах рыб, очевидно, может быть достигнуто их физической тренировкой перед выпуском (Шуров и др., 1983). Тренировка способствует формированию у молоди атлантического лосося обтекаемой формы тела и появлению серебристой окраски (Anonim, 1982). При этом природная молодь по своим морфологическим характеристикам может служить эталоном, под который должна осуществляться «подгонка» рыб, предназначенных для выпуска в естественные водоемы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакштанский Э. Л., Лепская В. А., Рождественская В. И., Сафонов Н. В., Черницкий А. Г., Попов А. В., Лоенко А. А., Исаев В. С., Расторгуев С. В. Некоторые показатели адаптации заводской и дикой молоди семги к морской воде. — Матер. семинара по пробл. «Биол. рес. Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера», Петрозаводск, 1981, с. 180—182.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб Л., Наука, 1975. 210 с.
- Болгова О. М. Липидный состав речной и заводской молоди лосося. Автореф. канд. дисс. Л., 1978, 22 с.
- Болгова О. М. Аминокислотный состав мышц речной и заводской молоди лосося и ее кормов. — В кн.: Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск, 1980, с. 95—108.
- Болгова О. М., Сидоров В. С., Смирнов Ю. А. Жирнокислотный состав тканей дикой и заводской молоди семги. — Тез. докл. конф. «Биол. пром. рыб и бесп. на ранних стадиях развития». Мурманск, 1974, с. 24—25.
- Болгова О. М., Сидоров В. С., Смирнов Ю. А. Состав жирных кислот мышц дикой и заводской молоди лосося. — В кн.: Лососевые Карелии. Петрозаводск, 1976, вып. 2, с. 163—167.
- Болгова О. М., Сидоров В. С., Смирнов Ю. А., Сорвачев К. Ф. Жирнокислотный состав полостного жира молоди лосося в естественных условиях и при заводском выращивании. — Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 6, с. 1090—1096.
- Вернидуб М. Ф. Экстерьер молоди семги и его изменения в процессе роста. — Тр. ПИПРО, Мурманск, 1977, вып. 32, с. 119—131.
- Волков И. В., Костылев Ю. А., Концова Н. А. Корреляция между физической выносливостью и морфофизиологическими показателями у двухлеток и трехлеток пресноводного лосося. — Тез. докл. XXI научн. конф. по изуч. и освоен. водоемов Прибалтики и Белоруссии, Псков, 1983, т. 2, с. 65—68.
- Волков И. В., Костылев Ю. А., Концова Н. А., Абуков С. П. К вопросу об экологическом значении показателей функционального состояния молоди лосося. — Вопр. ихтиологии, 1984, т. 24, вып. 1, с. 167—169.
- Галкин Г. Г. Выживаемость и рост искусственно выращенной молоди балтийского лосося в речной период ее жизни. — Изв. ВНИОРХ, 1961, т. 51, с. 15—27.
- Гершанович А. Д., Маркевич Н. Б., Дергалева Ж. Т. Об использовании коэффициента упитанности в ихтиологических исследованиях. — Вопр. ихтиологии, 1984, т. 24, вып. 5, с. 740—752.
- Европейцева Н. В. Переход в покатное состояние и скат молоди лососей. — Учен. зап. ЛГУ, 1957, № 288, с. 117—155.
- Ермолаев Г. И. Выживаемость заводской молоди семги в речной период. — Тр. ГосНИОРХ, 1982, вып. 190, с. 70—76.
- Ермолаев Г. И. Экологические основы повышения эффективности заводского разведения атлантического лосося в Карелии. Автореф. канд. дис., Л., 1984, 19 с.
- Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., Наука, 1984, 181 с.
- Зайцева Н. Д., Конради-Кондрашов М. А. Относительная масса внутренних органов и активность фосфатаз во внутренних органах естественной и заводской покатной молоди балтийского лосося. — В кн.: Иск. кормление лососевых при интенс. методах воспроизв. Рига, Авотс., 1984, с. 176—182.
- Ильенкова С. А., Казаков Р. В. Морфологическая характеристика заводской молоди проходных лососевых рыб. 1. Оценка фенотипической изменчивости сеголеток атлантического лосося. — Тр. ГосНИОРХ, 1981, вып. 174, с. 15—23.
- Казаков Р. В. Разведение атлантического лосося. 1. Основные задачи и проблемы. — Тр. ГосНИОРХ, 1981, вып. 163, с. 5—12.
- Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М., Легкая и пищевая пром., 1982, 141 с.
- Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Козлов В. В. Морфологическая характеристика заводской молоди проходных лососевых рыб. 2. Оценка фенотипической изменчивости годовиков атлантического лосося и кумжи после зимовки в разных температурных условиях. — Тр. ГосНИОРХ, 1982, вып. 190, с. 23—39.

- Казаков Р. В., Яндовская Н. И., Лейзерович Х. А., Петренко Л. А. Современное состояние и основные проблемы заводского разведения атлантического лосося. — В кн.: Биол. основы развития лососевого хоз-ва в водоемах СССР. М., Наука, 1983а, с. 138—156.
- Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Козлов В. В. Морфологическая характеристика заводской молоди проходных лососевых рыб. 3. Фенотипическая оценка двухгодовиков семги, выпускаемых Умбским рыболовным заводом. — Тр. ГосНИОРХ, 1983б, вып. 203, с. 53—62.
- Казаков Р. В., Козлов В. В. Количественная оценка степени серебрения молоди атлантического лосося природного и заводского происхождения. — В кн.: Морфология и систематика лососевидных рыб., Л., изд. ЗИН АН СССР, 1985, с. 119—129.
- Канидьева А. Н. Устойчивость заводской молоди кеты к скорости течения и хищным рыбам. — Тр. ММБИ, М.—Л., 1966, вып. 12 (16), с. 101—111.
- Карлин Б. Опыт по мечению лососей, выведенных в искусственных условиях. — Рыбн. пром. за рубежом, 1956, № 4, с. 57—66.
- Коржуев П. А., Алякринская И. О., Долгова С. Н. Характеристика крови молоди и взрослых особей атлантического лосося. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 5, с. 839—847.
- Костылев Ю. В. Искусственное воспроизводство беломорской семги. Проблемы и перспективы. — Тр. ГосНИОРХ, 1981, вып. 163, с. 34—42.
- Костылев Ю. В., Ермолаев Г. И. Некоторые аспекты экологической адаптации заводской молоди семги к речным условиям. — Тез. коорд. совещ. по лососевидным рыбам. Л., Наука, 1983, с. 105.
- Крохин В. В., Болгова О. М., Щуров И. Л. О липидном и жирнокислотном составе речной и заводской молоди лосося, отловленной в зимнее время. — В кн.: Сравнит. биохимия водн. животных. Петрозаводск, 1983, с. 61—66.
- Кузьмин О. Г., Смирнов Ю. А. Условия обитания и рост молоди семги в малых реках Кольского полуострова. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 5, с. 773—781.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., Высшая школа, 1973, 343 с.
- Маликова Е. М., Иозепсон У. П., Глаголева Т. П. Искусственное воспроизводство балтийского лосося на рыболовных заводах Латвии. — В кн.: Искусств. кормление лососевых при интенс. методах воспр. Рига, Авотс, 1984, с. 59—88.
- Мартынов В. Г. Семга уральских притоков Печоры. Л., Наука, 1983. 127 с.
- Мельникова М. Н. Сравнительная характеристика молоди семги рек Варзуги, Колы, Емца. — Научно-техн. бюлл. ВНИОРХ, 1959, № 8, с. 12—15.
- Митанс А. Р. Некоторые характеристики речных и заводских покотников латвийского лосося. — Рыбохоз. исслед. в басс. Балтийского моря, 1968, вып. 4, с. 160—182.
- Митанс А. Р. Поведение, питание и рост заводской молоди лосося после выпуска в реку. — Рыбохоз. исслед. в басс. Балтийского моря, 1970, вып. 7, с. 102—123.
- Остроумова И. Н. Количество гемоглобина и эритроцитов у молоди семги в условиях рыболовного завода и после выпуска в реку. — Тр. ММБИ, 1966, вып. 12 (16), М.—Л., с. 176—186.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., Пищевая пром., 1966. 376 с.
- Попова Р. А., Бехтерева З. А. Сравнительная характеристика желчнокислотного состава желчи речной и заводской молоди лосося. — Тез. докл. конф. «Экологич. физиология и биохимия рыб», т. II, Астрахань, 1979, с. 159—160.
- Попова Р. А., Болгова О. М., Рипатти П. О., Бехтерева З. А., Сидоров В. С. Изучение липидного и желчнокислотного состава у речной и заводской молоди лосося. — В кн.: Биохимия преснов. рыб Карелии. Петрозаводск, 1980, с. 29—35.
- Рубан А. К. Сравнительная характеристика некоторых морфофизиологических показателей карликовых и неполовозрелых самцов семги р. Шугор. — Тр. Коми филиала АН СССР, Сыктывкар, 1979, № 40, с. 57—64.
- Семенова Т. Б. Гистологический анализ печени, как один из методов оценки физиологического состояния молоди лосося от естественного нереста и при выращивании на рыболовных заводах. — Тез. докл. молодежной научн. конф. северных филиалов АН СССР, Сыктывкар, 1979, с. 118—120.
- Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л., Наука, 1983. 240 с.
- Сидоров Г. П. Возрастная, половая структура и рост молоди семги р. Шугор. — Тр. Коми филиала АН СССР, Сыктывкар, 1979, № 40, с. 33—56.
- Сидоров Г. П., Шубина В. Н., Мартынов В. Г., Рубан А. К. Биология атлантического лосося на этапе речной жизни. — Научн. тр. Коми филиала АН СССР, Сыктывкар, 1977, вып. 35, с. 1—45.
- Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб. — Тр. СевНИОРХ. Петрозаводск, 1972, т. 7, с. 1—168.
- Смирнов В. С., Божко А. М., Добринская Л. А. Основные требования к сбору и обработке материала по костистым рыбам при использовании метода морфофизиологических индикаторов. — В кн.: Типовые методики опред. продукт. видов рыб в пределах их ареалов. ч. 1, Вильнюс, 1974, с. 26—36.
- Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось. Л., Наука, 1979. 156 с.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. О целесообразности выпуска заводских пестряток семги в реки на доращивание. — Матер. семинара по пробл. «Биол. рес. Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера», Петрозаводск, 1980, с. 156—159.

- Степанов И. А., Щуров И. Л. Морфобиохимические показатели клеток эритроидного ряда дикой и заводской молоди атлантического лосося. — Матер. семинара по пробл. «Биол. рес. Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера», Петрозаводск, 1981, с. 178—180.
- Сулова Г. Н., Мельникова М. Н. Сравнительные данные по покотной молоди семги рек Умбы и Варзуги. — Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ, Петрозаводск, 1966, т. 4, вып. 1, с. 72—79.
- Узбе П. У. Корреляция между формой и функцией в плавании рыб. — В мире науки, 1984, № 9, с. 34—45.
- Шапошникова Г. Х., Дорофеева Е. А. Таблицы промеров рыб семейства Salmonidae. — В кн.: Типовые методики исслед. продукт. видов рыб в пределах их ареалов. ч. 1, Вильнюс, 1974, с. 22—25.
- Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск, 1983, 152 с.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям. — Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 4, с. 758—761.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. Поведение и расселение дикой и заводской молоди семги в малых реках Кольского полуострова. — Тр. ГосНИОРХ, 1981, вып. 163, с. 101—113.
- Щуров И. Л. Использование показателя «плавательная способность» для оценки качества заводской молоди семги. — Матер. семинара по проблеме «Биол. рес. Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера», Петрозаводск, 1981, с. 167—170.
- Щуров И. Л., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Возможность повышения физической выносливости заводской молоди лосося перед ее выпуском. — Тез. координац. совещ. по лососевидным рыбам, Л., Наука, 1983, с. 252—253.
- Яндовская Н. И., Казаков Р. В., Лейзерович Х. А. Инструкция по разведению атлантического лосося. Л., 1979, 96 с.
- Anonim. Salmon thrive on exercise. — Fish Farmer, 1982, vol. 5, N 4, p. 9—10.
- Aldridge C. H. Hatcheries help save New Brunswick salmon fisheries. — Fish. Farm. Intern., 1976, vol. 3, N 3, p. 8—11.
- Bams R. A. Differences in performance of naturally and artificially propagated sockeye salmon migrant fry as measured and predation tests. — J. Fish. Res. Bd. Can. 1967, vol. 24, N 5, p. 1117—1153.
- Brett I. R. Swimming performance of sockeye salmon in relation to fatigue time and temperature. — J. Fish. Res. Bd. Can., 1967, vol. 24, N 8, p. 1731—1741.
- Dickson T. A., MacCrimmon N. R. Influence of hatchery experience on growth and behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) within allopatric and sympatric stream populations. — Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1982, vol. 39, N 11, p. 1453—1458.
- Felley J. D. Multivariate identification of morphological-environmental relationships within the Cyprinidae (Pisces). — Copeia, 1984, N 2, p. 442—455.
- Folmar L. C., Dickhof W. W. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. A review of selected literature. — Aquaculture, 1980, vol. 21, N 1, p. 1—37.
- Green D. M. J. A comparison of stamina of brook trout from wild and domestic parents. — Trans. Am. Fish. Soc., 1964, vol. 93, N 1, p. 96—100.
- Horak D. L. Survival of hatchery-reared rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to stamina tunnel retings. — J. Fish. Res. Bd. Can., 1972, vol. 29, N 7, p. 1005—1009.
- Knutsson S. Factors affecting the parr-smolt transformation in Atlantic salmon. — ICES, 1979, C. M./M: 2,24 p.
- Libosvarski J. Note on comparison of morphometric characters in fishes of unequal body size. — Folia zool., 1982, vol. 31, N 2, p. 169—174.
- Miller R. B. Comparative survival of wild and hatchery-reared cutthroat trout in a stream. — Trans. Am. Fish. Soc., 1953, vol. 83, p. 120—130.
- Talbot C., Higgins P. J. Observations on the gall bladder of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., relation to feeding. — J. Fish. Biol., 1982, vol. 21, N 6, p. 663—669.
- Thorpe J. E., Wankowski J. W. J. Feed presentation and food particle size for juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — Proc. World Symp. on Finfish Nutr. and Fishfeed Technol., 1979, vol. 1, p. 501—513.
- Webb P. W. Body and fin form and strike tactics of four teleost predators attacking fathead minnow (*Pimephales promelas*) prey. — Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1984a, vol. 41, N 1, p. 157—165.
- Webb P. W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. — Amer. Zool., 1984b, vol. 24, N 1, p. 107—120.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE CULTURED AND WILD SALMO SALAR L. YOUNGLINGS

Morphological features of the *Salmo salar* L. younglings from the wild population of the Uмба River (White Sea) and from one cultured by the Uмба Hatchery have been studied. Statistically significant differences between the cultured and wild younglings have been found in most features, i. e. those characterizing body proportions, fin size, and indices of visceral organs. The data obtained are discussed in view of the discrepancy between the hydrological regime and the biological requirements of fishes cultured by hatchery.

ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАВОДСКОЙ И ПРИРОДНОЙ МОЛОДИ СЕМГИ (*SALMO SALAR* L.) ИЗ Р. ЛУВЕНЬГА

А. В. Салманов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В связи с изменением экологической обстановки во многих реках нарушаются условия естественного воспроизводства атлантического лосося. Поддержать запасы этого ценного вида становится возможным только при помощи заводского разведения. Известно немало примеров высокого биологического и экономического эффекта работы лососевых рыболовных заводов (Казakov, 1981). Однако в целом эффективность разведения проходных лососевых рыб еще низка, а выращиваемая на рыболовных заводах молодь во многом уступает природной (Казakov и др., 1982). Одна из причин такого положения связана с недостатком знаний биологических особенностей и адаптивных возможностей молоди атлантического лосося, поэтому необходимо получить представление об изменчивости отдельных признаков и структуры их взаимосвязей у заводской молоди атлантического лосося в первые годы жизни. Это поможет лучше оценить ее видовые и популяционные адаптивные возможности, установить норму реакции на предлагаемые экологические условия и выявить ценные признаки, по которым идет естественный отбор (Казakov, 1981; Ильенкова, Казakov, 1981).

Одним из показателей качества выпускаемой заводами молоди должна служить степень сходства ее строения с молодь из естественных условий (Романов, 1981, 1983). Морфологически полноценная молодь может быть получена при правильном содержании ее до выпуска в море. Существенное значение должно иметь нормальное кормление молоди; в частности, размер пищевых частиц при искусственном кормлении должен соответствовать размеру рыбы (Wankowski, 1979). Кормление мелкими частицами может привести к тому, что у выпускаемой молоди размеры элементов челюстно-жаберного аппарата будут сравнительно невелики, так как относительная величина рта у рыб зависит от размеров пищевых объектов (Алеев, 1963; Романов, 1983). Знание закономерностей развития скелета головы лососей позволит контролировать развитие молоди во время ее жизни в искусственных условиях.

В настоящей работе рассматриваются остеологические изменения в процессе роста молоди семги (*Salmo salar* L.) и отличия в строении черепа заводской и природной молоди, обусловленные искусственным разведением и сменой объектов питания. Поскольку описание формы черепа и отдельных костей, имеющих важное таксономическое значение, у взрослых рыб рода *Salmo* ранее неоднократно проводилось (Agassiz, Vogt, 1845; Bruch, 1861; Parker, 1873; Gaupp, 1906; Böker, 1913; Regan, 1914; Чернавин, 1918, 1921; Gregory, 1933; Saunderson, 1935; Tchernavin, 1938, 1938a, 1944; Norden, 1961; Серровага, 1962; Владыков, 1963; Дорофеева, 1967, 1975; Зелинский, 1977, и др.), мы остановимся только на характеристике различий формы черепа и костей между заводской и природной молодь семги.

Материалом для работы послужила молодь семги из реки бассейна Белого моря — Лувеньга. Одна группа рыб представлена трех-

Таблица 1
Распределение рыб по месту сбора, возрасту, полу и линейным размерам тела

Место сбора	Природные, р. Лувеньга					Заводские, Кандалакшский завод		
	3+		4+		2+		4+	
Возраст	+	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♂
Длина, мм	♀	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♂
80—90	—	—	—	—	—	6	—	—
91—100	—	—	—	—	—	6	6	—
101—110	1	—	—	—	—	7	6	—
111—120	3	—	—	—	—	4	—	—
121—130	2	10	1	2	2	2	2	—
131—140	1	11	1	5	3	2	—	—
141—150	—	1	3	1	2	—	1	—
151—160	—	—	1	—	1	—	1	1
161—170	—	—	—	1	—	—	—	—
Всего, шт.	7	22	6	9	8	27	16	1

Таблица 2
Средний уровень изменчивости размерных показателей головы, черепа и костей

Место сбора	Заводские, Кандалакшский завод		Природные, р. Лувеньга				
	2+		2+	3+		4+	
Возраст	2+		2+	3+		4+	
Измерения	♀ N=27	♂ N=16	♀ N=7	♀ N=22	♂ N=6	♀ N=9	♂ N=8
длины тела	18.3 *	16.9	7.7	7.4	7.0	4.5	7.1
головы (n=9) **	14.8	14.8	7.9	7.7	6.8	5.5	7.4
черепа (n=9)	13.4	14.6	6.1	8.0	5.8	5.4	6.1
всех костей (n=23)	16.2	16.8	8.2	8.7	10.3	6.2	8.1
C _v *** (N=42)	15.3	15.9	7.7	8.3	8.5	5.8	7.5

* Коэффициент вариации C_v, %; ** n — число измерений; *** — средний коэффициент вариации по всем измерениям.

летками (2+), взятыми с Кандалакшского рыболовного завода в 1982 г., другая — рыбами разного возраста (2+, 3+, 4+), выловленными в реке Лувеньга в том же году.* Распределение рыб по месту сбора, возрасту, полу и линейным размерам тела указано в табл. 1. Длину тела измеряли по Смитту сразу же после вылова. Остеологическую обработку материала проводили по методике Шапошниковой и Ключанова (1974). Схемы измерения черепа и его отдельных костей заимствованы из работ Горшкова (1979) и Романова (1981). Результаты измерений обрабатывали статистически (Лакин, 1973; Глотов и др., 1982). Однако небольшой объем выборки и высокая изменчивость размерных показателей (табл. 2) сильно затрудняют получение статистически достоверных различий при сравнении заводских и природных самок по пропорциям черепа и многих костей.

Сравнительный анализ самок и самок как заводской, так и природной молоди *Salmo salar* показал полное сходство между ними по всем остеологическим признакам. Слабые различия у самок и самок природной молоди семги начинают проявляться лишь в возрасте 4+ и выражены только в форме этмоидального отдела хондрокраниума. Самцы, в отличие от самок, имеют более широкий в основании и менее высокий на уровне ethmoidalia lateralia этмоидальный отдел (его ширина и высота в процен-

* Автор выражает глубокую благодарность А. А. Лоенко и А. Г. Черницкому, собравшим материал и определившим возраст природной молоди семги.

Таблица 3
Характеристика заводских и природных самок (2+) по пластическим признакам

Место сбора	Заводские самки 2+ N=27			Природные самки 2+ N=7		
	lim	$\bar{X} \pm m$	σ	lim	$\bar{X} \pm m$	σ
1 *	80.0—160.0	104.67±3.678	19.12	104.0—130.0	118.86±3.440	9.10
2	18.1—29.1	22.53±0.596	3.10	23.5—27.7	25.85±0.545	1.44
3	3.5—7.0	5.38±0.167	0.87	5.2—6.5	5.77±0.148	0.39
4	9.0—15.1	11.41±0.347	1.81	11.8—13.8	13.06±0.347	0.92
5	4.2—7.2	5.65±0.136	0.71	4.4—7.0	5.92±0.350	0.93
6	6.5—10.0	8.09±0.207	1.08	8.3—9.6	8.78±0.198	0.52
7	1.7—2.8	2.23±0.062	0.32	1.9—2.5	2.19±0.084	0.22
8	9.1—16.0	11.81±0.322	1.67	12.1—14.4	13.27±0.310	0.82
9	10.3—16.8	13.30±0.348	1.81	13.4—16.0	14.86±0.378	1.00
10	3.8—7.7	5.39±0.199	1.03	5.8—7.0	6.53±0.167	0.44
11	3.2—6.5	4.34±0.145	0.75	4.2—4.8	4.54±0.095	0.25
12	6.1—10.0	7.42±0.185	0.96	7.7—8.8	8.34±0.178	0.47
13	6.8—10.9	8.22±0.194	1.01	8.4—9.9	9.26±0.231	0.61
14	7.2—11.5	8.52±0.205	1.06	8.5—10.1	9.43±0.225	0.60
15	14.4—20.8	17.05±0.362	1.88	17.5—19.7	18.64±0.334	0.88
16	13.2—20.0	16.17±0.371	1.93	16.3—19.1	17.89±0.358	0.95
17	1.7—3.6	2.80±0.083	0.43	3.0—4.1	3.52±0.147	0.39
18	4.8—7.9	5.94±0.155	0.81	6.4—7.3	6.86±0.128	0.34
19	5.2—8.4	6.37±0.167	0.87	6.7—7.6	7.21±0.139	0.37
20	1.6—3.1	2.16±0.075	0.39	2.0—2.4	2.25±0.048	0.13
21	1.4—2.9	1.96±0.077	0.44	1.8—2.4	2.04±0.095	0.25
22	1.1—2.3	1.69±0.072	0.37	1.6—2.3	1.96±0.092	0.24
23	1.1—2.0	1.72±0.053	0.27	1.6—2.1	1.82±0.067	0.18
24	6.9—11.1	8.55±0.239	1.24	8.8—10.3	9.65±0.212	0.56
25	1.0—2.1	1.48±0.055	0.28	1.4—2.2	1.81±0.117	0.31
26	1.4—2.2	1.72±0.042	0.22	1.6—1.9	1.71±0.054	0.14
27	7.2—12.0	8.97±0.245	1.27	9.7—10.9	10.18±0.188	0.50
28	5.2—9.1	6.56±0.213	1.11	6.8—8.0	7.35±0.159	0.42
29	3.5—6.8	5.74±0.154	0.80	5.2—5.9	5.51±0.114	0.30
30	2.1—3.8	2.89±0.098	0.51	3.0—3.6	3.23±0.080	0.21
31	6.9—11.5	8.74±0.255	1.32	9.1—10.5	9.69±0.223	0.59
32	4.3—7.0	5.48±0.144	0.75	5.0—6.5	5.99±0.201	0.53
33	2.3—4.2	3.19±0.088	0.46	3.5—4.3	3.73±0.128	0.34
34	2.2—3.5	2.65±0.081	0.42	2.8—3.3	3.03±0.061	0.16
35	5.0—8.2	6.09±0.165	0.86	6.5—7.5	6.91±0.132	0.35
36	2.9—4.7	3.64±0.085	0.44	3.8—4.3	4.07±0.081	0.21
37	3.3—5.3	4.14±0.115	0.60	4.6—5.1	4.81±0.094	0.25
38	3.5—6.1	4.86±0.135	0.70	5.2—6.0	5.58±0.110	0.29
39	1.1—1.7	1.33±0.034	0.18	1.3—2.1	1.73±0.111	0.29
40	3.4—5.0	4.38±0.123	0.55	4.4—5.2	4.81±0.115	0.31
41	1.6—3.5	2.22±0.115	0.51	2.3—2.9	2.55±0.084	0.22
42	1.3—2.2	1.71±0.079	0.35	1.8—2.3	2.00±0.085	0.23

* Номера признаков соответствуют следующим измерениям в мм: 1 — длина тела по Смитту, 2 — длина головы, 3 — длина рыла, 4 — длина заглазничного отдела, 5 — диаметр глаза (горизонтально), 6 — длина верхнечелюстной кости, 7 — ширина верхней челюсти, 8 — длина нижней челюсти, 9 — высота головы у затылка, 10 — ширина лба, 11 — максимальная ширина этмоидального отдела хондрокраниума на уровне ethmoidalia lateralia, 12 — ширина черепа на уровне глазницы, 13 — ширина черепа на уровне клиновидноушных костей, 14 — ширина черепа на уровне крыловидноушных костей, 15 — длина черепа от конца рострума до конца гребня supraoccipitale, 16 — длина черепа от конца рострума до конца парасфеноида, 17 — высота черепа на уровне ethmoidalia lateralia, 18 — высота черепа на уровне середины глазницы, 19 — высота черепа на уровне supraoccipitale; праемахиллаге — 20 — общая длина кости, 21 — длина переднего края кости, 22 — длина заднего края кости, 23 — максимальная высота кости; maxillare — 24 — длина кости, 25 — длина переднего отростка, 26 — высота кости; dentale — 27 — длина кости, 28 — длина верхней ветви, 29 — глубина каудальной выемки, 30 — ширина кости; articulare — 31 — длина кости, 32 — длина верхней части, 33 — длина нижнего отростка, 34 — высота кости; hyomandibulare — 35 — высота кости, 36 — ширина кости, 37 — высота переднего края кости; linguale plattum — 38 — длина кости, 39 — максимальная ширина кости; supraethmoideum — 40 — длина кости, 41 — ширина головки кости, 42 — ширина рукоятки.

Таблица 4
Процентные отношения ширины и высоты черепа у заводской и природной молодежи семги

Место сбора	Заводские самки 2+ N=10, L _{ac} =112.8			Природные самки 2+ N=7, L _{ac} =118.9			(P < 0.01) (t _{st})
	lim	X ± m	σ	lim	X ± m	σ	
Ширина черепа между наружными краями:							
pterotica (мм)	8.6—10.2	9.18 ± 0.168	0.53	8.5—10.1	9.43 ± 0.225	0.60	0.91
ethmoidalia lateralia frontalia sphenotica	47.4—57.4	52.08 ± 1.248	3.95	43.8—54.6	48.15 ± 1.248	3.30	2.16
82.3—93.0	87.03 ± 1.134	3.59	80.2—95.3	88.49 ± 1.683	4.45	1.04	
89.5—101.7	96.92 ± 1.123	3.55	93.8—99.5	98.12 ± 0.741	1.96	0.81	
Высота черепа на уровне:							
ethmoidalia lateralia frontalia supraoccipitale	27.1—36.1	31.83 ± 0.977	3.09	34.2—42.7	37.25 ± 1.059	2.80	3.69
65.1—73.3	69.70 ± 0.632	2.00	69.4—75.9	72.71 ± 0.970	2.57	2.72	
69.8—88.4	75.53 ± 1.666	5.27	73.1—79.5	76.48 ± 0.818	2.17	0.45	
Длина черепа от конца рострума до конца гребня supraoccipitale (мм)	17.5—20.3	18.59 ± 0.297	0.94	17.5—19.7	18.64 ± 0.334	0.88	0.11

тах от ширины черепа на уровне pterotica самцы — 52.9 %, 35.9 %; самки — 50.5 %, 36.9 % соответственно). В то же время самцы заводской и природной молодежи семги по большинству размерных показателей сильнее изменчивы, чем самки (табл. 2), поэтому в дальнейшем изложении материала приводятся данные по остеологическим признакам заводских и природных самок.

Сравнение по средним значениям всех измерений головы, черепа и отдельных костей заводских и природных самок одного возраста (2+) показало, что заводская молодежь несколько мельче природной (табл. 3), однако есть небольшая группа показателей, по которым различия не обнаружены. Это диаметр глаза, ширина верхней челюсти, максимальная ширина этмоидального отдела на уровне ethmoidalia lateralia, все размеры ргаемахилляге, ширина тахилляге, глубина каудальной выемки dentale. Кроме того, при сопоставлении ровесников (3+, 4+) природной молодежи видно, что самцы крупнее самок, а у заводской — приблизительно одного размера.

Череп у заводских самок, в отличие от природных (2+) (с одинаковой длиной тела), этмоидальный отдел хондрокраниума сильнее вытянут в длину. Форма наружных краев лобных костей над глазницами у заводской молодежи также несколько иная. Начиная от клиновидноушных костей, лобные кости сужаются довольно сильно, образуя иногда даже вогнутость, а затем плавно сходятся кпереди. У природной молодежи во всех случаях отмечалось плавное их сужение к этмоидальному отделу. Не одинакова форма краев лобных костей и в вертикальном направлении: заводские самки имеют более изогнутую форму края, дугообразную, за счет чего глазница принимает более округлые очертания. При этом сами лобные кости сохраняют плоскую форму. Окончания лобных костей у заводских самок расположены ближе к заднему краю черепа, чем у природных. По ширине черепа на уровне середины глазницы природные самки либо совсем не отличаются от заводских, либо последние имеют более узкий череп. Ширина мозгового отдела на уровне клиновидноушных и крыло-видноушных костей у заводских самок равнялась или была несколько меньше таковой у природных (табл. 4). Природная и заводская молодежь различается и формой основания черепа. Заводские самки имеют менее крутой изгиб парасфеноида, который начинается не сразу на уровне

Таблица 5

Характеристика заводской и природной молодежи семги по относительным размерам отдельных костей

Место сбора	Заводские самки 2+ N=10, L _{ac} =112.8 мм			Природные самки 2+ N=7, L _{ac} =118.9 мм			C _v %	σ	t _{st} (P < 0.01)
	lim	X ± m	σ	lim	X ± m	σ			
Supraethmoideum*									
1**	50.0—70.0	54.55 ± 2.666	7.05	49.5—62.4	53.13 ± 1.730	4.58	12.9	4.58	0.95
2	30.0—46.7	41.70 ± 2.104	5.57	36.5—48.9	41.64 ± 1.636	4.33	13.4	4.33	0.05
Maxillare	16.0—22.9	19.09 ± 0.649	2.05	16.4—19.3	17.76 ± 0.339	0.90	10.7	0.90	0.33
3									
Dentale	63.9—91.0	72.72 ± 2.285	7.23	69.5—74.3	72.20 ± 0.640	1.69	9.9	1.69	0.38
4	26.8—37.2	32.12 ± 0.962	3.04	28.9—33.8	31.73 ± 0.600	1.59	9.5	1.59	0.63
5									
Articulare	27.4—34.4	29.78 ± 0.791	2.50	29.5—33.5	31.30 ± 0.452	1.20	8.4	1.20	3.01
6									
Linguale plattum	25.5—29.1	27.08 ± 0.414	1.31	25.2—38.9	30.93 ± 1.769	4.68	4.8	4.68	5.07
7									

* При подсчете средних значений индексов супраэтноида у заводских самок N=7. ** Здесь и в табл. 6 номерам признаков соответствуют следующие отношения, выраженные в %: 1 — ширины головки кости к общей длине кости; 2 — ширины рукоятки кости к общей длине кости; 3 и 7 — максимальной ширины к общей длине кости; 4 — длины верхней ветви кости к длине нижней ветви; 5 и 6 — высоты кости к ее длине.

переднеушной кости и заднего края глазницы, а ближе кпереди, около $\frac{1}{3}$ ее основания. По высоте черепа между заводской и природной молодью имеются различия. Черепа заводских самок несколько ниже, чем природных, особенно это выражено на уровне этмоидального отдела и глазницы (табл. 4). В целом череп заводской молоди сильнее вытянут в длину и более плоский, чем у молоди из естественных условий.

Supraethmoideum (рис. 1, табл. 5). Природные и заводские самки равного возраста (2+) отличаются по форме рукоятки супраэтноида. У заводской молоди рукоятка супраэтноида, начинаясь от головки кости, расширяется книзу, имеет слабо выраженную выемку и относительно уже, чем у природной.

Vomer (рис. 2). Заводская молодь имеет более узкий сошник, задняя часть рукоятки менее вытянутая, чем у природной молоди. Зубы, расположенные на основании головки сошника, у природной молоди развиты сильнее, чем у заводской, и направлены вниз и слегка назад. Зубы, расположенные на рукоятке сошника, у природной молоди в большинстве случаев направлены вниз и слегка загнуты назад, лишь немногие из них выгнуты кпереди, в то время как у заводской — все направлены вперед. Рукоятка сошника у заводских самок более плоская.

Praemaxillare (рис. 3). У природных и заводских самок межчелюстная кость сходной формы, однако у заводских самок короче ряд зубов и восходящий отросток (крыло) более тонкий и высокий.

Maxillare (рис. 4, табл. 5). У заводских самок эта кость относительно шире, чем у природных. Передний отросток верхнечелюстной кости у отдельных заводских рыб сильнее изогнут кверху. Сама кость у заводской молоди менее выгнутая и более плоская, причем у некоторых рыб, расположенный на ней ряд зубов был короче, чем у природных.

Dentale (рис. 5, табл. 5). Заводские самки имеют более выгнутую и менее высокую зубную кость, при этом отросток на верхней ветви кости выражен слабее. У отдельных заводских особей ряд зубов на зубной кости был короче, чем у природных.

Articulare (рис. 6, табл. 5). У заводских самок задняя часть сочленовной кости более массивная за счет менее глубокой выемки между передней и задней частями. Отросток, соединяющийся с квадратной костью, направлен больше назад и более прямой, чем у природных.

Linguale plattum (рис. 7, табл. 5). Природные и заводские самки различаются по форме язычной пластинки. У заводских самок она более короткая и узкая и на заднем крае имеет менее глубокую вырезку.

Hyomandibulare (рис. 8). Природные и заводские самки различаются по форме верхнего края подвесочной кости. У заводских рыб больше угол наклона верхнего края кости, которым она сочленяется с черепом, и задний отросток сохраняет прямую форму, в отличие от подвесочной кости природных.

Хотя непосредственное сравнение остеологических изменений, связанных с ростом рыб, у природной и заводской молоди семги провести невозможно из-за различия рыб по размерным показателям, такой анализ в разных группах представляет определенный интерес для выяснения тенденций в направлении роста черепа и отдельных костей.

У природных самок с увеличением линейных размеров рыб от 10.4 до 16.9 см этмоидальный отдел хондрокраниума расширяется в задней части, на уровне переднелобных костей, за счет увеличения количества хряща и уменьшается его относительная длина по сравнению с другими отделами черепа. Увеличивается и мозговой отдел черепа, причем рост черепа в ширину на уровне клиновидноушных костей несколько отстает от роста на уровне крыловидноушных костей, в результате чего мозговой отдел в целом принимает трапециобразную форму. Изменение черепа в высоту и ширину происходит несколько быстрее, чем в длину. Одновременно с этим увеличивается количество хряща в межглазничной перегородке.

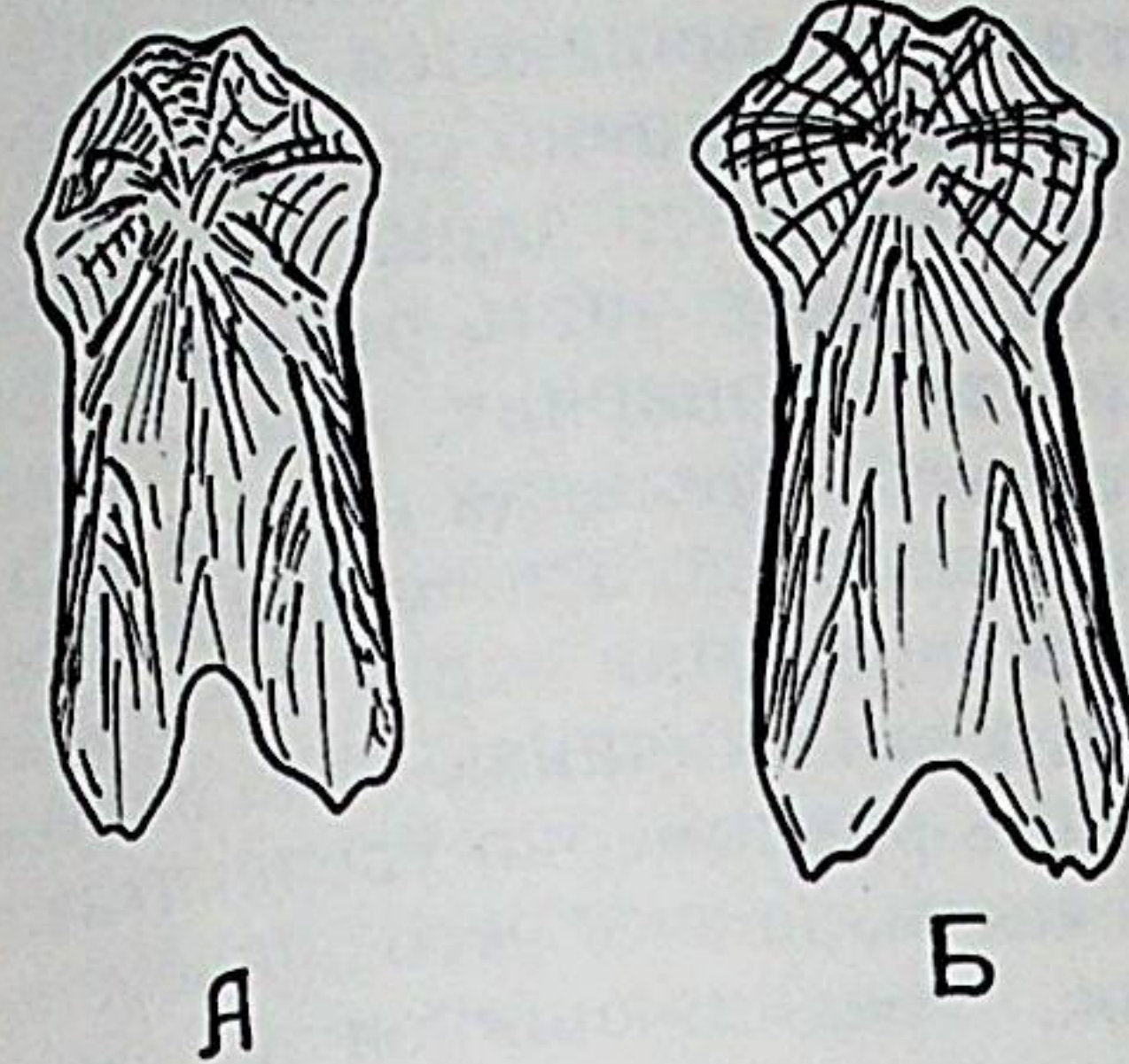


Рис. 1. *Supraethmoideum* (супраэтноид).
Здесь и на последующих рисунках А — кости природной молоди семги, Б — заводской.



Рис. 2. *Vomer* (сошник).

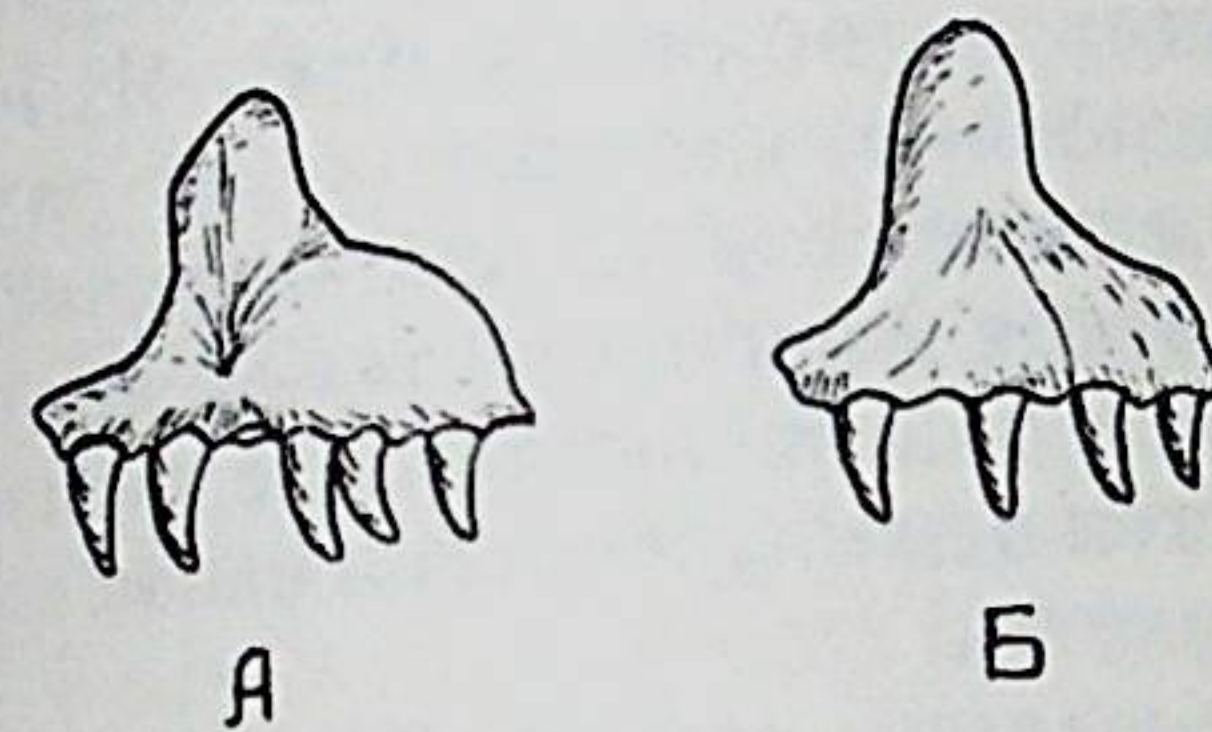


Рис. 3. *Praemaxillare* (межчелюстная кость).

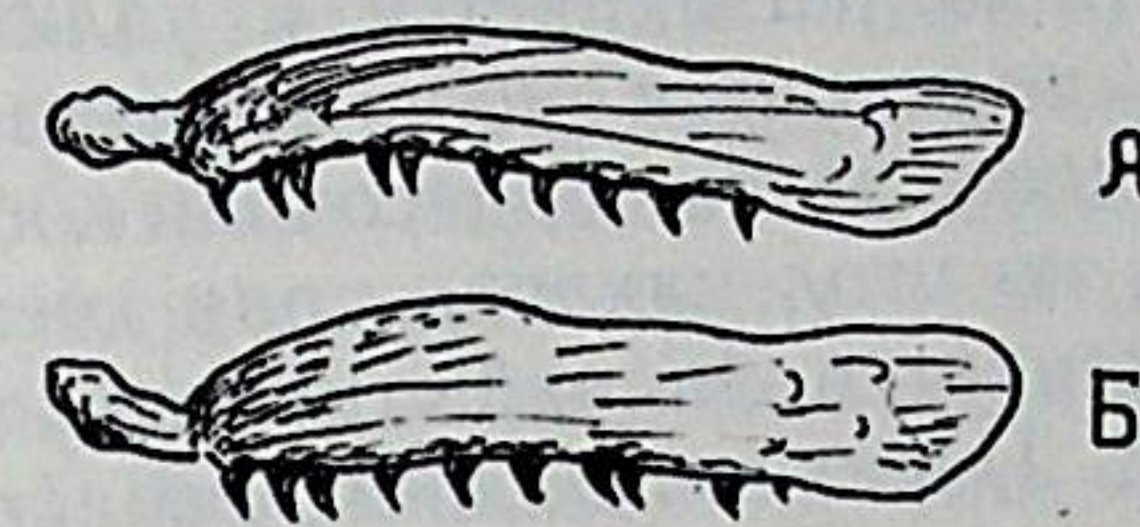


Рис. 4. *Maxillare* (верхнечелюстная кость).

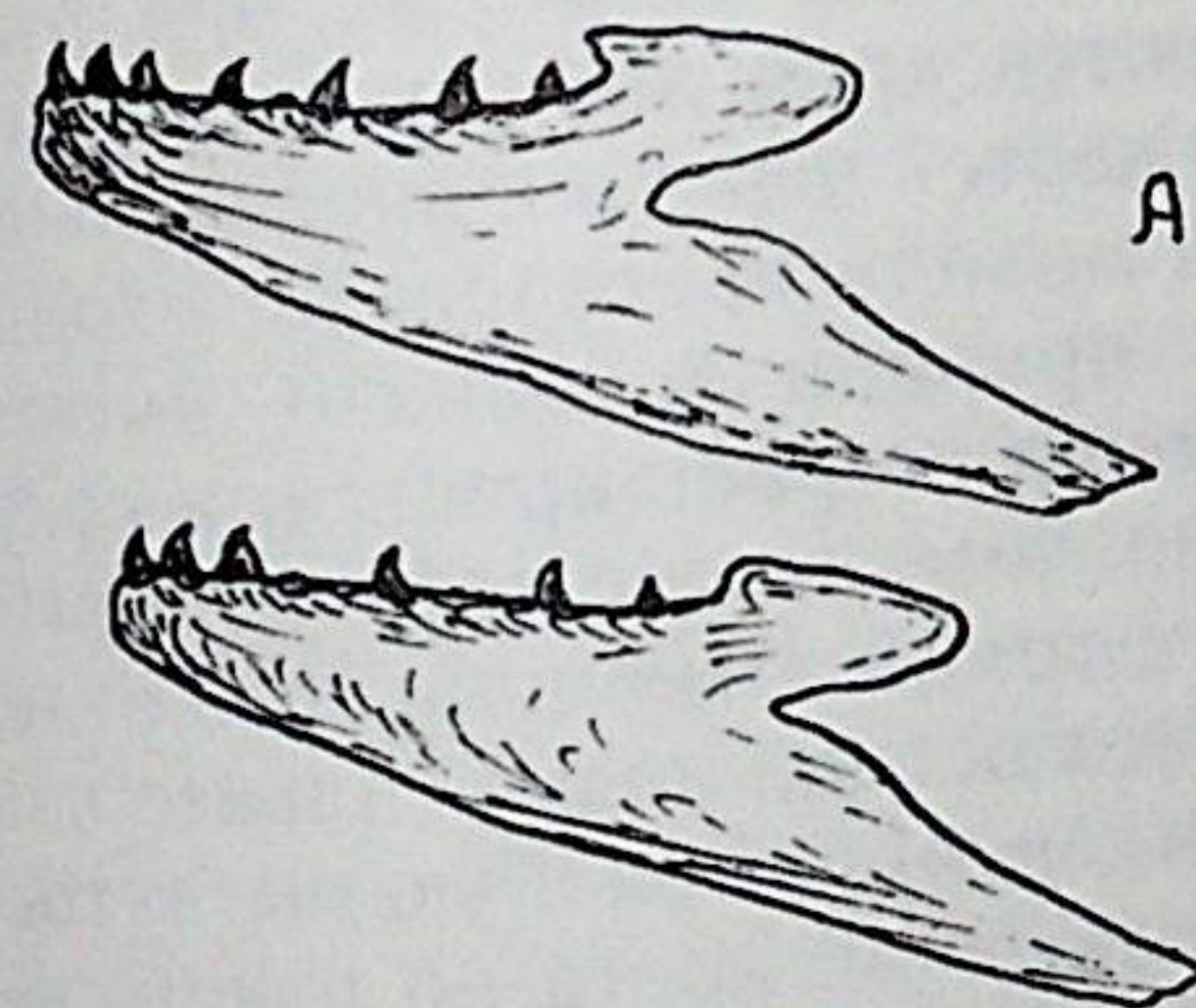


Рис. 5. *Dentale* (зубная кость).

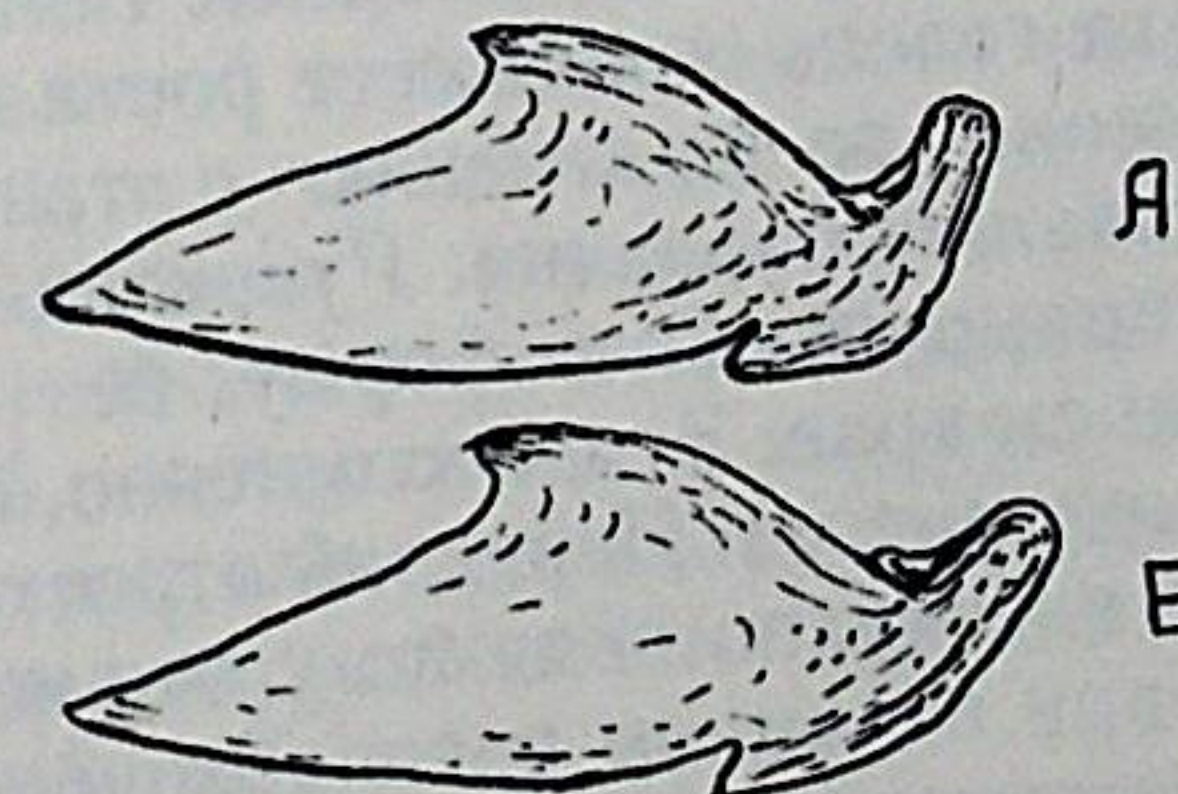


Рис. 6. *Articulare* (сочленовная кость).

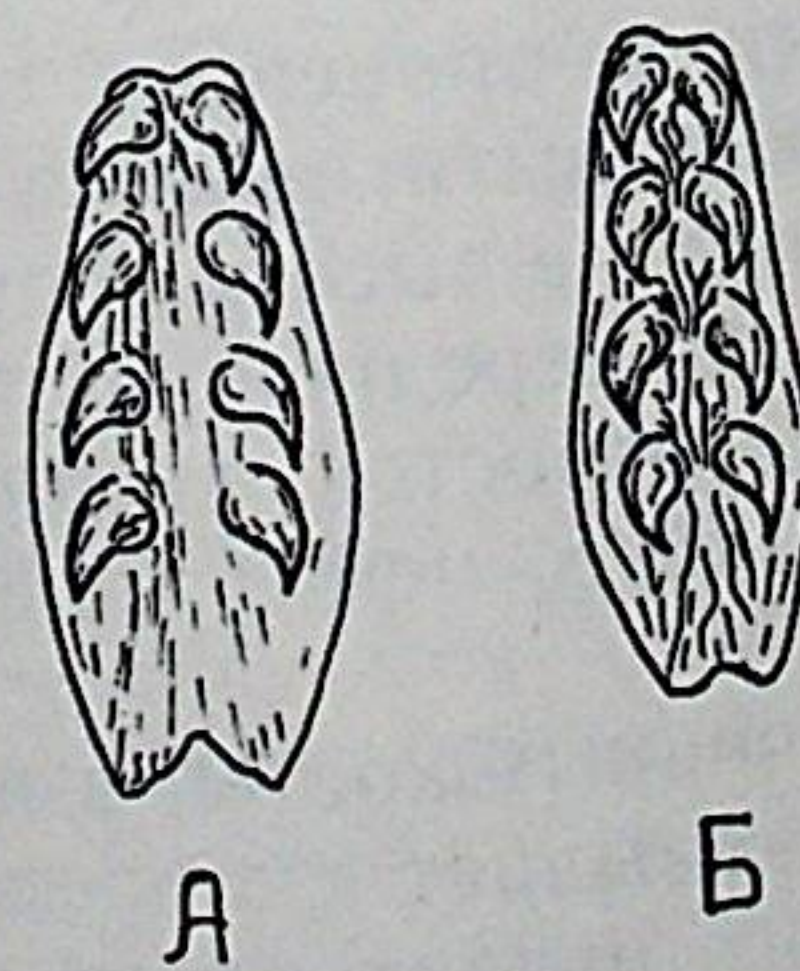


Рис. 7. *Linguale plattum* (язычная пластинка).

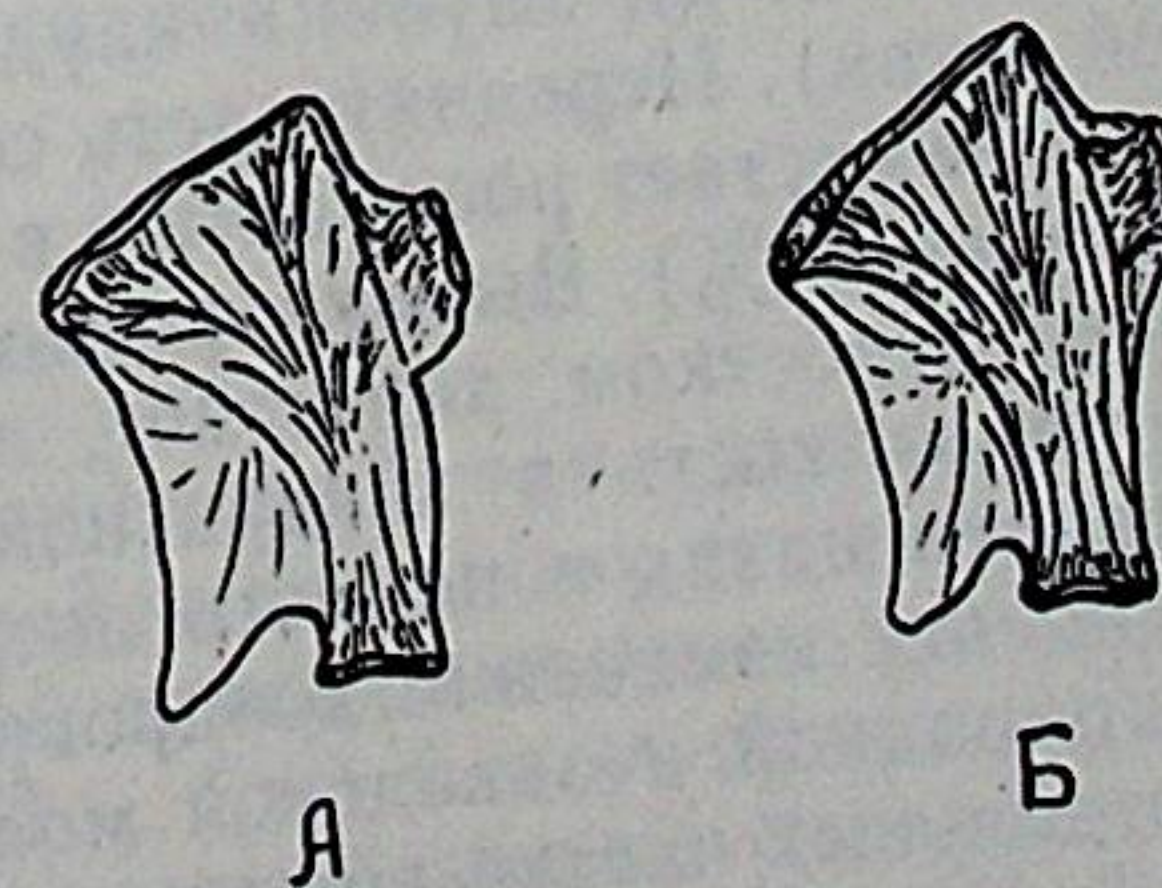


Рис. 8. *Hyomandibulare* (подвесочная кость).

Супраэтноид растет в длину и ширину, при этом головка кости сохраняет треугольную форму и утолщается. Рукоятка вытягивается в длину и расширяется, приобретая тем самым также слабую треугольную форму, на заднем крае появляется вырезка. Сошник увеличивается в размерах, передняя часть рукоятки сошника расширяется и плавно сходится к задней, четко выраженных «крыльев» нет. Увеличивается длина ряда зубов, и в связи с этим удлиняется и вытягивается задняя часть рукоятки сошника. Головка кости несколько быстрее растет в ширину, чем в длину. С ростом межчелюстной кости уменьшается относительная высота восходящего отростка, утолщается передняя часть кости до основания восходящего отростка, и почти совсем не изменяется ее задняя часть. Утолщение и расширение передней части кости приводит к сглаживанию угла подъема восходящего отростка. Верхнечелюстная кость равномерно увеличивается в размерах и сильнее изгибается в передней части, за счет чего приобретает дугообразную форму. Передний отросток, соединяющийся с небной костью, удлиняется. У зубной кости изменения в длину опережают ее рост в высоту. Особенно увеличивается в длину и утолщается нижняя ветвь. Несколько удлиняется ряд зубов и увеличивается в размерах верхняя ветвь, при этом углубляется каудальная выемка. Кость слегка выгибается. Сочленовная кость также быстрее растет в длину, чем в высоту (в длину кость увеличивается на 30.1 %, а в высоту на 26.0 %). Отросток, соединяющий сочленовную кость с квадратной, растет, загибаясь кверху. Язычная пластинка расширяется и удлиняется, особенно удлиняется ее задняя часть, не несущая зубов, вырезка на заднем крае становится более четкой. В процессе роста подвесочная кость утолщается и расширяется ее верхняя часть, но угол наклона края кости, которым она сочленяется с черепом, не изменяется. Задний отросток увеличивается в длину и слегка выгибается вперед. Передняя нижняя лопасть расширяется.

У заводской молодежи семги с увеличением длины тела от 8.5 до 13.9 см наблюдается расширение этмоидального и мозгового отделов черепа. При этом рост черепа в длину несколько опережает рост в ширину и высоту. Удлиняется этмоидальный отдел черепа, уменьшается размер глазниц по отношению к другим отделам черепа. Изменяется их форма, они становятся более вытянутыми вперед. Спрямяются края лобных костей и их концы отодвигаются кпереди. Большинство костей черепа и висцерального скелета головы в процессе роста заводской молодежи претерпевают сходные изменения по сравнению с таковыми у природной, однако имеются и небольшие различия. Рукоятка супраэтноида не расширяется, а сохраняет прямоугольную форму, без достаточно четко выраженной вырезки на заднем крае. Это, несомненно, связано с формой этмоидального отдела хондрокраниума. Передний отросток верхнечелюстной кости сильнее изгибается кверху, по-видимому, это немного компенсирует слабую выгнутость кости при взаимном расположении верхнечелюстной кости по отношению к другим костям челюстного аппарата. Зубная кость увеличивается в размерах и довольно сильно выгибается, принимая выгнутую кнаружи лодкообразную форму. Нижняя ветвь становится более мощной. Относительная глубина каудальной выемки почти не меняется (9.6 см — 48.2 %; 13.9 см — 49.2 %, глубина каудальной выемки в процентах от длины нижней ветви). Передняя часть сочленовной кости вытягивается в длину, при этом не отстает рост кости и в высоту (в длину и в высоту кость увеличивается на 37 %). Выемка, расположенная между передней частью кости и задним отростком, зарастает, вследствие чего отросток, соединяющий сочленовную кость с квадратной, выражен слабее, чем у природных, и направлен назад и немного вверх.

Сравнение изменений хондрокраниума и изученных костей в процессе роста природной и заводской молодежи семги показывает скоррелированность отдельных частей во время индивидуального развития целого организма. Так, лопасти рукоятки супраэтноида принимают участие в образовании крыши этмоидального отдела хондрокраниума. В связи с его расши-

рением у дикой молодежи также расширяется и рукоятка супраэтноида. Аналогичные взаимосвязи были ранее рассмотрены у лососей рода *Oncorhynchus* (Романов, 1983) и могут быть прослежены на большинстве костей.

Определенный интерес для выяснения изменений, связанных с тугорослостью, представляет сравнение равноразмерных рыб разного возраста из естественных условий. Так, сопоставление рыб одинаковой длины тела показало, что у природных самок с увеличением возраста от 2+ к 4+ череп сильнее растет в высоту, но почти не изменяется в длину. Этмоидальный отдел у старших самок более широкий и высокий в основании, на уровне переднеобных костей содержит большее количество хряща. Наряду с ростом в ширину мозгового отдела относительная ширина черепа на уровне середины глазницы не изменяется или даже уменьшается (у самок 4+). Черепа тугорослых самок отличаются формой наружных краев лобных костей. Начиная от клиновидноушных костей образуется вогнутость по направлению к задней части этмоидального отдела. У тугорослой молодежи форма глазницы более округлая за счет сильнее выгнутых, дугообразных краев лобных костей. У старших самок концы лобных костей расположены ближе к заднему краю черепа. Самки 4+ отличаются и формой основания черепа — они имеют более крутой подъем парасфеноида, начинающийся от заднего края глазницы. В целом череп старших тугорослых рыб более высокий и широкий по сравнению с одноразмерными рыбами младших возрастов. Отставание в росте сказывается и на изменениях формы отдельных костей. Остеологические различия, связанные с тугорослостью, проявляются в меньшей ширине рукоятки супраэтноида, но более резко выраженном расширении ее книзу. Сошник старших самок, по сравнению с младшими, имеет маленькую головку, сильнее вытянутую заднюю часть рукоятки, менее выраженные «крылья» и более плоскую рукоятку. Кость в целом выглядит более удлиненной. Верхнечелюстная кость приблизительно одинаковой ширины, однако передний отросток, соединяющийся с небной костью, у тугорослых рыб сильнее изогнут кверху. При этом сама верхнечелюстная кость более прямая. Зубная кость сильнее выгнута, более широкая, ряд зубов длиннее, слабее выражен отросток, расположенный на верхней ветви. Сочленовная кость более широкая, она имеет менее глубокую выемку, расположенную между передней частью и задним отростком, который соединяет сочленовную кость с квадратной. Отросток, соединяющий подвесочную кость с соединительной и палочковидными костями, у старших самок сильнее выгнут вперед, и угол наклона верхнего края самой кости несколько меньше, по сравнению с младшими, нормально растущими рыбами. Язычная пластинка более узкая. Необходимо отметить, что из-за небольшого числа рыб, составляющих каждую группу (2+ и 4+), в большинстве случаев нам не удалось получить статистически значимых различий по пропорциям отдельных костей между нормально растущими и тугорослыми самками (табл. 6).

Изменения в форме черепа и отдельных костей висцерального скелета головы у тугорослых рыб напоминают таковые у заводской молодежи. Это может свидетельствовать об отставании в росте и развитии заводской молодежи от ровесников из естественных условий, что подтверждают и результаты сравнения заводской и природной молодежи по средним значениям размерных показателей (табл. 3).

Заключение

Сопоставление самок и самцов как природной, так и заводской популяции показало, что они не имеют различий ни по одному из рассмотренных остеологических признаков, т. е. половой диморфизм по остеологическим признакам у молодежи семги в возрасте 2+, 3+, 4+ не проявляется. Проведенный сравнительно-морфологический анализ остеологических признаков у природной и заводской молодежи семги из р. Лувеньга позволил выявить целый ряд различий между ними как в форме черепа, так и

Таблица 6

Характеристика тугорослой и нормально растущей природной молоди семги по относительным размерам отдельных костей

Место сбора	Самки, 2+				Самки, 4+				t_{st} ($P \leq 0.01$)
	lim	$\bar{x} \pm m$	σ	$C_v \%$	lim	$\bar{x} \pm m$	σ	$C_v \%$	
Supraethmoideum	49.5—62.4	53.47 ± 2.381	5.32	10.0	47.3—50.0	48.37 ± 0.611	1.22	2.5	2.76
1	37.0—48.9	42.83 ± 1.975	4.42	10.3	37.0—45.7	40.95 ± 2.240	4.47	10.9	0.94
Maxillare	17.0—19.3	18.03 ± 0.362	0.81	4.5	17.6—19.5	18.36 ± 0.452	0.91	5.0	0.86
3	69.5—74.3	72.42 ± 0.822	1.84	2.5	69.6—79.1	73.85 ± 2.010	4.02	5.4	1.07
Dentale	28.9—33.8	31.64 ± 0.863	1.93	6.1	31.6—34.8	32.71 ± 0.722	1.44	4.4	1.37
4	29.5—33.5	31.39 ± 0.642	1.44	4.6	29.5—35.5	32.41 ± 1.323	2.65	8.2	1.11
5	29.1—38.9	32.38 ± 2.074	4.64	14.3	26.7—30.0	28.70 ± 0.677	1.36	4.7	2.26
Articulare									
6									
Linguale									
7									
plattum									

отдельных костей висцерального скелета головы. Наиболее существенными оказались различия в форме supraethmoideum; vomer и направлении расположения на нем зубов; praemaxillare и длины расположенного на ней ряда зубов; maxillare; dentale и длины расположенного на ней ряда зубов; articulare и направлении отростка, соединяющегося с quadratum; linguale plattum и hyomandibulare. Необходимо отметить, что самые резкие различия заводской молоди от природной отмечены в костях, связанных с челюстным аппаратом. Нормально растущая заводская молодь по большинству остеологических признаков сходна с природной тугорослой молодь (старшей по возрасту, равной по длине тела), но отличается от нормально растущих рыб из естественных условий. В целом заводская молодь мельче природной (табл. 3).

Все это свидетельствует о менее благоприятных условиях роста заводской молоди семги. При этом изменения формы отдельных костей и их пропорций у заводской молоди могут быть обусловлены как отставанием от природной по темпу роста, так и влиянием размеров пищевых объектов на относительную величину рта. Результаты исследования свидетельствуют о морфологической неполноценности молоди семги с Кандалакшского рыбозавода, которая безусловно сказывается на дальнейшем выживании и росте заводской молоди, выпущенной в реку.

Все пластические признаки у заводских рыб сильнее изменчивы, чем у природных (табл. 2). По-видимому, на основании этого можно предположить, что снижение давления естественного отбора при искусственном выращивании молоди семги вызывает «всплеск» изменчивости, в том числе и таких мало вариабельных признаков, какими являются остеологические.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., изд. АН СССР, 1963, 247 с.
- Готов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л., изд. ЛГУ, 1982, 264 с.
- Горшков С. А. Сравнительно-морфологические основы классификации тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Автореф. канд. дис., Л., 1979, 18 с.
- Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей. — *Вопр. ихтиологии*, 1967, т. 7, вып. 1 [42], с. 3—17.
- Дорофеева Е. А. Систематические отношения лососей рода *Salmo*. — *Зоол. журн.*, 1975, т. 54, вып. 4, с. 583—589.
- Зелинский Ю. П. Морфологические особенности проходных и озерных популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. бассейнов Белого и Балтийского морей. Автореф. канд. дис., М., 1977, 21 с.
- Ильенкова С. А., Казаков Р. В. Морфологическая характеристика заводской молоди проходных лососевых рыб рода *Salmo*. Сообщение 1. Оценка фенотипической изменчивости секолеток атлантического лосося *Salmo salar* L. — *Тр. ГосНИОРХ*, 1981, вып. 174, с. 15—23.
- Казаков Р. В. Разведение атлантического лосося. Сообщение 2. Эффективность работы рыбозаводов. — *Тр. ГосНИОРХ*, 1981, вып. 163, с. 20—29.
- Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Козлов В. В. Морфологическая характеристика заводской молоди проходных рыб рода *Salmo*. Сообщение 2. Оценка фенотипической изменчивости годовиков атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. после зимовки в разных температурных условиях. — *Тр. ГосНИОРХ*, 1982, вып. 190, с. 23—39.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., Высшая школа, 1973, 343 с.
- Романов Н. С. Морфология скелета головы тихоокеанских лососей в постэмбриональном онтогенезе. Автореф. канд. дис., М., 1981, 22 с.
- Романов Н. С. Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1983, 152 с.
- Чернавин В. В. Брачные изменения скелета у лососей. — *Изв. Отдела рыбозаводства и научно-пром. исследований*, Пг., 1918, т. 1, № 1, с. 6—80.
- Чернавин В. В. Происхождение брачного наряда у лососей. — *Журн. Петроградского агр. ин-та*, Пг., 1921, т. 3, № 4, с. 1—177.
- Шапошникова Г. Х., Клюканов В. А. Методика изучения скелетов рыб в целях систематики. — В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов, Вильнюс, Минтис, 1974, с. 9—13.

- Agassiz L., Vogt C. Anatomie des Salmones (Osteologie). — Mem. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel, 1845, vol. III, p. 1—196.
- Böker H. Der Schadel von *Salmo salar*. Ein Beitrag zur Entwicklung des Teleostierschadels. — Anat. Hefte, 1913, vol. 49, N 1, p. 359—397.
- Bruch C. Vergleichende Osteologie des Rhenlachs (*Salmo salar* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Myologie nebst einleitenden Bemerkungen über die skelettbildenden Gewebe der Wirbelthiere. — Mainz. Verlag von V. V. Zabern, 1861, 22 p.
- Gaupp E. Die Entwicklung des Kopfskelettes. — Handbuch der Vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena, 1906, Band 3, Teil 2, p. 573—874.
- Gregory W. K. Fish skulls, a study of the evolution of natural mechanisms. — Trans. Amer. Philosophi Soc., 1933, vol. 23, art. 2, p. 75—481.
- Norden C. R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to Grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. — J. Fish. Res. Bd. Canada, 1961, vol. 18, N 5, p. 679—791.
- Parker W. C. On the structure and development of the skull in the Salmon (*Salmo salar* L.). — Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1873, vol. 163, N 1, p. 95—145.
- Regan C. T. The systematic arrangement of the fishes of the family Salmonidae. — From the Annals and Magazine of Nat. History, Ser. 8, 1914, vol. 13, p. 405—408.
- Saunderson E. C. The early development of the chondrocranium of *Salmo salar*. — Proc. N. S. Inst. Sci. Halifax, 1935, vol. 19, N 1, p. 121—147.
- Seppovaara O. Zur Systematic und Okologie des Lachs und der Forellen in den Binnengewässern Finnlands. — Ann. Zool. Soc., Zool. Bot. Fenicae, 1962, vol. 24, N 1, p. 1—86.
- Tchernavin V. V. Changes in the salmon skull. — Trans. Zool. Soc., London, 1938, vol. 24, N 2, p. 103—184.
- Tchernavin V. V. Notes on chondrocranium and brachial skeleton of *Salmo*. — Proc. Zool. Soc., London, 1938a, vol. 108B, p. 347—364.
- Tchernavin V. V. The breeding characters of Salmon in relation to their size. — Proc. Zool. Soc., London, 1944, vol. 113B, p. 206—232.
- Vladykov V. D. A review of Salmonid genera and their broad geographical distribution. — Trans. Roy. Soc. Canada, 1963, vol. 1, ser. 4, p. 459—505.
- Wankowski J. W. Morphological limitations, prey size selectivity and growth response of juvenile atlantic salmon *Salmo salar* L. — J. Fish. Biol., 1979, vol. 14, N 1, p. 89—100.

A. V. Salmanov

OSTEOLOGICAL FEATURES OF CULTURED AND WILD SALMO SALAR L. FRY FROM THE LUVENGA RIVER

Osteological features of salmon FRY (2+) cultured by the Kandalaksha Hatchery have been studied and compared to those of the FRY (2+, 3+, 4+) from the natural water bodies. The cultured FRY has shown to differ from the natural one in most morphological features.

СОСТОЯНИЕ ГОНАД В ОСЕННИЙ ПЕРИОД У КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM) — ОБЪЕКТА ЗАВОДСКОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА В БАССЕЙНЕ Р. ТЫМЬ (СЕВЕРНЫЙ САХАЛИН)

О. Л. Христофоров

Ленинградский государственный университет

Кижуч распространен от Анадыря до Хоккайдо по азиатскому и от Аляски до Калифорнии по северо-американскому побережью Тихого океана. В пределах ареала продолжительность жизненного цикла разных особей варьирует от 1+ до 4+ независимо от того, являются ли они проходными или жилыми (Грибанов, 1948; Двинин, 1948; Смирнов, 1975; Godfrey et al., 1975; Враннон et al., 1982; Волобуев, Рогатных, 1982; Куренков и др., 1982). У проходных особей миграция молоди в море может осуществляться в возрасте от 0+ до трехгодовалого: в северных или холодных реках молодь кижуча, как правило, остается до двух- и даже трехгодовалого возраста, а в южных или более теплых часто проводит лишь первое лето или год жизни. Длительность периода морского нагула до наступления половой зрелости при этом остается стабильной: у всех самок и большинства самцов — 1+, а у небольшого числа самцов-«каюрок» — 0+ (Грибанов, 1948; Гриценко, 1973; Смирнов, 1975; Жульков, 1978; Волобуев, Рогатных, 1982; Рухлов, 1982; Враннон et al., 1982; Peterson, 1982). В случаях, когда за счет интенсивных форм заводского выращивания получают смолтов кижуча в возрасте 0+ или одногодных, продолжительность периода морского нагула не изменяется и остается равной 1+ (Наггер et al., 1976; Враннон et al., 1982). В связи с отмеченными особенностями биологии кижуча является удобным модельным объектом для изучения закономерностей гаметогенеза в разные периоды жизни лососей и влияния на этот процесс различных экологических факторов. Одним из первых изучение развития гонад в онтогенезе кижуча начал Персов (1966). Он установил, что цитологическая дифференцировка пола при выращивании в лабораторных условиях осуществляется в возрасте около 50 дней после вылупления. Ооциты 1-й, 2-й, 3-й и 4-й ступеней протоплазматического роста (по периодизации Персова) у самок появляются соответственно через 2—3, 5—6, 6—7 и 12 месяцев. Персовым высказывалось предположение о зависимости сроков появления каждой из ступеней от температурного режима водоемов. В дальнейшем оно было подтверждено другими исследователями. Например, в условиях рек Авачи и Большой на западном побережье Камчатки степень развития ооцитов у смолтов кижуча в возрасте 1+ не превышает 3-й, а в 2+ и 3+ — достигает 4-й и 5-й ступеней (Семенов, 1969). У молоди, выращиваемой круглогодично при температурах воды 12—14° на Паратунской геотермальной базе, появление в яичниках самок ооцитов 4-й ступени отмечено уже в двухлетнем возрасте, а к двухгодовалому протоплазматический рост ооцитов у большинства самок заканчивался. У самцов к этому возрасту семенники характеризовались высокой митотической активностью сперматогоний, переходили к активному сперматогенезу или, у отдельных особей (3%), достигали зрелого состояния (Толстяк, 1983). На американском континенте при интенсивных формах выращивания, направленных на получение одно-

валых смолтов кижуча, степень развития ооцитов уже у сеголеток может достигать «поздней перинуклеарной стадии» (т. е. соответствует концу 3-й ступени); диаметр таких ооцитов на гистологических препаратах — до 260 мкм (Higgs et al., 1976). При обычных методах выращивания развитие ооцитов у годовиков достигает лишь «ранней перинуклеарной стадии» (т. е. 2-й или начала 3-й ступеней); диаметр — от 120 до 240 мкм (Higgs et al., 1975). У самцов кижуча при интенсивном выращивании в штате Вашингтон к моменту выпуска одногодичных смолтов обнаруживается неоднородность в состоянии гонад: у одних особей семенники неразвитые, у других — развивающиеся. Развивающиеся семенники встречаются преимущественно у крупных смолтов, наиболее часто созревающих после кратковременного однолетнего нагула как «jacks» (Hager, Noble, 1976). Известно, что в морской период жизни гаметогенез у кижуча осуществляется без какой-либо приостановки (Семенов, 1969; Грачев, 1971), и перевод молоди в солоноватую воду не угнетает развитие половых желез (Толстяк, 1973). В литературе есть также сообщения о значениях коэффициента зрелости и состоянии гонад у производителей этого вида, возвращающихся на нерест в реки бассейна Великих озер (Leatherland et al., 1981) и реки Камчатки (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1975; Волобуев, Рогатных, 1982; Куренков и др., 1982). У кижуча из популяций рек Сахалина гаметогенез ни в речной период жизни молоди, ни у производителей детально не был изучен. В настоящей работе начато изучение этого процесса.

Материал и методика

Материал собран в конце июля и сентябре 1983—1985 гг. в северной части о. Сахалин на р. Тыми и ее притоках. Молодь кижуча заводского происхождения отлавливали в рыбноводном ручье, протекающем по территории Адо-Тымовского рыбноводного завода, а рыб от естественного нереста — в р. Тыми и р. Пиленге (притоке р. Тыми). Эти водоемы значительно различаются по температурному режиму: в Пиленге, как и в Тыми, вода летом теплее, а зимой холоднее, чем в рыбноводном ручье с родниковым питанием (рис. 1). Мигрирующие к нерестилищам производители

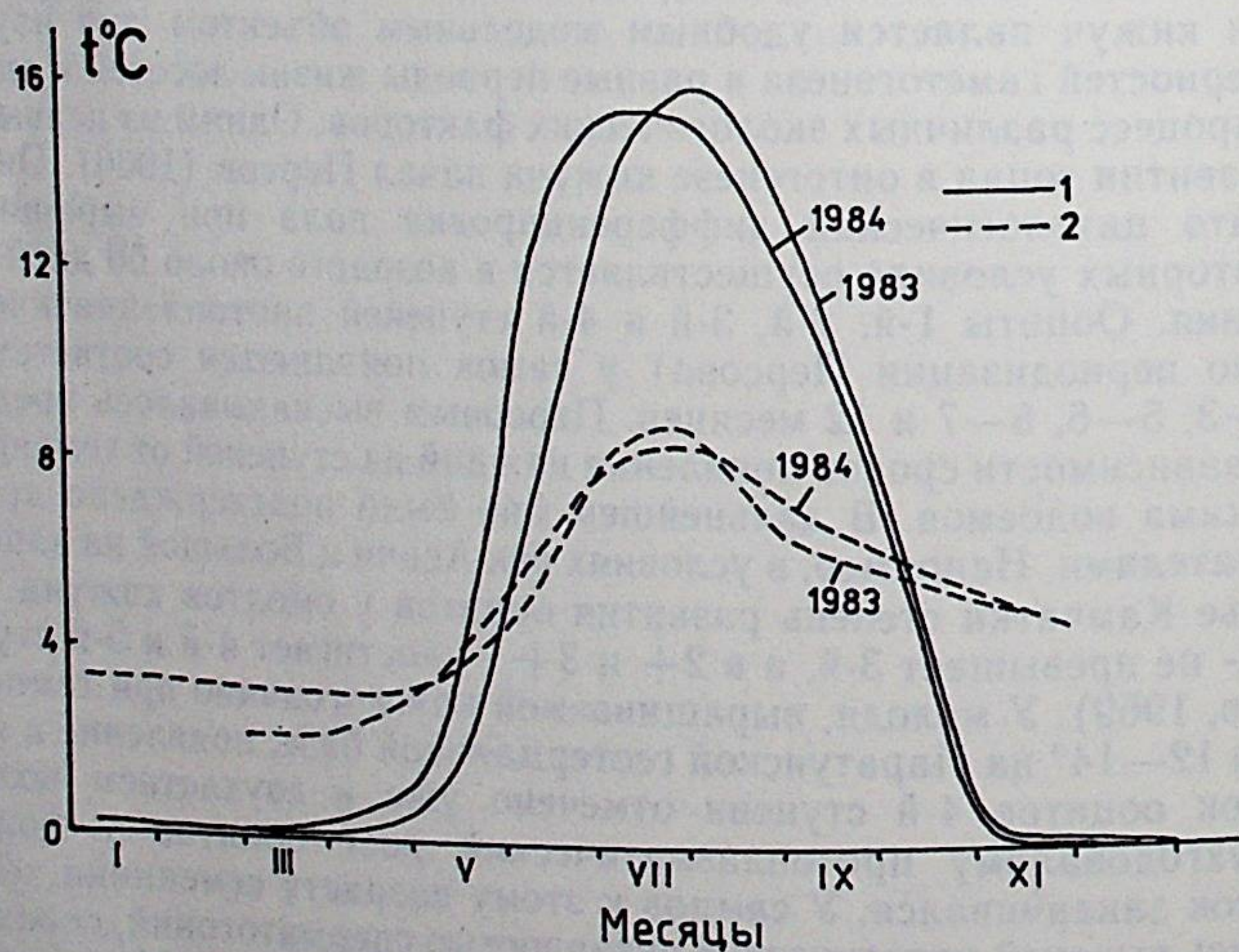


Рис. 1. Температурный режим в 1983 и 1984 гг. 1 — рыбноводного ручья на территории Адо-Тымовского рыбноводного завода, 2 — р. Пиленги.

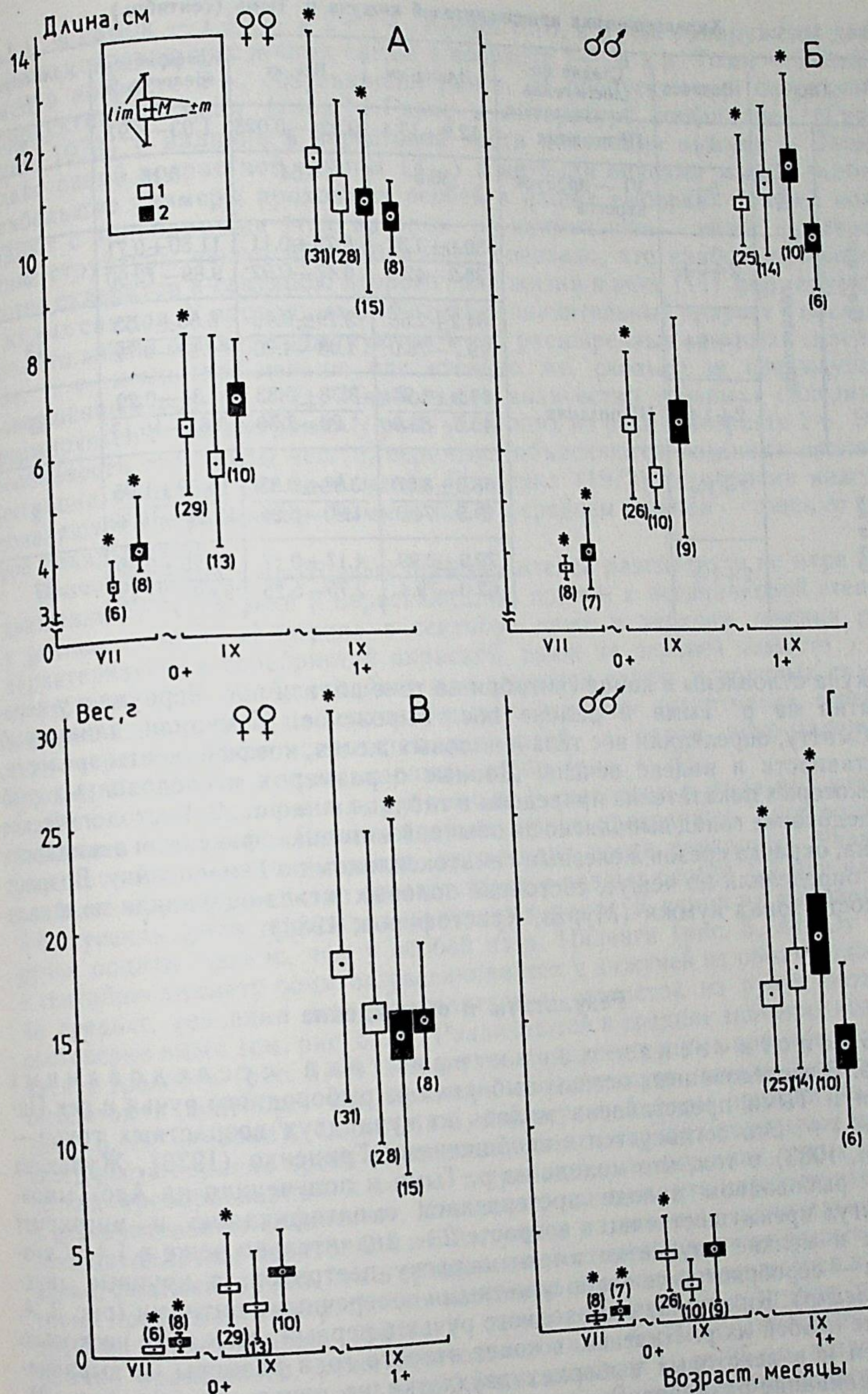


Рис. 2. Размерно-весовые показатели молоди кижуча. 1 — из рыбноводного ручья, 2 — из р. Пиленги; звездочкой обозначены группы, исследованные в 1983 г., без нее — в 1984 г.; в скобках — количество рыб (на рис. 5 условные обозначения те же); А и Б — длина, В и Г — вес самок и самцов соответственно.

Характеристика производителей кижуча р. Тымь (сентябрь)

Пол	Возраст	Стадия зрелости гонад	Длина, см	Вес, кг	Коэффициент зрелости, %	Количество, экз.
Самцы	жилые	1+	12.9—13.4	0.024—0.028	1.03—3.97	2
		5+	36.5	0.54	0.16	1
	проходные	2+0+	39.0 ± 1.37 36.2—42.0	0.73 ± 0.11 0.47—0.92	11.50 ± 0.71 9.89—12.90	3
		1+1+	64.2 ± 2.68 49.7—78.0	3.19 ± 0.43 1.08—4.90	6.53 ± 0.53 4.13—9.72	13
		2+1+	64.9 ± 1.97 46.5—83.0	3.38 ± 0.33 1.20—7.50	7.34 ± 0.29 3.63—10.13	31
Самки	1+1+	68.0 ± 3.57 59.5—74.0	3.88 ± 0.83 1.90—5.25	16.79 ± 1.05 15.20—19.30	3	
	2+1+	70.9 ± 0.99 62.0—79.4	4.17 ± 0.17 2.70—5.25	17.25 ± 0.69 9.69—21.43	17	

кижуча отловлены в конце сентября на тоне вблизи пос. Червунд и у перекрытия на р. Тыми в районе пос. Кировское. Измеряли длину рыб по Смитту, определяли вес тела и половых желез, коэффициенты зрелости, упитанности и индекс печени. Данные о размерах исследованных рыб и некоторых показателях приведены в таблице и на рис. 2. Гистологическое исследование гонад выполнено по обычной методике: фиксация в жидкости Буэна, окраска срезов железным гематоксилином по Гейденгайну. Возраст рыб определяли по чешуе, состояние половых желез оценивали по шкале зрелости гонад кумжи (Мурза, Христофоров, 1984).

Результаты и обсуждение

Биологическая характеристика исследованных рыб. В исследованных осенью выборках из рыбоводного ручья и рек Пиленги и Тыми представлена молодь кижуча двух возрастных групп — 0+ и 1+. Это согласуется с сообщениями Гриценко (1973), Жулькова (1978, 1983) о том, что молодь из р. Тыми и полученная на Адо-Тымовском рыбоводном заводе претерпевает смолтификацию и мигрирует на нагул преимущественно в возрасте 2+, значительно реже в 1+. Сеголетки и мелкие двухлетки имеют окраску пестряток, а крупные двухлетки — серебристую со слабо заметными поперечными пятнами (рис. 3, А, Б; *вклейка*). Кижучи из рыбоводного ручья в первый год жизни несколько мельче особей из р. Пиленги, в конце второго года размеры их выравниваются и в некоторых выборках двухлетки из ручья крупнее (рис. 2). Выравнивание размеров происходит, по-видимому, за счет более высоких температур в ручье зимой и вследствие концентрации двухлеток в заводях ручья, где вода летом, как и в р. Пиленге, прогревается до 15—16°. Во всех выборках жир в полости тела у сеголеток отсутствует, а у двухлеток имеется. Коэффициент упитанности исследованных рыб — $0,81 \div 1,46$, а индекс печени — $0,72 \div 2,00$ %. Величина этих показателей не обнаруживает зависимости от пола, возраста и места обитания молодежи. Размеры молодежи из р. Тыми в сентябре сравнимы с таковыми рыб из р. Пиленги и ручья: 3,3—7,4 ($5,2 \pm 0,22$) см, 0,3—4,5 ($1,8 \pm 0,20$) г в возрасте 0+ (33 шт.) и 9,6—10,7 ($10,2 \pm 0,16$) см, 10,0—14,5 ($12,3 \pm 0,66$) г в возрасте 1+ (12 шт.). Возраст возвращающихся на нерест проходных самцов — 2+0+, 1+1+,

2+1+, а самок — 1+1+ и 2+1+. Кроме того, в ручье обнаружены два впервые созревающих жилых самца в возрасте 1+, а в р. Тыми — жилой самец в возрасте 5+, созревший ранее, но пропускающий очередной репродуктивный цикл (табл.). Ранее в литературе сообщалось (Гриценко, 1973) о наличии в нерестовой части популяции кижуча р. Тыми только одной возрастной группы (3_{2+}) и не были описаны жилые особи. Наибольшие размеры проходных особей в наших выборках (табл.) совпадают с приводимыми этим автором, но наименьшие — ниже. Исследование структуры чешуи производителей показало, что наибольшее количество склеритов к сентябрю второго года жизни в реке (14) формируется у жилых самцов. У проходных рыб отмечен значительный прирост в последнее лето жизни в реке: формируются 4—12 расширенных «речных» склеритов, т. е. немногим меньше или столько же, сколько за предыдущий заверченный год (6—12). Наибольшее количество «речных» склеритов формируется в год миграции у рыб, уходящих из реки в возрасте 1+. Особенности структуры чешуи, вероятно, объясняются поздними сроками миграции смолтов. По сообщению Гриценко (1973) серебрянки кижуча появляются в верховьях р. Тыми в мае, а в среднем течении — лишь со второй декады июля.

Брачный наряд у проходных производителей развивается по мере продвижения от устья реки к нерестилищам, причем в неодинаковой степени у разных особей. «Каюрки» в сентябре даже в верхнем течении реки характеризуются серебристой окраской, крюк на верхней челюсти у них отсутствует (рис. 4, А; *вклейка*) или выражен слабо. У крупных самцов в тот же период крюк на верхней челюсти выражен значительно, серебристая окраска боков сменяется розовой, а затем ярко-малиновой (рис. 4, Б). У самок крюк выражен слабо (рис. 4, В).

Состояние гонад у самок. У сеголеток в июле пол удается различить визуально. Яичники тонкие, почти прозрачные. Рост ооцитов, уже начиная с этого возраста, происходит почти синхронно. Развитие наиболее крупных ооцитов соответствует у разных особей 1-й или началу 2-й ступеням фазы протоплазматического роста. У самок из рыбоводного ручья ооциты мельче, чем у особей из р. Пиленги (рис. 5, А). От июля к сентябрю диаметр ооцитов увеличивается у кижучей из обоих водоемов, но средние значения этого показателя у сеголеток из ручья остаются достоверно ниже (см. рис. 5, А). Различаются и средние значения коэффициента зрелости (рис. 5, Б). Развитие наиболее крупных ооцитов у самок сеголеток в сентябре, как правило, соответствует началу 3-й ступени (рис. 6, А; *вклейка*). Ооциты 1-й, 2-й ступеней фазы протоплазматического роста периода превителлогенеза, ооциты периода начальных мейотических преобразований и гонии встречаются в яичниках таких особей в незначительном количестве. Интересно отметить, что циркумнуклеарная зона цитоплазмы ооцитов 2-й и 3-й ступени у этого вида значительно более узкая, фрагментарная, чем в сравнимых по степени развития ооцитах некоторых представителей р. *Salmo*, например, атлантического лосося и кумжи (Мурза, Христофоров, 1984). У самок-двухлеток в сентябре яичники обычно оранжевого, реже желтоватого или бледно-соломенного цвета. Ширина их составляет от 1,5 до 3,5 мм, длина от 15 до 25 мм, а протяженность — около 30 % от длины полости тела. Яичники в большинстве случаев симметричные, но иногда левый или правый большего размера. Средние значения коэффициента зрелости гонад не выше, чем у сеголеток, и предельные значения также сходны (рис. 5, Б). Диаметр наиболее крупных ооцитов у двухлеток значительно больше, чем у сеголеток (рис. 5, А). Нижние и средние значения этого показателя у самок из рыбоводного ручья и р. Пиленги сходны, но наибольшие значения (420 и 392 мкм) в течение 2 лет исследований отмечены у особей заводского происхождения. Развитие наиболее крупных ооцитов у небольшого числа особей, характеризующихся серебристой окраской и размерами (рис. 2), сравнимыми с таковыми молодежи, мигрирующей из этой реки (Гриценко,

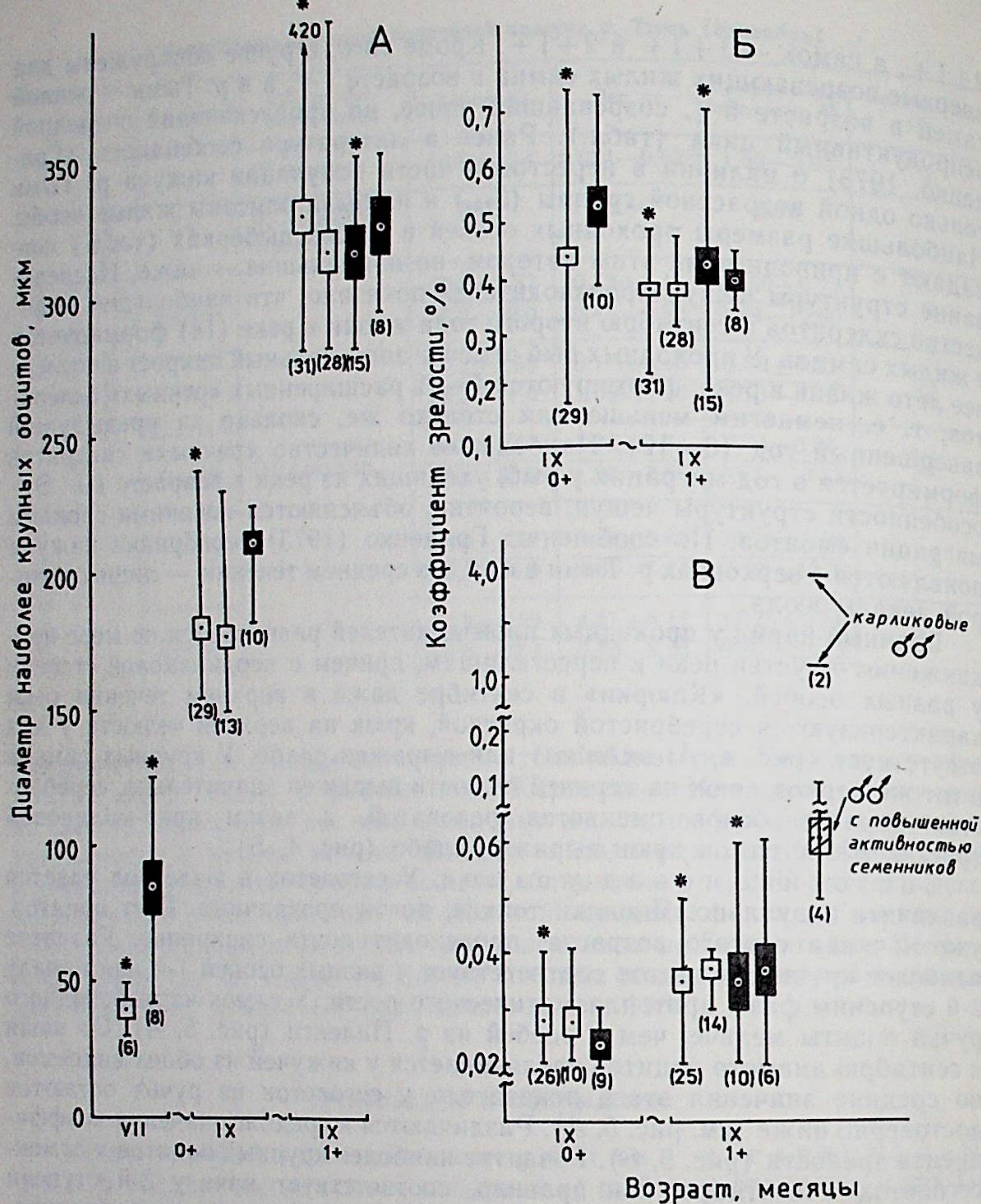


Рис. 5. Значения диаметра наиболее крупных ооцитов у самок разного возраста из рыбодного ручья и р. Пиленги (А), значения коэффициента зрелости гонад у самок разного возраста из тех же водоемов (Б), значения коэффициента зрелости гонад у самцов (В).

1973), соответствует переходу из 3-й в 4-ю или 4-й ступеням, т. е. уровню, близкому к описанному (Семенов, 1969) у двухгодовалых смолтов кижуча из рек Камчатки. У подавляющего же большинства двухлеток из рек Тыми, Пиленги и рыбодного ручья, имевших меньшие размеры и слабо выраженное серебрение, состояние ооцитов соответствует лишь 3-й ступени. Можно предположить, что условно выделенные группы рыб соответствуют наиболее поздним мигрантам текущего года и мигрантам следующего года, но для уточнения вопроса необходимо изучение состояния гонад у смолтов в основной сезон миграции.

У самок-производителей при заходе в р. Тымь в начале сентября коэффициент зрелости яичников обычно не выше 9,0—14,0 %, а к концу сентября в среднем и верхнем течении реки — 9,7—21,4 %. Эти значения сравнимы с известными у самок кижуча из других частей ареала в период миграции к нерестилищам (Leatherland et al., 1981; Волобуев, Рогатных, 1982). В конце сентября яичники занимают всю длину полости тела.

Сквозь их тонкие растянутые стенки отчетливо видны полупрозрачные ооциты яркого оранжево-красного цвета. Диаметр ооцитов в гонадах разных самок варьирует от 5,7—5,9 до 6,8—7,2 мм, а вес — от 71—101 до 162—184 мг. Рост их, по-видимому, близок к завершению, так как согласно данным Рухлова (1982) к началу нереста вес икринок составляет от 76 до 173 мг. Поляризация ооцитов в одних случаях отсутствует, в других — выражена в большей или меньшей степени. Крупные глыбки желтка занимают почти весь объем ооцитов. У одной из самок в ооцитах началось слияние глыбок желтка в гомогенную массу.

Состояние гонад у самцов. У сеголеток в июле семенники имеют вид очень тонких прозрачных тяжей. В сентябре толщина их не превышает 0,05—0,1 мм. Коэффициент зрелости у самцов из рыбодного ручья варьирует от 0,02 до 0,05 % (в среднем 0,03) и из р. Пиленги — от 0,02 до 0,03 % (в среднем 0,02) (рис. 5, В). Состояние семенников у всех исследованных сеголеток соответствует I неактивной стадии зрелости. У двухлеток из рек Тыми, Пиленги и рыбодного ручья в сентябре семенники в большинстве случаев имеют вид полупрозрачных тяжей бледно-розового цвета шириной 0,15—0,30 мм. Состояние таких семенников соответствует I неактивной стадии зрелости. Коэффициент зрелости варьирует от 0,02 до 0,06 % (в среднем 0,04) (рис. 5, В), т. е. его значения сходны с описанными (Куренков и др., 1982) у ювенильных особей из водоемов Камчатки. У 12 % (7 из 58 экз.) исследованных самцов-двухлеток гонады незначительно утолщены в краниальной части до 0,6—1,6 мм; коэффициент зрелости выше, чем у особей предыдущей группы — от 0,05 до 0,11 %. Цитологическая картина характеризуется наличием не только темных сперматогоний типа А ($спгA_т$), но и светлых ($спгA_c$) часто с несколькими ядрышками; обычны митозы. Такое состояние соответствует I активной стадии зрелости. В некоторых случаях обнаружены единичные цисты со сперматозоидами ($спз$) в области, прилежащей к главному кровеносному сосуду, т. е. состояние семенников соответствует локальному созреванию в форме «попытки сперматогенеза», ранее описанному у атлантического лосося и кумжи (Мурза, 1976; Мурза, Христофоров, 1984). Семенники карликовых самцов в начале сентября по цвету напоминают полостной жир (серовато-розовые), занимают 30 и 60 % длины полости тела; ширина 5,5 и 7,0 мм. Правый семенник больше левого (рис. 7, А; вклейка). Выводные протоки шириной около 1 мм, полупрозрачные, не содержат спермы. Коэффициент зрелости — 1,03 и 3,97 %. Цитологическая картина характеризуется преобладанием цист со сперматоцитами ($спц$) I и II и в меньшем количестве со сперматидами ($спд$) и $спз$. Состояние соответствует началу III поздней стадии зрелости. Карликовые самцы и самцы с гонадами I активной стадии зрелости, а также созревающими в форме «попытки сперматогенеза» принадлежат к числу крупных в своей возрастной группе: длина 11,3—13,4 см, вес 17,8—28,2 г. Разнородность состояния семенников у кижучей, не достигших еще половой зрелости, отмечаемая и другими исследователями (Hager, Noble, 1976; Толстяк, 1983) как осенью, так и весной, по нашему мнению, отражает раннюю дифференциацию самцов на созревающих после одно- и двухлетнего морского нагула.

У мелких самцов-«каюрок», мигрирующих к нерестилищам во второй половине сентября, семенники розовато-беловатого цвета с мелким мраморным рисунком, занимают от 80 до 100 % длины полости тела (рис. 7, Б), ширина их 30—45 мм. Ширина выводных протоков — 3—5 мм. У самцов, вернувшихся после двухлетнего нагула, внешний вид семенников такой же, но ширина 32—68 мм, а ширина выводных протоков 5—15 мм. У самцов, пойманных у пос. Червунд, спермы в выводных протоках семенников, как правило, нет, а у пойманных выше по течению вблизи пос. Кировское в тот же сезон она часто содержится в небольшом количестве. Цитологическая картина семенников проявляет индивидуальные различия, не свя-

занные с продолжительностью морского нагула: у одних особей преобладают цисты с *спц* I и II, *спд* и меньше цист с *спз* (III поздняя стадия зрелости, рис. 8, А, *вклейка*), а у других просветы ампул заполняют вышедшие из цист *спз* и по периферии ампул лишь в небольшом количестве сохраняются цисты с *спд* и *спз* (IV стадия зрелости, рис. 8, Б). Разновременность завершения созревания гонад у самцов так же, как у самок, обусловливает, по-видимому, растянутость нерестового сезона кижуча в р. Тыми, длящегося по данным Гриценко (1973), Жулькова (1978) с конца сентября или октября до второй половины декабря.

Значительный интерес представляет вопрос о принципиальной возможности повторного созревания производителей кижуча. Из литературы известны случаи выживания отдельных особей этого вида после нереста как в природных условиях (Суворов, 1948; Klein, Finnell, 1969), так и при промышленном культивировании (Исюмова, 1982; Кангур и др., 1985).

Нами констатирован факт активного питания карликовых самцов и «каюрок» насекомыми и икрой в преднерестовый период. В семенниках карликовых и проходных самцов кижуча (рис. 8, А) так же, как других обычно моноциклических видов тихоокеанских лососей — нерки (Weisel, 1943), кеты (наши неопубликованные данные) в период осуществления активной волны сперматогенеза обнаруживаются резервные *спг*A₁, обеспечивающие потенциальную возможность повторного созревания. Однако к моменту завершения волны сперматогенеза эти клетки не удается найти. У исследованного нами жилого самца в возрасте 5+ выводные протоки семенников расширенные, наружная оболочка гонад и межампульные перегородки утолщенные, в просветах ампул содержится детрит, резервные половые клетки не обнаруживаются. В яичниках кижуча в преднерестовый период не удалось найти резервные ооциты и гонии. Таким образом, приведенные выше данные позволяют предполагать невозможность повторного созревания производителей кижуча даже при условии их выживания после первого нереста.

Материалы настоящего исследования впервые характеризуют состояние гонад у разновозрастной молодежи и производителей наиболее многочисленной на Сахалине популяции кижуча р. Тыми, дают возможность полнее представить структуру нерестовой части этой популяции, уточнить некоторые особенности репродуктивной биологии и учесть их при разработке основ заводского воспроизводства кижуча в этой части ареала.

ЛИТЕРАТУРА

- Волбуев В. В., Рогатных А. Ю. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. — В кн.: Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1982а, с. 64—68.
- Волбуев В. В., Рогатных А. Ю. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря. — Вопр. ихтиологии, 1982б, т. 22, вып. 6, с. 974—980.
- Грачев Л. Е. Изменение количества ооцитов в морской период жизни у некоторых представителей тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в процессе формирования их плодovitости. Автореф. канд. дис., М., 1971, с. 1—25.
- Грибанов В. И. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)). — Изв. ТИНРО, Владивосток, 1948, т. 28, с. 43—101.
- Гриценко О. Ф. Биология симы и кижуча северного Сахалина. М., изд. ВНИРО, 1973, с. 1—40.
- Двинин П. А. Озерный кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) *morpha relictus nova*. — ДАН СССР, 1948, т. 69, вып. 5, с. 695—697.
- Жульков А. И. Биологические особенности кижуча острова Сахалин. — В кн.: Биология лососей. Южно-Сахалинск, изд. ТИНРО, 1978, с. 40—42.
- Жульков А. И. Опыт выращивания молодежи кижуча на кетовом рыбноводном заводе. — Тез. докл. IV Всес. совещания по научно-технич. проблемам мариккультуры, Владивосток, 1983, с. 48—49.
- Зорбиди Ж. Х. Биологические показатели и численность камчатского кижуча. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 106, с. 34—42.

- Исюмова И. М. Рыбоводно-биологическая характеристика самок кижуча, выращенных в пресной воде. — Тр. ГосНИОРХ, 1982, вып. 188, с. 271—277.
- Кангур М. Л., Кангур А. К., Кольк Ю. В., Туровский А. М., Шукина И. Н. Культивирование кижуча в Прибалтике. — В кн.: Биологические основы аквакультуры в морях Европейской части СССР. М., Наука, 1985, с. 139—150.
- Куренков С. И., Горшков С. А., Толстяк Т. И. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) на Камчатке. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 6, с. 966—973.
- Мурза И. Г. Исследование развития семенников сеголеток невского лосося, выращиваемых при различных температурных режимах. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, вып. 112, с. 113—117.
- Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Периодизация гаметогенеза и шкалы зрелости половых желез самок и самцов кумжи. — Тр. ГосНИОРХ, 1984, вып. 220, с. 19—41.
- Персов Г. М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей. — Тр. ММБИ, М.—Л., Наука, 1966, с. 7—44.
- Рухлов Ф. Н. Жизнь тихоокеанских лососей. Южно-Сахалинск, Дальневост. кн. изд-во, 1982, с. 1—110.
- Семенов В. В. О развитии гонад проходных лососей в связи с особенностями смолтификации. — Тез. II Всес. симп. молодых ученых. Киев, «Наукова Думка», 1969, с. 109—111.
- Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М., изд. МГУ, 1975, с. 1—333.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. М., Советская наука, 1948, с. 1—580.
- Толстяк Т. И. Характеристика состояния воспроизводительной системы акселерированной молодежи кижуча. — Тез. Координ. совещ. по лососевидным рыбам. Л., Наука, с. 219—220.

- Brannon E., Feldmann C., Donaldson L. University of Washington zero-age coho salmon smolt production. — Aquaculture, 1982, vol. 28, p. 195—200.
- Godfrey H., Henry K. A., Machidori S. Distribution and abundance of coho salmon in offshore waters of the North Pacific ocean. — International North Pacific Fisheries Commission, 1975, N 31, p. 1—43.
- Hager R. C., Noble R. E. Relation of size at release of hatchery-reared coho salmon to age, size and sex composition of returning adults. — Progr. Fish-Cult., 1976, vol. 38, N 3, p. 144—147.
- Higgs D. A., Donaldson E. M., Dye H. M., McBride J. R. A preliminary investigation of the effect of bovine growth hormone on growth and muscle composition of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). — Gen. Comp. Endocr., 1975, vol. 25, p. 240—255.
- Higgs D. A., Donaldson E. M., Dye H. M., McBride J. R. Influence of bovin growth hormone and L-thyroxine on growth, muscle composition, and histological structure of the gonads, thyroid, pancreas and pituitary of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). — J. Fish. Res. Board Can., 1976, vol. 33, p. 1585—1603.
- Klein W. D., Finnell L. M. Comparative study of coho salmon introductions in Parvin Lake and Granby Reservoir. — Progr. Fish. Culturist., 1969, vol. 31, N 2, p. 99—108.
- Leatherland J. F., Sonstegard R. A., Moccia R. D. Interlake differences in body and gonad weights and serum constituents of Great Lakes coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). — Comp. Biochem. Physiol., 1981, vol. 69A, p. 701—704.
- Peterson N. P. Population characteristics of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) overwintering in riverine ponds. — Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1982, vol. 39, N 9, p. 1303—1307.
- Weisel G. F. A histological study of the testis of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). — J. Morphol., 1943, vol. 73, N 2, p. 207—229.

O. L. Christoforov

THE STATE OF GONADS IN THE COHO SALMON *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM) OF THE TYM RIVER (NORTHERN SAKHALIN) IN THE AUTUMN SEASON

The state of gonads in the coho salmon young (0+, 1+), dwarf males (1+) and also in returning for spawning anadromous males (2+0+, 1+1+, 2+1+) and females (1+1+, 2+1+) from the population of the Tym River has been studied with the histological method and the previously developed scale of maturation.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА КОРЮШКОВЫХ OSMERIDAE

В. М. Коровина

Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград

Материалы по анатомии пищеварительного тракта корюшковых (Osmeridae) есть в работах многих исследователей (Cuvier, Valenciennes, 1848; Rathke, 1824; Кнер, 1852; Stannius, 1854; Jacobshagen, 1913; Pernkopf, Lehner, 1937; Hamanda, 1954, 1957; Bertin, 1958; Cohen, 1958; McAllister, 1963 и др.). Однако эти материалы носят фрагментарный характер, а знание особенностей строения пищеварительного тракта рыб может способствовать выявлению их родственных связей и даже определению положения в системе, и, поскольку о положении корюшковых в системе у ихтиологов до сих пор нет единого мнения (см. Коровина, 1982), рационально использовать морфологические особенности пищеварительного тракта для включения их в комплекс других показателей при решении этого филогенетического вопроса. При этом нельзя ограничиваться анатомическими параметрами — необходимо исследовать и анатомо-гистологические структуры. Особенный интерес представляет изучение строения кишечника. У костистых рыб, имеющих желудок (а у корюшковых он хорошо развит), кишечник в наименьшей мере находится под непосредственным влиянием пищевого фактора. В силу этого темп изменения его структуры в эволюции, по сравнению с передними отделами пищеварительного тракта, замедлен, поэтому именно в кишечнике низших костистых рыб, имеющих желудок, могут сохраняться и получать развитие древние особенности строения, в частности, спиральный клапан (Коровина, Васильева, 1976а).

Важной структурной особенностью пищеварительного тракта является рельеф его слизистой оболочки. Некоторые из перечисленных выше авторов на вскрытых кишечниках визуально изучали у корюшковых рельеф слизистой оболочки. В результате возникли два противоположных мнения. Морфологи прошлого века, а также Якобсхаген (Jacobshagen, 1913) и Коэн (Cohen, 1958) отметили, что в средней кишке корюшковых нет спирального клапана, а в солидном сравнительно-анатомическом руководстве «Traité de Zoologie» Бертин (Bertin, 1958) писал о том, что в кишечнике рыб рода *Osmerus*, как исключение для костистых рыб (наряду с *Chyrocentrus* и *Gymnarchus*), спиральный клапан есть.

Опыт показал, что правильное представление о рельефе слизистой оболочки пищеварительного тракта можно получить, проведя анатомо-гистологическое исследование. Ведь только благодаря применению гистологических методик в кишечнике костистых рыб из отрядов Clupeiformes и Salmoniformes был обнаружен спиральный клапан.* Изучение (на серийных срезах) строения средней кишки у представителей двух родов семейства корюшковых (*Osmerus* и *Mallotus*) показало, что древней структуры — спирального клапана — у них нет (Коровина, Васильева, 1976б; Коровина, 1982). Этот факт свидетельствует об отсутствии родства между

* См.: Пашенко, 1967; Коровина, Вукович, 1972; Коровина, 1973, 1975а, б, 1976, 1981; 1982; Коровина, Шустов, 1974, 1976; Веригина, 1978; Веригина, Головань, 1978; Коровина, Буланов, 1979; Коровина, Дорофеева, 1981; Коровина, Неелов, 1981; Коровина, Решетников, 1982; Коровина и др., 1983; Бондаренко, 1984, и др.

корюшковыми и лососевыми (Salmonidae), у которых спиральный клапан развит хорошо.

На тканевом уровне пищеварительный тракт корюшковых исследован недостаточно. Изучали тонкое строение лишь переднего отдела средней кишки европейской корюшки *Osmerus eperlanus eperlanus* (Linnaeus) проходной корюшки из р. Невы и снетка *O. e. e. morpha spirinchus* Pallas из оз. Ильмень (Васильева, Коровина, 1968). Гистологическое строение задней части средней кишки и собственно задней кишки не было исследовано.

На границе средней и задней кишки Якобсхаген (1913) визуально, а мы — на срезах, наблюдали структуру, регулирующую перемещение химуса (Коровина, Васильева, 1976б).

У этой структуры много названий, и хотя критическому анализу их посвящена специальная статья (Коровина, Хозацкий, 1983), на некоторых из них, часто употребляемых, надо остановиться и в данной работе. В современной зарубежной сравнительно-анатомической литературе она, как правило, называется баугиниевым клапаном. Это наименование привнесено в морфологию рыб из анатомии человека, в кишечнике которого есть заслонка, названная в честь профессора анатомии и ботаники Базельского университета Баугина (Bauhin, 1560—1624). Строение ее связано с прямохождением. Для рыб это название неприемлемо. Одни отечественные исследователи рассматривают эту структуру как складку, другие — как заслонку, иные — как клапан. При этом используются в качестве прилагательных термины из анатомии высших позвоночных со сложно дифференцированным кишечником. А кишечник костистых рыб дифференцирован относительно слабо. У них нет ни подвздошной (ileum), ни слепой (caecum) кишки, поэтому название «илеоцекальный» клапан неприемлемо. Для кишечника костистых рыб из анатомии высших позвоночных приемлем термин «прямая кишка» (rectum), но название «илеоректальная складка», часто употребляемое в отечественной литературе, звучит парадоксально. Нами предложено именовать эту структуру предректальным клапаном — *valva praerectalis* (Коровина, Хозацкий, 1983).

Анатомо-гистологические особенности предректального клапана европейской корюшки, как и всех костистых рыб, кроме щуки (*Esox lucius* L.) * не описаны.

Таким образом, в изучении строения пищеварительного тракта, в том числе и кишечника европейской корюшки, особенно интересующего нас в связи с поставленными филогенетическими задачами, много «белых пятен», поэтому были предприняты исследования с целью восполнения знаний как общей анатомии пищеварительного тракта европейской корюшки, так и тонкого строения ее кишечника. А поскольку при установлении филогенетических закономерностей, касающихся семейства, не следует ограничиваться изучением особенностей рыб только одного рода, одного вида, в сравнительном аспекте изучали и пищеварительный тракт мойвы — *Mallotus villosus* (Müller). **

Для анатомических исследований пищеварительные тракты фиксировали формалином (10%), для гистологических — жидкостью Буэна, с последующей заливкой в парафин. Поперечные серийные срезы толщиной 10 и 15 мкм окрашивали по азановому методу Гейденгайна. Фотопроекции общего вида пищеварительного тракта выполнены с помощью фотоувеличителя Нева-ЗМ, а фотографии микроскопических препаратов — на приборе для макро- и микрофотосъемки ФМН-2 (окуляр 10, гомаль 2).

Анатомические особенности пищеварительного тракта европейской корюшки: проходной корюшки Финского залива, корюшки Онежского и Псковского озер и карликовой формы корюшки — снетка Псковского озера и оз. Ильмень. Общий вид пищеварительных трактов этих рыб дан на рис. 1—4 (вклейка). У половозрелых особей корюшки Финского залива (длина тела *** от 15,0 до 20,0 см, средняя — 18,2 см, $n = 12$) длина пищеварительного тракта к длине тела составляла 80,3—83,0%. У снетка Псковского озера (длина тела 6,2 и 6,8 см) отношение длины пищеварительного тракта к длине тела равнялось 74,2 и 76,5%.

Пищеварительный тракт корюшковых состоит из относительно короткого пищевода, от заднего конца которого отходит в плавательный пузырь воздушный канал *ductus pneumaticus*.

* Материалы о гистологическом строении предректального клапана щуки см. в работах: Kofjal, 1971; Коровина, Хозацкий, 1983.

** Благодарю О. А. Лебедеву, Л. В. Широкову, Ю. А. Шустову и А. С. Селиверстову за предоставленные для данной работы материалы.

*** Здесь и далее имеется в виду длина тела по Смитту (ac).

У европейской корюшки воздушный канал лишь на ранних стадиях постэмбрионального развития соединяется с передним концом плавательного пузыря. У личинок длиной тела 4,2—4,5 см место его соединения с плавательным пузырем уже несколько перемещено в каудальном направлении (см. рис. 4). У половозрелых рыб Финского залива оно отдалено от переднего конца плавательного пузыря примерно на 15—16 % его длины. Перемещение места соединения воздушного канала с плавательным пузырем наблюдается и у снетков.

Этот признак в систематику осмерид для малоротых корюшек (р. *Hypomesus*) ввел Хаманда (Hamanda, 1954, 1957). МакАллистер (McAllister, 1963) распространил его и на другие роды семейства, в частности на род *Osmerus*. Ошибочное утверждение МакАллистера, что у рыб рода *Osmerus* воздушный канал соединяется с передним концом плавательного пузыря, объясняется тем, что в его распоряжении были, вероятно, только очень ранние личинки. Этот признак изменяется с возрастом и сравнительный анализ его у видов, родов надо производить на взрослых особях.

Желудок европейской корюшки U-образный, с более широкой, чем пищевод, короткой, тонкостенной кардиальной ветвью. Сильно развит фундальный отдел, иногда в виде довольно длинного слепого мешка. Толстостенная пилорическая ветвь желудка несколько короче кардиальной и направлена вперед. В самом начале средняя кишка тоже направлена вперед. Здесь в нее впадают короткие широкие пилорические придатки (5 шт.), венчиком окружающие пилорическую ветвь желудка. Затем кишечник делает крутой изгиб (на 180°) и идет в виде прямой трубки в каудальном направлении к анальному отверстию. Длина кишечника (средней и задней кишки) у корюшки Финского залива составляла в среднем 64,8 % (от 60,1 до 68,7 %, $n=12$) длины пищеварительного тракта, у корюшки Псковского озера — 62,6 и 63,1 % ($n=2$), у снетка Псковского озера (длина тела 6,2 и 6,8 см) — 63,5 и 67,3 %. Длина средней кишки у корюшки Финского залива составляла в среднем 79,0 % длины кишечника, а длина задней соответственно 21,0 % (от 18,1 до 25 %, $n=12$). У корюшки Псковского озера длина задней кишки равнялась 19,6 и 20,8 % длины кишечника. У экземпляра европейской корюшки, пищеварительный тракт которого изучал Якобсхаген (1913), предректальный клапан находился на расстоянии 1,4 см от анального отверстия, длина же всего кишечника была равна 6 см. Таким образом, длина средней кишки у этой особи составляла 76,7 % длины кишечника, а задней — 23,3 %. Граница средней и задней кишки у корюшки хорошо опознается по мощному кровеносному сосуду, охватывающему в этом месте кишечник.

Анатомические особенности пищеварительного тракта мойвы Баренцева моря. Общий вид пищеварительного тракта мойвы представлен на рис. 5, 6 (рис. 6 — вклейка). У половозрелых особей мойвы (длина тела от 15,2 до 21,0 см, средняя — 17,8 см, $n=10$) отношение длины пищеварительного тракта к длине тела составляло 86,4—92,3 %.

Пищеварительный тракт мойвы состоит из относительно короткого пищевода, от заднего конца которого отходит воздушный канал. В отличие от европейской корюшки и у половозрелых особей мойвы воздушный канал соединяется с передним концом плавательного пузыря (примитивная черта строения).

Желудок мойвы характеризуется короткой, относительно тонкостенной кардиальной ветвью и очень сильно развитой фундальной частью, представляющей собой длинный, сначала широкий, а затем суживающийся в каудальном направлении слепой мешок. Пилорическая ветвь толстостенная и короткая. Именно в силу мощного развития фундальной части желудка отношение длины пищеварительного тракта мойвы к длине тела превышает таковое у европейской корюшки. В самое начало средней кишки впадают пилорические придатки (5 шт.). В отличие от европейской корюшки они узкие. Три пилорических придатка относительно коротки и более или менее одной длины. Длина четвертого и пятого превышает

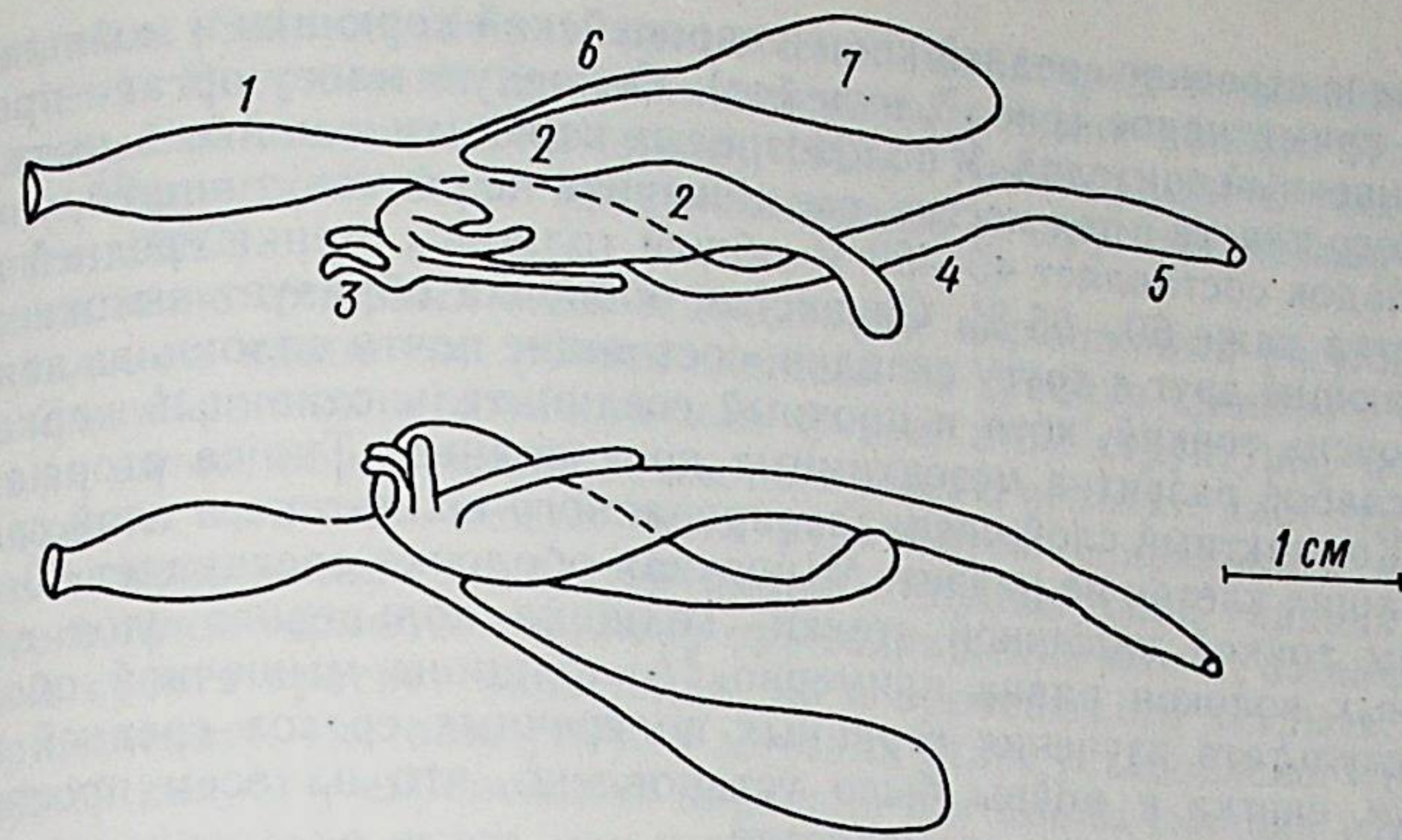


Рис. 5. Пищеварительный тракт мойвы Баренцева моря. Длина тела 15,6 см. Обозначения как на рис. 1.

их длину в два—три раза. Средняя кишка, сначала широкая, постепенно суживается в каудальном направлении. На границе средней и задней кишки так же, как у европейской корюшки, мощный кровеносный сосуд. Относительная длина кишечника (средней и задней кишки) у мойвы значительно меньшая, чем у европейской корюшки, и составляет примерно половину длин пищеварительного тракта. Объясняется это тем, что передний отдел пищеварительного тракта мойвы относительно длиннее за счет сильно развитого фундального отдела желудка. Длина средней кишки мойвы составляет от 80 до 85 % длины кишечника, а длина задней кишки — от 15 до 20 %.

Сравнивая анатомические особенности пищеварительного тракта европейской корюшки и мойвы, отмечаем, что в переднем его отделе, по пилорические придатки включительно, четко выражены их различия.

Иначе обстоит дело с гистологическими особенностями кишечника этих рыб. Как отмечалось выше, на тканевом уровне ранее был исследован лишь передний отдел средней кишки европейской корюшки: проходной корюшки р. Невы и снетка оз. Ильмень (Васильева, Коровина, 1968). Несмотря на различия в характере питания,* строение стенок переднего отдела средней кишки половозрелых невских корюшек и ильменских снетков оказалось очень сходным, практически идентичным. Подобное же строение средней кишки наблюдали и у онежской корюшки, и у снетка Псковского озера.

Кроме того, было выявлено большое сходство микроскопического строения средней кишки европейской корюшки и мойвы,** по которому можно дать обобщенную характеристику гистологических особенностей этого органа рыб рода *Osmerus* и *Mallotus*.

* Основу питания корюшки старших возрастных групп составляет рыба, значение в ее питании ракообразных (понтпорей, мизид, гамарусов) невелико (Кожевников, 1955; Биркан, 1982). Снеток — планктофаг. Редко, лишь тогда, когда в водоеме становится мало планктонных организмов, крупный снеток начинает питаться бентическими беспозвоночными и личинками рыб. В таких случаях ему свойствен каннибализм (Абросов, Агапов, 1957).

** Баренцевоморская мойва питается главным образом капшаком и веслоногими раками, в первую очередь калянусом (Прохоров, 1965).

Тонкое строение средней кишки европейской корюшки и мойвы относительно примитивное (рис. 7, *вклейка*). Основную массу органа представляет кишечный эпителий. У половозрелых корюшки и мойвы высота эпителиального пласта в тех местах, где кишечник не растянут пищей, у основания складок составляет 40—50 % общей толщины стенки средней кишки, а у снетка даже 60—65 %. Слизистая оболочка образует высокие, часто прилегающие друг к другу складки, состоящие почти сплошь из эпителия. У них очень тонкий, хотя и прочный соединительнотканый каркас. Типично слабое развитие мезенхимных производных. Типична ргоргия очень тонка. Компактный слой специализированного коллагена и слой грануло-содержащих клеток не развит. Мышечная оболочка составляет 40—55 % толщины тонкой кишечной стенки. Толщина кольцевого слоя гладких мышечных волокон равна примерно $\frac{2}{3}$ толщины мышечной оболочки.

В результате изучения серийных поперечных срезов средней кишки корюшки, снетка и мойвы было установлено, что на всем протяжении строение ее практически не меняется.

На границе средней и задней кишки у этих рыб мощный сосуд слева охватывает кишечник, и в этом месте, тоже слева, асимметрично возникает предректальный клапан (рис. 8—11, *вклейка*). В начале он имеет форму витка, который затем замыкается и отделяется от кишечной стенки. В результате образуется неглубокая воронка. У половозрелой корюшки ее протяженность равна 0,8—1,0 мм, у мойвы — 1,1 мм. В клапан вовлекается кольцевой слой мышечной оболочки кишечной стенки, составляющий его основу — сфинктер. Этот клапан регулирует перемещение пищевых масс в кишечнике. Через направленный каудально узкий конец воронки они попадают из средней кишки в заднюю. Диаметр задней кишки близ предректального клапана больше диаметра средней кишки в 1,2 раза (рис. 12, 13, *вклейка*). Характерно то, что в начале задней кишки складки слизистой оболочки более высокие, чем в средней кишке. В средней кишке онежской корюшки они превышают толщину кишечной стенки в 6—7 раз, а в задней — в 9—10 раз. То же наблюдается и у мойвы, складки средней кишки которой в 7—8, а задней — в 9—10 раз выше, чем толщина их стенок.

Заключение

Исследование показало, что у представителей двух родов семейства корюшковых (*Osmerus* и *Mallotus*) четко выражены различия в анатомии переднего отдела пищеварительного тракта. Напротив, гистологическое строение их кишечника, независимо от характера питания, очень сходно, практически идентично. Это наглядный пример сохранения структуры в пределах относительно крупного таксона (семейства).

Полученные данные свидетельствуют и о большей консервативности тканевых структур по сравнению с анатомическими. На это обращали внимание исследователи А. П. Быстров (1950) и Н. Л. Гербицкий (1961). Н. Л. Гербицкий считал, что клеточные и тканевые структуры в силу своей консервативности являются более ценными для филогенетических построений, чем анатомические.

Проведенное исследование показало, что средняя кишка европейской корюшки и мойвы на всем своем протяжении имеет одно и то же относительно примитивное строение. Характерно слабое развитие мезенхимных производных. Эпителиальная выстилка сильно превалирует над другими компонентами кишечной стенки. По тонкому строению средней кишки корюшковые значительно отличаются от лососевых. У лососевых стенка средней кишки богата мезенхимными производными и сложно дифференцирована (Васильева, Коровина, 1968; Коровина, Васильева, 1976а). Это различие в строении стенки средней кишки, а также отсутствие в средней кишке корюшковых спирального клапана, развитого у всех лососевых, — веские аргументы в пользу выделения корюшковых из подотряда

лососевидных (*Salmoidei*) в самостоятельный отряд корюшковидных (*Osmeroidi*). Впервые на основании остеологических данных это было предложено Вейтцманом (Weitzman, 1967). Необходимость выделения подотряда *Osmeroidi* была аргументирована и другими показателями (Коровина, 1982).

Перемещение пищевых масс в кишечнике корюшковых регулируется предректальным клапаном, расположенным на границе средней и задней кишки. Своеобразная асимметричная форма этой структуры, похожей вначале на виток, образующий затем неглубокую воронку, дает основание предположить, что это может быть рудиментом спирального клапана предков, выполняющим другую функцию. Мощный слой гладких мышц одиночного сфинктера этого клапана при сокращении может, по-видимому, не только сузить просвет кишечника, но и временно его закрыть.

С применением гистологических методик было установлено, что в начале задней кишки у европейской корюшки и у мойвы складки слизистой оболочки значительно выше, чем в средней кишке. Это наводит на мысль о том, что задняя кишка этих рыб служит не только для удаления неперева-ренных остатков пищи. Видимо, в ней, благодаря большой поверхности, происходит всасывание воды, а, возможно, и некоторых веществ химуса, не усвоенных в передних отделах пищеварительного тракта.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н., Агапов И. Д. О саморегуляции численности снетка в Жижецком озере. — *Вопр. ихтиологии*, 1957, вып. 8, с. 161—188.
- Биркан В. П. Потребление ракообразных корюшкой Ладожского озера. — *Тр. ГосНИОРХ*, 1982, вып. 192, с. 49—56.
- Бондаренко Е. П. Спиральный клапан в кишечнике горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). — *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1984, т. 128, с. 78—81.
- Быстров А. П. Микроскопическое строение костей и зубов кистеперой рыбы карбона *Megalichthys* (сем. *Osteolepidae*). — *ДАН СССР*, нов. сер., 1950, т. 74, № 1, с. 119—121.
- Васильева Н. Е., Коровина В. М. Филогенетическая и экологическая обусловленность гистологического строения средней кишки некоторых костистых рыб. — *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1968, т. 46, Л., с. 190—206.
- Веригина И. А. Микроскопическое строение пищеварительного тракта рыб рода *Alerocerphalus* (*Salmoniformes*, *Alerocerphalidae*). — *Вопр. ихтиологии*, 1978, т. 18, вып. 6 (113), с. 1055—1064.
- Веригина И. А., Головань Г. А. Особенности строения пищеварительного тракта рыб сем. *Alerocerphalidae*. — *Вопр. ихтиологии*, 1978, т. 18, вып. 2 (109), с. 277—289.
- Гербицкий Н. Л. Анализ особенностей и взаимосвязи гистологических и анатомических структур в процессе эволюции и его значение для эволюционной гистологии. — *Тр. VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол.*, 1958, т. 1, Киев, 1961, с. 543—547.
- Кожевников Г. П. Экологические особенности невской корюшки. — *Вопр. ихтиологии*, 1955, вып. 3, с. 126—129.
- Коровина В. М. О спиральной складке в кишке радужной форели (*Salmo irideus* Gibbons). — *ДАН СССР*, 1973, т. 209, № 2, с. 500—503.
- Коровина В. М. Спиральный клапан в кишечнике беломорской сельди (*Clupea harengus pallasi* n. *maris-albi* Berg.). — В кн.: *Биология беломорской сельди*. Л., Наука, 1975а, с. 294—295.
- Коровина В. М. Спиральный клапан в кишечнике салаки (*Clupea harengus membras* L.). — *Вопр. ихтиологии*, 1975б, т. 15, вып. 6 (95), с. 1033—1038.
- Коровина В. М. Анатомо-гистологические особенности средней кишки радужной форели *Salmo gairdneri* (Rich.). — *Вопр. ихтиологии*, 1976, т. 16, вып. 4 (99), с. 682—689.
- Коровина В. М. Морфология пищеварительного тракта чира *Coregonus nasus* (Pallas). — *Тр. ГосНИОРХ*, 1981, вып. 166, с. 74—84.
- Коровина В. М., Буланов Д. П. Некоторые особенности строения пищеварительного тракта нельмы *Stenodus leucichthys pelma* (Pallas). — *Тр. ГосНИОРХ*, 1979, вып. 147, с. 148—162.
- Коровина В. М., Васильева Н. Е. Сравнительно-гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уточнения их филогенетических связей. — В кн.: *Зоогеография и систематика рыб*. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1976а, с. 157—183.
- Коровина В. М., Васильева Н. Е. Анатомо-гистологические данные, уточняющие филогенетические связи лососевидных рыб (*Salmonidae*). — *Арх. анат., гист., эмбриол.*, 1976б, т. 70, вып. 3, с. 66—73.

- Коровина В. М., Вукович Т. К. Анатомо-гистологические особенности средней кишки *Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus* (Steindachner). — *Acta Biologica Jugoslavica*, Ser. E. Ichtiologia, 1972, vol. 4, N 1, Sarajevo, p. 41—58.
- Коровина В. М., Дорофеева Е. А. Особенности строения пищеварительного тракта гегаркунки *Salmo ischchan gegarkuni* Kessler. — *Вопр. ихтиологии*, 1981, т. 21, вып. 6, с. 1076—1083.
- Коровина В. М., Неелов А. В. Спиральный клапан кишечника лосося *Salmo salar* L. — *Тр. ГосНИОРХ*, 1981, вып. 163, Л., с. 114—124.
- Коровина В. М., Природина В. П., Кифа М. И. Спиральный клапан в кишечнике ленка *Brachymystax lenok* (Pallas). — *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, т. 114, с. 30—35.
- Коровина В. М., Решетников Ю. С. Древние черты в строении кишечника валька *Protoprimum cylindraceum* (Pallas et Pennant) (Salmonidae). — *Вопр. ихтиологии*, 1982, т. 22, вып. 2, с. 268—273.
- Коровина В. М., Шустов Ю. А. Спиральный клапан в кишечнике хариуса *Thymallus thymallus* (Linne). — В кн.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. 9 сес. учен. совета Биол. ин-та Карельск. фил. АН СССР, Петрозаводск, 1974, с. 16—17.
- Коровина В. М., Шустов Ю. А. Значение некоторых анатомических особенностей кишечника хариусов для определения их положения в системе. — В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб (матер. 1-го совещания по изучению лососевидных рыб). Л., 1976, с. 51—55.
- Коровина В. М., Хоцацкий Л. И. Так называемая баугиниева заслонка в кишечнике костистых рыб. — *Тр. ГосНИОРХ*, вып. 203, 1976, с. 72—78.
- Пашенко В. М. К вопросу о наличии спирального клапана в кишечнике кеты. — Тез. докл. XII науч. конф., посвященной 50-летию Сов. гос., ч. 2, Естествен. науки. Владивосток, 1967, с. 142—143.
- Прохоров В. С. Экология мойвы Баренцева моря и перспективы ее промыслового использования. — *Тр. Полярного ин-та рыбн. хоз. и океаногр.*, 1965, т. 19, 68 с.
- Bertin L. Appareil digestif. «Traite de Zoologie. Anatomie systematique, biologie», P.-P. Grasse, 1958, T. 13, N 2, Paris, p. 1282—1285.
- Cohen D. M. A revision of the fishes of the subfamily Argentininae. — *Bull. Florida State Museum, Biol. sci.*, 1958, vol. 3, N 3, p. 91—173.
- Cuvier G., Valenciennes A. Histoire naturelle des Poissons. — 1848, Paris-Strasbourg, T. 21, p. 368—408.
- Hamada K. A revision of *Hypomesus olidus* (Pallas) and *Hypomesus japonicus* (Brevoort) of Hokkaido. — *Japan. Bull. Fac. Fish. Hokkaido University*, 1954, N 4, p. 256—267.
- Hamada K. A new osmerid fish, *Hypomesus sakhalinus* new species obtained from lake Taraika, Sakhalin. — *Japanese Journal of Ichthyology*, 1957, vol. 5, NN 3/4/5/6, p. 136—142.
- Jacobshagen E. Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. — *Jenaisch. Zeitschr. Naturwiss.*, 1913, Teil 11, Bd. 49, S. 373—810.
- Kner R. Ueber die Magen und Blinddärme der Salmoniden. — *Sitzungsberichte Akad. Wiss. math.-nat. Klasse*, 1852, Bd. VIII, Hf. II, p. 201—232.
- Konfal E. Valvula Bauhini und Enddarm bei *Esox lucius* Linnaeus, 1758. — *Biologia, seria B, Zool.*, 1971, Bd. 26, N 5, Bratislava, S. 427—430.
- McAllister D. E. A revision of the Smelt Family, Osmeridae. — *Nation. Museum of Canada, Bull. N 191*, 1963, Biol. series n 71, Ottawa, p. 1—53.
- Pernkopf E., Lehner T. Vergleichende Beschreibung des Vorderdarmes bei einzelnen Klassen der Kranioten Fische. — In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, 1937, Bd. 3, S. 358—398.
- Rathke H. Über Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. — *Neueste Schrifften d. naturforschenden Gesellsch. in Danzig, Halle*, 1824, Bd. I, Hf. 3, S. I—VI, S. 1—210.
- Stannius H. *Handbuch der Zootomie. Zweiter Theil. Die Wirbelthiere. Erstes Buch. Die Fische.* Berlin, 1854. S. 1—279.
- Weitzman S. H. The origin of the Stomatoid fishes with comments on the classification of Salmoniform Fishes. — *Copeia*, 1967, N 3, p. 507—540.

V. M. Korovina

PECULIARITIES OF STRUCTURE OF THE DIGESTIVE TRACT OF OSMERIDAE

Anatomy of digestive tract of European smelt, its dwarf and caplin, tissues of intestine of the above fish species have been studied. Considerable differences were recorded in structure of fore-intestine (including pyloric caeca). Microscopic structure of intestine in fish species under study was found to be similar irrespective of differences in feeding. Hystological structure of Osmeridae intestine was found to differ considerably from that of Salmonidae. Data obtained show that Salmonidae and Osmeridae are not close relatives. These data along with information available in papers by Weitzman (1967) and Korovina (1982) are forcible arguments for classifying Osmeridae as an autonomic suborder Osmeroidei.

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ «ПЕРЕЗРЕВАНИЯ» ИКРЫ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ КОСТИСТЫХ РЫБ

В. М. Коровина

Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград

«Перезревшими» * у позвоночных условно принято называть женские половые клетки, которые после овуляции более или менее долго задерживаются в организме матери. Перезревание яйцеклеток наблюдалось у всех низших позвоночных: круглоротых, рыб и амфибий.

У рыб перезревание икры может получиться вследствие нарушения условий, при которых обычно нерестятся особи данного вида (изменение гидрохимического режима, отсутствие необходимого нерестового ландшафта и др.). Это может возникнуть стихийно или в результате деятельности человека (например, гидростроительства). Возможность перезревания икры велика при искусственном воспроизводстве (выдерживание самок в садках, сбор икры в конце нереста и др.).

Использование перезревшей икры опасно потому, что она характеризуется плохими рыбоводными показателями. На это в свое время обращал внимание рыбоводов Гримм (1916), об этом в курсе «Общая и сравнительная эмбриология» писал Иванов (1937). К сожалению, только в некоторых руководствах есть указания на неполноценность перезревшей икры (Черфас, 1940; Пучков, 1954), во многих этот вопрос выпал из поля зрения авторов. Таким образом, изучение последствий перезревания икры в эмбриогенезе рыб представляет не только научный, но и большой практический интерес.

Перезревание икры у осеннерестующих рыб изучали Мрзич (Mrsic, 1924), Бахарева (1934), Привольнев и Харченко (1940), Харченко (1949, 1957). Развитие зародышей из перезревшей икры некоторых весеннерестующих рыб исследовали Чаликов (1938), Коновалов (1939), Черфас (1950), Нусенбаум (1949), Коровина (1963) и др.

Даже длительно в теле самки перезревшая икра осеннерестующих рыб хорошо оплодотворялась, в отличие от икры весеннерестующих. Четко выявилась обратная зависимость степени оплодотворяемости яйцеклеток от длительности перезревания. По сравнению с нормальной оплодотворенная перезревшая икра характеризуется низким уровнем дыхания, повышенной чувствительностью к дефициту кислорода и изменению термического режима. Она хуже переносит механические воздействия. Характерно обилие зародышей с нарушенным морфогенезом: часто неправильно идет дробление и зародыши погибают до начала гастрюляции; в большом количестве появляются уродливые зародыши. Отклонения от нормы изучались визуально.

Нусенбаум оценил деформации в развивающейся перезрелой икре рыб как «последствие удущья, которое должна испытывать икринка, будучи отделенной от сети кровеносных сосудов, охватывающих ее в фолликулах яичника» (Нусенбаум, 1949, стр. 206). Не сомневаясь в правильности этой точки зрения, мы сочли необходимым исследовать (не только

* Термин «перезревание» неудачный, но он прочно вошел в научную литературу и практику рыбоводства. В дальнейшем изложении кавычки опускаем.

визуально) нарушения эмбриогенеза в перезревшей икре, не изученных в этом отношении видов и сопоставить полученные данные с результатами экспериментальных исследований по влиянию удушья на зародышей рыб.

Исследовали развитие перезревшей икры корюшки (*Osmerus eperlanus* (L.) и ропшинского карпа*. Материал фиксировали жидкостью Буэна, заливали в парафин. Серийные срезы толщиной 5—7 мкм окрашивали гематоксилином Гейденгайна.

Икра корюшки от трех самок была получена в последний день лова (8 июня) в дельте р. Невы. Почти вся осемененная икра (91 %) начала развиваться, но дробление диска шло неправильно. Бластомеры были неодинаковой величины. На стадии бластулы у всех икринок был хорошо видимый прижизненно мощный перибласт, какого никогда не бывает у корюшки в норме. Среди крупных бластомеров были многоядерные. Перибласт имел симпластическое строение (рис. 1, *вклейка*). Угнетение цитотомии было наиболее сильно выражено в глубине зародышевого диска. Вся икра погибла до начала гастрюляции.

Наблюдения за развитием перезревшей икры карпа проводились на центральной экспериментальной станции ГосНИОРХ «Ропша». Применение гипофизарной инъекции (Гербильский, 1947) дало возможность определить продолжительность перезревания. Инъецированием производителей и осеменением икры руководил В. С. Кирпичников.

Икра карпа после длительного перезревания (10 ч) плохо оплодотворяется (53 %) и дробление ее идет неправильно. Нарушены аналогично перезревшей икре корюшки процессы цитотомии. Зародышевый диск через 6—7 ч принимает симпластическое строение и оплывает, но таких мощных перибластов, как это наблюдалось у корюшки, в икре карпа не образуется. Вся икра, как правило, погибает в процессе дробления.

При изучении последствий на икру карпа более краткого срока перезревания (3¹/₂ ч) четко выявилась различная чувствительность икринок одной самки, а также разных самок. Проиллюстрируем это на крайних вариантах. В одном опыте гибель икры в период дробления составляла 25 %, в другом — 13 %. Среди развивавшихся икринок было много таких, в которых формировались очень уродливые зародыши (рис. 2, *вклейка*) с сильным недоразвитием передней части тела («циклопы», безглазые, безголовые уроды). В первом опыте они составляли 42 % (из них 9 % циклопов), во втором 30 % (3 % циклопов). Остальные зародыши и в том, и в другом опыте почти все, в той или иной степени, оказались микроцефалами, глаза у них были меньших размеров, чем у нормальных особей, и сближены (синофтальмия). «Циклопы», как правило, вылуплялись, но плавали плохо и вскоре погибали. Многие и из более дефектных зародышей доживали почти до вылупления, а единицы были более или менее развитые грудные плавники, а тело окружала плавниковая складка. Плавать они не могли, но, лежа на дне кристаллизатора, двигали хвостами. У безглазых не было переднего, промежуточного и среднего мозга. Продолговатый мозг и слуховые капсулы были развиты. Туловищный и хвостовой отделы относительно сложно дифференцированы (рис. 3, *вклейка*). Сокращалось двухкамерное сердце, эритроциты были окрашены. Были заложены почечные каналы и их выводные протоки. В пищеводной полости, в средней кишке тоже, но соединения этих полостей не произошло. Желток у таких зародышей резорбировался медленнее, чем у нормальных. Почти также развивался туловищный и хвостовой отделы и у безголовых уродов (см. рис. 2, б). Харак-

* Ропшинский карп — это породная группа, созданная на основе скрещивания галицийского карпа с амурским сазаном и последующей селекцией гибрида (*Cyprinus carpio* (L.) × *C. carpio haematopterus* Temm. et Schl.) на центральной экспериментальной станции ГосНИОРХ «Ропша» для северо-западных районов СССР (Кирпичников, 1959; Бабушкин, 1983).

терно для этих уродов отсутствие хорды и связанная с этим деформация нервной трубки. Дно ее очень толстое, крыша, напротив, тонкая, полость необычной формы. Под нервной трубкой там, где у нормальных зародышей хорда, у них мышцы (рис. 4, 5, 6, *вклейка*).

В икре карпа, перезревшей всего полтора—два часа, количество икры, погибающей на ранних стадиях развития, на 10—15 % превышает гибель в контроле. При таком небольшом сроке перезревания часто встречались двойные бластулы. Как правило, дробление в обеих бластулах шло синхронно, и часто они были соединены участком зародышевого диска симпластического строения (рис. 7, *вклейка*). Такие икринки инкубировали отдельно, и они всегда в условиях нашего опыта погибали до начала гастрюляции. Но в течение многолетней работы с этим карпом В. С. Кирпичников изредка наблюдал появление раздвоенных личинок.

Обсуждение

Характер нарушения эмбриогенеза икры корюшки идентичен изменениям, которые наблюдала Трифонова (1935) в оплодотворенной икре окуни (*Perca fluviatilis* L.), подвергнутой удушью до образования бластоиска. По-видимому, это связано с нарушением клеточного обмена и, в первую очередь, дыхания. Известно, что перезревшие яйцеклетки рыб, подвергнутые удушью в теле самки, имеют резко сниженный уровень дыхания (Харченко, 1949). Дыхание перезревшей икры корюшки (по нашим данным) по отношению к дыханию нормальной икры составляло на стадии 2—4 бластомеров в среднем 70 %, а на стадии бластулы 61 %. Снижение уровня дыхания осуществлялось за счет цитохрооксидазного звена. В природе икра корюшки развивается в условиях хорошей аэрации. Соловьева (см. Коровина, 1956) показала, что значение аэробной фазы у корюшки велико и цианрезистентное дыхание на стадии 2 бластомеров составляет всего 5,1 % в объеме дыхания зародыша. Подавление аэробной фазы дыхания, которое испытывает икра в теле самки, для корюшки очень чувствительно*. Митозы идут, но деление цитоплазмы, особенно в бластомерах, расположенных в глубине зародышевого диска, не может осуществиться. Возникают многоядерные бластомеры, увеличенные перибласты и, в конечном счете, симпластическое строение всего зародыша. Трифонова отметила, что и при удушье зиготы также «сперва останавливается деление тела клетки, а затем и ядра» (Трифопова, 1935, стр. 771).

Длительное (десятичасовое) перезревание икры карпа, как уже отмечалось, вызвало в зародыше необратимые изменения, идентичные тем, какие наблюдались в перезревшей икре корюшки. Образование при относительно долгом перезревании (3¹/₂ ч) икры карпа большого количества зародышей с недоразвитым в той или иной мере передним отделом тела может быть понято в свете данных экспериментальной эмбриологии о развитии головного мозга позвоночных и о роли в этом процессе мезодермных и нейрогенных веществ (Лопашов, 1960; Лопашов, Строева, 1963; Саксен, Тойвонен, 1963). Подобные дефектные зародыши со всеми градациями этого уродства описаны у осетровых. Они возникали в результате ухудшения режима инкубации и, в частности, нарушения условий, обеспечивающих дыхание (Детлаф, Гинзбург, 1954). Роль прехордальной пластинки как индуктора переднеголового отдела зародышей рыб (на примере осетровых) выявлена Гинзбург, Детлаф (1944) и Игнатъевой (1960, 1961, 1963). Лопашов и Строева (1963) проанализировали значение

* При действии некоторых факторов и веществ (дефицит кислорода, низкая температура, цианиды, ДДТ и др.) на клетки угнетается в первую очередь дыхание, активируемое цитохрооксидазой (аэробная фаза клеточного дыхания) и закономерность эта общебиологическая, свойственная и животным и растениям (Привольнев, 1940; Кожанчиков, 1946; Барбарин, Соловьева, 1950; Рубин, 1955 и др.).

патогенных факторов в развитии глаза позвоночных и дали обзор литературы по этому вопросу. Говоря о характере влияния разных факторов, вызывающих аномалии в развитии глаз зародышей позвоночных, авторы отмечают недостаточную изученность этого вопроса, но считают, что эти агенты «по-видимому, вмешиваются в разные звенья клеточного обмена и в том числе, обязательно связаны с дыханием» (Лопашов, Строева, 1963, стр. 157). В результате нехватки кислорода на ранних стадиях развития и у амфибий, и у рыб возникают уроды с микрофтальмией, с циклопическими дефектами, с анофтальмией. Харченко (1949) показала, что наибольшая разница в интенсивности дыхания перезрелой и нормальной икры рыб наблюдается как раз на ранних стадиях развития.

Уродов с недоразвитой головой и без головы получал Нусенбаум (1949) при развитии перезревшей икры вьюна (*Misgurnus fossilis* L.).

Изучая действие термического фактора на развитие икры трехиглой колюшки (*Casterosteus aculeatus* (L.)) Сваруп (Swarup, 1959) констатировал возникновение разнообразных уродств, но отсутствие головы, хорды, недоразвитие туловища он наблюдал только после воздействия низкой температурой (0 °C в течение 1¹/₂—2 ч), а ведь низкая температура также, как удушье, угнетает аэробную фазу дыхания.

После более краткого срока перезревания (1¹/₂—2 ч) икры карпа мы наблюдали много двойных бластул. Сводка литературы по полиэмбрионии костистых рыб опубликована Лаале (Laale, 1984). Автором сделан исторический обзор описательных и экспериментальных работ на эту тему за период с 1642 по 1984 г. В этой сводке не отмечена причинно-следственная связь возникновения двоен при перезревании икры.* Материал по двойниковым уродам позвоночных, возникших в результате перезревания гамет есть в сводке Канаева (1959). Появление уродливых зародышей при перезревании гамет, являющихся однойяйцевыми близнецами, закономерно для низших позвоночных. У миноги в этих случаях количество раздвоенных зародышей в период дробления и гаструляции достигает иногда 40% (Caulley, 1945). Отмечено возникновение двойниковых уродств при перезревании икры у амфибий (Pflüger, 1882; Hertwig, 1912; Witschi, 1934, 1952; Briigs, 1941). Массовое количество двоен из перезревшей икры вьюна получил Нусенбаум (1949). Токин (1969) рассматривал полиэмбрионию как развитие целых организмов из соматической клетки, как «соматический эмбриогенез». Его ученик Насер Эль-Дин Хасан (1979) повторил опыты Нусенбаума по перезреванию икры вьюна и исследовал двойниковых уродов на тканевом уровне. В области раздвоения близнецов не было хорды.

Материалы по получению двойниковых уродов при перезревании необходимо сопоставить с имеющимися в литературе данными по экспериментальному воздействию на зародышей рыб некоторыми внешними агентами. Так, Стоккард (Stockard, 1921) резко, иногда почти в 100 раз, повышал процент образования двойных уродов у форели и фундулуса, подвергая их зиготы сразу же после оплодотворения влиянию холода и удушья. Раздвоение зародыша происходило, как правило, еще в конце первого митоза, и в результате образовывались на желтке две более или менее изолированные группы бластомеров, а потом два зародыша, в той или иной мере связанные друг с другом**. Стоккард наблюдал двойных

* К сожалению, Лаале не известны труды исследователей нашей страны. В числе обработанных им 104 публикаций только две давние работы, выполненные в России (Кнох. 1873; Емельяненко, 1907).

** Лаале (Laale, 1981) описал появление двоен у *Brachydanio rerio* (Hamilton — Bichapan) в период раннего дробления, но отметил в своей сводке (1984), что большинство исследователей считают редким случаем возникновение двоен на ранних стадиях развития. Лутер (Luther, 1936) отметил, что двойниковые уроды костистых рыб могут образовываться не только в период раннего дробления, а и на более поздних стадиях, вплоть до начала гаструляции.

уродов и при развитии икры форели, когда в сосуде, где происходила ее инкубация, было «тесно» или была застоявшаяся вода. При более сильном воздействии удушьем и холодом в опытах Стоккарда появлялись зародыши с деформированной головой. Кроме того, у многих икринок между бластомерами возникал участок «несегментированной» цитоплазмы, и такие зародыши погибали значительно раньше начала процесса гаструляции. Стоккард считал, что двойниковые уродства возникают в результате задерживающего влияния неблагоприятных внешних воздействий*. В то время он не располагал данными о сходном действии холода и дефицита кислорода на аэробное звено дыхания организма. Интересны в этом плане эксперименты Сварупа (Swarup, 1959). Влияя высокой и низкой температурой на только что оплодотворенные яйцеклетки колюшки, он только под действием холода получал двойниковые уродства.

Образование двойниковых уродств при перезревании яйцеклетки и при воздействии удушья и холода** на только что возникшую зиготу является, по-видимому, следствием компенсационного ускорения цитотомии в конце первого митоза. В икринке, аэробная фаза дыхания которой была угнетена еще в теле самки (при перезревании) или сразу же после оплодотворения (в условиях эксперимента), процесс деления цитоплазмы в конце первого митоза, нуждающийся и в норме в повышенном количестве кислорода***, при попадании в условия хорошей аэрации осуществляется особенно интенсивно, приводя к большей, чем обычно, изоляции первых бластомеров****. Происходит иногда полное, но чаще неполное раздвоение зиготы. Повышение активности деления бластомеров после воздействия удушья на только что возникшую зиготу рыб, наблюдала Трифонова (1935) и трактовала его как стимуляцию.

Характер нарушения эмбриогенеза при перезревании икры обусловлен, с одной стороны, его длительностью, с другой — спецификой дыхательного обмена вида. У корюшки угнетение аэробного звена, играющего в дыхании очень большую роль (94—95%), быстро приводит к необратимым нарушениям развития на ранних стадиях. Многие годы экспериментируя с икрой невской корюшки нам не приходилось наблюдать у нее двойных зародышей. Этим мы не отрицаем возможности при постановке специальных опытов подобрать и для корюшки такую дозу удушья, после которой в хороших аэробных условиях возникнет явление компенсационного ускорения цитотомии, образуются два более или менее изолированных бластомера, а потом две в той или иной мере сближенные эпителиальные бластулы и т. д. Но у видов, для которых велико значение анаэробного звена, это происходит относительно часто. Так, у форели остаточное дыхание неоплодотворенной яйцеклетки составляет 45—47% общего дыхания (Привольнев, 1940). По данным Л. М. Соловьевой у лосося оно составляет у начавшей развиваться зиготы 33—37%, а у вьюна на некоторых стадиях эмбрионального развития превышает 45% (см. Коровина, 1956). Цитохромоксидаза не определяет интенсивности дыхания зародышей вьюна вплоть до гаструляции (Донцова, 1965). Когда цито-

* Исследования Стоккарда заложили основу учения о критических периодах эмбрионального развития (на примере рыб). Однако его трактовка экспериментальных данных способствовала, к сожалению, внедрению в эмбриологию представлений о неспецифичности реакций зародыша на внешние воздействия (Коровина, 1956).

** Низкая температура влияет на временные соотношения процессов, осуществляющихся в период от осеменения до появления борозды первого деления дробления (Игнатьева, 1979).

*** В конце митоза дыхательные процессы усиливаются. Наибольшая интенсивность дыхания наблюдается тогда, когда ядра «закрыты» и вещество хромосом находится в них (Zeuthen, 1953, 1960: цит. по Мэзия, 1963). Начало цитотомии приурочено к периоду телофазы, во время которой восстанавливается ядерная оболочка и происходит возврат к интерфазному состоянию. Перед самой цитотомией увеличивается в клетке количество митохондрий (Agrell, 1955: цит. по Мэзия, 1963).

**** Известны уникальные случаи развития на желточном массиве четырех слившихся зародышей (Rauber, 1877; Stockard, 1931). Может быть, в данном случае интенсивная цитотомия имела место на стадии четырех бластомеров.

хромоксидазное дыхание угнетено, развитие продолжается за счет остаточного. У многих лососевых (*Salmonidae*) описаны двойниковые уродства. В условиях рыбоводных заводов они образуются довольно часто и в большом количестве. Так например, Линн (Linn, 1946) и Комаи (Komaï, 1936) получили около 3000 близнецов этих рыб из коллекций, собранных при искусственном разведении. При искусственном воспроизводстве большое количество двоен получили также Кнох (1873) и Schmitt (1902). В свете имеющихся в настоящее время данных двойни могли возникнуть или как последствие перезревания икры, или в результате неблагоприятных условий инкубации: кислородное голодание зародышей, действие низкой температуры на ранних стадиях развития.

Высокий уровень остаточного цианрезистентного дыхания у зародышей лососевых и вьюна, наряду с избыточной скоростью гликолиза (Мильтман, 1965), мог выработаться в процессе эволюции как приспособление к условиям низких температур, к дефициту кислорода*.

Согласно Девилле с соавторами (Devillers, 1953; Devillers, Colas, Santacuzene, 1957: цит. по Браше, 1961) икра форели так же, как и амфибий, может развиваться в анаэробных условиях и при отравлении среды цианидами.

У вьюна большое значение «остаточного» дыхания зародышей в общем их дыхании является важным физиологическим приспособлением к неблагоприятным условиям мелководий стоячих водоемов с резкими ночными охлаждениями, с дефицитом кислорода и обилием углекислоты в придонных слоях воды. По-видимому, именно анаэробное звено обеспечивает у вьюна в опытах Нусенбаума развитие зародышей после длительного перезревания, измеряемого десятками часов, а у некоторых лососевых возможность взятия икры от снулых самок. Икра лосося (*Salmo salar* L.) по данным Врасского (1859), после гибели самки «... долгое время, месяц и даже более сохраняет в себе способность быть оплодотворенной» (с. 125). Однако не известно, как проходил эмбриогенез в этой икре, до такой стадии шло развитие, какова была выживаемость зародышей. А для севанской форели (*Salmo ischchan* Kessl.) — летнего бахтака оз. Севан, такие данные есть. К двадцатому дню со дня вылупления выжило 93,9 % личинок, развившихся из икры, полученной через 10 ч с момента гибели самок. Молодь была жизнеспособна (Рыжков, 1958).

Иначе обстоит дело у сиговых (подсемейство *Coregoninae* семейства *Salmonidae*) и это определяется биологией их размножения. Они выметывают икру на каменисто-песчаное и песчаное дно реки. Эмбриональное развитие их происходит в условиях хорошей аэрации, хотя и при пониженных температурах. Сроки возможного взятия икры от снулых самок у сиговых значительно меньше. Опыт осеменения икры ряпушки (*Coregonus albula* L.) «через разные сроки после смерти самок, показал, что яйца в полости тела сохраняются в течение двух-трех часов... они способны к оплодотворению, нормально развиваются... в то время как яйца, полученные через четыре часа после смерти самок, полностью погибают» (Кузьмин, 1962, стр. 62). Икра, взятая от самки пеляди (*Coregonus peled* Gmel.) через 4 ч после ее гибели оплодотворяется (около 30 %) и дает жизнеспособных личинок (Кузьмин, 1961). У муксуна (*Coregonus muksun* (Pall.)) взятие икры от снулых самок возможно не позже, чем через 1,5 ч после их гибели (Бахарева, 1934).

В теле мертвой рыбы икра испытывает большее удушье, чем в живой, поэтому сроки перезревания икры в теле снулых самок, из которой еще может развиваться нормальное потомство данного вида рыбы, более краткие (Кузьмин, 1961).

* Возможно, что случаи возникновения двоен у живородящих рыб также обусловлены воздействием на их яйцеклетки и зиготы дефицита кислорода.

У разных видов рыб продолжительность перезревания икры, обуславливающая появление в эмбриогенезе того или иного патологического последствия, неодинакова и определяется спецификой экологических условий их развития.

Заключение

Яйцеклетки рыб, задержавшиеся после овуляции в теле самки, будучи разобращенными с ее кровеносной системой испытывают кислородное голодание, при этом угнетается аэробная фаза клеточного дыхания. Последствием перенесенного ими удушья является ряд отклонений эмбриогенеза от нормы. Приведенные материалы свидетельствуют о большом сходстве патологий, возникающих в эмбриогенезе рыб при так называемом перезревании икры с действием удушья и холода на самые ранние стадии развития зиготы. При этом сопротивляемость икринок разных самок неодинакова. Наблюдается разнообразие и в реакции потомства одной самки. Это имеет место и при действии многих других внешних факторов на развивающиеся зародыши рыб (Коровина, 1964).

В общей форме можно сделать следующие выводы. Степень угнетения развития зародышей костистых рыб пропорциональна длительности перезревания их яйцеклеток. Небольшая задержка яйцеклеток в теле самки после овуляции почти не оказывает повреждающего действия. Следствием увеличения сроков перезревания является появление уродов. При относительно непродолжительном перезревании типично возникновение двойниковых уродств, при более длительном — недоразвитие в той или иной мере переднего отдела тела, при продолжительном — характерно торможение цитотомии: появление сначала двуядерных, затем многоядерных бластомеров и, в конечном счете, симпластического строения зародышевого диска. Однако для разных видов рыб продолжительность перезревания икры, обуславливающая появление тех или иных нарушений эмбриогенеза, неодинакова и зависит от специфики их дыхательного обмена, выработанной в процессе эволюции.

Сроки возможного перезревания икры в теле снулых самок, из которой развивается жизнеспособная модель данного вида рыбы короче, чем в живом материнском организме.

Исследование последствия перезревания икры рыб следует продолжить на уровне биохимической эмбриологии, охватив при этом виды, развивающиеся в различных экологических условиях и являющиеся объектами рыбоводства.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабушкин Ю. П. Новая порода карпов. — Информ. листок № 1016—85, Лен. межотр. тер. центр научно-техн. информ. и проп., 1985, 3 с.
- Барбарин В. В. Изменение окислительных процессов и их адаптивное значение в жизненном цикле простейших и в онтогенезе некоторых беспозвоночных. — Тр. Воен.-мед. академии, 1958, т. 81, с. 226—264.
- Барбарин В. В., Соловьева Л. М. К вопросу о двух типах дыхания у беспозвоночных животных и их зависимость от факторов внешней среды. — Тр. Воен.-мед. академии, 1950, т. 22, с. 120—132.
- Бахарева Е. Б. О факторах, повышающих гибель икры сиговых рыб при искусственном разведении. — Тр. Западно-сибирского отд. ВНИОРХ, 1934, т. 1, с. 27—43.
- Браше Ж. Биохимическая эмбриология. М., Иностран. лит-ра, 1961, 327 с.
- (Врасский В. П.) Извлечение из переписки с В. П. Врасским. — Зап. комитета акклимат. жив., кн. 1, 1959, с. 120—131.
- Гербицкий Н. Л. Современное состояние и перспектива метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве. — Тр. Лабор. основ рыбоводства, т. 1, Л., изд-во ЛГУ, 1947, с. 5—24.
- Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Опыт пересадки и удаления зачатков органов на ранних стадиях развития у зародышей севрюги. — ДАН АН СССР, 1944, т. 44, № 5, с. 228—231.
- Гримм О. А. Как искусственно оплодотворить и выводить рыбу. Пг., изд-во Российского о-ва рыбоводства и рыболовства, 1916, 37 с.

- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М., изд-во АН СССР, 1954, 213 с.
- Донцова Г. В. Изменение цитохромоксидазной активности в раннем развитии вьюна и исследование роли ядер в этом процессе. — Журн. общ. биол., 1965, т. 26; вып. 5, с. 585—596.
- Емельяненко П. Оригинальное явление — близнецы *Girardinus caudimaculatus*. — Любитель природы, 1907, С.-П., № 1, с. 239—242.
- Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М., Биомедиздат, 1937, 807 с.
- Игнатьева Г. М. Региональность индуцирующего действия хордомезодермы у зародышей осетровых рыб. — ДАН АН СССР, т. 134, № 1, 1960, с. 233—236.
- Игнатьева Г. М. Индуцирующие свойства хордомезодермального зачатка до начала инвагинации и регуляции его дефектов у зародышей осетра. — ДАН АН СССР, 1961, т. 139, № 2, с. 503—506.
- Игнатьева Г. М. Сравнение динамики процессов инвагинации материала хордомезодермы у зародышей севрюги, осетра и аксолотля. — ДАН АН СССР, 1963, т. 151, № 6, с. 1466—1469.
- Игнатьева Г. М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М., Наука, 1979, 154 с.
- Канаев И. И. Близнецы. Очерки по вопросам многоплодия. М.-Л., изд-во АН СССР, 1959, 382 с.
- Кирпичников В. С. Генетические методы селекции рыб. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 1, с. 120—137.
- Кожанчиков И. В. Черты адаптации дыхания насекомых к условиям среды. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 1, с. 49—64.
- Коновалов П. М. Рыбоводный учет при разведении частичковых рыб. — Рыбное хоз-во, 1939, № 11, с. 40—41.
- Коровина В. М. Развитие специфических реакций по отношению к разнокачественным раздражителям в период раннего онтогенеза рыб и амфибий. — В кн.: Проблемы современной эмбриологии, тр. совещ. эмбриол. в 1955 г., Л., изд-во ЛГУ, 1956, с. 129—140.
- Коровина В. М. Нарушение эмбрионального развития рыб при «перезревании» икры. — Тез. докл. IV совещ. эмбриол. Л., изд-во ЛГУ, 1963, с. 88.
- Коровина В. М. Изменение эмбриогенеза рыб и амфибий под влиянием некоторых внешних факторов. — В кн.: Проблемы современной эмбриологии, М., изд-во МГУ, 1964, с. 222—227.
- Кузьмин А. Н. Опыт оплодотворения икры сиговых после смерти самок. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 51, с. 60—64.
- Лопашов Г. В. Механизмы развития зачатков глаза в эмбриогенезе позвоночных. М., изд-во АН СССР, 1960, 224 с.
- Лопашов Г. В., Строева О. Г. Развитие глаза в свете экспериментальных исследований. М., изд-во АН СССР, 1960, 206 с.
- Мильман Л. С. Гликолиз в эмбриональном развитии вьюна. — Журн. общ. биол., 1965, т. 26, вып. 2, с. 237—240.
- Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., Иностран. лит-ра, 1963, 426 с.
- Насер Эль-Дин Хасан. Новые материалы по экспериментальной полиэмбрионии у рыб и амфибий. Автореф. канд. дис., Л., ЛГУ, 1979, 22 с.
- Нусенбаум Л. М. Перезревание икры как причина снижения ее рыбоводных качеств. — Тр. Лабор. основ рыбоводства, т. 2, Л., ЛГУ, 1949, с. 201—207.
- Привольнев Т. И. О двух типах дыхания при эмбриональном развитии. — ДАН АН СССР, 1940, т. 26, № 2, с. 194—199.
- Привольнев Т. И., Харченко Л. Н. Стойкость эмбрионов, развивающихся из перезрелой икры рыб. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 1, с. 65—67.
- Пучков Н. В. Физиология рыб. М., Пищепромиздат, 1954, 371 с.
- Рубин Б. А. О приспособительном характере дыхания растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, № 5, с. 61—71.
- Рыжков Л. П. Опыт инкубации икры от мертвой форели. — Изв. АН Армянской ССР, 1958, т. 11, № 10, с. 99—102.
- Саксен Л., Тойвонен С. Первичная эмбриональная индукция. М., Иностран. лит-ра, 1963, 344 с.
- Токин Б. П. Общая эмбриология. М., Высшая школа, 1977, 509 с.
- Трифопова А. Н. К физиологии дифференцировки и роста. Влияние асфиксии на развитие и кариокинетическое деление у эмбрионов рыб. — Журн. Арх. биол. наук, 1935, т. 37, вып. 3, с. 757—783.
- Харченко Л. Н. Влияние перезревания на развитие икры и молоди свирского лосося (*Salmo salar L. morpha relictus Malmgren*). — Учен. зап. Уральского гос. ун-та, Свердловск, 1949, вып. 10, с. 64—96.
- Харченко Л. Н. Влияние степени зрелости икры на эмбриональное развитие уральского рипуса. — Учен. зап. Уральского гос. ун-та, Свердловск, 1957, вып. 15, с. 31—44.
- Чаликов Б. Г. Воспроизводство запасов проходных рыб методом искусственного разведения. — Рыбное хоз-во, 1938, № 8, с. 29—35.
- Черфас Б. И. Рыбоводство в естественных водоемах. М., Пищепромиздат, 1950, 527 с.

- Briggs R. W. The Development of Abnormal Growths in *Rana pipiens* Embryos Following Delayed Fertilization. *Anat. Rec.*, 1941, vol. 81, p. 121—135.
- Caullery M. *Biologie des jumeaux*. Paris, 1945, 168 p.
- Hertwig R. Über den derseitigen Stand des Sexualitätsproblem nebst eigenen Untersuchungen. — *Biol. Zentrale.*, 1912, Bd. 32, S. 122—145.
- Knoch J. Ueber Missbildungen betreffend die Embryonen des Salmonen—und Coregonus—Geschlechts. — *Bull. Societé Imperiale des Naturalistes*, 1873, T. 6, N 1, Moscou, P. 13—228.
- Komai T. Problem of situs inversus viscerum, as studied on single and duplicatio salmon embryos. — *Mem. Coll. Sci, Kyoto mp. Univ.*, ser. B., 1938, vol. 14, p. 155—170.
- Laale H. W. A report on naturally occurring diblastodermic eggs in the zebrafish *Brachydanio rerio* (Hamilton—Buchanan) — *Can. J. Zool.*, vol. 62, 1981, p. 386—390.
- Laale H. W. Polyembryony in teleostean fishes: double monstrosities and triplets. — *J. Fish. Biol.*, 1984, vol. 24, p. 711—719.
- Lynn W. G. Situs inversus viscerum in conjoined triplets of the Brook Trout. — *J. Morph.*, 1946, vol. 84, p. 411—426.
- Mrsic W. Die Spätbefruchtung und deren Einfluss auf Entwicklung und Geschlechtsbildung experimental nachgeprüft an der Regenbogenforelle. — *Arch. f. mikr. Anat.*, 1924, Bd. 98, S. 129—209.
- Pflüger E. Versuche der Befruchtung überreife Eier. — *Arch. Ges. Physiol.*, 1882, Bd. 29, S. 76—77.
- Schmitt F. Ueber die Gastrulation der Doppelbildungen der Forelle, mit besonderer Berücksichtigung der Conrescenztheorie. *Verh. dt. Zool. Ges.*, 1902, Bd. 12, S. 64—84.
- Stockard C. R. Development rate and structural expression: an experimental study of twins, double monsters, and single deformities, and the interaction among embryonic organ during their origin and development. — *Amer. J. Anat.*, 1921, vol. 28, p. 115—277.
- Swarup H. Abnormal development in the temperature treated eggs of *Gasterosteus aculeatus* (L.). — *J. Zool. Soc. India*, 1959, vol. 10, N 2, p. 108—112; vol. 11, N 1, p. 1—10.
- Witschi E. Appearance of accessory organizers in overripe eggs of frogs. — *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1934, vol. 31, p. 419—420.
- Witschi E. Overripeness of the egg as a cause of Twinning and teratogenesis. — *A Review, Cancer Research*, 1952, vol. 12, N 11, p. 763—786.

V. M. Korovina

AFTER-EFFECTS OF EGGS' LONG DELAY IN FEMALE BODY CAVITY ON EMBRIOGENESIS IN TELEOSTS

The fishes eggs that long remain in female body cavity after ovulation endure air hunger. After they are fertilized embryogenesis is abnormal: double embryos appear, fore part of the body is undeveloped, chorda is lacking. When egg cells remain in the female body cavity cytotomy is impeded.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА БЕЛУГИ *HUSO HUSO* (L.) В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Е. С. Беляева

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Развитие пищеварительной системы осетровых недостаточно изучено на тканевом уровне. Среди исследований, посвященных этому вопросу, следует, в первую очередь, отметить монографию Заленского (1880), работы Гербильского (1956, 1957) и его учеников (Краюшкина, 1957; Калояну, 1959; Caloianu-Iordâchel, 1960; Богданова, 1967, 1972а, б); Шмальгаузен (1968); Вернидуб и др. (1971). Основное внимание авторами уделялось формированию пищеварительного тракта в ранний постэмбриональный период, что было связано с решением практических задач осетроводства, а именно разработкой биотехники перевода личинок на активное питание. В меньшей степени в литературе отражено развитие личинок и молоди осетровых после установления экзогенного типа питания. Особый интерес в этот период представляет не изученное ранее развитие пищеварительного тракта белуги *Huso huso* (L.), которая в отличие от других видов осетровых является типичным хищником.

Предметом наших исследований были личинки и молодь белуги в возрасте 11—46 суток, выращенные в прудах на Икрянинском осетровом заводе в дельте р. Волги в мае—июне 1984 г. Фиксации производили через 6—8 дней. Для анатомических исследований объекты фиксировали формалином (10%), для гистологических — жидкостью Буэна. Отпрепарированные пищеварительные тракты заливали в парафин через изобутиловый спирт. Серийные поперечные срезы толщиной 7—10 мкм окрашивали по азановой методике М. Гейденгайна. Всего обработано 6 проб (63 экз.). В настоящей статье приводятся данные, характеризующие состояние пищеварительной системы личинок на стадии перехода к активному питанию и молоди в конце выращивания перед выпуском в реку.

Строение пищеварительного тракта личинок, перешедших на активное питание

К моменту перехода на активное питание личинки белуги достигают длины 21—23 мм. У них уже отчетливо сформированы признаки, позволяющие установить видовую принадлежность (Драгомиров, 1961). Рот крупный, на челюстях видны личиночные зубы. На рис. 1 изображен общий вид пищеварительной системы с брюшной стороны личинки белуги длиной 22 мм. Глотка открывается в пищевод — короткую широкую трубку, сплюснутую в дорзовентральном направлении. При внешнем осмотре пищевод незаметно переходит в мешковидный желудок. Фундальная часть желудка значительно расширена, в ее полости сохраняется желток в виде желточных зерен. В месте перехода пилорической ветви желудка в среднюю кишку имеется слабо выраженная перетяжка, образованная пилорическим сфинктером. Средняя кишка, дифференцированная на передний отдел (промежуточную кишку, по Шмальгаузен, 1963) и спиральную кишку, на этой стадии короткая, изгиб петли ее переднего отдела едва намечен. Узкий и длинный зачаток пилорических при-

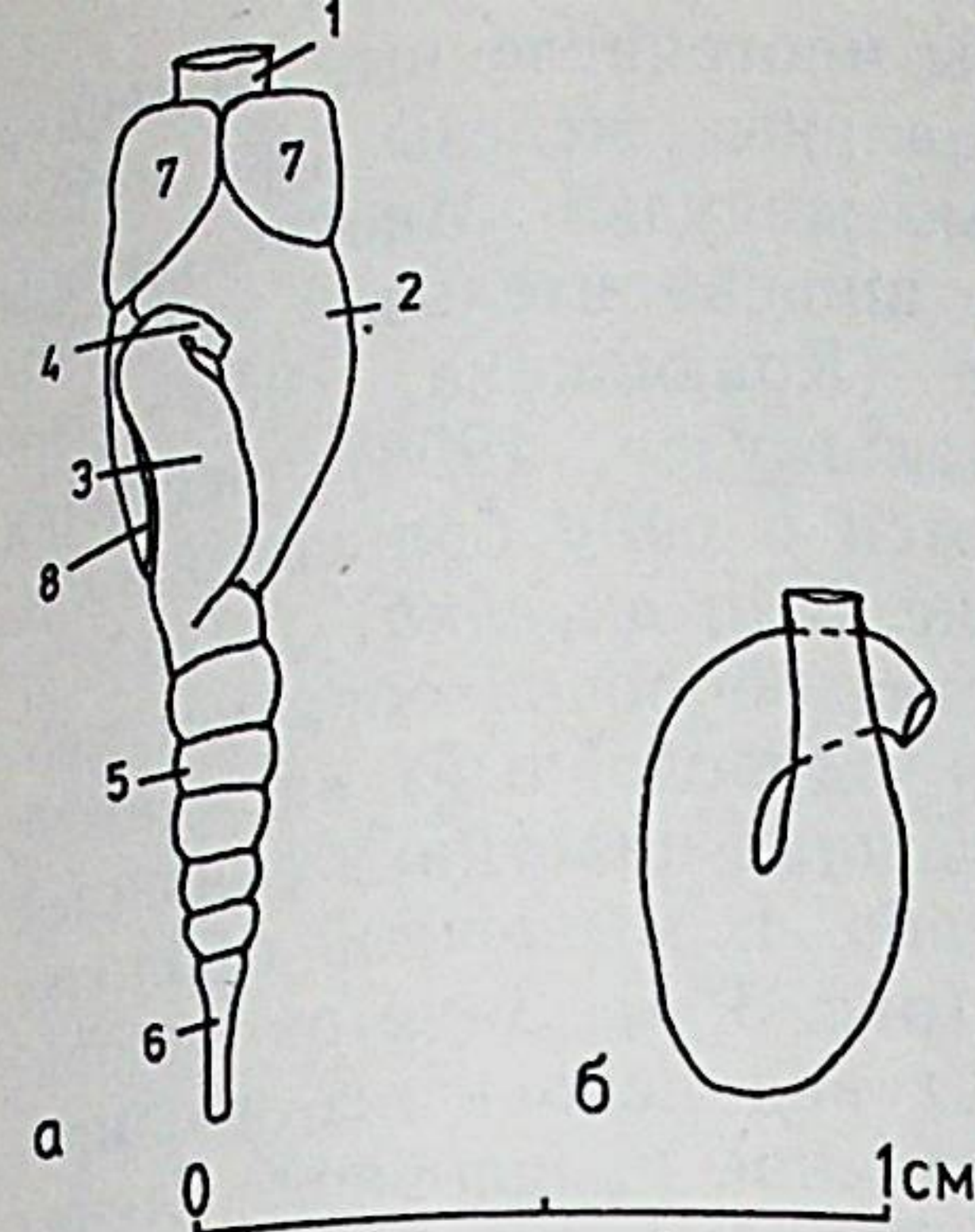


Рис. 1. Пищеварительная система личинки белуги при переходе на активное питание. Длина тела 22 мм. а — вид с вентральной стороны; б — пищевод и желудок: 1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — передний отдел средней кишки, 4 — пилорические придатки, 5 — спиральная кишка, 6 — задняя кишка, 7 — печень, 8 — поджелудочная железа.

датков открывается в кишечник в области пилорического клапана. Относительная длина этой структуры, измеренная к длине переднего отдела средней кишки, варьирует у разных видов осетровых: 20,8% у осетра, 20,6% у севрюги (Вернидуб и др., 1971); 27,3% у белуги (наши данные, таблица). В толщине спиральной кишки на просвет видны 5—6 витков спирального клапана (см. рис. 1). Общая длина пищеварительного тракта от начала пищевода до анального отверстия достигает в среднем 65% длины тела.

Характерной особенностью гистологической структуры пищевода на ранних стадиях развития осетровых является наличие ресничного многорядного эпителия (Гербильский, 1956; Калояну, 1959; Шмальгаузен, 1968). Эпителий содержит большое количество слизевых клеток и окружен рыхлой стромой соединительной ткани (рис. 2, вклейка). Мышечная оболочка еще не развита. Вероятно, при отсутствии мышечного слоя в переднем участке пищеварительного тракта продвижению пищи способствуют реснички эпителия.

В слизистой оболочке формирующейся кардиальной ветви желудка хорошо выражены карманообразные выросты; слой соединительной ткани более мощный, чем в пищеводе; в нем много кровеносных сосудов, клеточных элементов; наблюдаются единичные зачатки желез. В целом по строению стенки этот участок более схож с пищеводом, чем с фундальным и пилорическим отделами желудка. У личинок осетра и севрюги на стадии перехода к активному питанию Вернидуб (1971) не выделяет кардиальный отдел. В стенке фундального и пилорического отделов

Изменение относительной длины отделов пищеварительного тракта белуги, %*

Отделы пищеварительного тракта	Личинки при переходе на активное питание	Молодь в конце выращивания
Пищевод	49.4	8.3
Желудок		40.8
Средняя кишка:		29.1
передний отдел	18.7	18.4
спиральная кишка	24.2	3.4
задняя кишка	7.7	35.2
Капсула пилорических придатков **	27.3	

* Длина отделов пищеварительного тракта выражена в процентах к его общей длине.

** Длина капсулы пилорических придатков измерена в процентах к длине переднего отдела средней кишки.

эпителиальный слой сильно ослизнен, железы многочисленны, мышечная оболочка хорошо развита (рис. 3, а). Фундальные железы уже имеют полость, сообщающуюся каналом с полостью желудка. Многие авторы отмечают как типичную черту строения пищеварительной системы осетровых ресничный эпителий в желудке (Краюшкина, 1955; Гербильский, 1956, 1957; Калояну, 1959; Шмальгаузен, 1968), реснички которого не всегда отчетливо просматриваются в силу большого количества слизи в пристеночной области (см. рис. 3, а; *вклейка*).

В переднем отделе средней кишки слизистая оболочка образует продольные складки. Эпителий средней кишки однослойный, каемчатый, бокаловидные клетки немногочисленны. Собственная пластинка слизистой оболочки и мышечная оболочка развиты слабо. В мышечной оболочке виден только кольцевой слой гладких мышц (рис. 3, б). Зачаток пилорических придатков на поперечном срезе имеет вид небольших изолированных камер с общей тонкой соединительнотканой прослойкой. Стенка спиральной кишки богата кровеносными сосудами. В эпителиальном слое встречаются лимфоциты, его апикальная часть сильно ослизнена (рис. 4, *вклейка*). В клетках эпителия среднего отдела кишечника осетровых на этой стадии развития много жировых включений. Это выявлено применением специальных гистохимических методик (Шмальгаузен, 1968; Вернидуб и др., 1971). При фиксации жидкостью Буэна и последующей проводке через спирты жир вымывается, и на препаратах остаются округлые пустоты, благодаря чему эпителий местами приобретает ажурное строение (см. рис. 3, б; 4).

В задней кишке слизистая оболочка образует 6—8 продольных складок (рис. 5, *вклейка*). Эпителий однослойный, мерцательный. Слизевые клетки встречаются редко. Мышечная оболочка, в отличие от спиральной кишки, хорошо развита и достигает почти 50 % толщины кишечной стенки. В ней хорошо заметны продольно ориентированные гладкие мышцы. Можно предположить, что такое строение стенки задней кишки является адаптивным приспособлением для выталкивания пигментной пробки. В практике осетроводства выброс меланиновой пробки из анального отверстия — один из важнейших морфологических критериев, указывающих на готовность личинок к приёму внешней пищи. Все же в строении пищеварительного тракта личинок белуги при переходе на активное питание наблюдается ряд особенностей, свидетельствующих о его «незрелости»: мерцательный эпителий в пищеводе и задней кишке, отсутствие мышечной оболочки пищевода, слабое развитие кардиального отдела желудка, преобладание эпителиальной ткани в составе кишечной стенки при слабом развитии соединительнотканого и мышечного слоев.

Строение пищеварительного тракта молоди белуги в конце прудового выращивания

Для характеристики взяты мальки, имеющие длину тела 123—160 мм. У молоди развиты жучки бокового и брюшного рядов, костные шипики на поверхности головы и тела, лучи в плавниках. Усики уплощенные. Нижняя губа прервана. Завершается резорбция челюстных зубов.

Внешний вид пищеварительного тракта изображен на рис. 6 (*вклейка*). Относительная длина его увеличилась по сравнению с рассмотренным выше состоянием и достигает в среднем 73 %. Изменилась относительная длина его отделов (см. табл.). Так, значительно увеличились относительные размеры переднего отдела средней кишки и капсулы пилорических придатков, а относительная длина спиральной и задней кишки соответственно уменьшилась.

Рельеф слизистой оболочки пищевода представлен узкими и тонкими продольными складками. При переходе пищевода в кардиальный отдел желудка пищеварительный канал делает небольшой изгиб. Впадение

канала плавательного пузыря у осетровых не может служить анатомическим показателем начала кардиального отдела желудка (Норкин, 1895). Он находится на границе, отделяющей $1/4$ — $1/3$ часть кардиальной ветви (см. рис. 6, б). Складки слизистой оболочки желудка широкие, высокие. Однако, если желудок заполнен пищей, то стенки его растягиваются, и визуально при вскрытии складки почти не видны. Наиболее четко они проявляются только в области, непосредственно прилегающей к пилорическому клапану.

Пилорический клапан свободно входит в полость средней кишки. Передний отдел средней кишки образует петлеобразный изгиб, краниальная ветвь которого (19,9 % длины пищеварительного тракта) примерно в 2 раза длиннее каудальной (9,2 %). Тяжи поджелудочной железы идут параллельно ходу средней кишки. Число пилорических придатков увеличилось, дольчатость капсулы заметна только с вентральной стороны органа. Число витков в спиральном клапане не изменилось (5—6). Витки клапана имеют форму конусов, спиральная пластинка широкая, так что клапан занимает большую часть полости кишки. Кровеносный сосуд, лежащий в основании клапана, повторяет витки спирали.

Значительно изменилась у молоди гистологическая структура пищеварительного тракта. В пищеводе эпителий дефинитивного типа — многослойный (Жолдасова, 1970б; Джумалиев, 1981), в нем часто встречаются вкусовые луковицы (рис. 7, *вклейка*). Участки соединительной ткани, прилегающие к эпителиальному слою, уплотнены, по направлению к периферии соединительнотканый слой сильно разрыхлен. В мышечной оболочке кольцевой слой поперечнополосатых мышц сменяется тонким слоем гладких мышечных волокон (рис. 8, *вклейка*).

Эпителий желудка однослойный призматический (рис. 9, *вклейка*). Судить о наличии ресничек трудно, так как у всех исследованных нами особей желудка были наполнены пищей. При этом складки слизистой оболочки растянуты, поверхность их покрыта слизью. Железы трубчатые, короткие, очень многочисленны. Слой соединительной ткани неширокий, довольно плотный, что, видимо, также связано с растяжением стенок при заполнении желудка пищей. Мышечная оболочка представлена кольцевым слоем гладких мышц (рис. 10, *вклейка*). Серозная оболочка тонкая. Различий в строении нисходящей и большей части восходящей ветвей желудка не обнаружено, лишь перед пилорическим клапаном толщина стенки едва заметно увеличивается за счет утолщения мышечной оболочки; при этом постепенно исчезают железы. Кроме того, в эпителиальном слое этого участка и в пилорическом клапане четко заметно отсутствие ресничек.

В капсуле пилорических придатков образовалась общая полость, проток которой открывается в среднюю кишку в области пилорического клапана. Эпителий средней кишки, включая спиральную и пилорические придатки, однослойный призматический каемчатый, с обилием бокаловидных клеток (рис. 11, *вклейка*). Реснички на верхушках складок кишечника, отмечаемые некоторыми авторами (Шмальгаузен, 1968; Жолдасова, 1970а; Вернидуб и др., 1971), представляют, на наш взгляд, видоизмененную щеточную каемку (рис. 12, *вклейка*).

Полость спиральной кишки отделена от переднего отдела кишечника клапаном. Спиральная кишка переходит в заднюю нерезко. В эпителиальном слое возрастает количество бокаловидных клеток (рис. 13, *вклейка*). Апикальные концы клеток эпителия задней кишки несут реснички. Мощность мышечного слоя увеличивается. Если в спиральной кишке он составляет около 55 % толщины кишечной стенки, измеренной у основания складок, то в задней кишке ее толщина достигает 80 %. При этом 15 % мышечной оболочки приходится на продольный слой гладких мышц.

К моменту окончания прудового выращивания у молоди белуги, достигающей размеров 120—160 мм, в достаточной степени дифференцированы все отделы пищеварительной системы. Это обеспечивает адаптацию молоди при выпуске ее в естественные водоемы (река—море). К числу наиболее характерных особенностей белуги в этот период относятся значительное увеличение всасывающей поверхности слизистой оболочки всех отделов средней кишки. По сравнению с другими видами каспийских осетровых (осетр, севрюга — по Вернидуб и др., 1971), у белуги на соответствующих стадиях развития относительные размеры капсулы пилорических придатков заметно больше, чем у севрюги и меньше, чем у осетра. Таким образом, установленные Белогуровым (1939) межвидовые особенности пищеварительного тракта взрослых осетровых хорошо выражены уже у молоди. Для решения вопроса о становлении дефинитивного типа строения органов пищеварительной системы необходимо провести исследования на более крупной молоди и половозрелых особях с применением анатомо-гистологических и гистохимических методик.

ЛИТЕРАТУРА

- Белогуров А. К вопросу о различии пищеварительного тракта у осетровых рыб в связи с питанием. — ДАН СССР, 1939, т. 22, № 1, с. 53—56.
- Богданова Л. С. Сравнительная характеристика процесса перехода на активное питание у личинок разных видов и экологических форм осетра. — Тр. ЦНИОРХ, 1967, т. 1, с. 196—201.
- Богданова Л. С. Сравнение перехода на активное питание личинок русского и сибирского осетров при разной температуре. — Тр. ЦНИОРХ, 1972а, т. 4, с. 217—223.
- Богданова Л. С. Экологическая пластичность личинок и молоди осетровых. — В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М., Пищпром., 1972б, с. 244—250.
- Вернидуб М. Ф., Кудряшова Е. Н., Ницаева Г. И., Ратникова Г. И. Возрастные изменения строения и функции пищеварительной системы осетра (*Acipenser güldenstädti Brandt*) и севрюги (*Acipenser stellatus Pall*) в ранний период онтогенеза. — Тр. ЦНИОРХ, 1971, т. 3, с. 77—113.
- Гербицкий Н. Л. Гистологический анализ переходов между ранними этапами онтогенеза у рыб. — В кн.: Проблемы современной эмбриологии. Л., изд. ЛГУ, 1956, с. 122—129.
- Гербицкий Н. Л. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве. — Тр. совещ. по рыбоводству, 1957, вып. 7, с. 89—94.
- Джумалиев М. К. Строение эпителия пищевода у рыб различных таксономических групп. — Вопр. ихтиологии, 1981, т. 21, вып. 1, с. 73—83.
- Драгомиров Н. И. Эколого-морфологические особенности личиночного развития белуги *Huso huso* (L.). — Тр. Ин-та морфол. животн., 1961, вып. 33, с. 72—93.
- Жолдасова И. М. Гистологическое строение пищеварительного тракта двух видов осетровых бассейна Аральского моря. — Узб. биол. журн., 1970а, № 1, с. 40—45.
- Жолдасова И. М. Гистологическое строение пищеварительной трубки некоторых костистых и осетровых рыб. Автореф. канд. дис., Л., 1970б, с. 1—20.
- Заленский В. История развития стерляди (*Acipenser ruthenus*). Ч. 2. Постэмбриональное развитие и развитие органов. — Тр. О-ва естествоисп. Казанск. ун-та, 1880, т. 10, вып. 2, 545 с.
- Краюшкина Л. С. Гистофизиологическая характеристика органов пищеварительной системы личинок севрюги (*Acipenser stellatus Pallas*) на различных этапах развития. — ДАН СССР, 1957, т. 117, № 3, с. 542—544.
- Шмальгаузен О. Н. Развитие пищеварительной системы осетровых. — В кн.: Морфо-экологические исследования развития рыб. М., Наука, 1968, с. 40—70.
- Caloianu-Iordâchel M. Contribution to the histophysiological study of the digestive apparatus in the Black Sea Sturgeon, Star Sturgeon, Great Sturgeon, and in *Acipenser nudi-ventris* Lov. during the first stages of post-embryogenesis. — Rev. Biol. (Acad) RPR), 1960, t. V, N 4, p. 319—335.
- Hopkins G. S. On the enteron of American Ganoids. — J. Morphol., 1895, vol. XI, N 2, p. 441—442.

PECULIARITIES OF THE DIGESTIVE TRACT STRUCTURE IN THE GREAT STURGEON *HUSO HUSO* (L.) DURING THE EARLY STAGES OF ONTOGENESIS

Digestive tracts (DT) of the Great Sturgeon larvae and fry aged 11—46 days were studied. DT of the larvae during the period of transition to active nutrition has the following features characterising its «immaturity». These are: ciliated epithelium in the oesophagus and rectum; lack of muscle layer in the oesophagus; insufficient development of the cardiac portion of the stomach; predominance of the epithelial tissue in the intestine wall composition. At the end of the rearing period differentiation rate of the DT portions in the fry provides its adaptation when released to the natural habitat (river—sea).

РЕФЕРАТЫ

УДК 574 : 597.08.551.7

Влияние изменений уровня океана на развитие крупных озер. Линдберг Г. У. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 5—8 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

На основании ретроспективного анализа истории морских и пресноводных акваторий предложена рабочая гипотеза о механизме влияния крупных колебаний уровня океана на формирование и развитие крупных озер. Основное внимание уделено 180 м трансгрессии, имевшей место в плиоцене. *Библ. 14 назв.*

УДК 012.574.9.597.5.591.9(26)

Хронологический указатель печатных работ Г. У. Линдберга. Красюкова З. В., Козак Э. А. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 9—18 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Снясок печатных работ Г. У. Линдберга — зоогеографа и ихтиолога, ученого с мировым именем, содержит более 250 наименований. Эти работы посвящены систематике рыб, зоогеографии, истории фаун рыб и населяемых ими водоемов, общим вопросам зоологии, рыбохозяйственной тематике, морским и пресноводным рыбам Дальнего Востока, редким знатоком которых был Г. У. Линдберг. Его печатное научное наследие полезно специалистам-ихтиологам, зоогеографам и может быть использовано в специальных курсах средних и высших учебных заведений.

Кроме списка печатных работ, в статье приведены издания, отредактированные Г. У. Линдбергом, литература о нем и его научном наследии, список родов, видов и подвидов рыб, описанных Линдбергом и список видов животных, названных в его честь.

УДК 591.55.592.597.5

Условия обитания морских лисичек (Agonidae) по материалам Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН—ТИНРО 1947—1949 гг. Красюкова З. В., Кобякова З. И. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 19—30 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

В статье приведены достаточно подробные сведения об условиях обитания 15 видов морских лисичек и их связи с донными группировками растений и животных. Дана характеристика 21 донной группировки, выявленных в районе работы Курило-Сахалинской экспедиции в летне-осенние сезоны 1947—1949 гг. *Табл. 1, библ. 7 назв.*

УДК 597.585.2 : 592/599

Морфологические признаки *Sebastes vexillaris* и *S. caurinus* (Scorpaenidae). Барсуков В. В. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 31—48 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Подробно исследованы морфологические признаки у 19 экз. *S. vexillaris* (SL от 3 до 33 см) и 26 экз. *S. caurinus* (5—30 см), с учетом размерно-возрастной изменчивости. Ни в одном из признаков хиатуса не обнаружено. Тем не менее по средним величинам признаков обе формы отличаются друг от друга сходно с тем, что было ранее отмечено Филиппсом (1967). Для надлежащего выяснения статуса *S. vexillaris* и *S. caurinus* (видовой, подвидовой и т. д.) необходимо комплексное изучение этих форм. Дана определительная таблица видов ветви SSS подрода *Sebastes* рода *Sebastes*. *Ил. 9, табл. 6, библ. 14 назв.*

УДК 597.1/5 : 597.554.3

К вопросу о положении линия *Tinca tinca* (L.) в системе карповых рыб (Cyprinidae). Богущкая Н. Г. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 49—65 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Изучена морфология (каналы сейсмодендральной системы, череп, Веберов аппарат) линия *Tinca tinca* (L.) и проведено сравнение с представителями подсемейства Leuciscinae, Cyprininae и др. Проанализированы также данные, имеющиеся в литературе, по кариологии, скрещиванию и паразитофауне линия. Делается вывод об обособленности линия от изученных групп родов карповых рыб. Выяснение филогенетических отношений и таксономического ранга монотипической группы, включающей род *Tinca*, требует дальнейшего изучения. *Ил. 10, библ. 44 назв.*

УДК 597.553.2 : 592/599 : 001,4

Морфологические особенности средиземноморских форелей и их положение в системе полиморфного вида *Salmo trutta* L. (Salmonidae). Дорофеева Е. А., Вукович Т., Косорич Д. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 66—74 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Сравнительными исследованиями морфологических признаков речных и озерных форм средиземноморских форелей установлены их отличия от типичного и черноморского подвидов. На этом основании обсуждается таксономический статус форелей из бассейна Средиземного моря. *Табл. 5, библ. 19 назв.*

УДК 597.553.2 : 592/599

Морфологическая характеристика заводской и природной молоди семги *Salmo salar* L. Казаков Р. В., Семенова О. В. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 75—86 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Приведены результаты сравнительного изучения особенностей морфологии заводской и природной молоди семги. Показано, что по подавляющему большинству исследованных признаков заводская молодежь уступает одновозрастной молодежи, выросшей в природных условиях. Достоверные различия обнаружены в пропорциях тела, размерах плавников, их относительном расположении, индексах внутренних органов, коэффициенте упитанности. Основные причины отличия фенотипа заводской молоди от природной — несоответствующий потребностям рыб гидрологический режим в выростных сооружениях и обильное кормление недостаточно полноценными кормами. *Ил. 1, табл. 4, библ. 78 назв.*

УДК 597.553.2 : 592/599

Остеологические особенности заводской и природной молоди семги (*Salmo salar* L.) из реки Лувеньга. Салманов А. В. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 87—98 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Изучены остеологические особенности молоди семги (2+), выращенной на Канда-лакшском рыбозаводе, и проведено сравнение по некоторым остеологическим признакам с молодежью (2+, 3+, 4+) из естественных условий (р. Лувеньга). Установлено, что наибольшие различия заводской молоди от природной выражены в форме костей челюстного аппарата. Прослежены изменения формы черепа и отдельных костей, имеющих важное таксономическое значение, в процессе роста рыб. Показано, что заводская молодежь сходна по форме черепа и большинства костей с тугорослой молодежью из естественных условий. Результаты анализа изменчивости некоторых пластических и остеологических признаков свидетельствуют о ее более высоком уровне у заводской молоди семги по сравнению с природной. *Ил. 8, табл. 6, библ. 30 назв.*

УДК 597.553.2 : 597—146.31

Состояние гонад в осенний период у кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) — объекта заводского воспроизводства в бассейне реки Тымь (Северный Сахалин). Христофоров О. Л. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 99—107 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Впервые с применением гистологического метода исследовано состояние гонад у молоди (0+, 1+), карликовых самцов (1+) и возвращающихся на нерест проходных самцов (2+0+, 1+1+, 2+1+) и самок (1+1+, 2+1+) из наиболее многочисленной на Сахалине популяции кижуча р. Тымь. *Ил. 8, табл. 1, библ. 29 назв.*

УДК 597.553.2 : 597.1/5

Особенности строения пищеварительного тракта корюшковых (Osmeridae). Корovina В. М. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 108—114 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Изучали анатомию пищеварительного тракта европейской корюшки *Osmerus eperlanus eperlanus* (Linnaeus), ее карликовой формы — снетка *O. e. e. morpha spirinchus* Pallas и мойвы *Mallotus villosus* (Müller). На тканевом уровне исследовали кишечник этих рыб. Выявлены существенные различия в строении переднего отдела их пищеварительного тракта. Микроскопическое строение их кишечника очень сходно, несмотря на различия в питании. Строение кишечника корюшковых относительно примитивное и сильно отличается от кишечника лососевых, у которых стенка средней кишки сложна дифференцирована. Кроме того, у корюшковых нет спирального клапана. У всех лососевых он развит. У корюшковых перемещение в кишечнике химуса регулируется предректальными (osteologическими, praerectalis). Полученные данные, в комплексе с другими материалами — остеологическими, эмбриологическими и др. — веские аргументы в пользу выделения корюшковых в самостоятельный подотряд Osmeroidei. *Ил. 13, библ. 40 назв.*

Последствие «перезревания» икры в эмбриогенезе костистых рыб. Коровина В. М. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 115—123 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Яйцеклетки рыб, задержавшиеся после овуляции в материнском организме, испытывают кислородное голодание, последствием которого является ряд отклонений эмбриогенеза от нормы. Патологии, возникающие при «перезревании» икры, сходны с теми, которые образуются при действии удушья и холода на ранние стадии развития зиготы рыб. При непродолжительном «перезревании» типично появление двойниковых уродств, при более продолжительном — недоразвитие переднего отдела тела, при длительном — торможение цитокинеза, в результате — симпластическое строение зародыша и его быстро наступающая гибель. Ил. 8, библ. 51 назв.

УДК 597.442 : 611.3 + 591.3

Особенности строения пищеварительного тракта белуги *Huso huso* (L.) в раннем онтогенезе. Беляева Е. С. — В кн.: Морфология и экология рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 124—129 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 154).

Изучали строение пищеварительного тракта (ПТ) у личинок и молоди белуги в возрасте 11—46 суток, выращенных в прудах рыбоводного завода. В строении ПТ личинок при переходе на активное питание отмечен ряд особенностей, свидетельствующих о его «незрелости»: мерцательный эпителий в пищеводе и задней кишке, отсутствие мышечной оболочки пищевода, слабое развитие кардиального отдела желудка, преобладание эпителиальной ткани в составе кишечной стенки при слабом развитии соединительнотканого и мышечного слоев. Степень дифференцировки отделов ПТ у молоди белуги в конце прудового выращивания обеспечивает ее адаптацию при выпуске в естественные водоемы (река—море). К этому времени у мальков уже хорошо выражены видовые особенности ПТ, установленные Белогуровым (1939) для взрослых осетровых. Ил. 13, табл. 1, библ. 16 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Линдберг Г. У. Влияние изменений уровня океана на развитие крупных озер	3
Красюкова З. В., Козак Э. А. Хронологический указатель печатных работ Г. У. Линдберга	5
Красюкова З. В., Кобякова З. И. Условия обитания морских лисичек (Agonidae) по материалам Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН—ТИНРО 1947—1949 гг.	9
Барсуков В. В. Морфологические признаки <i>Sebastes vexillaris</i> и <i>S. caurinus</i> (Scorpaenidae)	19
Богущая Н. Г. К вопросу о положении линя <i>Tinca tinca</i> (L.) в системе карповых рыб (Cyprinidae)	31
Дорофеева Е. А., Вукович Т., Косорич Д. Морфологические особенности средиземноморских форелей и их положение в системе полиморфного вида <i>Salmo trutta</i> L. (Salmonidae)	49
Казаков Р. В., Семенова О. В. Морфологическая характеристика заводской и природной молоди семги <i>Salmo salar</i> L.	66
Салманов А. В. Остеологические особенности заводской и природной молоди семги <i>Salmo salar</i> L. из реки Лувеньга	75
Христофоров О. Л. Состояние гонад в осенний период у кижуча <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum) реки Тымь (Северный Сахалин)	87
Коровина В. М. Особенности строения пищеварительного тракта корюшковых (Osmeridae)	99
Коровина В. М. Последствие «перезревания» икры в эмбриогенезе костистых рыб	108
Беляева Е. С. Особенности строения пищеварительного тракта белуги <i>Huso huso</i> (L.) в раннем онтогенезе	115
Рефераты	124
	130

CONTENTS

Preface	3
Lindberg G. U. Effect of the changing ocean level on the development of large lakes	5
Krasyukova Z. V., Kozak E. A. A chronological index of published works by G. U. Lindberg	9
Krasyukova Z. V., Kobyakova Z. I. Habitats of Scorpaeniformes fam. Agonidae from the materials of the Kuriolo-Sakhalin Marine Complex Expedition ZIN—TINRO 1947—1949.	19
Barsukov V. V. Morphological features of <i>Sebastes vexillaris</i> and <i>S. caurinus</i> (Scorpaenidae)	31
Bogutskaja N. G. To the position of the tench <i>Tinca tinca</i> (L.) in the system of cyprinid fishes (Cyprinidae)	49
Dorofeyeva E. A., Vukovich T., Kosorich D. Morphological features of the Mediterranean trouts and their position in the system of the polymorphic species <i>Salmo trutta</i>	66
Kazakov R. V., Semyonova O. V. Morphological features of the cultured and wild <i>Salmo salar</i> L. younglings	75
Salmanov A. V. Osteological features of cultured and wild <i>Salmo salar</i> L. young from the Luvenga River	87
Khristoforov O. L. The state of gonads in the coho salmon <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum) of the Tym River (Northern Sakhalin) in the autumn season	99
Korovina V. M. Peculiarities of structure of the digestive tract of Osmeridae	108
Korovina V. M. After-effects of eggs' long delay in female body cavity on embryogenesis in teleosts	115
Belyaeva E. S. Peculiarities of the digestive tract structure in the Great sturgeon <i>Huso huso</i> (L.) during the early stages of ontogenesis	124
Abstracts	130

МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ РЫБ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 154

Утверждено к печати

редакционно-издательским советом

Зоологического института АН СССР

План 1986 г.

Редактор Т. А. Асанович

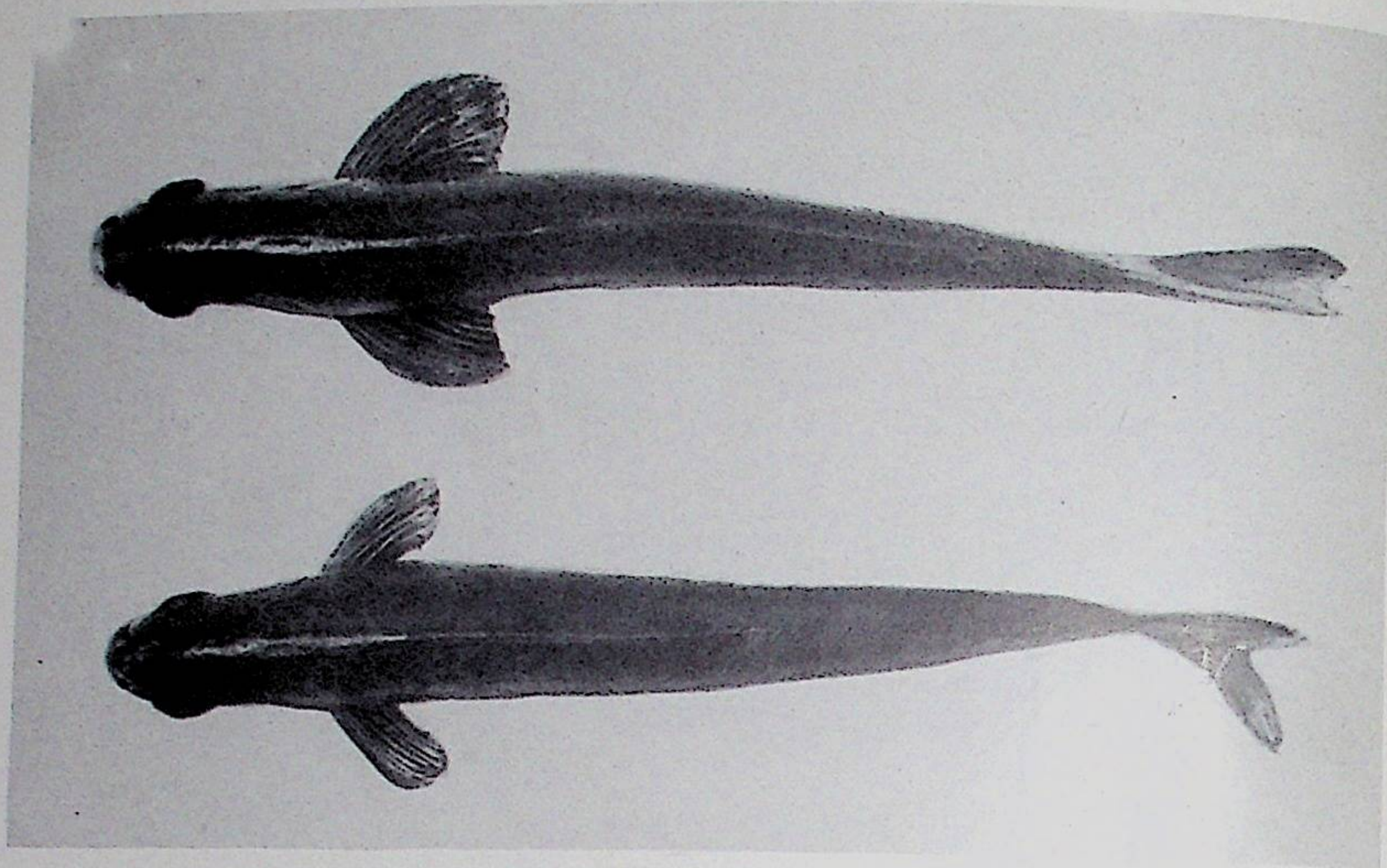
Художник С. Е. Станкевич

Подписано к печати 31.10.86. М-18929. Формат 70×108¹/₁₆. Гарнитура литер. Фотонабор. Печать офсетная. Бумага тип. Объем 8,90 усл.-печ. л., 8,5 п. л. + 0,75 вкл., 9 уч.-изд. л. Тираж 600 экз. Заказ № 1001. Цена 2 р.

Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 199034, Университетская наб., 1.
Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

ПРИЛОЖЕНИЕ





Различия в размерах грудных плавников молоди семги одного возраста, выросшей в природных условиях (вверху) и на рыбноводном заводе (внизу).

К статье О. Л. Христофорова, стр. 100—108

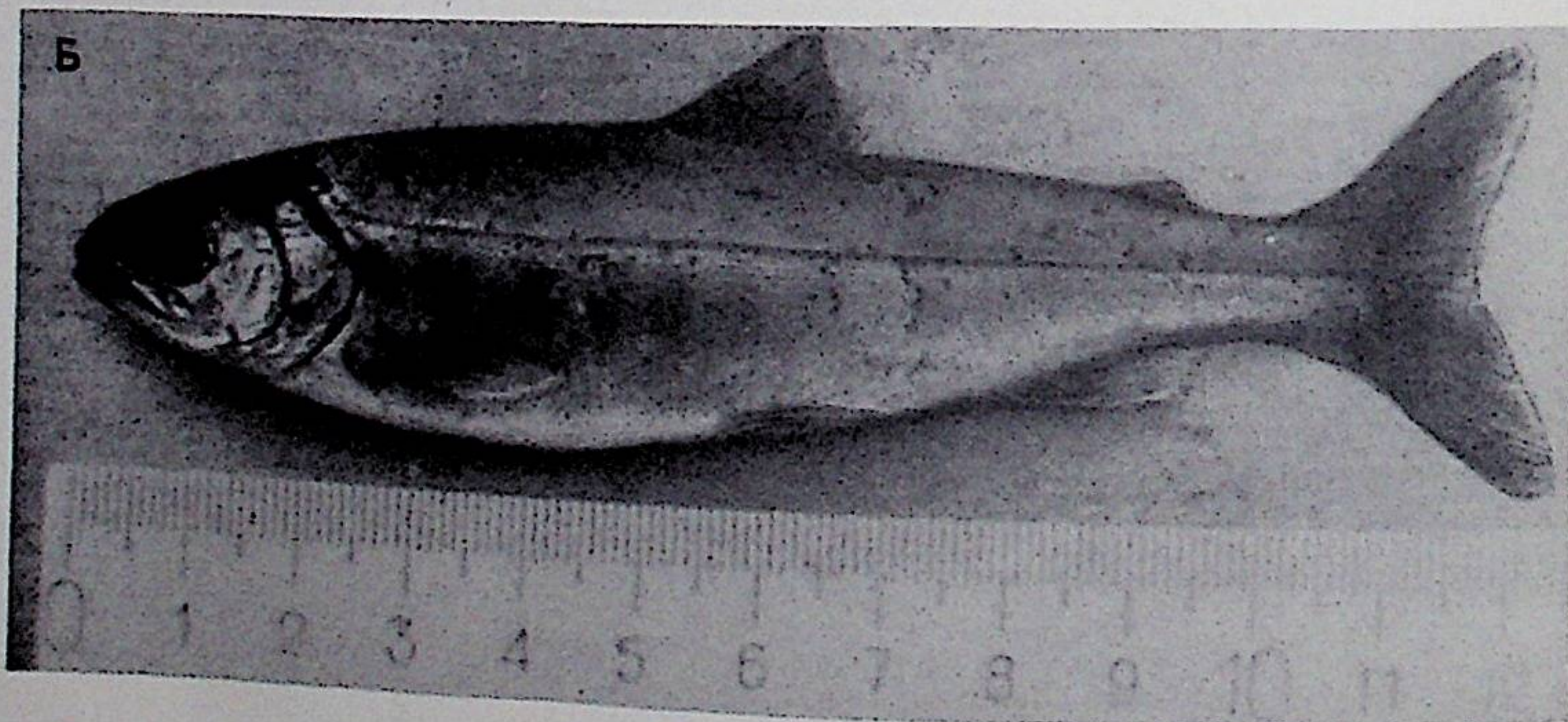
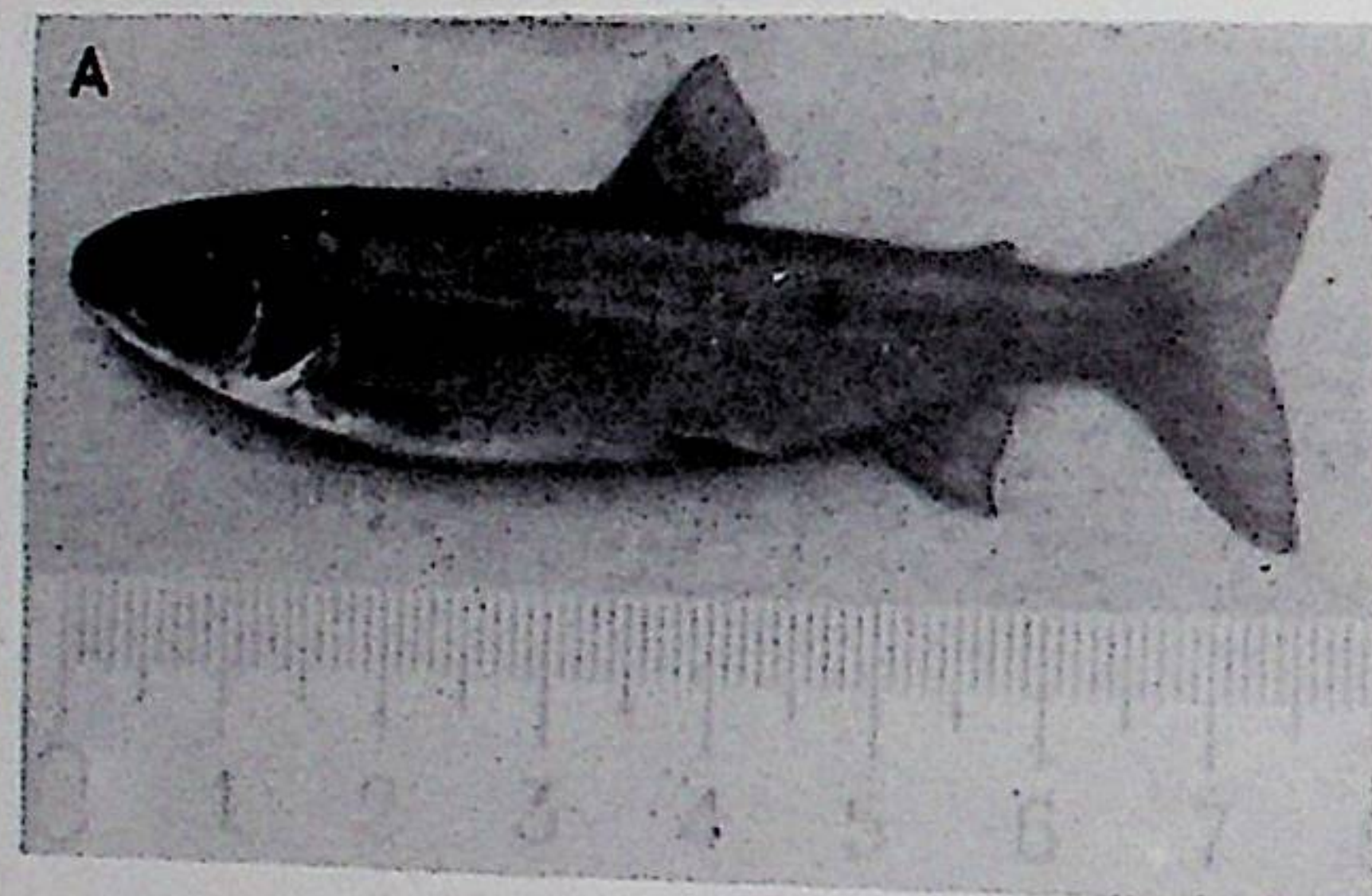


Рис. 3. Внешний вид молоди кижуча. А — сеголеток, типичная окраска пестрятки; Б — двухлеток, серебристая окраска тела (р. Пиленга, сентябрь).

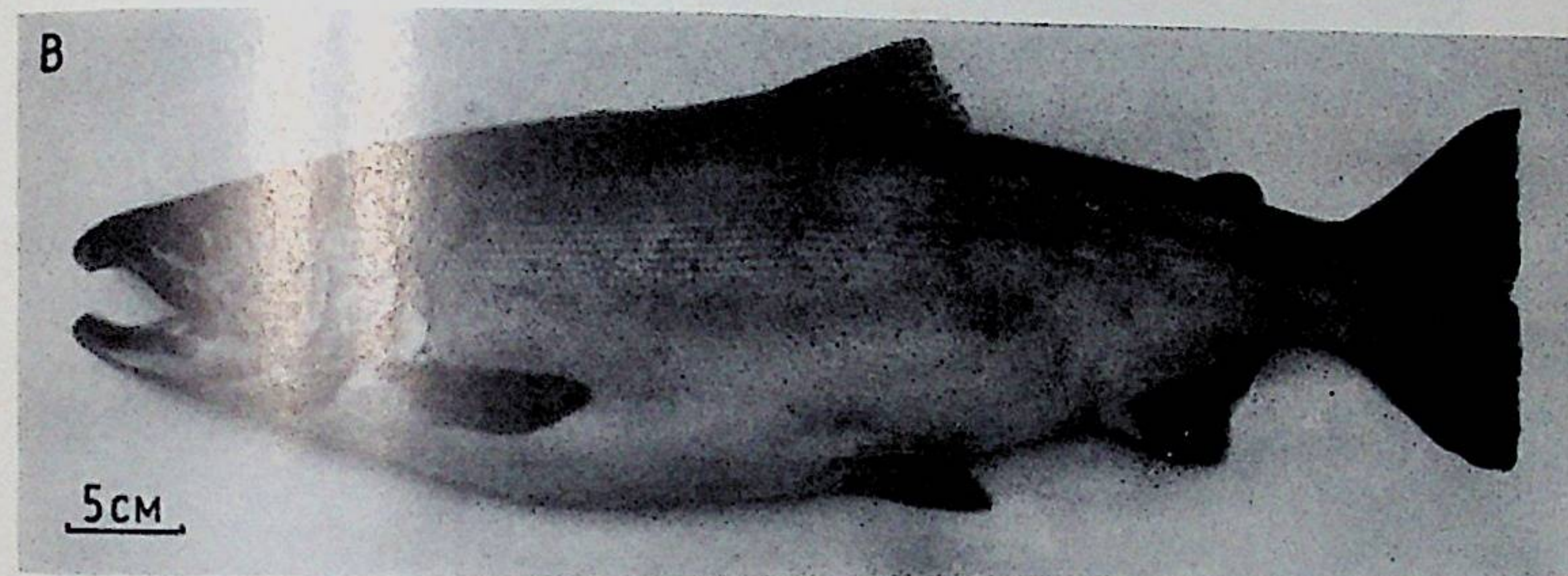
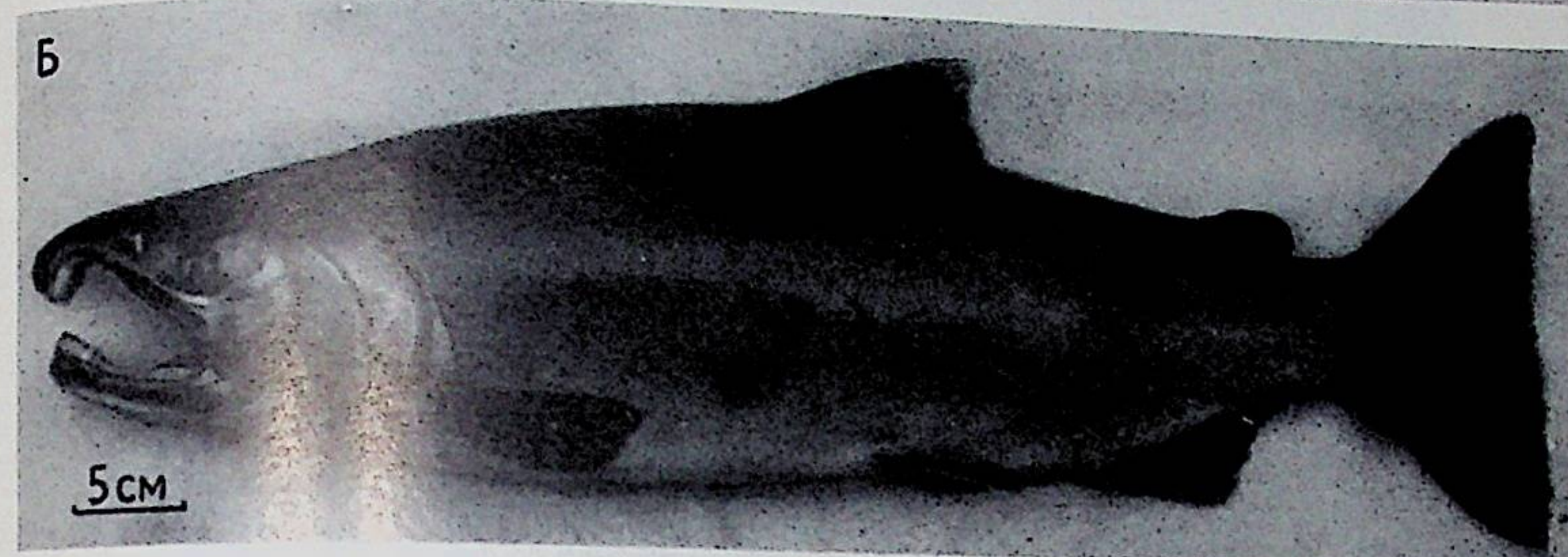
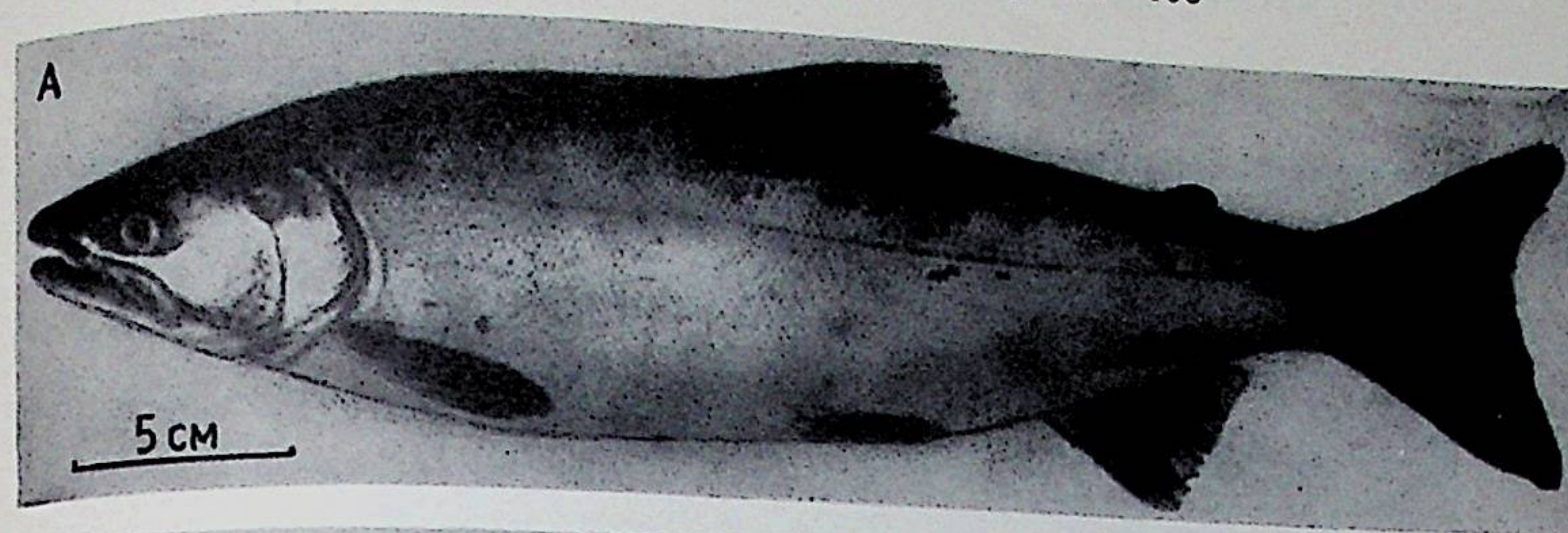


Рис. 4. Внешний вид мигрирующих к нерестилищам производителей кижуча. А — мелкий самец «каюрка», возраст 2+0+, брачный наряд отсутствует; Б — крупный самец, возраст 2+1+, брачный наряд хорошо выражен; В — самка, возраст 2+1+ (р. Тьма, сентябрь).

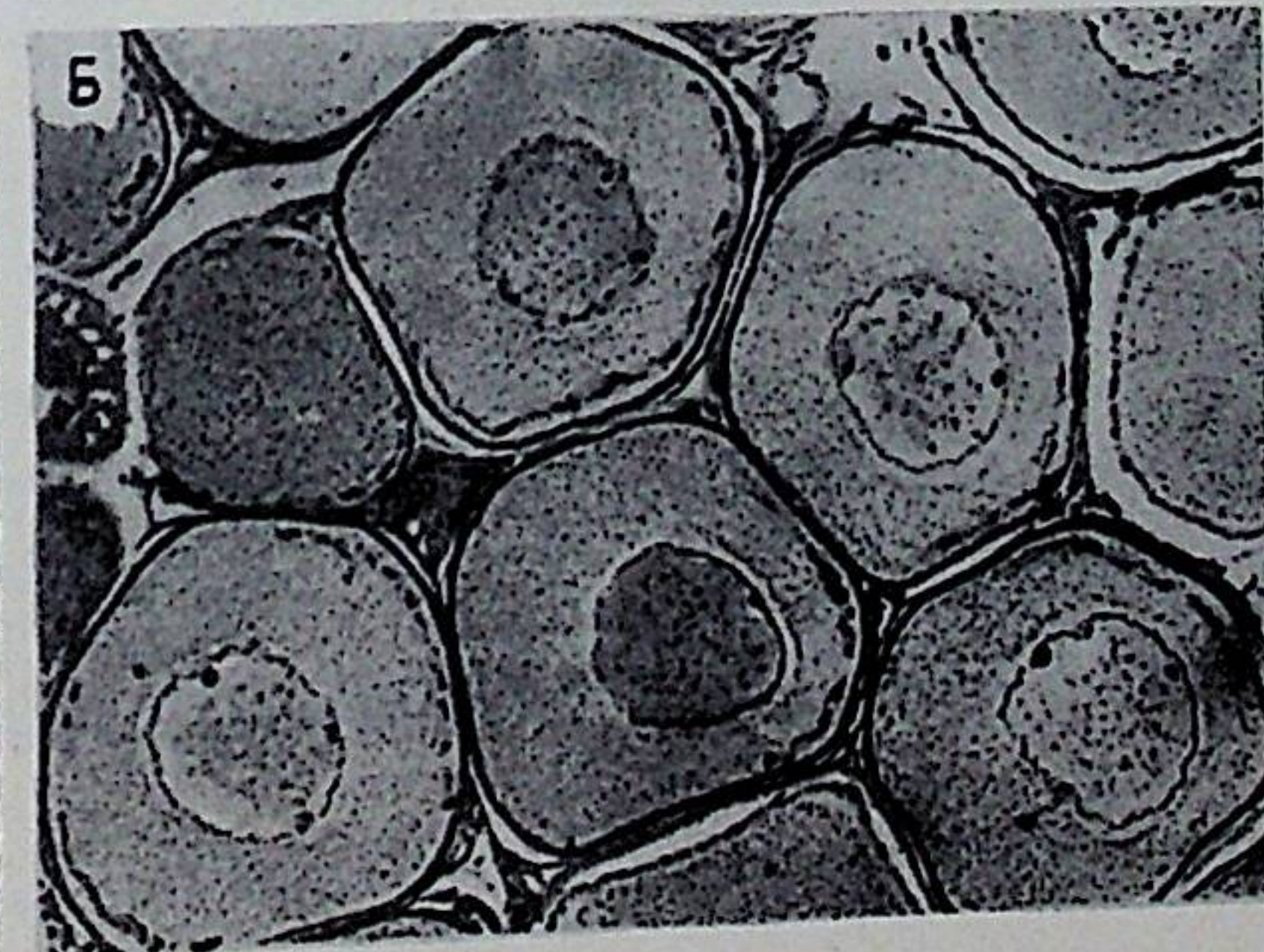
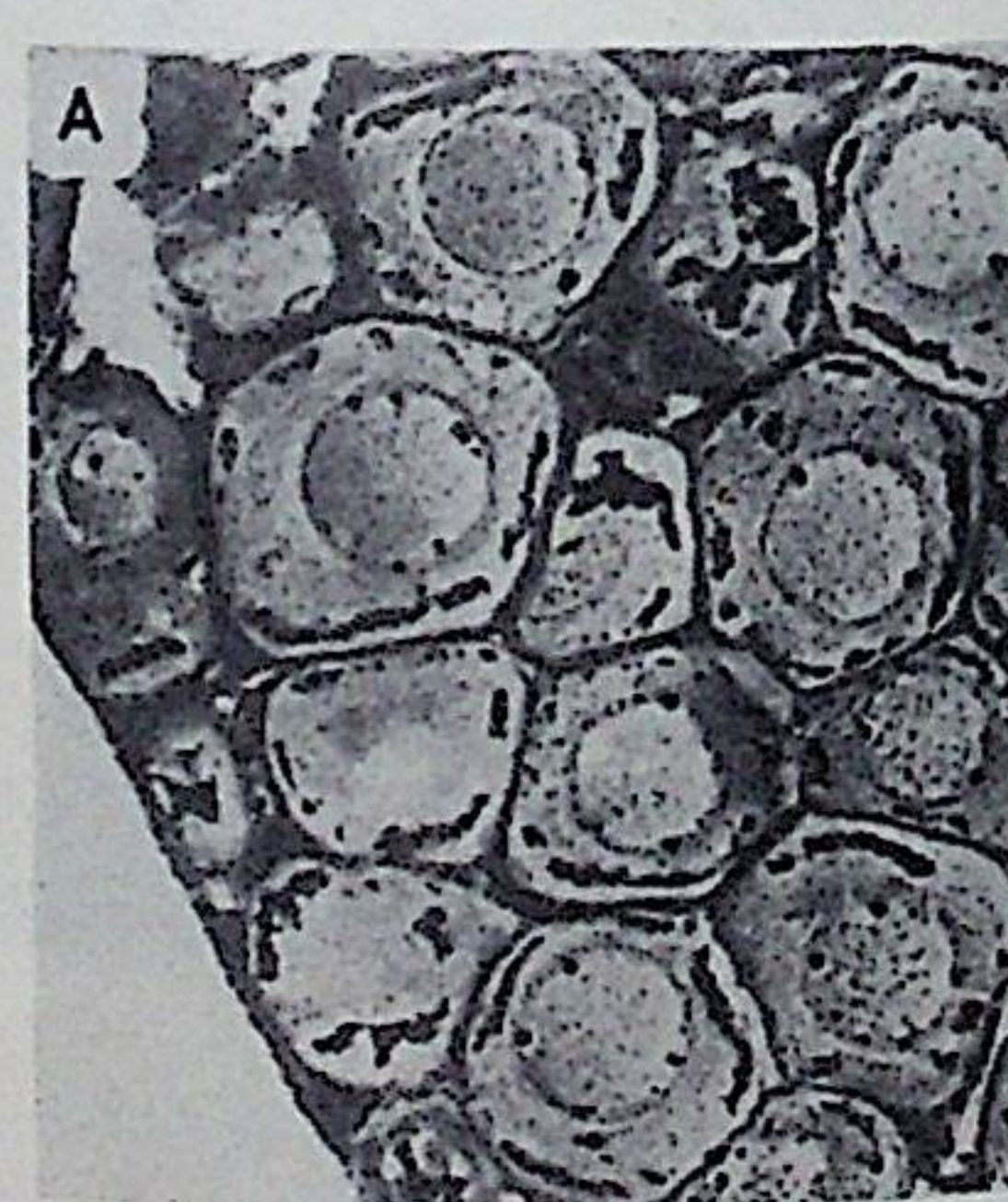


Рис. 6. Участки яичников. А — сеголетка, развитие ооцитов соответствует началу 3-й степени; Б — двухлетка, развитие ооцитов соответствует переходу из 3-й в 4-ю степень (р. Пиленга, сентябрь). Ув. $\times 87,5$.

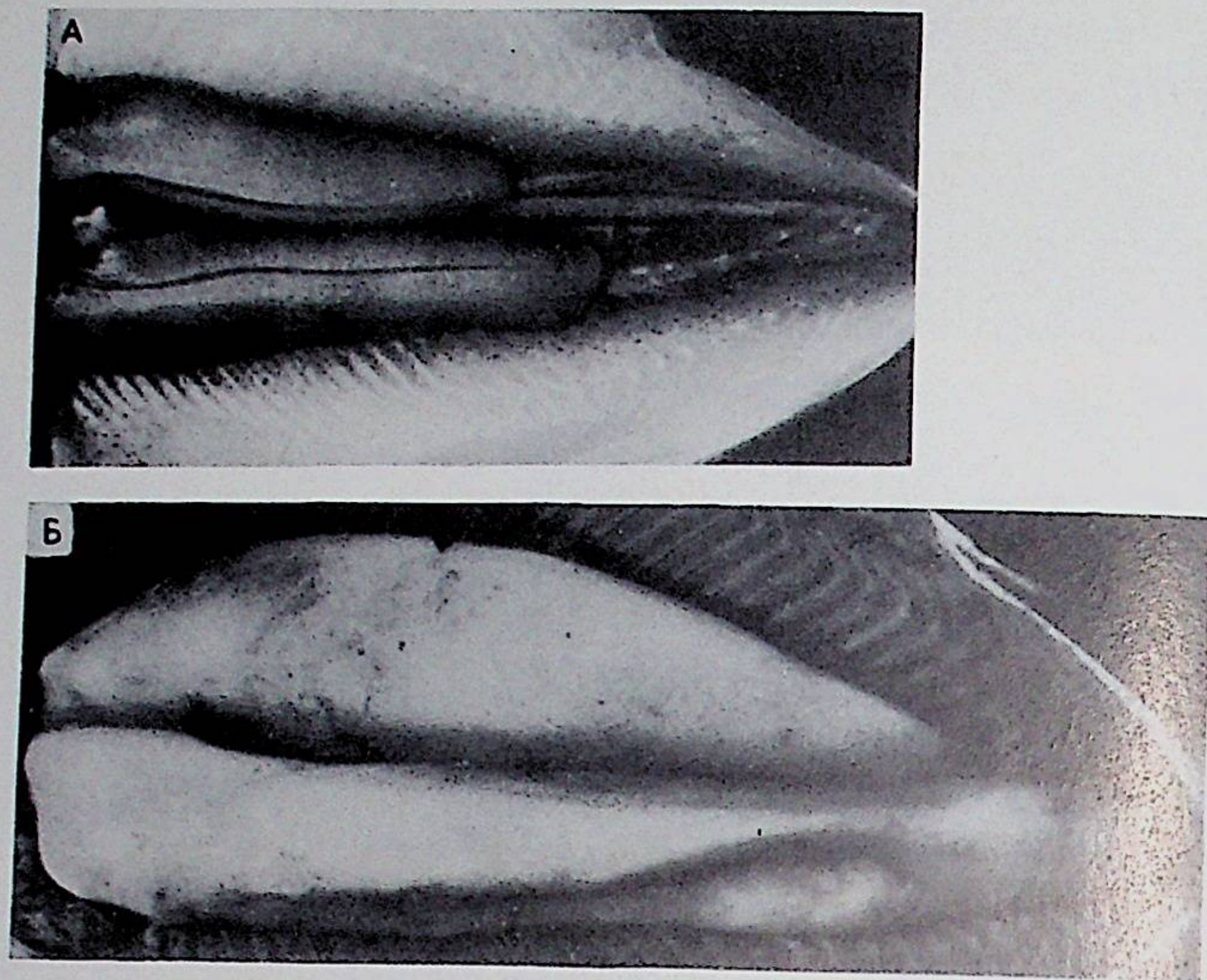


Рис. 7. Внешний вид семенников.

А — карликового самца в возрасте 1+ (рыбоводный ручей, начало сентября); Б — самца «каторки» в возрасте 2+0+ (р. Тынь, конец сентября).

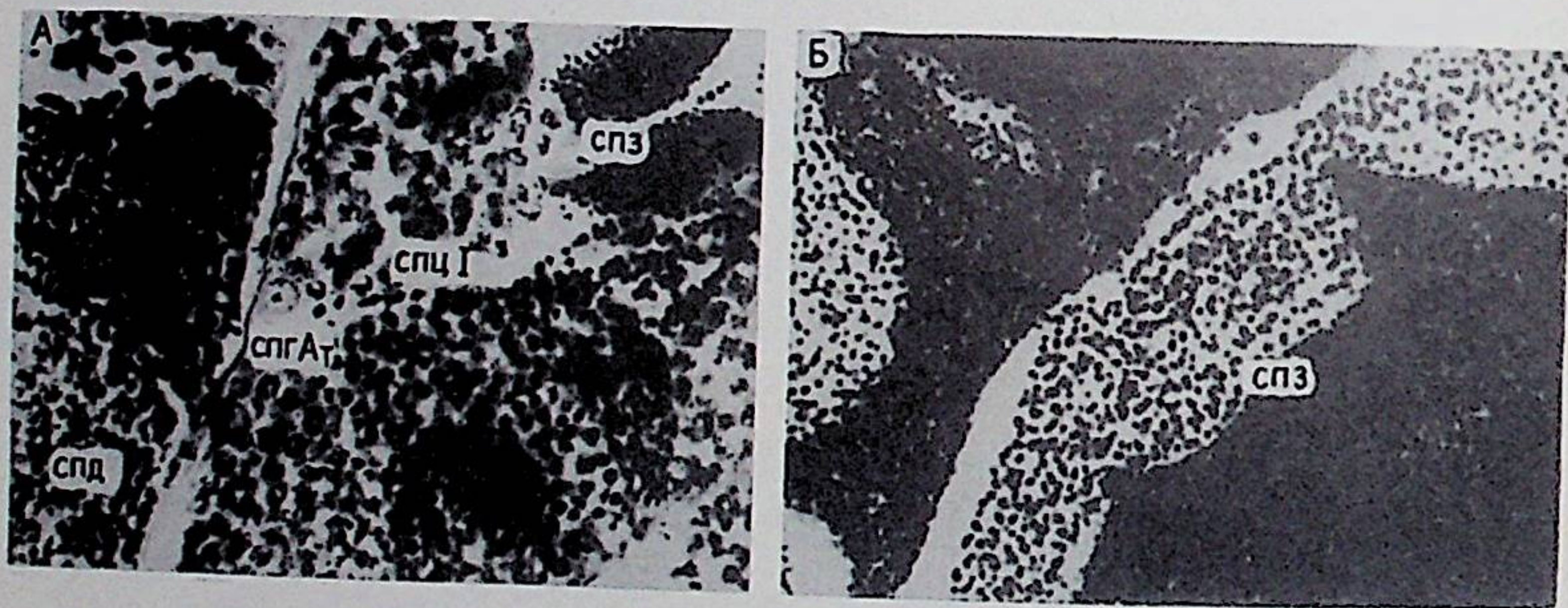


Рис. 8. Участки семенников проходных самцов кижуча.

А — III поздняя стадия зрелости, основную массу генеративной ткани составляют цисты с *спц I* и II, *спд*, в меньшем количестве представлены цисты с *спз*; резервная *спц A*, занимает в ампуле пристеночное положение; Б — IV стадия зрелости, просветы ампул заполнены зрелыми *спз*, по периферии ампул в небольшом количестве сохраняются цисты с *спд* и *спз* (р. Тынь, конец сентября). Ув. $\times 360$.

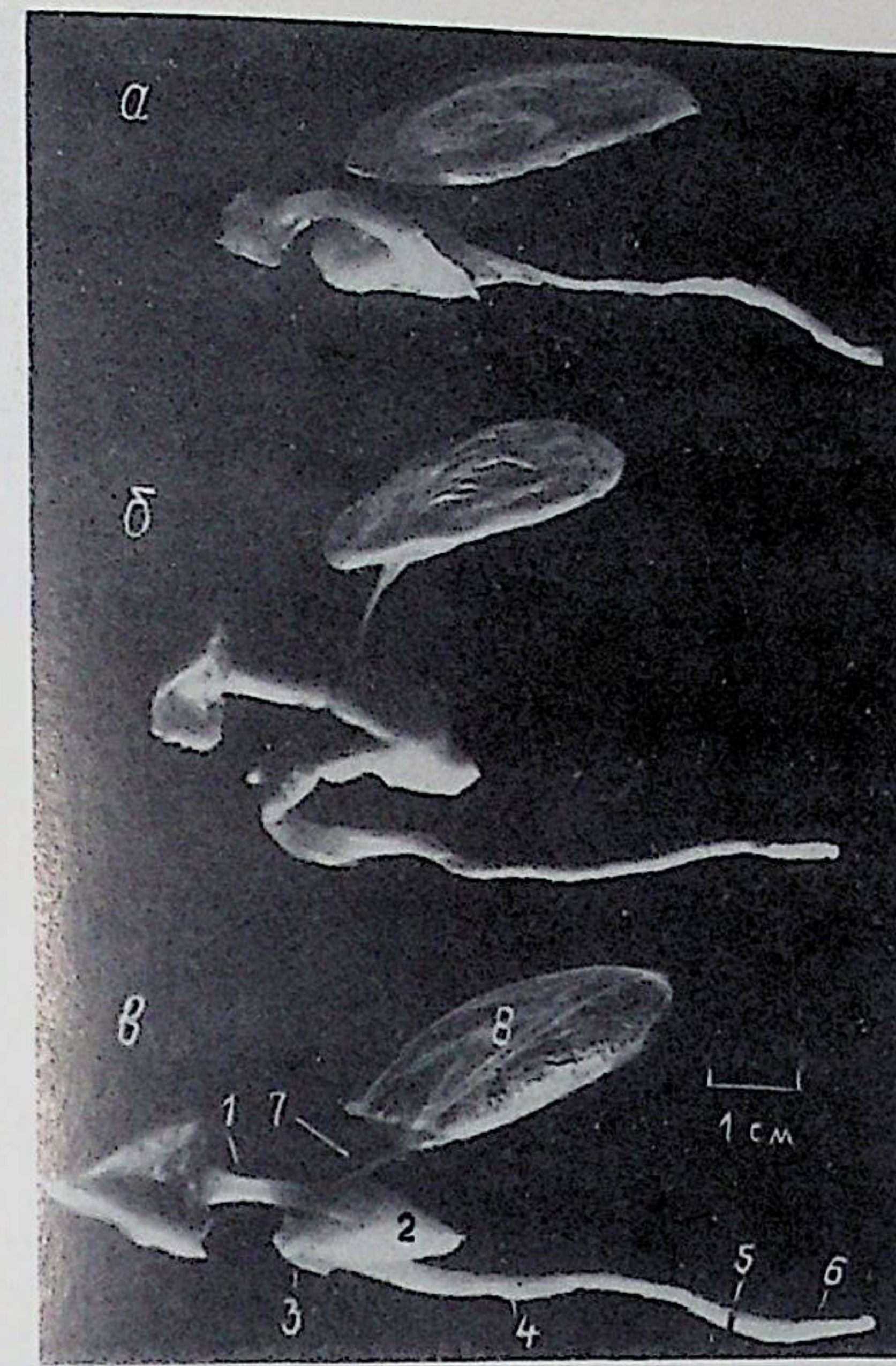


Рис. 1. Пищеварительные тракты корюшек Финского залива. Длина тела а — 11,8 см; б — 12,1 см; в — 12,7 см. Фотография.

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — пилорические придатки; 4 — средняя кишка; 5 — предректальный клапан; 6 — задняя кишка; 7 — воздушный канал; 8 — плавательный пузырь.

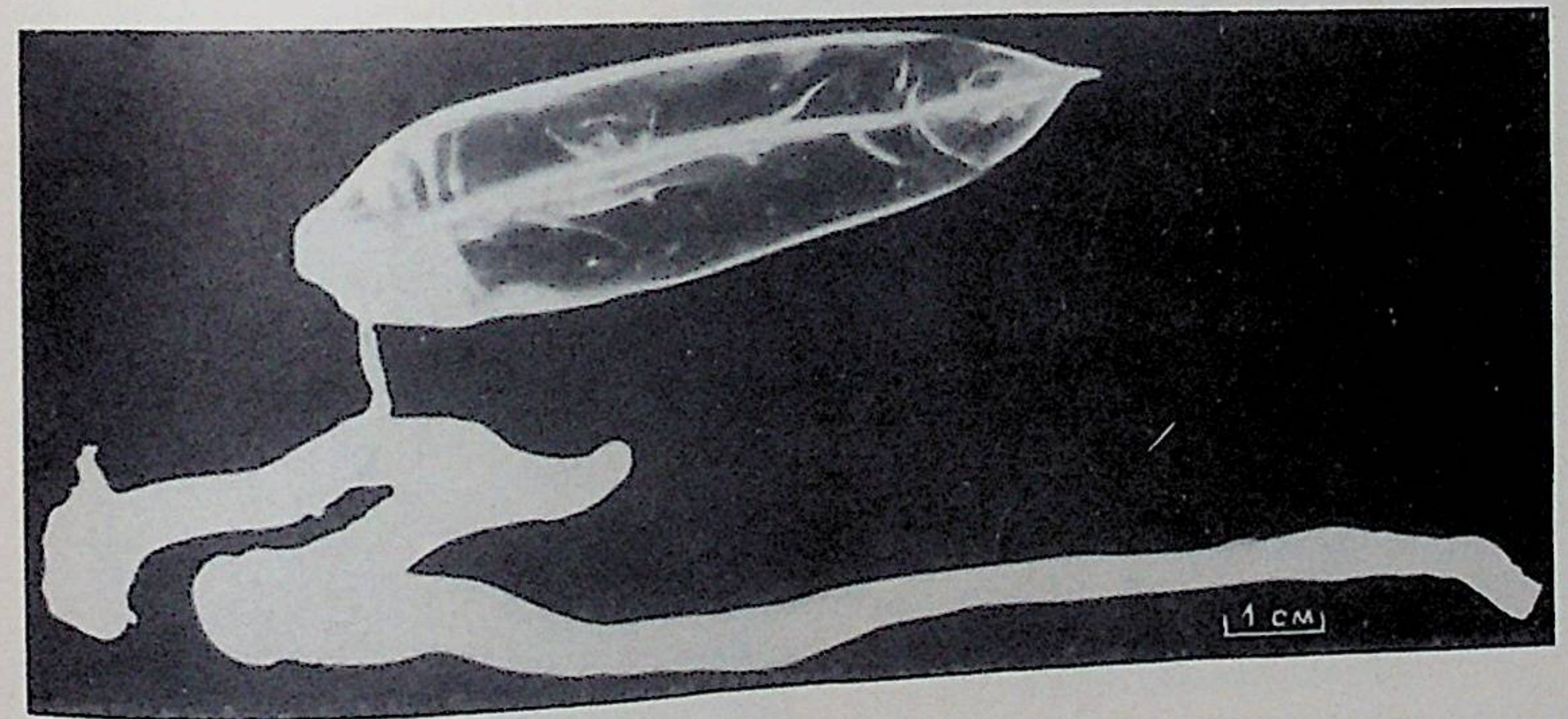


Рис. 2. Пищеварительный тракт снетка Псковского озера. Длина тела 13,1 см. Фотопроекция.

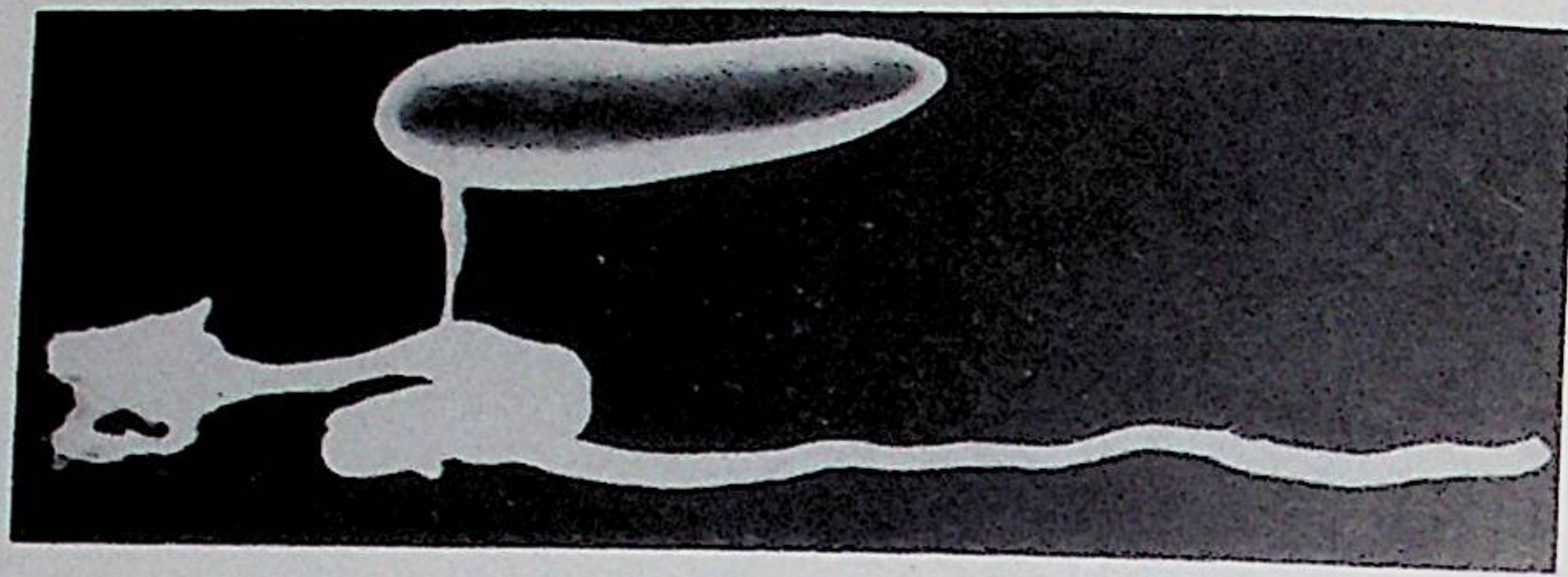


Рис. 3. Пищеварительный тракт снетка Псковского озера. Длина тела 6,8 см. Фотопроекция.

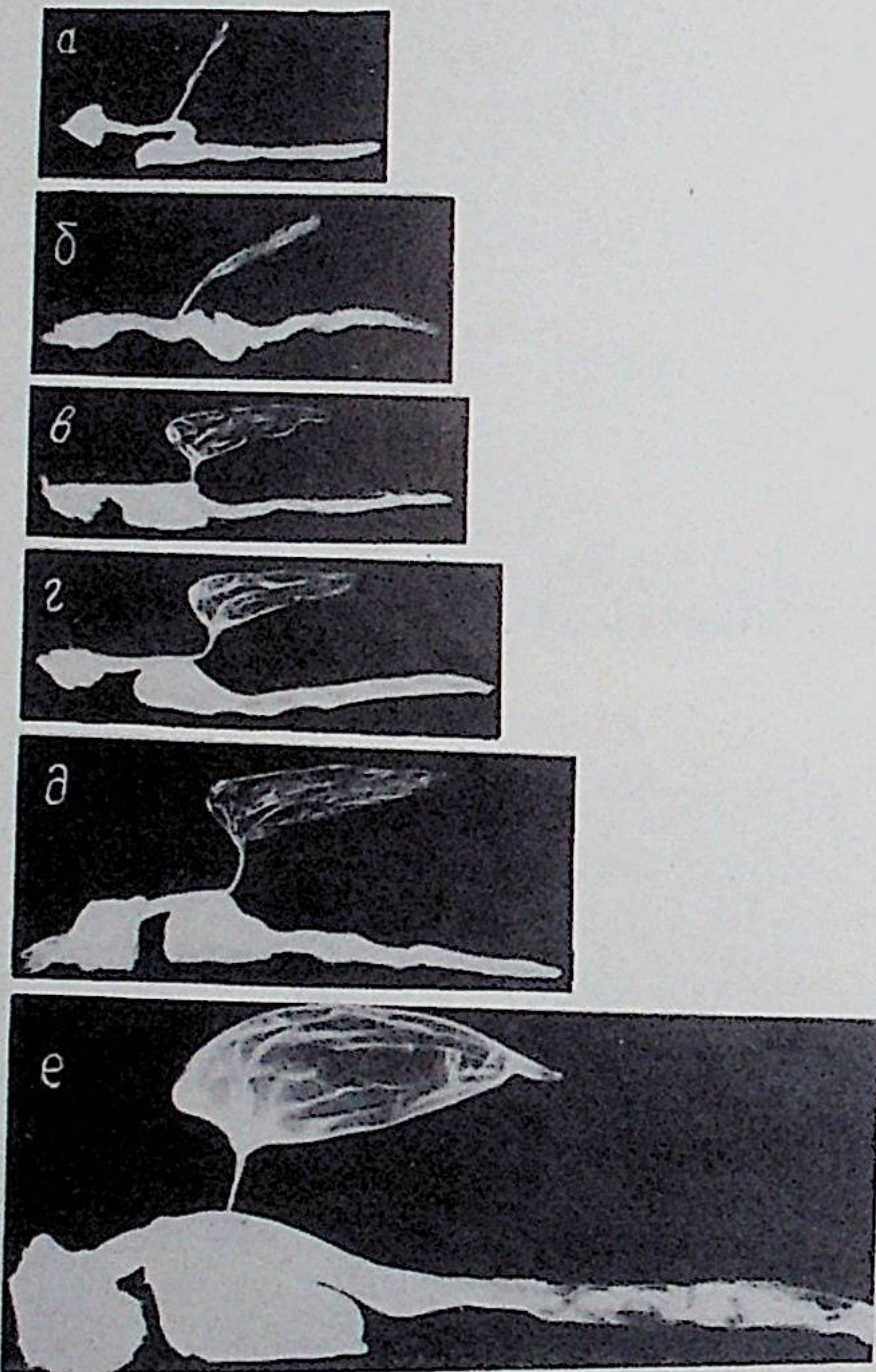


Рис. 4. Развитие пищеварительного тракта корюшки Финского залива. Длина тела: а — 2,8 см, б — 3,5 см, в — 4,2 см, г — 4,5 см, д — 5,2 см, е — 8,3 см. Фотопроекция.

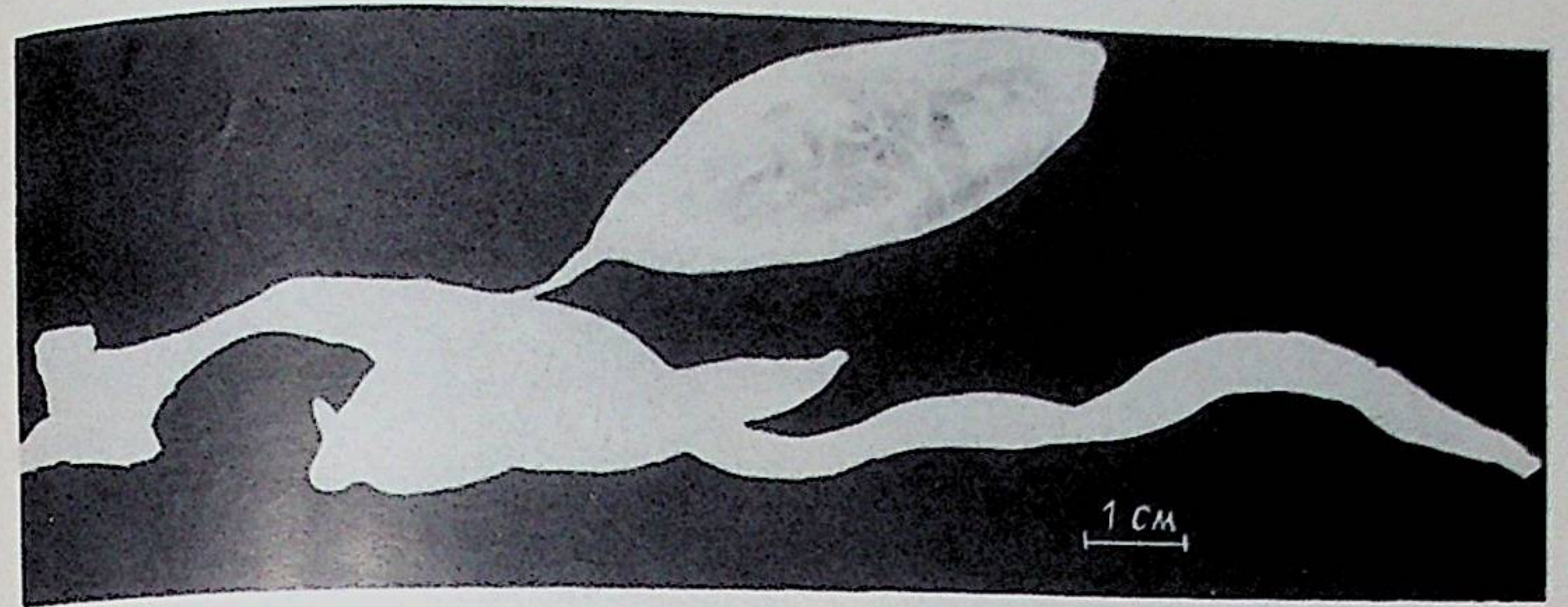


Рис. 6. Пищеварительный тракт мойвы Баренцева моря. Фотопроекция.

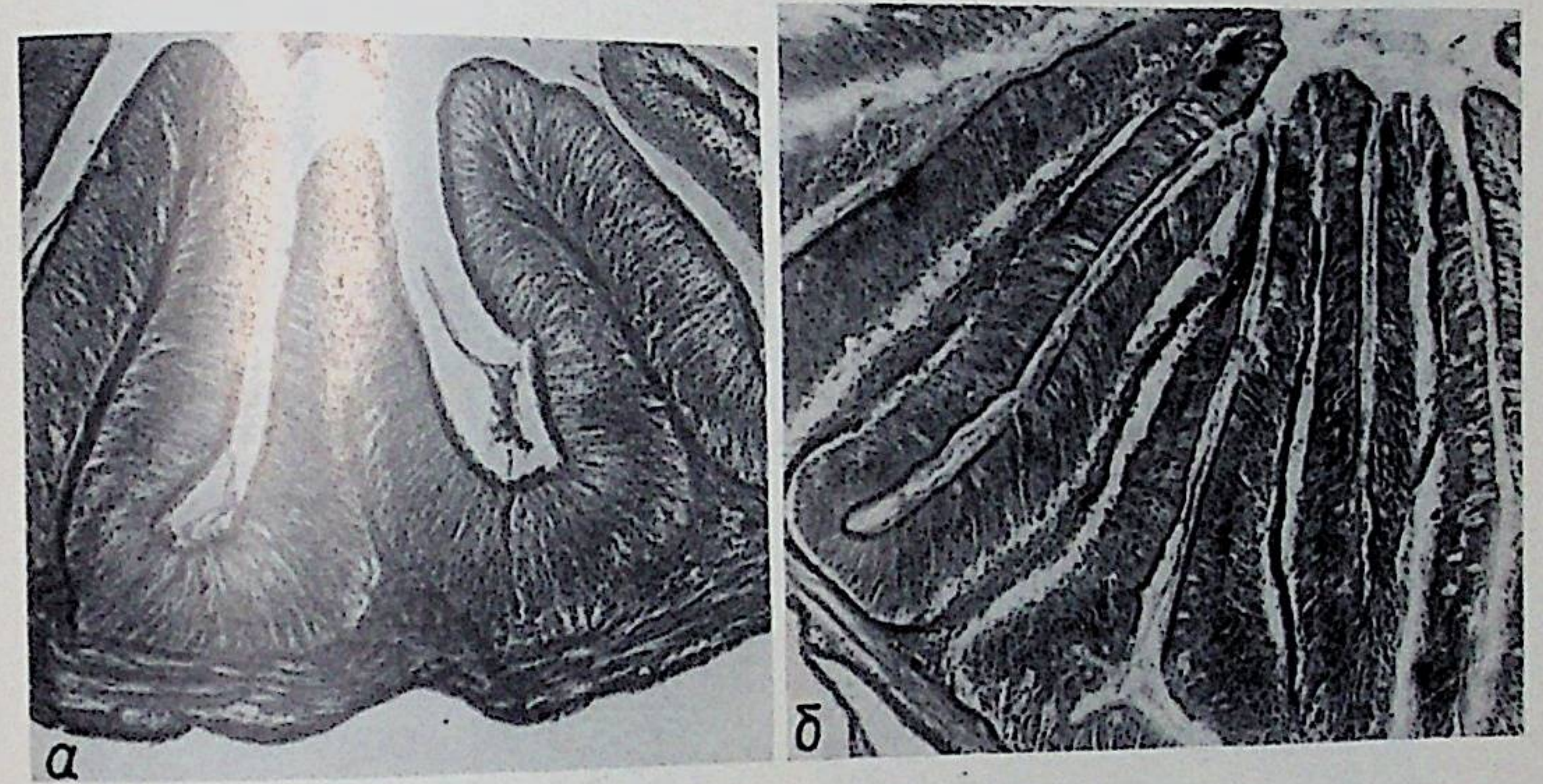


Рис. 7. Поперечные срезы стенки переднего отдела средней кишки: а — снетка (×280), б — мойвы (×106).

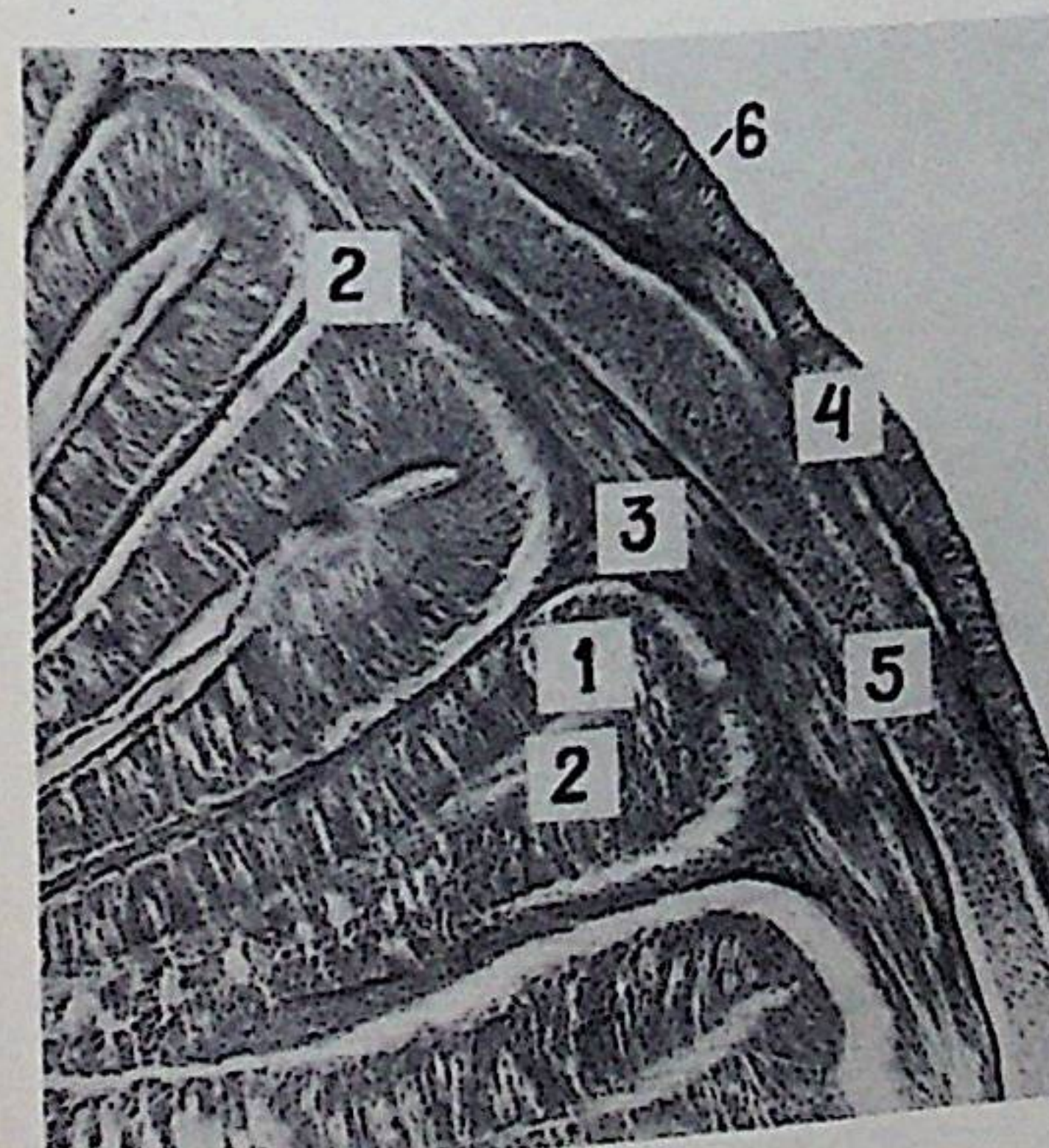


Рис. 8. Поперечный срез стенки кишечника мойвы в самом начале преданального клапана (×106).

1 — эпителий, 2 — tunica proctia, 3 — кольцевой слой мышечной оболочки, 4 — продольный слой мышечной оболочки, 5 — кровеносный сосуд, 6 — серозная оболочка.



Рис. 9. Поперечные срезы (а—е) предректального клапана онежской корюшки, расположенные в каудальном направлении (×46).
1 — кровеносный сосуд, 2 — сфинктер.

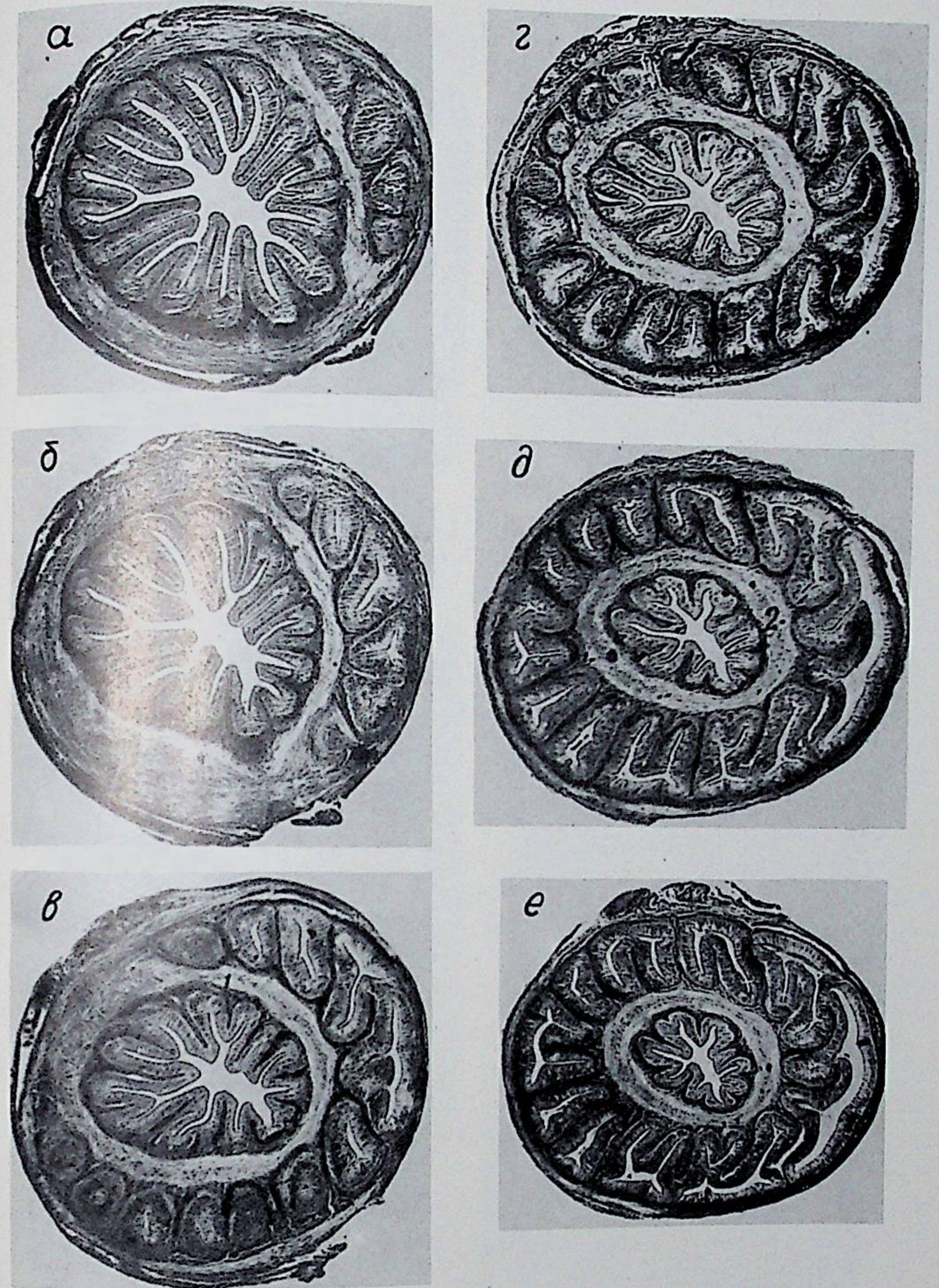


Рис. 10. Поперечные срезы (а—е) предректального клапана снетка оз. Ильмень, расположенные последовательно в каудальном направлении (×46).
Обозначения как на рис. 9.

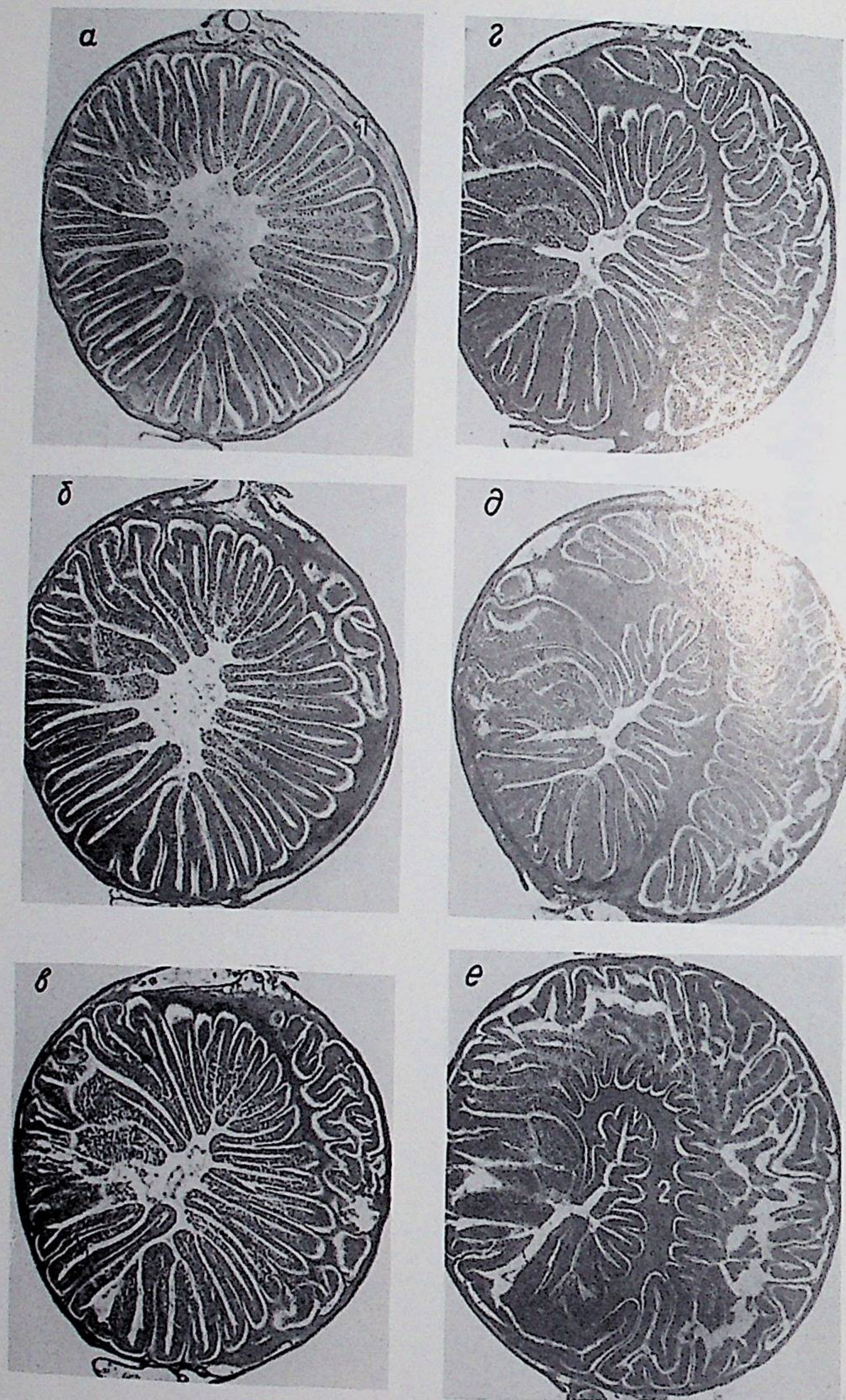


Рис. 11. Поперечные срезы (а—е) предректального клапана мойвы Баренцева моря, расположенные последовательно в каудальном направлении (×46).
Обозначения как на рис. 9.

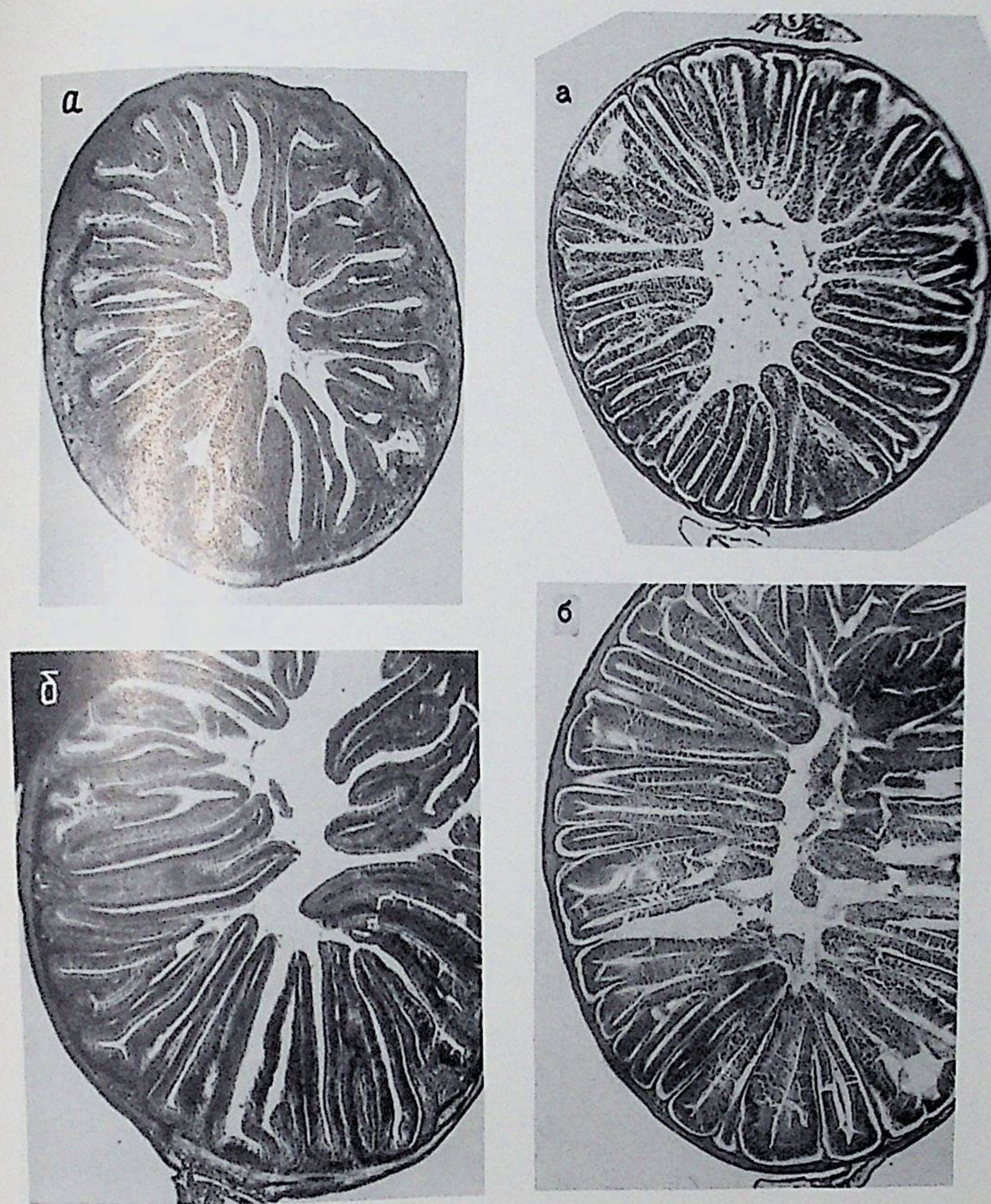


Рис. 12. Поперечные срезы кишечника онежской корюшки.

а — средняя кишка близ предректального клапана, б — задняя кишка недалеко от предректального клапана (×46).

Рис. 13. Поперечные срезы кишечника мойвы.

а — средняя кишка близ предректального клапана; б — задняя кишка недалеко от предректального клапана (×46).

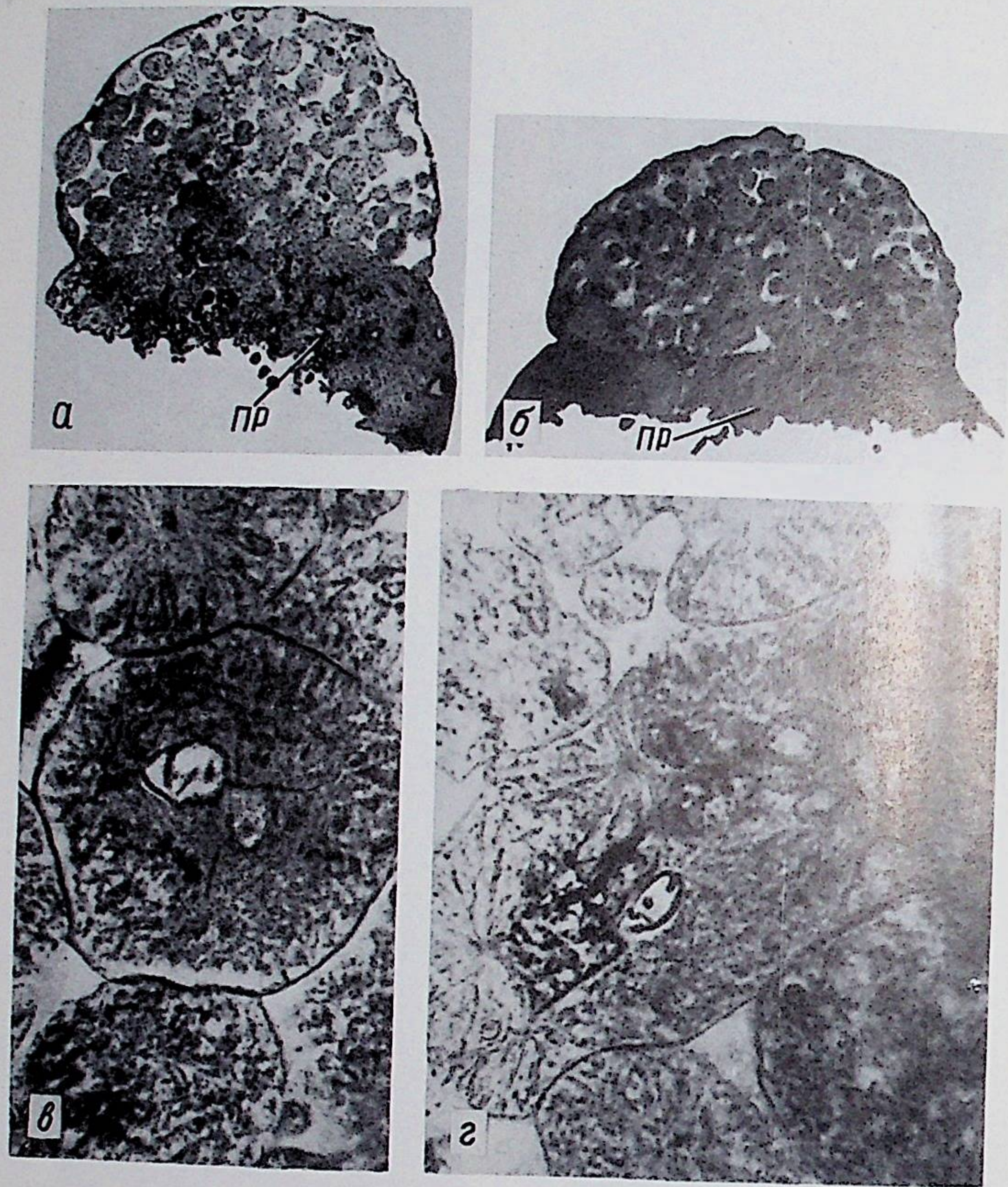


Рис. 1. Развитие перезревшей икры корюшки.
а, б — срезы через бластулу ($\times 125$); в, г — двух- и многоядерные клетки ($\times 1250$).

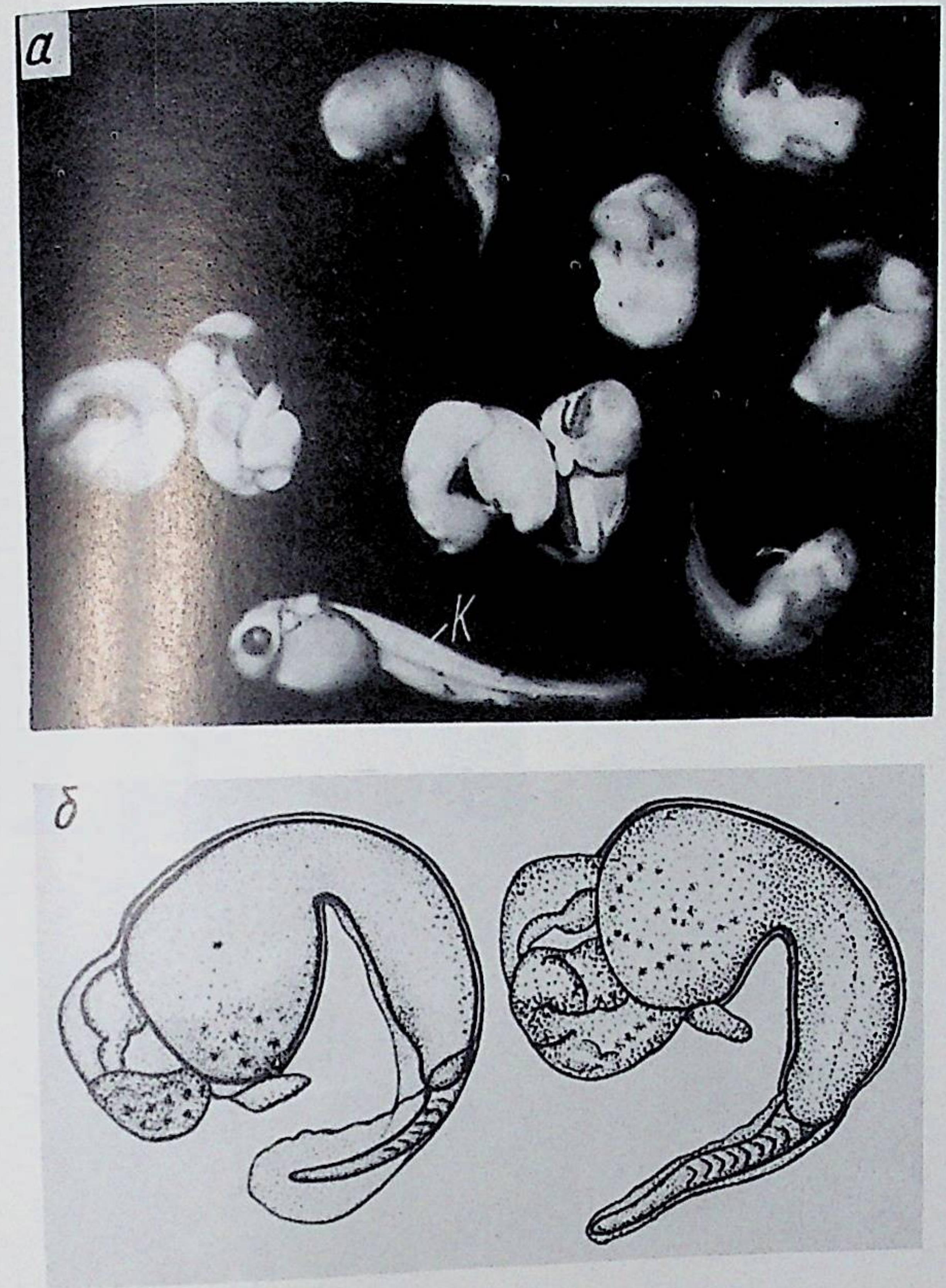


Рис. 2. Зародыши карпа, развившиеся из перезревшей икры.
а — зародыши с более или менее редуцированным передним отделом тела, б — зародыш без головы ($\times 40$);
к — контроль (нормальная вылупившаяся личинка) ($\times 13$).

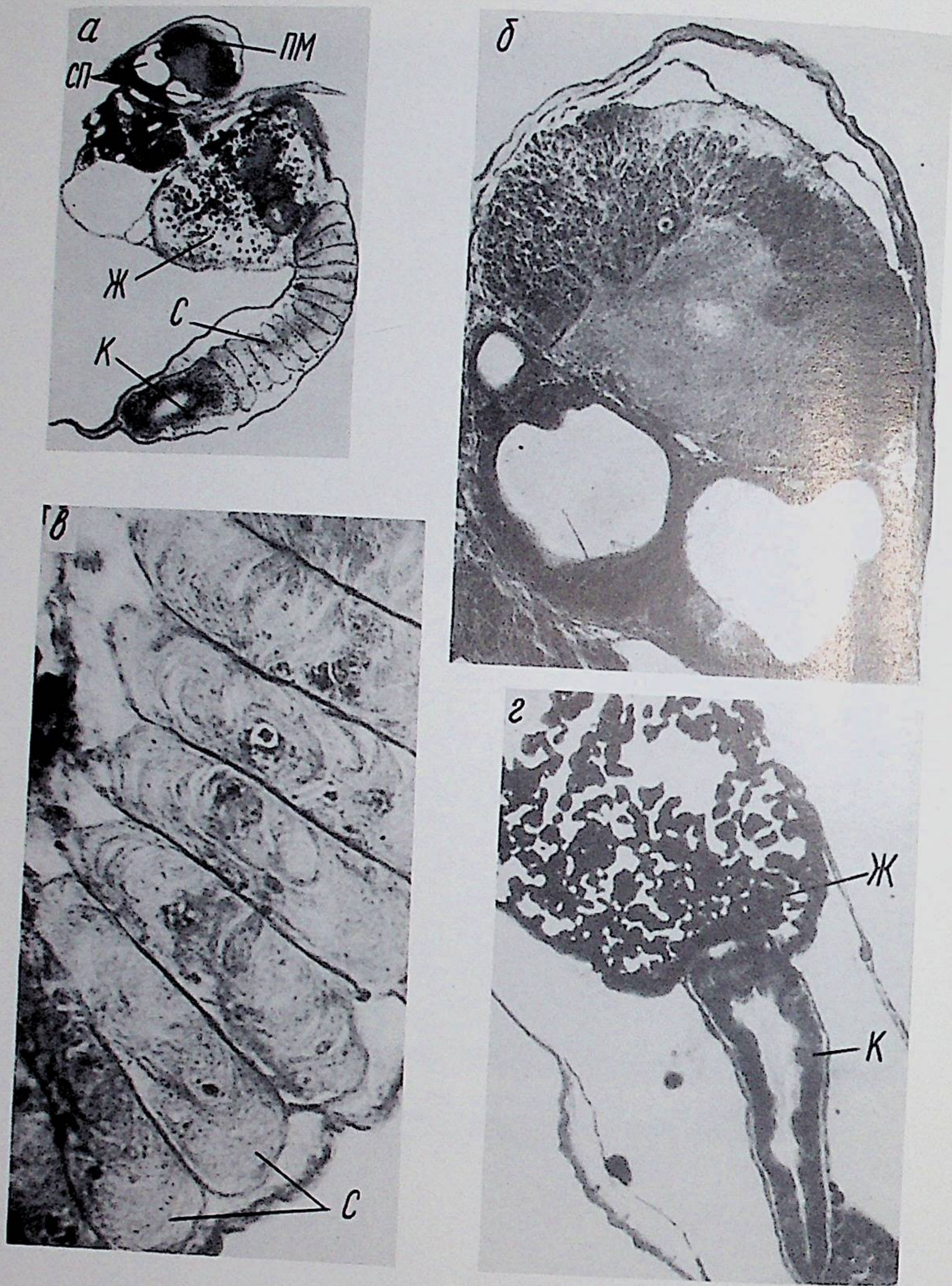


Рис. 3. Срезы через изогнутое тело зародыша без глаз карпа.

а — через заднюю часть головы срез прошел поперечно, через туловище и хвост — сагиттально ($\times 40$); б — поперечный срез заднеголовного отдела зародыша ($\times 200$); в, г — сагиттальные срезы туловища (в — $\times 240$; г — $\times 130$). Ж — желток, К — кишечник, ПМ — продолговатый мозг, С — сомиты, СП — слуховые пузырьки.

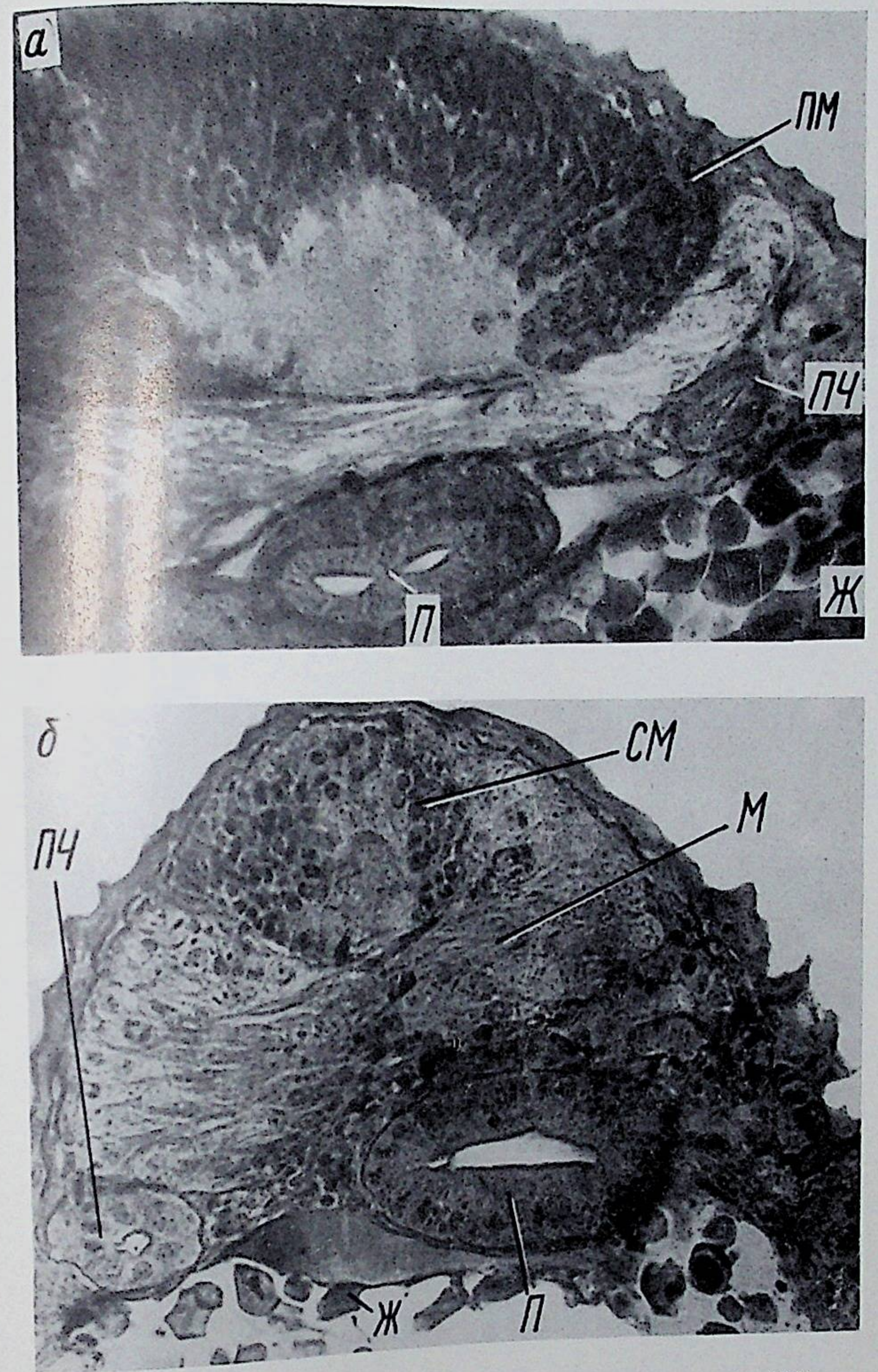


Рис. 4. Поперечные срезы зародыша без глаз карпа ($\times 350$).

а — срез в области задней части продолговатого мозга; б — в начале спинного мозга. М — мускулатура, П — пищевод, ПЧ — почечный канал, СМ — спинной мозг. Остальные обозначения как на рис. 3. Хорды нет.

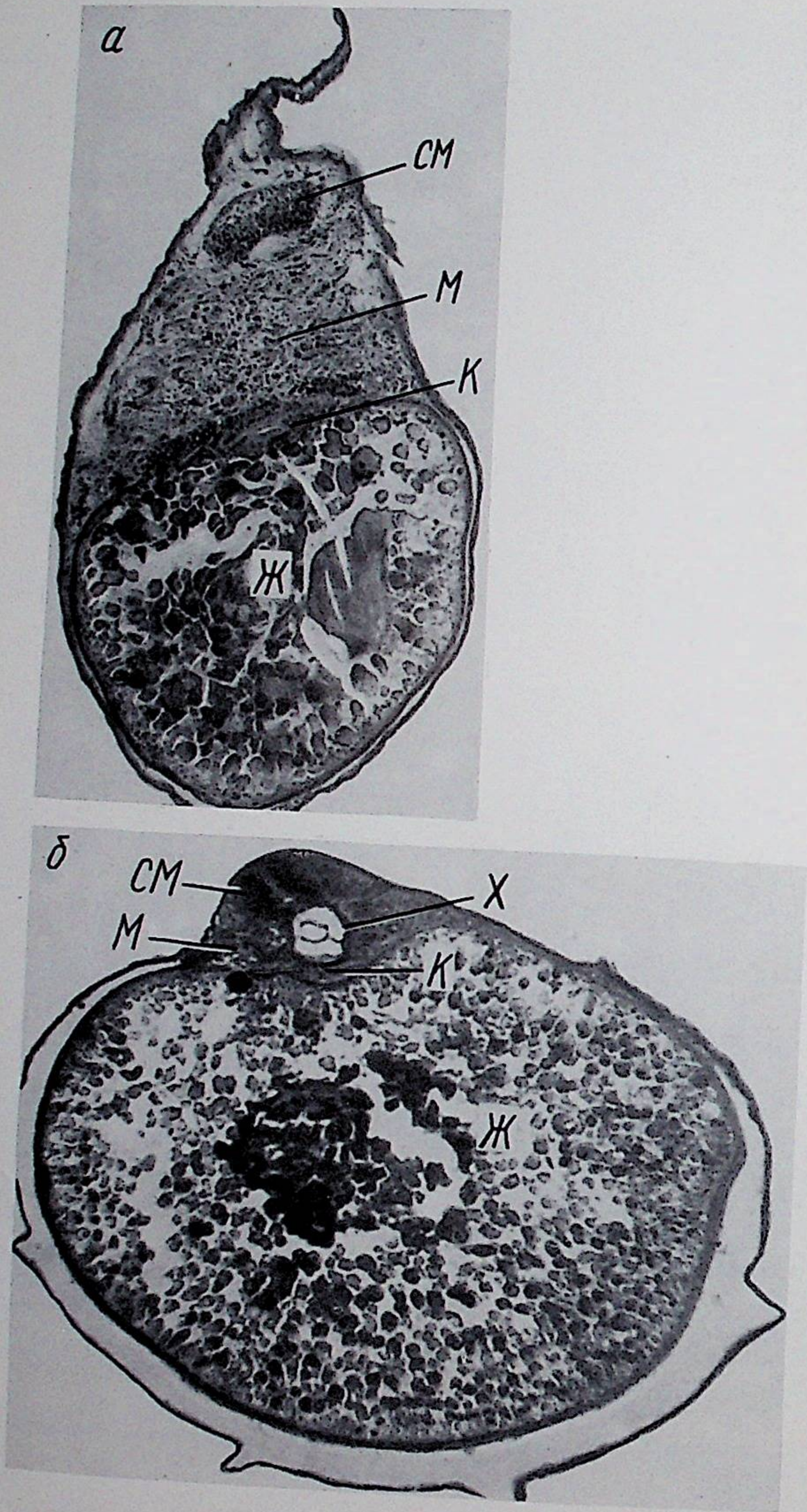


Рис. 5. Поперечные срезы туловища гибрида карпа.
 а — зародыш без глаз. Хорды нет; б — нормальная вылупившаяся личинка (×105). X — хорда.
 Остальные обозначения как на рис. 3 и 4.

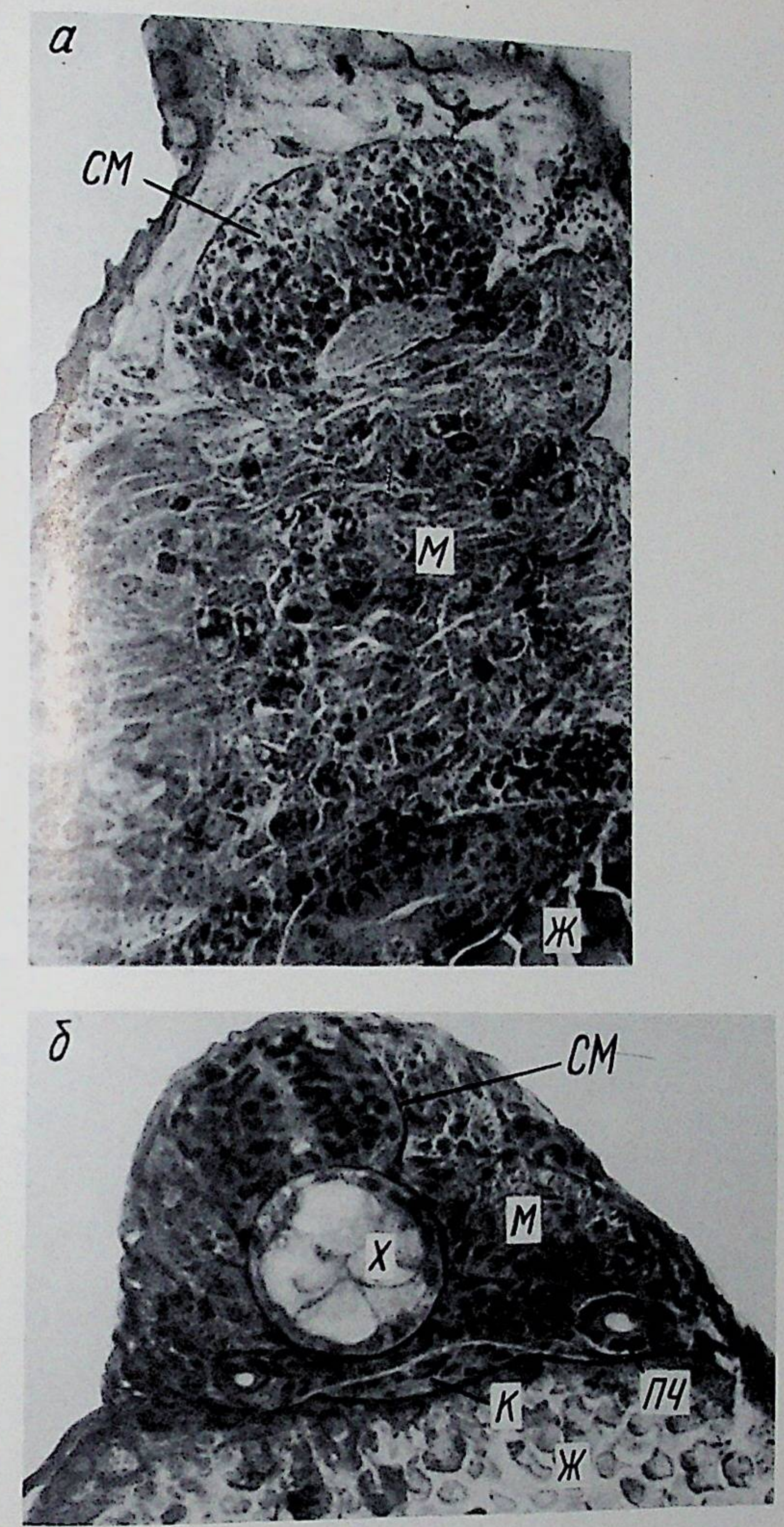


Рис. 6. Увеличенные фрагменты рис. 5.
 а — ×315; б — ×355. Обозначения как на рис. 3, 4 и 5.

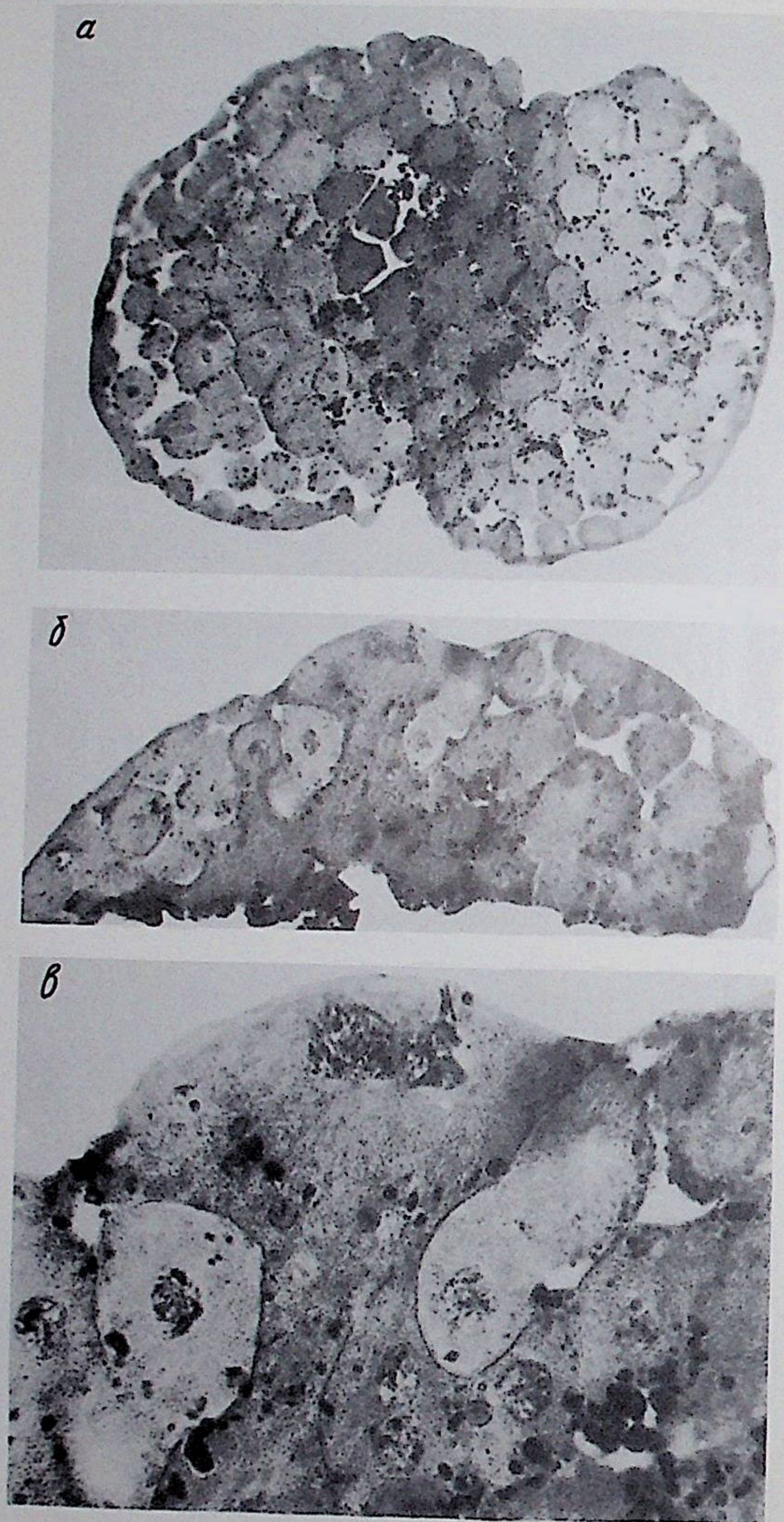


Рис. 7. Ранние стадии развития двойниковых уродов из перезревшей икры карпа.
a — срез прошел параллельно основанию двойниковой бластулы; *б* — срез прошел перпендикулярно поверхности желточного массива (X); *в* — увеличенная в два с половиной раза деталь среза.



Рис. 2. Поперечный срез переднего отдела пищеварительной системы личинки белуги (X67).
a — пищевод, *б* — печень. 1 — многорядный мерцательный эпителий пищевода, 2 — слой соединительной ткани, 3 — серозная оболочка.



Рис. 3. Продольный срез фундального отдела желудка (*a*) и поперечный срез переднего отдела средней кишки (*б*) личинки белуги (X67).
 1 — эпителий, 2 — железы желудка, 3 — собственная пластинка слизистой оболочки, 4 — мышечный слой, 5 — серозная оболочка, 6 — жировые включения.

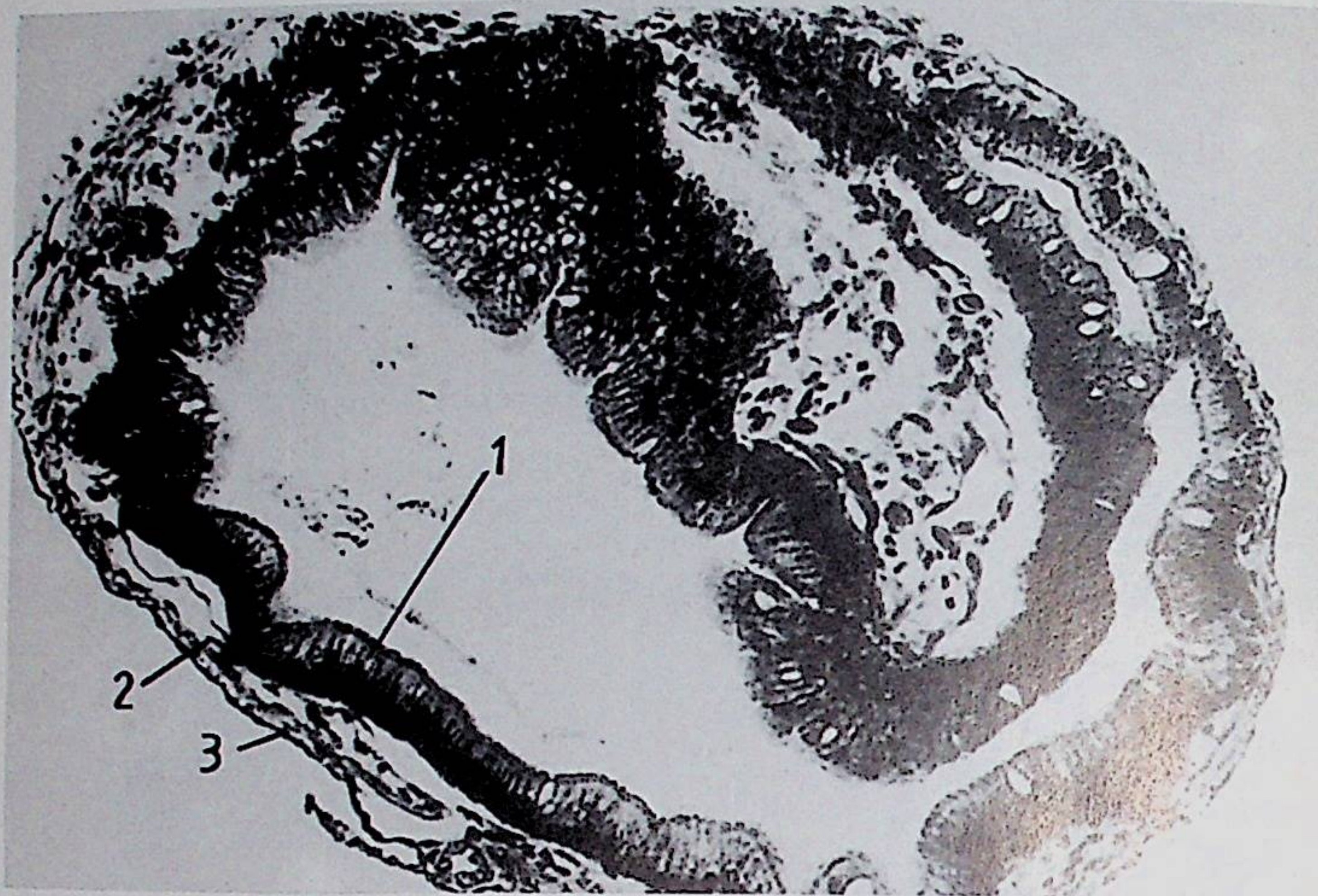


Рис. 4. Поперечный срез стенки спиральной кишки личинки белуги ($\times 67$).
1 — эпителиальный слой, 2 — слой соединительной ткани, 3 — серозная оболочка.

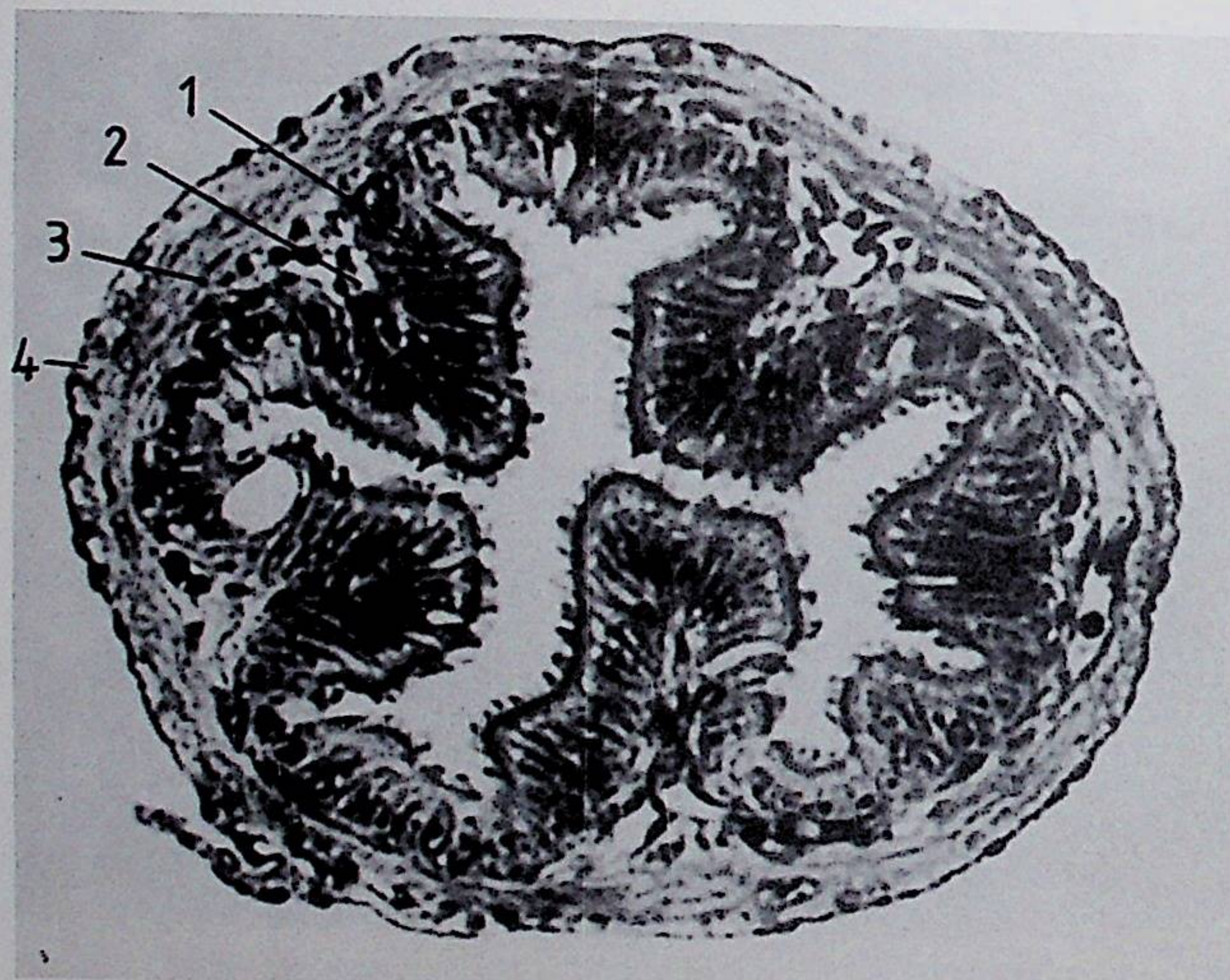


Рис. 5. Поперечный срез стенки задней кишки личинки белуги ($\times 67$).
1 — эпителий, 2 — собственная пластинка слизистой оболочки, 3 — мышечный слой, 4 — серозная оболочка.

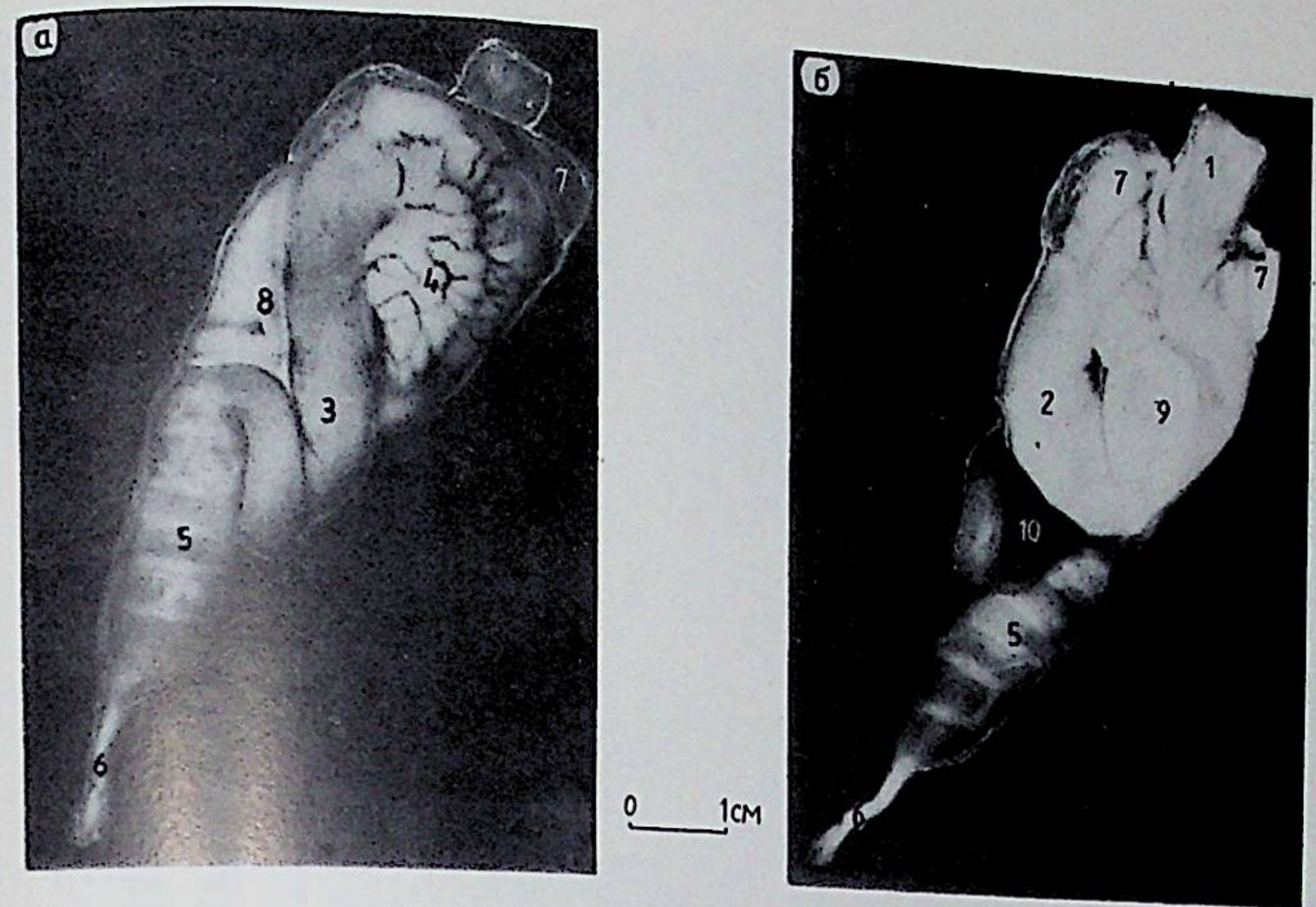


Рис. 6. Пищеварительная система малька белуги в конце прудового выращивания. Длина тела 10,7 см.

Обозначения как на рис. 1. 9 — плавательный пузырь, 10 — селезенка.

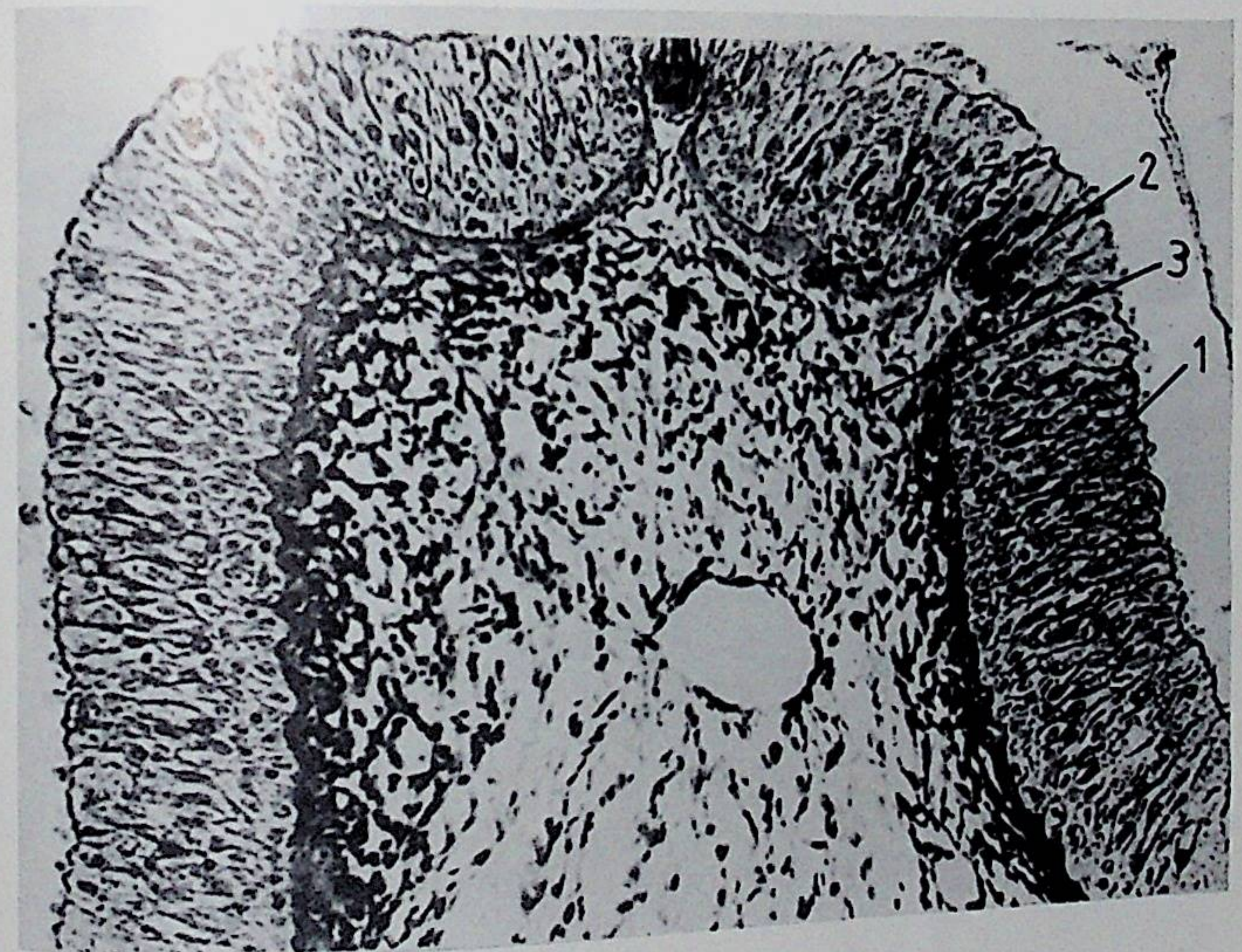


Рис. 7. Поперечный срез вершины складки пищевода малька белуги ($\times 67$).
1 — эпителий, 2 — вкусовая луковица, 3 — соединительная ткань.

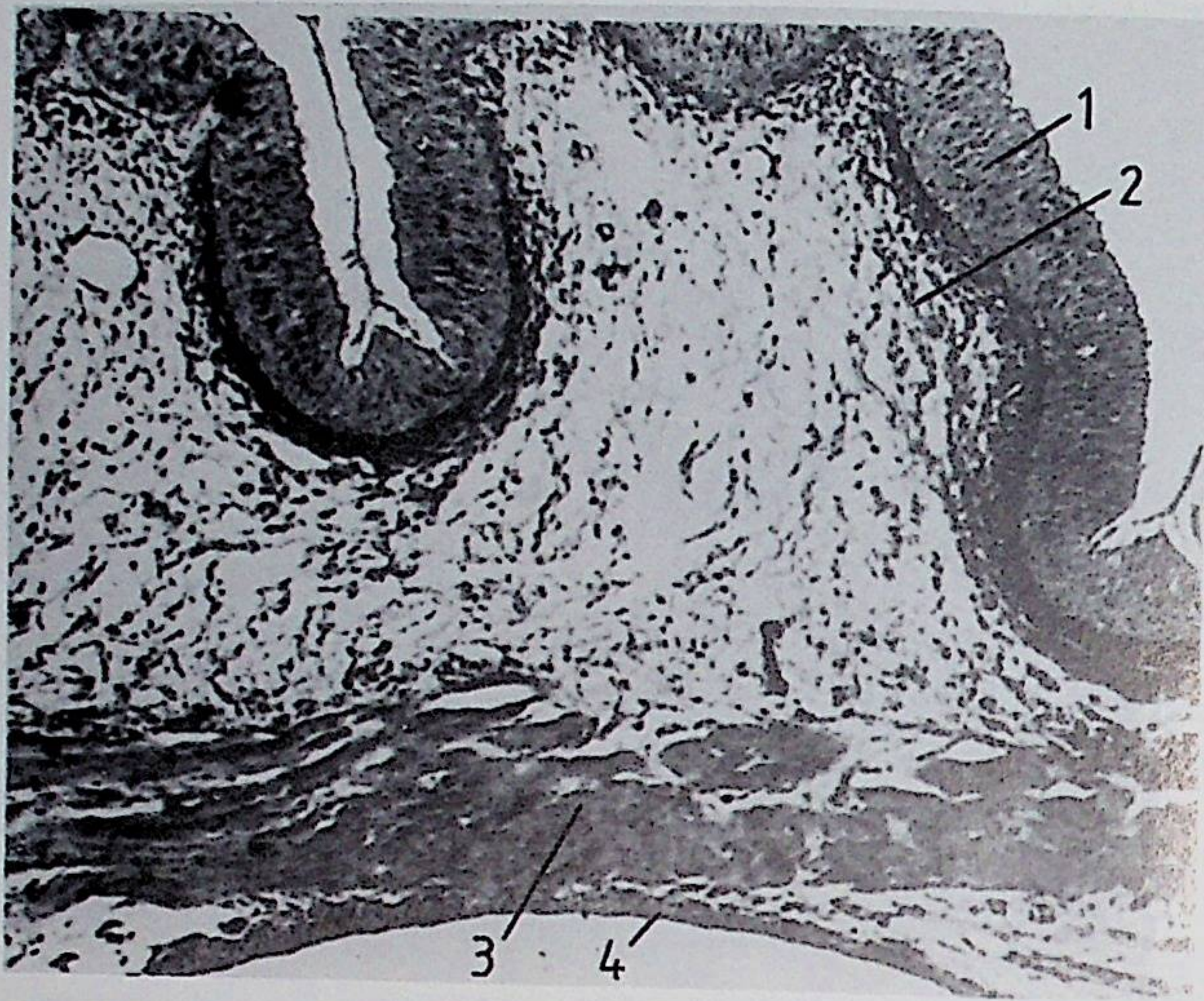


Рис. 8. Поперечный срез стенки пищевода малька белуги ($\times 26,8$).
1 — эпителий, 2 — соединительнотканый слой, 3 — мышечный слой, 4 — сероза.

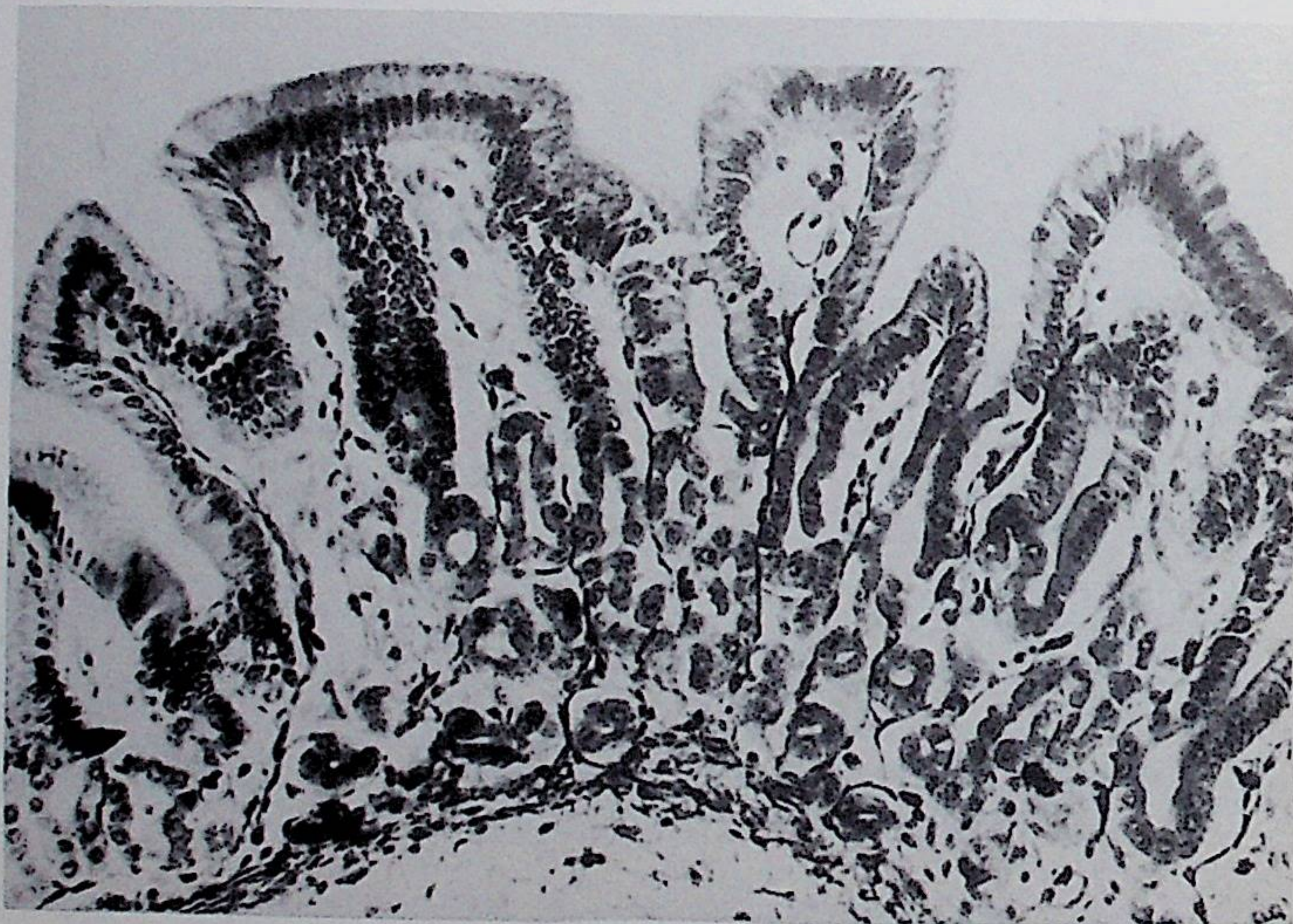


Рис. 9. Железы в кардиальном отделе желудка малька белуги ($\times 67$).



Рис. 10. Поперечный срез в области кардиального отдела желудка малька белуги ($\times 67$).
1 — ослизненный эпителиальный слой, 2 — собственно слизистая оболочка желудка, 3 — слой желез, 4 — слой соединительной ткани, 5 — мышечная оболочка, 6 — сероза, 7 — кровеносный сосуд.

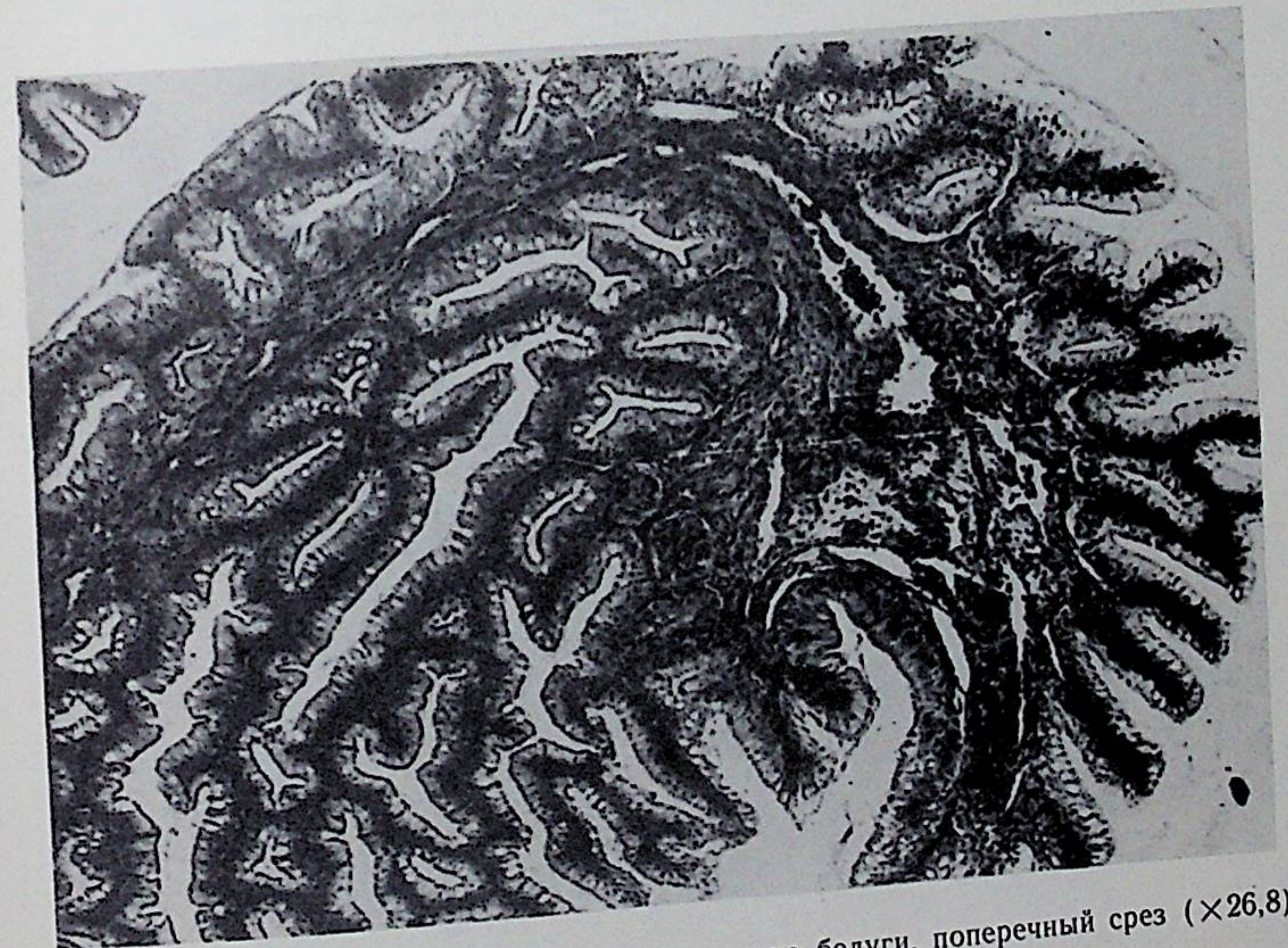


Рис. 11. Спиральный клапан в кишечнике малька белуги, поперечный срез ($\times 26,8$).



Рис. 12. Поперечный срез стенки спиральной кишки малька белуги в месте отхождения спирального клапана ($\times 67$).

1 — эпителий кишки и спирального клапана, 2 — кровеносный сосуд, лежащий в основании клапана; 3 — мышечная оболочка стенки кишки; 4 — серозная оболочка.

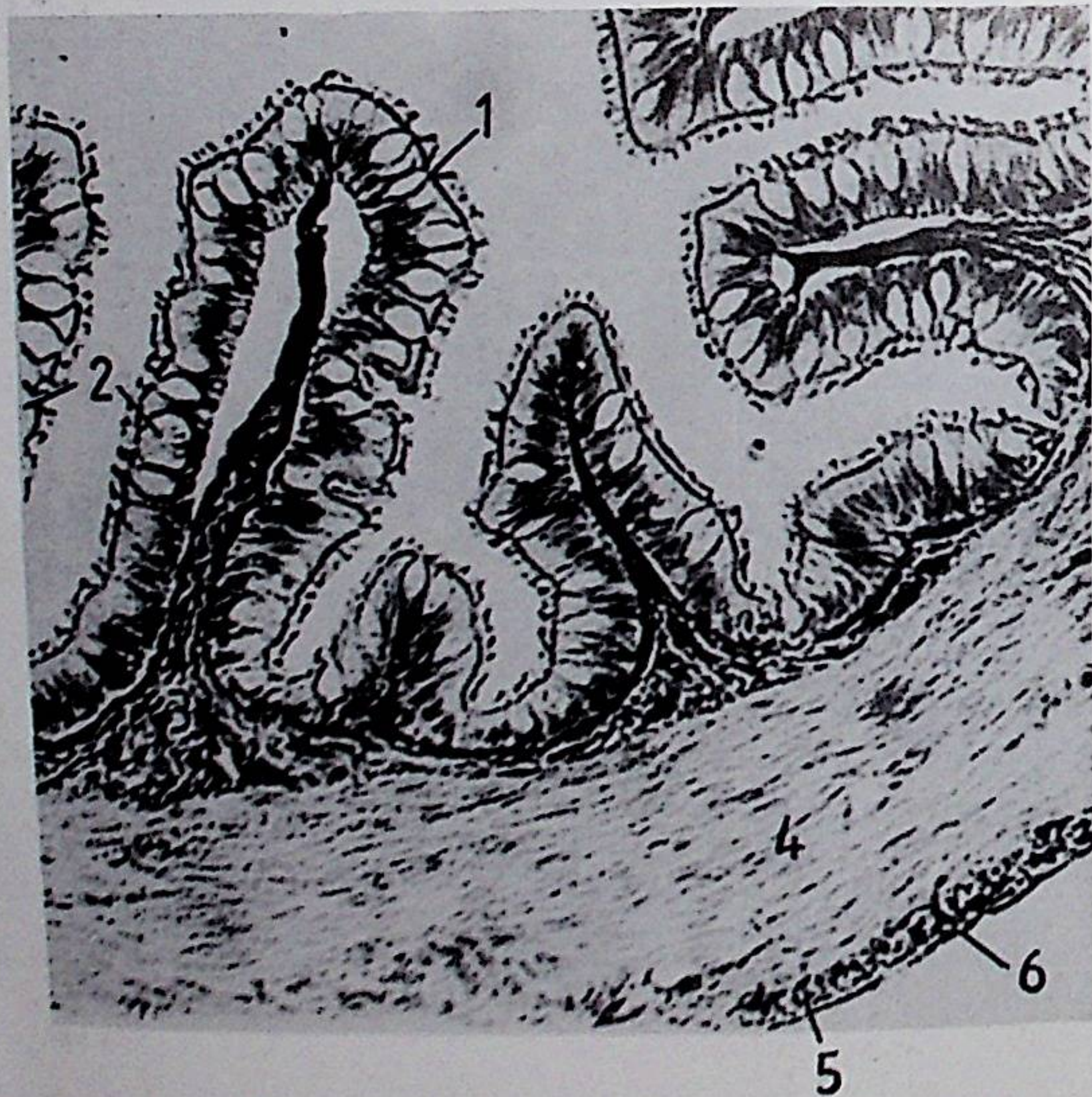


Рис. 13. Поперечный срез стенки задней кишки малька белуги ($\times 67$).

1 — однослойный мерцательный эпителий; 2 — бокаловидные клетки эпителия; 3 — собственная пластинка слизистой оболочки; 4 — кольцевой и 5 — продольный слои гладких мышц; 6 — сероза.