

**ВСЕРОССИЙСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)**

На правах рукописи

ГУБАНОВ ЕВГЕНИЙ ПАВЛОВИЧ

УДК 597.31(267)+639.231(267)

**АКУЛЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА
(СИСТЕМАТИКА, БИОЛОГИЯ, ПРОМЫСЕЛ)**

03.00.10-ИХТИОЛОГИЯ

**ДИССЕРТАЦИЯ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ ДОКТОРА
БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК В ФОРМЕ НАУЧНОГО ДОКЛАДА**

1997

635

ВСЕРОССИЙСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

На правах рукописи

ГУБАНОВ ЕВГЕНИЙ ПАВЛОВИЧ

УДК 597.31(267)+639.231(267)

АКУЛЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА
(СИСТЕМАТИКА, БИОЛОГИЯ, ПРОМЫСЕЛ)

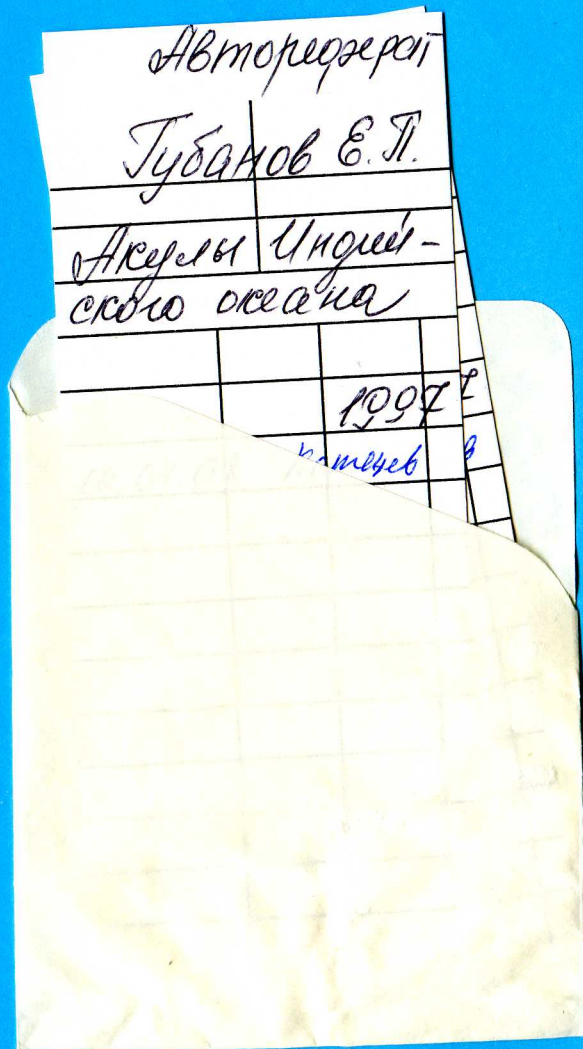
03.00.10-ИХТИОЛОГИЯ

ДИССЕРТАЦИЯ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ ДОКТОРА
БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК В ФОРМЕ НАУЧНОГО ДОКЛАДА



1997

к



Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук Н.В. Парин

Доктор биологических наук К.В. Шуст

Доктор биологических наук Л.Н. Доманевский

Ведущая организация: Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского (ИнБЮМ), г. Севастополь

Защита состоится «13» / II 1998 г. в 10³⁰ часов
на заседании Специализированного совета Д117.01.02 при
Всероссийском научно-исследовательском институте
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу:

107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17 а

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Доклад разослан «___» _____ 199_г.

Ученый секретарь
Специализированного совета

А.В. Астафьева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Акулы — одна из древнейших групп рыб, широко распространенных в открытых и прибрежных водах Мирового океана, являясь важным звеном трофической цепи в шельфовых и океанических экосистемах, играют существенную роль в биологии Мирового океана; без них нельзя представить и объяснить многие протекающие здесь процессы, прежде всего, процессы формирования биологической и промысловой продуктивности того или иного района.

В последние десятилетия, по мере развития и интенсификации океанического промысла, а также в связи с достижениями науки в области технологии переработки рыбных продуктов, биохимии, медицины, фармакологии, к акулам проявляется устойчивый интерес как к потенциальным объектам добычи, поскольку они, в отличие от других рыб, обладают уникальными технологическими свойствами и могут использоваться, кроме пищевого и технического, в различных других направлениях. Акулы, будучи относительно доступными для промысла, предоставляют рыбакам и переработчикам широкие возможности для полной утилизации и мяса, и плавников, и шкуры, и хрящей этих рыб, не говоря уже о печени, являющейся богатейшим источником витамина А, и внутренних органов, используемых для изготовления медицинских препаратов и получения биологически активных веществ. Особый интерес в этой связи вызывает абсолютная невосприимчивость акул к образованию злокачественных опухолей.

В то же время следует подчеркнуть, что степень изученности акул из различных районов Мирового океана далеко не одинакова. Наименее исследованными до недавнего времени оставались акулы Индийского океана, причем это касалось их пространственного и вертикального распределения, систематического положения, биологии, возможностей и перспектив промысла.

Среди акул Индийского океана наиболее полно были описаны виды из вод Южной Африки [Smit, 1961; Bass et al., 1973; 1975 а; b; c; d; 1976], экваториальной зоны океана [Губанов, 1974 б; 1976 а; 1978] и Персидского залива [Goubanov et al., 1986], представляющие лишь небольшую часть всего многообразия этих хищников в Индийском океане. По акулам остальных районов имелись лишь фрагментарные сведения, что объясняется, с одной стороны, чисто научным, "академическим" подходом к изучению этих животных [Парин, 1964; 1968; 1987; 1988; Пиотровский, Прутько, 1980; Шербачев и др., 1982; 1986; Barnard, 1925; Blegwad, Loppenthin, 1944; Duhamel, Ozonf-Costaz, 1982; D'Aubrey, 1969; Dawies, Joubert, 1967; Day, 1878; Fourmanoir, 1961; Fowler, 1956; Garrick, 1960 а; 1960 б; 1982; Hulley, Penzith, 1966; Merret, 1973; Misra, 1947; 1952; 1969; Munro, 1955; Nair, Appukuttan, 1973; 1974; Nair et al., 1974; Nakaya, 1973; Setna, Sarangdhar, 1946; 1948; Silas, Prasad, 1969; Springer, 1968; 1979; Springer, D'Aubrey, 1972; Springer, Garrick, 1964; Talwar, 1974; Wheeler, 1959; 1960; 1963; Whitley, 1967], а с другой — прагматическими целями, обусловившими концентрацию усилий либо на видах, имеющих наибольшую промысловую ценность [Губанов, 1972; 1974; 1974 а; 1976 а; 1985; 1990; Губанов, Божков, 1971; Губанов, Григорьев, 1975; Губанов и др., 1986 б; Губанов, Тимохин, 1987; 1989; Левитский, 1970; Мартинсен, 1965; 1966; Осипов, 1968; Павлов, Павлов, 1967; Парин, 1963; Соловьев и др., 1970; Pillai, Honma, 1978; Qureshi, 1971], либо на видах, представляющих опасность для человека [Мак-Кормик и др., 1968; Coppleson, 1958; Costeau and Costeau, 1970; Wallet, 1978] и, как следствие, наносящих ущерб курортному бизнесу.

Сказанное обуславливает актуальность и необходимость более широкого и детального изучения акул Индийского океана. Оно приобретает важное значение для рыбной промышленности вообще, а для украинской в особенности, в силу ряда объективных причин, главная из которых — резкое снижение потреб-

ления морепродуктов в последние годы: на душу населения приходится не более 3,5 кг в год вместо 18-19 кг в 1989-1990 гг. В недавнем прошлом на долю рыбопромысловых организаций Украины приходилось около 1 млн. т морепродуктов, большая часть которых добывалась океаническим флотом, и сегодня совершенно очевидно, что возрождение океанического промысла есть объективная необходимость, вызванная нарастающей нехваткой животных белков и возможной угрозой продовольственной безопасности страны.

При этом возрождение океанического промысла должно осуществляться на принципиально иной основе, поскольку времена крупных рыбопромысловых экспедиций (по 10-12 и более судов), требующих больших экономических затрат и соответствующего научного обеспечения, прошли.

В новых условиях промысел в отдаленных районах Мирового океана целесообразно осуществлять путем "рейдирования" небольших, мобильных групп судов или судов-одиночек, промысляющих в наиболее продуктивных районах океана, не находящихся под юрисдикцией иностранных государств. И именно в Индийском океане небольшой по объему, но ценный в пищевом отношении промысел акул, а также тунцов, мечерылых и других объектов пелагического и донного ярусного лова, может стать эффективным и экономически выгодным. Облов пассивными орудиями лова неритических, пелагических, в особенности эпипелагических, ихтиоценов Индийского океана, в которых акулы в ряде случаев играют, как уже отмечалось, существенную, а иногда и ведущую роль, может также несколько уравновесить соотношение количества этих хищников с другими группами рыб, подвергающимися прессу промысла при донных и пелагических тралениях.

Таким образом, всестороннее изучение акул Индийского океана и разработка рекомендаций по их использованию представляются вполне своевременными и актуальными.

Цель и задачи исследования

Цель работы — на основе результатов многолетних собственных исследований и имеющихся литературных источников дать систематическое описание акул Индийского океана, их географическое распространение, биологическую характеристику и охарактеризовать возможные пути и перспективы хозяйственного использования.

Для достижения поставленной цели необходимо было решать следующие главные задачи:

- уточнить видовой состав и пространственное распределение акул Индийского океана;
- дать описание систематического положения акул в свете современных представлений и составить определительные таблицы;
- оценить относительное обилие и выявить районы максимальных концентраций акул, а также их роль в экосистеме эпипелагиали Индийского океана;
- охарактеризовать основные черты биологии акул Индийского океана;
- составить промысловые описания основных районов добычи акул;
- определить возможные пути и направления хозяйственного использования;
- создать научно-практическое пособие по акулам Индийского океана для биологов и рыбаков.

Научная новизна

В настоящей работе на основе многолетних наблюдений и исследований ЮгНИРО (ранее АзчерНИРО) и Югрыбпроиска (ранее Азчеррыбпромразведка, Югрыбпромразведка) практически во всех районах Индийского океана — от Субантарктики до вод Персидского и Бенгальского заливов и от островов Суматра

и Ява и Западной Австралии до Восточной Африки — автором впервые критически проанализированы и обобщены все данные о видовом составе и ареалах акул, представленных более чем 150 различными видами.

Значительно расширены представления об ареалах 100 видов акул, при этом 26 видов по результатам полевых определений зарегистрированы в Индийском океане впервые, а один определен как новый вид для Мирового океана.

На основе анализа оригинальных полевых экспедиционных материалов и литературных данных составлены карты современного распространения акул, обитающих в Индийском океане.

По разработанной автором схеме измерений пластических и меристических признаков составлены определительные таблицы семейств, родов и видов всех известных ныне акул Индийского океана.

Впервые приведены подробные сведения по экологии массовых видов акул, имеющих промысловое значение, подготовлен и издан атлас-определитель "Акулы Индийского океана", в котором указаны районы промысловых концентраций акул, орудия и способы их лова, возможности хозяйственного использования и дана их систематическая и биологическая характеристика.

Впервые предпринята попытка оценить роль акул в экосистеме Индийского океана; освещены вопросы поведения изучаемых акул, степень их агрессивности и опасности для человека.

Выполненные автором технологические исследования позволили выяснить соотношение массы отдельных частей тела некоторых, наиболее массовых, видов акул.

Практическое значение

Результаты исследований дают научную основу для возобновления и развития океанического экспедиционного лова эпипелагических акул тропических и умеренных вод Индийского океана, а также акул, обитающих над подводными поднятиями и в районах свалов глубин материкового и островных склонов. Ранее в СССР промысловое освоение океанических акул не получало должного развития в связи с нетрадиционностью этого объекта для отечественного потребителя и многочисленными препонами при сбыте продукции за рубежом. Совершенствование рыночных реформ, предоставляющих большую свободу действий для рыбопромысловых предприятий, позволяет сбывать акул заинтересованным европейским и афро-азиатским странам и фирмам, получать прибыль и ввозить ту рыбную продукцию, которая пользуется спросом у населения.

С учетом того, что, кроме специализированного промысла акул, их лов возможен также при промысле тунцов и мечерылых, когда они составляют в уловах до 50%, а иногда и более, особую актуальность приобретают работы, характеризующие количественное распределение этих хищников в различных районах Индийского океана, а также выделение участков, наиболее перспективных в промысловом отношении. Карты распределения уловов основных промысловых видов акул эпипелагиали и поднятий дна Индийского океана с указанием количества экземпляров, вылавливаемых на 1 тыс. крючков в том или ином районе, а также улов в кг на 100 выставленных крючков, отражают не только картину распределения этих видов, но и служат прямым указанием промысловикам на участки максимально возможных уловов.

Эти вопросы, помимо публикаций в научной периодике, нашли отражение в 7 промысловых описаниях районов Индийского океана и 2 атласах гидрометеорологических и промысловых данных, квартальных и перспективных прогнозах по сырьевой базе Индийского океана и годовых отчетах ЮгНИРО. В работе даны рекомендации по поиску скоплений массовых видов акул, установлены ориентиры поисков этих скоплений и условия их формирования, приводятся конкретные районы и сезоны промысла тех или иных видов. В то же время обращено внимание на роль акул как индикаторов поиска других гидро-

бионтов — головоногих моллюсков, ракообразных и рыб. Подготовлены и составлены таблицы размерно-массовых характеристик и соотношения частей тела (голова, тушка, печень, плавники и т. д.) разных видов акул, что послужило основой для разработки рекомендаций по их использованию. На основе анализа существующих технологических разработок определены пищевая и техническая ценность каждого из 150 видов акул. И, наконец, в обобщающей работе "Акулы Индийского океана", помимо таксономической и биологической характеристик, приведены районы обнаружения, глубины обитания, орудия лова, применяемые при промысле каждого вида, и его процент в уловах.

В книге указывается также степень опасности каждого вида для человека.

Таким образом, идентификация таксонов, знание видового состава, биологии и экологических особенностей служат необходимой научной основой организации эффективного промысла и рационального использования акул — наименее эксплуатируемой части биоресурсов Индийского океана, доступной для отечественного промысла.

Полученные данные позволяют:

- выделить наиболее перспективные участки промысла акул;
- определить наиболее ценные, пользующиеся спросом, виды;
- выбрать способы и орудия их лова.

Апробация работы

Основные положения и результаты исследований неоднократно докладывались и обсуждались на научных коллоквиумах отдела океанического рыболовства, на заседаниях Ученого совета и отчетных сессиях АзчерНИРО-ЮгНИРО по итогам океанографических рыбохозяйственных исследований (1969-1976 гг., 1981-1992 гг.) и научных совещаниях Департамента рыбных богатств государства Кувейт (1977-1980 гг.); на научно-промысловых советах ВРПО "Азчеррыба" ("Югрыба") (1981-1993 гг.); на II-ой Всесоюзной конференции по промысловой океанографии (г. Калининград, 1973 г.); на II-ом Всесоюзном съезде океанологов (г. Севастополь, 1982 г.); на XI Межвузовской научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава АСП и сотрудников ВУЗов Минрыбхоза СССР (г. Калининград, 1983 г.); на Всесоюзном совещании по проблемам тунцового промысла (г. Калининград, 1986 г.); на Международном семинаре ЮНЕСКО по развитию океанографии в Малагасийской республике "Colosean-II" (Нози-Бе, Мадагаскар, 1987 г.); на VII Всесоюзной конференции по промысловой океанологии (г. Астрахань, 1987 г.); на III съезде советских океанологов (г. Ленинград, 1987 г.); на Всесоюзном совещании "Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР" (г. Калининград, 1990 г.); на Всесоюзной научной конференции "Проблемы рыбопромыслового прогнозирования" (г. Калининград, 1991 г.); на Первом межгосударственном совещании "Сырьевые ресурсы тунцов и сопутствующих объектов промысла Мирового океана и проблемы их рационального использования" (г. Керчь, 1992 г.); на Первом конгрессе ихтиологов России (г. Астрахань, 1997 г.); использовались в годовых прогнозах, представляемых в Минрыбхоз и рыбодобывающие организации в 1973-1994 гг.

Кроме того, отдельные положения представлены в семи промысловых описаниях (п-ова Хафун—о-ва Сокотра; северной части Бенгальского залива; Маскаренского хребта; прибрежных вод Мозамбика; открытых вод юго-западной части Индийского океана; открытых вод северо-западной части Индийского океана; открытой части Индийского океана (промрайоны 51, 57), изданных МО СССР и АзчерНИРО, и двух атласах гидрометеорологических и промысловых данных (юго-западная часть тропической зоны Индийского океана; северо-западная часть тропической зоны Индийского океана), изданных Минрыбхозом СССР и ГУ гидрометеослужбы.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 55 работ общим объемом 62 п. л.

ГЛАВА I

Материал и методы исследований

В основу работы положены полевые материалы, собранные в экспедициях ЮгНИРО (АзчерНИРО) и ППП "Югрыбпоиск" (Югрыбпромразведка) более чем за 30-летний период — с 1961 по 1995 гг. Исследования охватили практически весь Индийский океан (рис. 1), однако наибольшее внимание уделялось субтропическим и экваториальным районам, где акулы широко представлены и составляют значительную долю в уловах среди других рыб.

Автор принимал непосредственное участие в семи экспедициях, пятью из которых руководил, и, будучи основным исполнителем по этой группе рыб, анализировал и обобщал также всю первичную информацию, поступавшую в его распоряжение из других экспедиций. Большой объем материалов собран автором в Персидском заливе в 1976-1980 гг. в период работ в Департаменте рыбных богатств Кувейта.

За время исследований были обработаны и проанализированы материалы 134 научно-исследовательских экспедиций ЮгНИРО и более 200 научно-поисковых рейсов Югрыбпромразведки, в которых было выполнено соответственно 12502 и 11411 донных тралений, 1387 и 4602 пелагических тралений, 2723 и 1935 ярусных постановок, обработано 1188000 и 891000 крючков. Различным биологическим исследованиям подвергнуто 14791 экземпляр акул разных видов, в т. ч. 14791 экз. биологическим анализам, 1700 экз. морфометрическим анализам, собрано и обработано 13780 проб на питание и 7055 проб для определения плодовитости (табл. 1). При этом лично автором преимущественно исследовались крупные акулы эпипелагиали из ярусных уловов.

В целях изучения миграций акул автор проводил их мечение — всего помещено 252 экз.

Кроме того, аналогичные исследования проводились автором в Персидском заливе в 1976-1980 гг.; использовались также материалы по этому региону за 1974-1976 гг. и 1981-1982 гг., любезно предоставленные Б.С. Соловьевым.

При исследованиях использовались, как правило, общепринятые методики, но ввиду специфичности объекта изучения автором были предложены некоторые модификации. Так, при определении видового состава и морфометрических анализах применялась схема, разработанная автором на основе работ Бигеллоу и Шредера [Bigelow, Schroeder, 1948] и Н.В. Парина [1964] с учетом пластических и меристических признаков, предложенных Бассом и др. [Bass et al., 1974].

В целях получения унифицированных данных по биологии и систематике акул была разработана и применена в экспедициях единая схема сбора полевых материалов (Приложение 1).

Кроме того, усовершенствована дентальная формула, учитывающая количество рядов зубов в каждой челюсти различных видов акул, предложен и проверен на практике новый способ сбора и хранения проб по питанию и биологии размножения, сделана попытка определения возраста по хрусталику глаза.

С целью видовой идентификации вырезались челюсти акул, высушивались и доставлялись в Керчь. Из личной коллекции автора в музей ЮгНИРО передано 98 челюстей акул различных видов; челюсти крупнейшего из зарегистрированных в Мировом океане экземпляра акулы-мако, вырезанные автором, переданы в Зоологический музей ЗИН АН СССР (Санкт-Петербург).

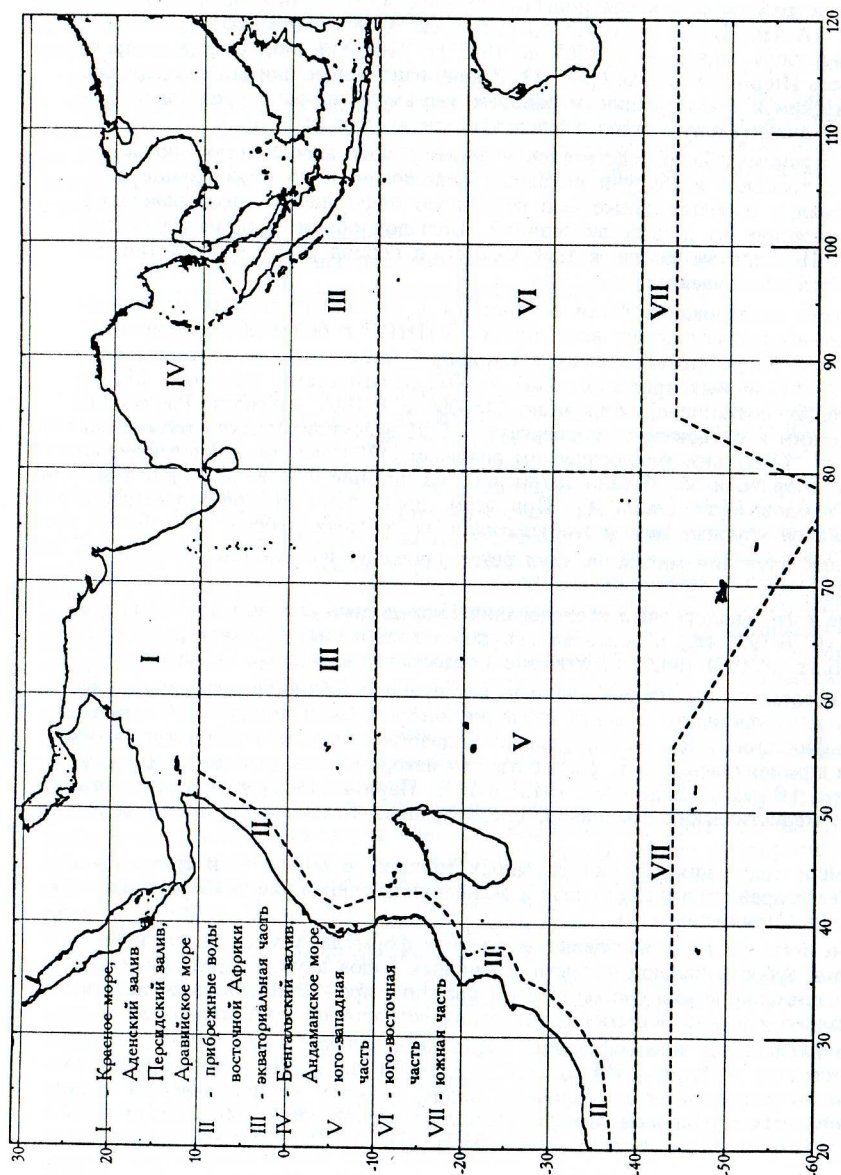


Таблица 1
Объем выполненных анализов различных видов акул

Виды акул	Биологи- ческих анализов	Проанали- зировано на питание	Проанали- зировано на плодот- ворность	Морфо- метрических анализов
1	2	3	4	5
<i>Isurus oxyrinchus</i> (Rafinesque, 1809)	493	493	253	73
<i>Isurus paucus</i> (Guitart Manday, 1788)	65	55	35	45
<i>Alopias vulpinus</i> (Bonnaterre, 1788)	341	341	171	98
<i>Alopias superciliosus</i> (Lowe, 1839)	102	102	57	87
<i>Chiloscyllium arabicum</i> Gubanov, 1980	95	95	85	50
<i>Pentanchus profundicolus</i> Smith et Radcliffe, 1912	97	97	57	-
<i>Scyliorhinus capensis</i> (Smith, 1838)	97	73	36	-
<i>Apristurus indicus</i> (Brauer, 1906)	58	50	30	25
<i>Mustelus manazo</i> Bleeker, 1854	66	66	32	50
<i>Galeocerdo cuvier</i> (Lesueur, 1822)	350	350	177	86
<i>Scoliodon laticaudus</i> Müller et Henle, 1838	83	74	37	-
<i>Loxodon macrorhinus</i> Müller et Henle, 1839	130	130	50	-
<i>Prionace glauca</i> (Linnaeus, 1758)	1936	1936	1080	96
<i>Carcharhinus limbatus</i> Valenciennes, 1839	1077	1077	527	112
<i>Carcharhinus leucas</i> (Valenciennes, 1839)	105	105	52	32
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i> (Bleeker, 1856)	197	197	97	-
<i>Carcharhinus albimarginatus</i> (Rüppell, 1837)	895	895	449	92
<i>Carcharhinus obscurus</i> (Lesueur, 1818)	1977	1957	970	80
<i>Carcharhinus longimanus</i> (Poey, 1861)	370	370	175	94
<i>Carcharhinus falciformis</i> (Bibron, 1839)	508	508	152	20
<i>Carcharhinus sorrah</i> (Valenciennes, 1839)	120	120	63	50

1	2	3	4	5
<i>Carcharhinus brachyurus</i> (Günther, 1870)	96	96	47	-
<i>Carcharhinus brevipinna</i> (Müller et Henle, 1838)	110	110	58	50
<i>Carcharhinus plumbeus</i> (Nardo, 1827)	764	764	372	-
<i>Carcharhinus wheeleri</i> Garrick, 1982	124	124	66	50
<i>Carcharhinus melanopterus</i> (Quoy et Gaimard, 1824)	270	270	141	-
<i>Carcharhinus sp. sp.</i>	389	368	182	-
<i>Sphyrna zygaena</i> (Linnaeus, 1758)	142	131	58	8
<i>Sphyrna tudes</i> (Valenciennes, 1822)	174	174	101	41
<i>Centrophorus squamosus</i> (Bonnaterre, 1788)	98	98	52	20
<i>Deania quadrispinosum</i> (McCulloch, 1915)	210	190	103	28
<i>Centroscymnus coelolepis</i> Bocage et Capello, 1864	809	794	401	110
<i>Centroscymnus crepidator</i> (Bocage et Capello, 1864)	205	205	106	50
<i>Etmopterus spinax</i> (Linnaeus, 1758)	250	220	111	20
<i>Etmopterus lucifer</i> Jordan et Snyder, 1902	300	290	154	20
<i>Dalatias licha</i> (Bonnaterre, 1788)	260	250	132	50
<i>Squatina africana</i> Regan, 1908	38	38	21	-
Другие виды	590	567	367	163
Всего	14791	13780	7055	1700

Автором разработан и апробирован метод определения улова акул на единицу усилия за единицу времени, что позволяло более точно вести учет их численности и оценивать промысловые возможности районов скоплений.

Для массовых видов, представляющих наиболее важное промысловое значение, применено районирование Индийского океана по пятиградусным квадратам с указанием количества экземпляров каждого вида, вылавливаемого на 1000 крючков.

В ходе исследований автором использована и критически рассмотрена вся доступная литература по акулам Индийского океана и других районов.

Разумеется, выполнение подобного объема работ, особенно сбора полевых материалов в экспедициях, зачастую проходивших одновременно в разных районах океана, не под силу одному человеку. Поэтому, по нашей просьбе, по нашим программам и методикам материал собирался сотрудниками ЮгНИРО и ППП "Югрыбпоиск". Автор глубоко признателен всем коллегам, участвовавшим с

ним в экспедициях, а также собиравшим полевые материалы в других рейсах — А.Т. Божкову, В.А. Будниченко, А.М. Вертунову, А.А. Зубченко, Н.А. Иванину, А.Е. Ившину, В.В. Коркошу, В.В. Кракатице, В.Е. Краткому, В.Н. Левитскому, Э.Э. Мейснеру, В.И. Одинцову, А.С. Петренко, А.Н. Рытову, Б.С. Соловьеву, И.Г. Тимохину, В.Б. Фримеру.

ГЛАВА II

Видовой состав (отряды, семейства, роды, виды) и географическое распространение акул Индийского океана

Видовой состав акул Индийского океана до 60-х годов — начала регулярных рыбохозяйственных исследований ЮгНИРО и других институтов системы Минрыбхоза СССР — был изучен слабо.

Разрозненные данные предыдущих исследований [Day, 1988; Fowler, 1936; Smith, 1961; Fourmanoir, 1961] касались описания систематического положения акул в отдельных, чаще всего прибрежных регионах, что порождало обилие синонимов и путаницу и не позволяло представить полную картину видового состава этих хищников и их распространения в целом по Индийскому океану. Общее число видов, отмеченных в данный период, не превышало нескольких десятков; среди них чаще всего упоминались виды, обитающие в районах разветвлений, среди них чаще всего упоминались виды, обитающие в районах разветвлений, среди них чаще всего упоминались виды, обитающие в районах разветвлений.

Проведенный автором детальный анализ собственных сборов и материалов многолетних экспедиционных исследований ЮгНИРО и Югрыбпоиска показал, что видовой состав акул Индийского океана значительно богаче: к настоящему времени здесь зарегистрировано 169 видов акул, относящихся к 7 отрядам и 22 семействам (табл. 2). Подробная характеристика 152 видов нашла отражение в книге "Акулы Индийского океана" [Губанов, 1993].

Наибольшим разнообразием видового состава отличаются семейства серых (сем. *Carcharhinidae*), кошачьих (сем. *Scyliorhinidae*) и колючих (сем. *Squalidae*) акул, представленных соответственно 38, 34 и 29 видами. Иными словами, упомянутые три семейства включают более половины известных видов акул Индийского океана. Далее по видовому разнообразию следуют семейства куньих (сем. *Triakidae*) и ковриковых (сем. *Orectolobidae*) акул, первое из которых включает 16, а второе — 10 видов. Остальные семейства насчитывают от 1 до 5 видов.

Вообще из 350 видов акул, отмеченных в Мировом океане [Губанов и др., 1986], почти половина зарегистрирована в Индийском океане, однако это не означает, что здесь невозможно обнаружение и других видов. В пользу такого утверждения говорит, например, факт обнаружения автором в районах Мадагаскарского хребта, банки Сая-де-Малья и г. Эррор мозаичной большеротой акулы *Centrophorus tessellatus* [Cargan, 1906] сем. *Squalidae*, ранее известной только у Тихоокеанского побережья Японии. В целом же впервые для Индийского океана по результатам полевых наблюдений зарегистрировано 26 видов, относящихся к 7 семействам, в т. ч.: разнозубые акулы (сем. *Heterodontidae*) — *Heterodontus japonicus*; кошачьи акулы (сем. *Scyliorhinidae*) — *Pentanchus profundicolus*, *Apristurus parvipinnis*, *A. laurussoni*, *A. microps*, *A. kampa*, *A. platyrhynchus*, *A. verveyi*, *Halaenurus canescens*; куньи акулы (сем. *Triakidae*) — *Triakis henley*, *Mustelus mustelus*, *M. canis*, *M. lunulatus*, *M. punctulatus*, *Eridacnis barbouri*; серые акулы (сем. *Carcharhinidae*) — *Negaprion brevirostris*, *Carcharhinus porosus*; молотоголовая акула (сем. *Sphyrnidae*) — *Sphyrna tudes*; катрановые акулы (сем. *Squalidae*) — *Squalus acanthias*, *Centroscymnus coelolepis*, *Etmopterus granulosus*, *E. princeps*, *E. hillianus*, *E. brachyurus*, *E. baxteri*.

Как видно из табл. 2, наиболее широко акулы распространены в западной части Индийского океана, где они представлены на юго-западе 21 семейством и 126 видами, у восточного побережья Африки — 20 семейств и 110 видами, в Аравийском море, Аденском и Персидском заливах — 17 семейств и 106 видами. Здесь встречаются практически все виды серых акул, известные в Индийском океане; богато представлены колючие акулы, преобладающие в юго-западной части Индийского океана и в прибрежных водах у восточного побережья Африки, колючие акулы, доминирующие в юго-западной части Индийского океана. Обычными являются представители семейств сельдевых (сем. *Lamidae*), лисих (сем. *Alorididae*), ковриковых (сем. *Oreobrotidae*) и молодоголовых (сем. *Sphyrnidae*) акул.

В юго-западной части Индийского океана, не обнаружены лишь представители одного семейства — ложнобулавчатых акул (сем. *Pseudotriakidae*), у Восточной Африки — двух семейств (сем. *Rhinodontidae* и сем. *Cetorhinidae*), а в Красном и Аравийском морях и в Адигском и Персидском заливах — пяти семейств (сем. *Chlamydoselachidae*, сем. *Mitsukurinidae*, сем. *Cetorhinidae*, сем. *Oxyrinidae* и сем. *Photichthyidae*).

В восточной части Индийского океана акулы так же, как в западной, имеют повсеместное распространение, но их видовой состав здесь значительно беднее: на юге он представлен 73 видами и 17 семействами, а в Бенгальском заливе и Андаманском море — 69 видами и 11 семействами (табл. 2). Наиболее полно в этом регионе представлены семейства серых (сем. *Carcharhinidae*) и ковровых (сем. *Orestiodontidae*) акул, доминирующих в Бенгальском заливе и Андаманском море, за ними следует семейство колючих (сем. *Squalidae*) и кошачьих (сем. *Scyliorhinidae*) акул. Характерно, что, в отличие от западной части океана, в Бенгальском заливе и Андаманском море вообще не зарегистрированы акулы семейств *Dalatiidae*, *Squatinidae*, *Pristiophoridae* и *Photemidae*. В то же время сем. *Dalatiidae*, в отличие от других районов, в юго-восточной части Индийского океана, представлено наибольшим числом видов. То же самое можно сказать и о семействах *Squatinidae* и *Pristiophoridae*.

Особое положение занимают акулы экваториальной зоны Индийского океана, которые насчитывают 52 вида, относящихся к 12 семействам. Подавляющее большинство их них (30 видов) являются крупными пелагическими акулами и относятся к семейству серых (сем. *Spharopterygidae*). Зубы представлены также почти все виды крупных эллипсидальных акул семейства сельдевых (сем. *Lamnidae*), лисых (сем. *Alopiidae*) и многоголовых (сем. *Sphyrnidae*) акул, но полностью отсутствуют виды семейства кошачьих (сем. *Scorpaenidae*) акул, и всего 4 видами представлено семейство колючих (сем. *Squalidae*), многочисленных в других районах. В водах, расположенных южнее 40° ю.ш., видовой состав акул весьма беден и насчитывает всего 7 видов, относящихся к 6 семействам, в т. ч. 2 вида предбазальных (сем. *Hexanchidae*) и по 1 виду семейств сельдевых (сем. *Lamnidae*), колючкозубых (сем. *Pseudotriakidae*)*, серых (сем. *Spharopterygidae*), карпазовых (сем. *Squalidae*) и псаммородов (сем. *Dalmanidae*) акул. Все эти виды редки, область их распространения ограничивается, по-видимому, 60° ю.ш., однако обнаружение подовыми наблюдениями на банке Батзарэ южного свещепого эомтеруса (*Etmopterus granulosus*, сем. *Squalidae*) позволяет надеяться на присутствие акул и южнее, на других, еще не обнаруженных, податиях.

Результаты проведенных исследований показывают, что Индийский океан является районом, одним из наиболее ранооформившихся по видовому составу акул. В нем представлены практически все известные отряды и семейства акул Мирового океана. Основой видовой разнообразия служат представители трех семейств акул - серых (сем. *Squaliidae*), кончатых (сем. *Sphyrnidae*) и скатов (сем. *Rhinochimaeridae*).

* *Pseudotriakis microdon* обнаружена в желудке камбалы В.Л. Юховым [1970].

Видовой состав и географическое распространение акул в водах Индийского океана

Отряд Семейство Вид	Район обитания							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	
	1	2	3	4	5	6	7	8
ОТРЯД НЕТЕРОДОНТИФОРМЕС - разнозубообразные								
<i>Семейство</i>								
<i>Heterodontidae</i>								
<i>Heterodontus portusjacksoni</i> (Meyer, 1793)	-	-	-	-	-	-	++	-
<i>Heterodontus japonicus</i> (Macleay et Maklay, 1884)	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Heterodontus gamalheira</i> (Smith, 1949)	+	++	-	-	-	-	+	-
ОТРЯД HEXANCHIFORMES - многожаберникообразные								
<i>Семейство</i>								
<i>Chlamydoselachidae</i>								
<i>Chlamydoselachus anguineus</i> (Garman, 1884)	-	+	-	-	-	++	-	-
<i>Семейство Hexanchidae</i>								
<i>Hexanchus griseus</i> (Bonaparte, 1788)	+	++	+	+	+	+	-	+
<i>Heptanchias perlo</i> (Bonaparte, 1788)	++	-	-	-	-	+	-	+
<i>Heptanchias dakini</i> (Whitley, 1931)	-	-	-	-	-	-	*	-
<i>Notorynchus cepedianus</i> (Peron, 1807)	+	++	-	-	-	+	-	-
ОТРЯД LAMNIFORMES - ламнообразные								
<i>Семейство</i>								
<i>Odontaspidae</i>								
<i>Odontaspis aenarius</i> (Ogilbi, 1911)	-	-	-	-	-	+	++	-
<i>Odontaspis ferrox</i> (Risso, 1810)	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Odontaspis tauris</i> (Rafinesque, 1810)	+	+	+	+	++	+	-	-
<i>Odontaspis tricuspidatus</i> (Day, 1878)	+	+	-	-	++	+	-	-
<i>Odontaspis kamoharai</i> (Matsubara, 1936)	*	+	-	-	-	-	+	-
<i>Семейство</i>								
<i>Mitsukurinidae</i>								
<i>Mitsukurina owstoni</i> (Jordan, 1898)	-	++	-	-	-	+	+	-
<i>Семейство Lamnidae</i>								
<i>Carcharodon carcharias</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	*	-	-	*	*	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Lamna nasus (Bonnaterre, 1788)	+	-	-	-	+	-	++
Isurus oxyrinchus (Rafinesque, 1809)	++	+	+	+	+	++	-
Isurus paucus Guitart Manday, 1966	++	+	+	+	+	+	-
Семейство Alopiidae							
Alopias vulpinus (Bonnaterre, 1788)	++	++	+	+	+	+	-
Alopias superciliosus (Lowe, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Alopias pelagicus (Nakamura, 1935)	+	+	+	++	+	-	-
ОТРЯД							
CARCHARHINIFORMES - кархаринообразные							
Семейство Orectolobidae							
Nebrius ferrugineus (Lesson, 1830)	*	*	+	+	+	+	-
Ginglymostoma brevicaudatum Günther, 1866	-	++	+	-	+	-	-
Nebrius concolor (Rüppel, 1835)	*	-	-	-	+	-	-
Stegostoma fasciatum (Hermann, 1783)	+	++	+	+	+	+	-
Stegostoma varium (Seba, 1758)	-	*	-	-	*	-	-
Hemiscyllium ocellatum (Bonnaterre, 1788)	*	*	-	+	-	+	-
Chiloscyllium indicum (Gmelin, 1789)	+	*	-	+	-	-	-
Chiloscyllium plagiosum (Bennet, 1830)	*	*	-	*	-	-	-
Chiloscyllium griseum Müller et Henle, 1838	++	*	-	+	+	-	-
Chiloscyllium arabicum Gubanov, 1980	+	-	-	-	-	-	-
Семейство							
Rhiniodontidae							
Rhiniodon typus (Smith, 1828)	+	-	*	-	*	*	-
Семейство Cetorhinidae							
Cetorhinus maximus (Gunnerus, 1765)	-	-	-	-	*	*	-
Семейство							
Pseudotriakidae							
Pseudotriakis microdon (Capello, 1868)	*	+	-	-	-	-	*
Семейство Scyliorhinidae							
Pentanchus profundicolus Smith et Radcliffe, 1912	-	-	-	-	+	-	-
Scyliorhinus capensis (Smith, 1838)	-	++	-	-	+	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Cephaloscyllium sufflans (Regan, 1921)	+	++	-	+	+	-	-
Cephaloscyllium fasciatum Chan, 1966	-	-	-	-	-	*	-
Cephaloscyllium laticeps (Dumeril, 1853)	-	-	-	-	-	*	-
Cephaloscyllium nascione Whitley, 1932	-	-	-	-	-	-	-
Cephaloscyllium silasi (Talwar, 1974)	*	-	-	-	-	-	-
Poroderma africanum (Gmelin, 1789)	-	++	-	-	+	-	-
Poroderma marleyi Fowler, 1934	+	*	-	-	+	-	-
Poroderma pantherinum (Smith, 1838)	-	-	-	-	+	-	-
Atelomycterus marmoratus (Bennet, 1830)	+	++	-	+	-	+	-
Apristurus atlanticus (Kofoed, 1927)	-	-	-	-	-	*	-
Apristurus kampae Taylor, 1972	-	-	-	-	-	+	-
Apristurus indicus (Brauer, 1906)	++	*	-	-	+	+	-
Apristurus investigatoris (Misra, 1962)	-	-	-	*	-	-	-
Apristurus laurussoni (Saemundsson, 1922)	-	-	-	-	+	+	-
Apristurus parvipinnis Springer et Heemstra, 1979	-	-	-	-	-	+	-
Apristurus microps (Gilchrist, 1922)	-	*	-	-	-	-	-
Apristurus platyrhynchus (Tanaka, 1909)	-	-	-	-	-	-	-
Apristurus saldanha (Barnard, 1925)	-	*	-	-	-	-	-
Apristurus verweyi (Fowler, 1934)	-	-	-	-	-	+	-
Galeus boardmani (Whitley, 1928)	-	-	-	-	-	*	-
Galeus eastmani (Jordan et Snyder, 1904)	-	-	-	+	-	-	-
Halaehurus boesemani Springer et D'Aubrey, 1972	+	*	-	+	-	-	-
Halaehurus lineatus Bass, D'Aubrey et Kistnasamy, 1975	-	-	-	-	*	-	-
Halaehurus canescens (Günther, 1878)	+	-	-	-	-	-	-
Halaehurus natalensis (Regan, 1904)	+	+	-	+	-	-	-
Halaehurus quagga (Alcock, 1899)	+	*	*	*	-	-	-
Halaehurus hispidus (Alcock, 1891)	+	*	*	*	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Halaelurus lutarius Springer et D'Aubrey, 1972	-	*	-	-	*	-	-
Haploblepharus edwardsii (Voigt, 1832)	-	-	-	-	+	-	-
Haploblepharus fuscus (Smith, 1950)	+	+	-	+	+	-	-
Holohalaelurus punctatus (Gilchrist, 1914)	+	+	-	-	+	-	-
Holohalaelurus regani (Gilchrist, 1922)	+	+	-	-	*	-	-
Семеѹсмао Triakidae							
Triakis scyllium (Müller et Henle, 1839)	+	*	-	*	*	-	-
Triakis megalopterus (A. Smith, 1849)	-	-	-	-	*	-	-
Triakis natalensis (Steindachner, 1866)	-	-	-	-	-	-	-
Triakis henlei (Gill, 1863)	+	-	-	-	+	-	-
Ctenacis fehlmani (Springer, 1968)	-	*	-	-	-	-	-
Mustelus canis (Mitchell, 1815)	+	+	-	-	+	-	-
Mustelus lunulatus Jordan et Gilbert, 1883	+	-	-	-	-	-	-
Mustelus manazo Bleeker, 1854	+	+	+	-	+	-	-
Mustelus mustelus (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	+	-	-
Mustelus punctulatus Risso, 1826	-	-	+	-	+	-	-
Mustelus palumbes Smith, 1957	-	-	+	-	+	-	-
Scylliogaleus queketti Boulenger, 1902	+	+	-	-	+	-	-
Eridacnis radcliffei Smith, 1913	+	+	-	*	-	*	-
Eridacnis sinuans Smith, 1957	-	+	-	-	*	-	-
Eridacnis barbouri (Bigelow et Schroeder, 1944)	-	+	-	-	-	-	-
Triacodon obesus (Rüppell, 1837)	+	+	*	*	+	*	-
Семеѹсмао Carcharinidae							
Galeorhinus galeus (Linnaeus, 1758)	+	+	*	*	+	*	-
Galeorhinus hyugaensis (Miyosi, 1939)	+	*	-	+	-	-	-
Galeocerdo cuvier (Lesueur, 1822)	+	+	-	+	+	+	-
Hemipristis elongatus (Klunzinger, 1871)	+	+	+	-	+	*	-
Chaenogaleus macrostoma (Bleeker, 1852)	+	+	-	+	-	*	-
Negogaleus balfori Day, 1878	+	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Scoliodon laticaudus Müller et Henle, 1838	+	*	-	+	-	-	-
Loxodon macrorhinus Müller et Henle, 1839	+	+	+	-	+	+	-
Rhizoprionodon acutus (Rüppell, 1835)	+	+	+	+	+	-	-
Rhizoprionodon oligolinx Springer, 1964	+	+	-	*	-	-	-
Aprionodon isodon (Valenciennes, 1839)	*	*	-	*	*	-	-
Aprionodon brevipinna (Müller et Henle, 1839)	++	++	+	*	*	*	-
Negaprion brevirostris (Poeby, 1868)	*	*	-	*	*	-	-
Negaprion acutidens (Rüppell, 1835)	+	*	*	*	*	-	-
Hypoprion macloiti (Müller et Henle, 1839)	*	+	*	*	*	*	-
Hypoprion hemiodon (Valenciennes, 1839)	+	*	*	*	*	*	-
Prionace glauca (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+
Carcharhinus limbatus (Valenciennes, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus amblyrhynchoides (Whitley, 1934)	*	*	*	*	*	*	-
Carcharhinus brevipinna Müller et Henle, 1841	*	*	+	-	*	-	-
Carcharhinus sealei (Pietschmann, 1916)	*	+	+	+	+	*	-
Carcharhinus dussumieri (Valenciennes, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus porosus (Ranzani, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus leucas (Valenciennes, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus amboinensis (Müller et Henle, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus melanopterus (Quoy et Gaimard, 1824)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus amblyrhynchos (Bleeker, 1856)	+	-	*	-	+	*	-
Carcharhinus wheeleri Garrick, 1982	*	*	+	-	*	-	-
Carcharhinus albimarginatus (Rüppell, 1837)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus obscurus (Lesueur, 1818)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus galapagensis (Snodgrass et Heller, 1905)	+	+	-	+	*	-	-
Carcharhinus plumbeus (Nardo, 1827)	+	+	+	-	+	*	-
Carcharhinus altimus (Springer, 1950)	+	-	*	+	*	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Carcharhinus longimanus (Poey, 1861)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus falciformis (Bibron, 1839)	+	+	+	-	+	-	-
Carcharhinus sorrah (Valenciennes, 1839)	+	+	+	+	+	+	-
Carcharhinus brachyurus (Günter, 1870)	-	-	-	-	*	*	-
Carcharhinus borneensis (Bleeker, 1859)	-	-	-	+	-	+	-
Семейство Sphyrnidae							
Sphyrna zygaena (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	-
Sphyrna mokarran (Rüppell, 1837)	+	+	+	+	+	-	-
Sphyrna tudes (Valenciennes, 1822)	+	+	-	+	+	+	-
Sphyrna lewini (Griffith et Smith, 1834)	+	+	+	+	+	+	-
Eusphyrna blochii (Cuvier, 1817)	+	-	+	+	+	-	-
ОТРЯД SQUALIFORMES - катранообразные							
Семейство Oxynotidae							
Oxynotus schubnikovi Myagkov, 1986	-	+	-	-	+	-	-
Семейство Squalidae							
Squalus acanthias L., 1758	+	+	+	+	+	+	-
Squalus probatovi Myagkov et Kondjurin, 1986	+	+	-	-	+	-	-
Squalus blainvillei (Risso, 1826)	+	+	+	+	+	+	-
Squalus megalops (Macleay, 1881)	-	+	-	-	+	-	-
Squalus asper Merrett, 1973	+	+	-	-	+	-	-
Atractophorus armatus Gilchrist, 1922	+	-	-	-	+	-	-
Centrophorus moluccensis Bleeker, 1860	+	+	+	+	+	-	-
Centrophorus squamosus (Bonnaterre, 1788)	+	+	-	-	+	-	-
Centrophorus granulosus (Bloch et Schneider, 1801)	+	+	-	-	+	-	-
Centrophorus tessellatus Garman, 1906	-	-	-	-	+	-	-
Centrophorus uyato (Rafinesque, 1810)	-	+	-	-	+	-	-
Deania calcea (Lowe, 1839)	-	-	-	-	+	*	-
Deania quadrispinosum (McCulloch, 1915)	-	+	-	-	+	*	-
Deania profundorum (Smith et Radcliffe, 1912)	+	+	-	+	+	-	-
Scymnodon plunketi (Waite, 1900)	-	-	-	-	+	*	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Centroscymnus coelolepis Bocage et Capello, 1864	-	+	-	-	+	+	-
Centroscymnus crepidater (Bocage et Capello, 1864)	-	+	-	-	+	*	-
Centroscymnus owstoni Garman, 1906	-	-	-	-	+	-	-
Centrocyllium ornatum (Alcock, 1889)	+	+	-	+	-	-	-
Etmopterus spinax (Linnaeus, 1758)	+	+	-	+	+	*	-
Etmopterus lucifer Jordan et Snyder, 1902	-	+	-	-	+	+	-
Etmopterus granulosus (Günther, 1880)	-	+	-	+	+	+	+
Etmopterus princeps Collett, 1904	+	+	-	-	+	-	-
Etmopterus pusillus (Lowe, 1839)	+	+	-	-	+	+	-
Etmopterus hillianus (Poey, 1861)	-	-	-	-	+	-	-
Etmopterus sentosus Bass, D'Aubrey et Kistnasamy, 1976	-	*	-	-	+	-	-
Etmopterus brachyurus (Smith et Radcliffe, 1912)	-	-	-	-	+	-	-
Etmopterus baxteri Garrick, 1957	-	-	-	-	+	-	-
Squaliolus laticaudus Smith et Radcliffe, 1912	-	+	+	+	-	-	-
Семейство Dalatiidae							
Dalatias licha (Bonnaterre, 1788)	+	+	-	-	+	+	-
Isistius brasiliensis (Quoy et Gaimard, 1824)	-	-	-	-	-	++	-
Euprotomicrus bispinatus (Quoy et Gaimard, 1824)	-	-	-	-	+	++	-
Heteroscymnoides marleyi (Fowler, 1934)	+	+	-	-	+	+	-
Somniosus microcephalus (Bloch et Schnaider, 1801)	-	-	-	-	+	-	+
Семейство Echinorhinidae							
Echinorhinus brucus (Bonnaterre, 1788)	+	+	-	+	+	-	-
ОТРЯД SQUATINIFORMES - скватинообразные или морские ангелы							
Семейство Squatinidae							
Squatina australis Regan, 1906	-	-	-	-	+	*	-
Squatina africana Regan, 1908	+	+	+	-	+	-	-
Squatina tergocellata (Regan, 1906)	-	-	-	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8
ОТРЯД PRISTIPHORIFORMES - пилоносообразные							
Семейство Pristiophoridae							
Pristiophorus cirratus (Latham, 1794)	+	+	-	-	+	*	-
Pristiophorus nudipinnis Günter, 1870	+	+	-	-	-	*	-
Семейство Pliotremidae							
Pliotrema warreni Regan, 1906	-	+	-	-	+	-	-
Отрядов	7	7	5	4	7	7	4
Семейств	17	20	12	11	21	17	6
Родов	59	55	27	37	58	49	7
Видов	106	110	52	69	126	73	7
Примечание: Наименование районов см. на рис. 1; + — по данным автора и материалам экспедиций АзчерНИРО и управления "Югрыбпромразведка"; * — по литературным данным.							

колючих (сем. *Squalidae*), а область распространения акул в Индийском океане охватывает воды к северу от 40° ю.ш. Наибольшим видовым разнообразием характеризуется западная часть Индийского океана, что обусловлено физико-географическими особенностями этого района и специфичностью биологии акул.

ГЛАВА III

Биология акул и их роль в экосистемах Индийского океана

Степень изученности биологии акул Индийского океана неодинакова. Лучшие других исследованы акулы, обитающие в водах Юго-Восточной Африки [Bass et al., 1973; 1975; 1976], а также виды, представляющие наибольший промысловый интерес [Губанов, 1972; 1972 а; 1974; 1974 а; 6; 1976; 1976 а; 1978; 1985; 1985 а; 1988; 1990; 1993; Губанов, Григорьев, 1975; Губанов, Мягков, 1982; Губанов и др., 1983; Губанов и др., 1986; Губанов и др., 1986; Губанов, Тимохин, 1987; 1989; 1991; 1992; Ившин и др., 1973].

Результаты исследований автора и имеющиеся литературные сведения позволяют сделать ряд обобщений по биологии акул Индийского океана в целом.

Прежде всего следует отметить, что в процессе эволюции акулы освоили все разнообразные биотопы Индийского океана и встречаются как вблизи берегов, так и в открытых водах от поверхности до глубины почти 10000 м. Тем не менее, по характеру распределения всех акул Индийского океана можно подразделить на 4 основные экологические группы — донную, придонно-пелагическую, пелагическую и глубоководную.

Донные акулы. Самая обширная группа акул Индийского океана включает наибольшее число видов и семейств. В него целиком входят семейства *Orectolobidae* (9 видов), *Squatinae* (3 вида), *Pristiophoridae* (2 вида), *Oxynotidae* (единственный вид), *Pliotrema* (единственный вид), почти полностью сем. *Triakidae* (15 видов из 16), более половины видов сем. *Scyliorhinidae*, а также представители семейств *Hexanchidae* (2 вида), *Carcharhinidae* (13 видов), *Sphyrnidae* (2 вида) и *Dalatiidae* (1 вид).

Большинство видов этой группы обитает в пределах шельфа и верхней части материкового склона, преимущественно на глубинах от 30-40 до 300-400 м. Следует отметить, что семейства *Triakidae* и *Orectolobidae* придерживаются наименьших глубин — не более 50-100 м, а отдельные их представители встречаются на минимальных (3-5 м) глубинах у самого берега. Это — *Nebrius ferrugineus*, *Hemipristis elongatus*, *Mustelus canis*; *Chiloscyllium arabicum* отмечалась в Персидском заливе на глубине 1 м. В то же время семейства *Heterodontidae* и *Scyliorhinidae* предпочитают большие глубины — свыше 100-150 м.

Акулы рассматриваемой группы — типично донные животные, не совершающие, за редким исключением, протяженных миграций. Места их обитания — чаще всего каменистые и песчаные грунты с зарослями водорослей и относительно богатой донной фауной [Губанов, 1993].

Придонно-пелагические акулы. Сравнительно небольшая по объему группа, включающая представителей 3 семейств: *Carcharhinidae* (20 видов), *Sphyrnidae* (3 вида) и *Odontaspidae* (2 вида). Основу ее составляют виды рода *Carcharhinus*.

Акулы данной группы обитают обычно над свалами глубин материкового и островных склонов, над подводными банками и поднятиями в диапазоне глубин от 7-12 до 370-380 м, при этом основная масса рыб концентрируется на глубинах 50-150 м, а такие виды, как *Carcharhinus amboinensis* и *Carcharhinus melanopterus* встречаются от поверхности до 90 м. По характеру обитания они стоят ближе к пелагическим акулам; если бы в составе их пищи не было бентических организмов, их можно было бы отнести к эпипелагической группе.

Пелагические акулы. Эта группа насчитывает всего 14 видов, относящихся к 5 семействам, обитающим преимущественно в океанской эпипелагиали на глубинах до 500 м. Сюда входят все широко известные представители сем. *Lamnidae*: акула-людоед или белая акула (*Carcharodon carcharias*), встречающаяся от повер-

хности до глубины 250 м, сельдевая акула (*Lamna nasus*) — от 0 до 500 м, 2 вида акул-мако (*Isurus oxyrinchus* и *Isurus paucus*), обычных в диапазоне глубин 70-400 м, и полностью сем. *Alopiidae* (3 вида). При этом обыкновенная лисья акула (*Alopias vulpinus*) держится на глубинах от 0 до 400 м и передко в погоне за добычей выпрыгивает из воды, большеглазая лисья акула (*Alopias superciliosus*), относительно глубоководный вид, предпочитает глубины 200-500 м, а пелагическая (*Alopias pelagicus*) не опускается ниже 360 м.

Немалая доля в данной группе приходится на представителей сем. *Carcharhinidae*, батиметрический диапазон которых хотя и перекрывается, но различен у разных видов. Так, у длиннорукой акулы (*Carcharhinus longimanus*) он охватывает глубины от 0 до 150 м, у черноперой (*Carcharhinus limbatus*) — от 50 до 300 м, у синей (*Prionace glauca*) — от 50 до 500 м.

К пелагическим акулам относятся также 2 вида семейства *Odontaspidae* (*Odontaspis tricuspidatus* и *Odontaspis kamoharai*).

Глубоководные акулы. По своему объему данная группа довольно многочисленна и неоднородна. Она включает представителей 9 семейств: *Squalidae* (19 видов), *Scyliorhinidae* (16 видов), *Dalatiidae* (3 вида), *Hexanchidae* (2 вида), *Chlamydoselachidae*, *Mitsukurinidae*, *Pseudotriakidae*, *Carcharhinidae* — по одному виду.

Среди глубоководных акул преобладают донные виды, обитающие, как правило, глубже 300 м на материковом склоне и реже — на подводных банках и поднятиях открытых вод океана. Предельные и оптимальные горизонты вертикального распределения представителей перечисленных семейств при общей их приверженности к большим глубинам заметно различаются.

Батиметрический диапазон акул сем. *Squalidae* охватывает глубины от 190 до 1670 м, с оптимумом на 500-1200 м, а у видов сем. *Scyliorhinidae* — глубины от 400 до 1400 м с оптимумом на 800-1000 м, за исключением *Galeus boardmani*, встречающейся на глубинах 120-800 м.

В составе рассматриваемой группы выделяются несколько эврибатных видов акул, ведущих в основном глубоководный образ жизни, но и встречающихся на малых глубинах, вплоть до поверхности океана. К ним относятся 2 вида из сем. *Hexanchidae* — *Hexanchus griseus* и *Heptranchias perlo*, обитающих соответственно в пределах глубин от 0 до 1870 м и от 0 до 1000 м, причем у первого вида известны даже случаи выпрыгивания из воды. Сюда же относится единственный вид сем. *Chlamydoselachidae* — *Chlamydoselachus anguineus*, обычный в придонных горизонтах на глубинах от 140 до 1400 м и 2 вида сем. *Scyliorhinidae* — *Holohalaelurus punctatus* и *Holohalaelurus regani* — встречающихся на глубинах от 15 до 900 м.

Особняком стоят входящие в эту группу представители сем. *Dalatiidae*: *Dalatia licha*, обитатель подводных банок и больших глубин шельфовой зоны в пределах 50-1250 м (чаще всего 400-700 м) и 2 мезобатипелагических вида — *Isistius brasiliensis* и *Euprotomicrus bispinatus*; у последнего зарегистрирован самый широкий батиметрический диапазон — от 0 до 9938 м — и максимальная глубина обитания [Парин, 1964]. Оба этих вида акул совершают протяженные вертикальные миграции, поднимаясь ночью с больших глубин к поверхности.

Размеры. Ни одна из сторон биологии акул не освещена в литературе так подробно, как размерный состав, поскольку каждая поимка этих рыб рыбаками или исследователями чаще всего сопровождалась определением их длины (и, к сожалению, крайне редко — массы).

Среди выделенных автором экологических групп акул самые мелкие размеры свойственны донным и придонным видам, а наиболее крупные — пелагическим и придонно-пелагическим, что связано с особенностями их биологии. Мелкие акулы преобладают среди бентофагов, крупные — среди хищников, объектами питания которых служат также крупные животные. Так, у акул, относящихся к первой и второй группам, максимальная длина большинства видов сем. *Scyliorhinidae* не

превышает 80 см при крайних значениях 32 см у *Halaehurus hispidus* и 130 см — у *Poroderma africanum*. Сходных размеров достигают представители сем. *Squalidae*, максимальная длина которых обычно укладывается в 100 см при крайних показателях — 30 см у *Squaliolus laticaudus* и 180 см у *Centrophorus moluccensis*. При этом максимальная масса большинства видов сем. *Scyliorhinidae*, по нашим данным, не превышает 1 кг, а сем. *Squalidae* — 33 кг.

Пелагические и придонно-пелагические акулы достигают значительно более крупных размеров (табл. 3). Не считая хорошо известных гигантскую и китовую акул — самых крупных из существующих рыб, отметим прежде всего представителей сем. *Lamnidae*, максимальная длина которых составляет от 380 см у *Lamna nasus* до 1000 см у *Carcharodon carcharias*. При этом масса последней достигает нескольких тонн. Немногим меньше размеры акул сем. *Alopiidae* — 350 см (*Alopias pelagicus*) и 700 см (*Alopias superciliosus*) и сем. *Odontaspidae* — 219 см (*Odontaspis kamoharai*) и 610 см (*Odontaspis tricuspidatus*) [Губанов, 1993].

Размеры акул, например, синих, *Prionace glauca*, в различных районах различны: наименьшие они у рыб, обитающих в водах, примыкающих к Мальдивскому хребту (средняя длина 231,7 см, средняя масса 50,7 кг), далее идут акулы из восточной части экваториальной зоны (средняя длина 242,1 см, средняя масса 60,5 кг) и Маскаренского хребта (средняя длина 248,8 см, средняя масса 73,0 кг), а наиболее крупные (средняя длина 269,7 см, средняя масса 87,3 кг) в западной части экваториальной зоны [Губанов, Григорьев, 1975].

Таблица 3

Максимальные размеры некоторых видов акул
Индийского океана

Виды акул	Длина, см		Масса, кг	
	литературные данные	наши данные	литературные данные	наши данные
<i>Odontaspis kamoharai</i>	110	219	нет	77,00
<i>Mitsukurina owstoni</i>	335	362	нет	160,00
<i>Isurus oxyrinchus</i>	400	380	458	500,00
<i>Alopias pelagicus</i>	330	350	нет	104,00
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	200	310	нет	120,00
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	270	320	—	220,00
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	240	320	—	200,00
<i>Carcharhinus falciformis</i>	330	333	—	130,00
<i>Carcharhinus sorrah</i>	193	231	—	72,00
<i>Squalus blainvillei</i>	70	96	—	5,60
<i>Centrophorus tessellatus</i>	90	173	—	33,00
<i>Etmopterus spinax</i>	62	158	—	24,00
<i>Etmopterus lucifer</i>	42	89	—	3,47
<i>Etmopterus granulosus</i>	80	91	—	3,39
<i>Etmopterus pusillus</i>	60	63	—	1,17
<i>Etmopterus baxteri</i>	75	122	—	11,00

В ходе исследований автором уточнены размеры акул Индийского океана, и впервые приведена их масса [Губанов, 1972 а; б; 1974 а; б; в; 1985 а; б; в; 1988; 1993; Губанов и др., 1973; 1977; 1986; Goubanov et al., 1980] причем у многих из них (табл. 3) максимальные размеры оказались выше, чем приводившиеся до сих пор.

Одним из важных моментов при изучении акул является установление взаимосвязи между длиной и массой их тела. На рис. 2 и 3 показаны зависимости между длиной и массой тела длиннорукой (*Carcharhinus longimanus*) и черноперой (*Carcharhinus limbatus*) акул. При определении вида зависимости была взята формула: $W = aL^b$

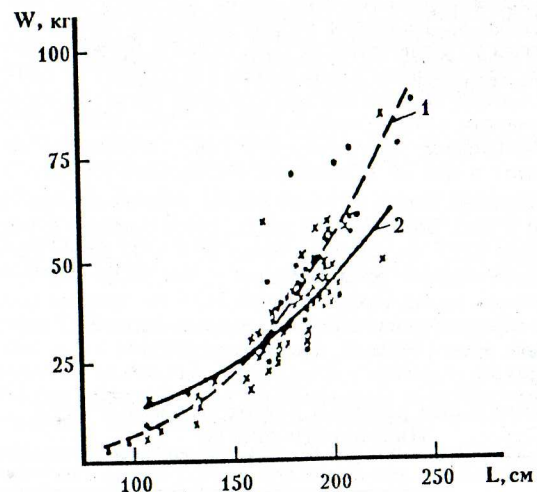


Рис. 2. Соотношение длина-масса самок (1. $W=5,45 \times 10^{-4} \times L^{3,04}$) и самцов (2. $W=8,07 \times 10^{-4} \times L^{2,07}$) *Carcharhinus longimanus* [Губанов и др., 1973]

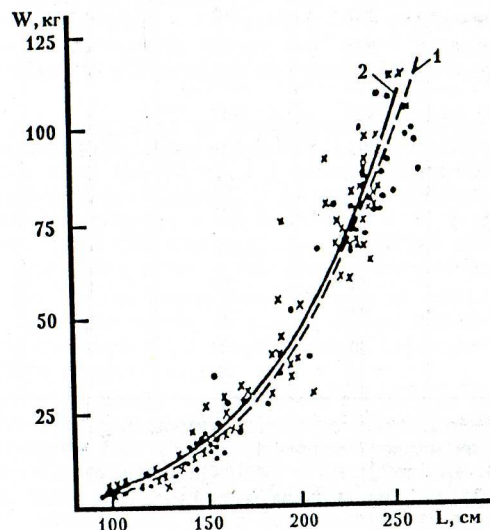


Рис. 3. Соотношение длина-масса самок (1. $W=6,87 \times 10^{-3} \times L^{3,40}$) и самцов (2. $W=7,36 \times 10^{-3} \times L^{3,40}$) *Carcharhinus limbatus* [Губанов и др., 1973]

В целом по нашим данным в Индийском океане преобладают акулы сравнительно небольших размеров. На долю видов длиной менее 100 и 100-300 см приходится соответственно 41,7 и 37,2%, 300-500 см — 14,1% и более 500 см — 7,0%.

Размножение. Акулы, как известно, отличаясь от других рыб внутренним оплодотворением, по типу размножения и развития подразделяются на 3 группы — яйцекладущих, яйцеживородящих и живородящих (рис. 4).

На основе собственных исследований и некоторых литературных данных акул Индийского океана (142 вида из 169) можно классифицировать по типам размножения и охарактеризовать выявленные особенности.

К живородящим акулам в Индийском океане относится довольно большое число пелагических и придонно-пелагических видов. В эту группу полностью входит сем. *Sphyrnidae* (5 видов), большинство видов (33) сем. *Carcharhinidae* и 6 видов сем. *Triakidae*.

Спаривание живородящих акул в тропических и субтропических районах Индийского океана происходит в течение всего года, о чем свидетельствуют многочисленные факты поимок беременных самок с эмбрионами на разных стадиях развития в любое время года [Губанов, 1978; 1993].

Продолжительность сроков беременности живородящих акул различна. Наименьший период беременности — от 7 до 9 месяцев — характерен для акул сем. *Sphyrnidae*, наибольший — от 9 до 15 месяцев — сем. *Carcharhinidae*. Продолжительность беременности акул сем. *Triakidae* составляет 9-11 месяцев.

Плодовитость живородящих акул в целом невелика. Минимальная плодовитость составляет 1-2 эмбриона у *Carcharhinus sealei* и максимальная — 135 эмбрионов у *Prionace glauca*. Большинство же кархаринид вынашивает 2-14 эмбрионов. Сходную плодовитость имеют акулы сем. *Triakidae* — от 1-5 эмбрионов у *Triaenodon obesus* до 4-20 эмбрионов — у *Mustelus canis* и несколько большую виды сем. *Sphyrnidae* — от 6 до 45 эмбрионов. При этом следует особо подчеркнуть, что виды с более высокой плодовитостью, учитывая хорошую выживаемость эмбрионов, имеют и более высокую численность, по сравнению с менее плодовитыми. У кархаринид, например, наиболее многочисленна *Prionace glauca*, имеющая самую высокую плодовитость. Количество детенышей в помете у живородящих акул, в отличие от икромечущих рыб, не зависит от размера самок. Исключение составляет разве что сумеречная акула, у которой среднее число эмбрионов несколько разнится у разноразмерных особей: у рыб длиной 201-210 см оно составляет 6, 211-220 — 6, 221-230 — 7,7, 231-240 — 9,2, 241-250 — 8,5 и 251-260 см — 7,8, т.е. наиболее плодовитыми оказались особи средней размерной группы [Губанов, 1988].

В то же время длина рождаемых детенышей (акулят) напрямую связана с размерами материнских особей: у крупных самок они крупнее. Вообще же длина рождаемых эмбрионов у рассматриваемых акул колеблется в широких пределах. Так, длина детенышей акул сем. *Triakidae* варьирует от 30-32 см у *Triakis megalopterus* до 50-58 см у *Triaenodon obesus*, сем. *Carcharhinidae* — от 12-15 см у *Scoliodon laticaudus* до 65-100 см у *Carcharhinus obscurus* (у большинства видов 30-75 см), сем. *Sphyrnidae* — от 30-40 см у *Eusphyrna blochii* до 50-61 см — у *Sphyrna zygaena*.

Вымет эмбрионов в тропических и субтропических водах Индийского океана не привязан строго к каким-либо сезонам и может происходить в любой период года. Исключение составляет лишь длиннорукая акула (*Carcharhinus longimanus*), но этот вид, обитающий в эпипелагиали, регулярно мигрирует в умеренные воды и для него характерна сезонность рождения потомства.

В заключение отметим, что столь совершенный и весьма редкий у рыб тип размножения способствует хорошему выживанию молоди и поддержанию стабильной численности вида при невысокой плодовитости.

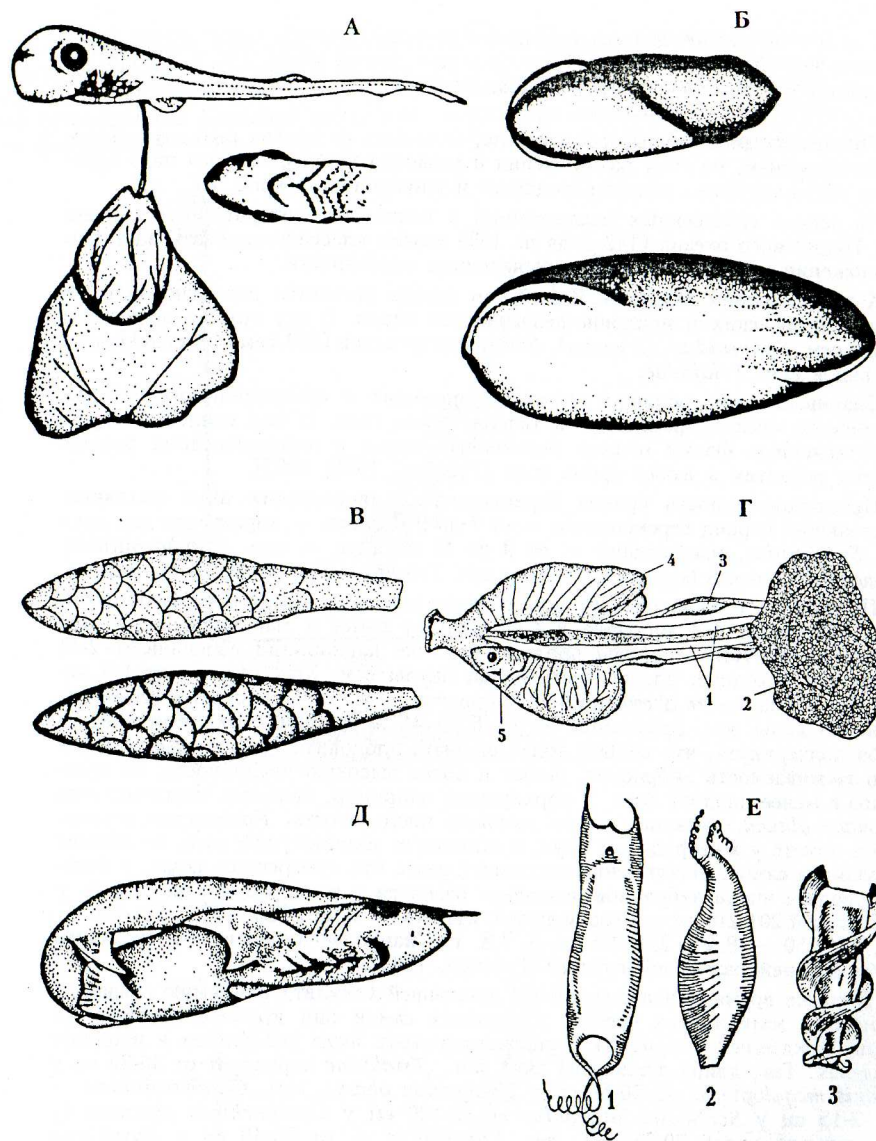


Рис. 4. Размножение акул Индийского океана:

А — эмбрион живородящей акулы *Prionace glauca*; Б — яйца яйцеживородящей акулы *Alopias superciliosus*, заключенные в капсулу; В — яйца яйцеживородящей акулы *Alopias vulpinus*, заключенные в капсулу; Г — строение репродуктивной системы *Alopias vulpinus* (1 — парные яичники; 2 — головная часть яичника в разрезе (видны яйца); 3 — яйцевод; 4 — утолщенная часть яйцевода (утерус или матка); 5 — эмбрион); Д — положение эмбриона в утерусе *Alopias vulpinus*; Е — яйцевые капсулы яйцекладущих акул (1 — *Halaclurus canescens*; 2 — *Cephaloscyllium laticeps*; 3 — *Heterodontus portusjacksoni*) [Губанов, 1978; Губанов и др., 1986]

Яйцеживородящие акулы — самая многочисленная по составу группа. В нее входят представители 16 семейств, в том числе полностью семейства: *Squalidae* (29 видов), *Odontaspidae* (5 видов), *Lamnidae* (4 вида), *Alopiidae* (3 вида), *Squatinae* (3 вида), *Hexanchidae* (2 вида), *Pristiophoridae* (2 вида), монотипичные семейства *Chlamydoselachidae*, *Rhiniodontidae*, *Cetorhinidae*, *Pseudotriakidae*, *Oxynotidae*, *Echinorhinidae*, *Pliotremidae*, а также 7 видов из 16 сем. *Triakidae* и 3 вида из сем. *Carcharhinidae*.

В отличие от живородящих акул среди яйцеживородящих доминируют донные виды, хотя наиболее крупные виды (гигантская и китовая акулы, песчаные, сельдевые и лисы) ведут пелагический образ жизни.

Сроки беременности яйцеживородящих акул отличаются значительной растянутостью — от 8-9 месяцев у представителей сем. *Lamnidae* и *Odontaspidae* до 24 месяцев у *Chlamydoselachus anguineus*. Их плодовитость характеризуется различными значениями. Особо следует выделить представителя сем. *Hexanchidae* — *Hexanchus griseus*, самки которой приносят до 108 акул в помете и *Galeocerdo cuvier* (тигровую акулу), обычно рождающую 30-50 детенышей, максимально 82 детеныша. Самый большой размах колебаний плодовитости у представителей сем. *Squalidae*: от 2 (*Atractophorus armatus*) до 36 (*Scymnodon plunketi*). Низка плодовитость акул сем. *Alopiidae*, *Odontaspidae* — от 2 до 4 детенышей, а у видов сем. *Lamnidae* — от 15 (*Lamna nasus*) до 2-16 (*Isurus oxyrinchus*).

Размеры рождаемых акул тесно связаны с размерами материнских особей — чем крупнее самка, тем крупнее детеныш. Абсолютные показатели рождаемых акул отличаются большим разнообразием. Самых мелких детенышей рождают представители сем. *Squalidae*: длиной от 9-11 см у *Etmopterus lucifer* и до 26-37 см — у *Atractophorus armatus*. Несколько крупнее детеныши видов из семейств *Squatinae* и *Pristiophoridae* (их длина 28-34 см), значительно крупнее у представителей сем. *Lamnidae* (длина 60-90 см у *Isurus oxyrinchus* и 140 см у *Carcharodon carcharias*) и *Odontaspidae* (длина 40-110 см). Самые же крупные детеныши у акул сем. *Alopiidae* — длина от 90-100 см у *Alopias pelagicus* до 115-152 см — у *Alopias vulpinus*. Интересно отметить, что у представителей сем. *Alopiidae*, отличающихся очень длинной верхней лопастью хвостового плавника, эмбрионы в утерусах сложены вдвое так, что хвост накрывает голову [Губанов, 1978] (рис. 4).

Яйцеживородящие акулы, являясь промежуточной группой между живородящими и яйцекладущими, по характеру эмбриогенеза более близки к живородящим [Губанов и др., 1986]. Эмбриогенез у них протекает внутри утробы самки, однако эмбрионы не связаны с материнским организмом своеобразной "пуповиной", как это присуще живородящим акулам. Развитие эмбриона происходит в желточной капсуле, выклев — в утерусах. В дальнейшем рост и формирование эмбриона идет без связи с организмом самки, а его питание осуществляется путем пожирания содержимого поступающих в утерус желточных мешков, иначе говоря, имеет место внутриутробный каннибализм, отмеченный автором у *Alopiidae* [Губанов, 1978]. Свойственен он и многим другим видам яйцеживородящих акул [Губанов, 1993]. Указанный способ размножения, уступая живорождению, в целом способствует лучшему сохранению и выживанию потомства, поскольку на свет акулата появляются полностью сформировавшимися.

Яйцекладущие акулы — самая малочисленная группа, представленная всего тремя семействами. Сюда полностью входят семейства *Scyliorhinidae* (33 вида) и *Heterodontidae* (3 вида) и 7 из 10 видов сем. *Orectolobidae*. Все они ведут донный образ жизни.

В отличие от живородящих и яйцеживородящих акул, эмбриогенез у яйцекладущих внутри самки происходит лишь частично: оплодотворенная яйцеклетка, проходя скорлуповую железу, покрывается кожистой оболочкой, которая к моменту откладки приобретает вид ороговевшей капсулы.

Беременность яйцекладущих акул продолжается от 9 до 12 месяцев. Плодовитость у разных видов колеблется в довольно значительных пределах: представители сем. *Scyliorhinidae* откладывают от 2 яйцевых капсул (*Atelomyxerus marmoratus*, *Apristurus kampae* и др.) до 16 (*Halaehurus lineatus*), акулы сем. *Heterodontidae* — от 10 до 24, а наиболее яркий представитель сем. *Orectolobidae* — акула-зебра (*Stegostoma fasciatum*) — всего 4 капсулы.

Вымет яиц у яйцекладущих акул в несколько приемов, обычно не более 2 капсул за один вымет. Размеры откладываемых капсул варьируют в широких пределах — от 17х10 мм у *Holohalaehurus punctatus* до 60х32 мм у *Halaehurus canescens*.

Капсулы с яйцами имеют самую разнообразную форму и снабжены различными выростами в виде усиков, рожек, питевидных отростков, длина которых порой достигает 20 см и более, служащих для прикрепления к субстрату — водорослям, камням, кораллам, скалам [Губанов и др., 1986] (рис 4).

Яйцекладущие акулы, имеющие, по сравнению с яйцеживородящими, более примитивный способ размножения, уступают им по своей численности и во многих районах Индийского океана редки в уловах.

Особенности питания акул. Акулы, как известно, являются важным звеном трофической пирамиды океана, находясь на ее верхних ступенях и на самой вершине, как эпипелагические виды. Спектр потребляемой акулами пищи включает широкий круг объектов от червей и моллюсков до млекопитающих.

По характеру питания и составу пищи всех акул Индийского океана, кроме китовой и гигантской, можно подразделить на неритических и океанических хищников, виды со смешанным питанием и бентофагов.

К группе крупных океанических и неритических хищников по результатам наших исследований следует отнести семейства *Hexanchidae*, *Odontaspidae*, *Lamnidae*, *Alopiidae*, *Carcharhinidae* и *Sphyrnidae*. При этом, как упоминалось выше, к типичным океаническим хищникам относятся 14 видов, в основном из семейств *Lamnidae*, *Alopiidae* и часть *Carcharhinidae* [Губанов, 1972; 1974 а; б; 1985; 1993]. Для океанических хищников в составе пищи характерно наличие крупных рыб — тунцов, мечерылых, алепизавров, акул, скатов, а также океанических кальмаров; для неритических хищников, помимо указанных объектов, встречающихся сравнительно редко, основную пищу составляют рыбы средних и мелких размеров — сериолы, макрели, миктофиды, летучие рыбы, барракуды, карангиды, морские окуни, тунцы, пила-рыба, скаты, акулы, а также кальмары, каракатицы, креветки.

Среди океанических и неритических хищников выделяются ряд видов, особо отличающихся своими хищническими повадками. Это шестижаберная акула (*Hexanchus griseus*), большая белая акула (*Carcharodon carcharias*), обыкновенная мако (*Isurus paucus*), большеглазая лисья (*Alopias superciliosus*), тигровая (*Galeocerdo cuvier*), синяя (*Prionace glauca*), черноперая (*Carcharhinus limbatus*), сумеречная (*Carcharhinus obscurus*), свиноголазая серая (*Carcharhinus amboinensis*), длиннорукая (*Carcharhinus longimanus*), серая песчаная (*Carcharhinus plumbeus*). В составе пищи этих акул отмечены представители 28 семейств костистых рыб, 6 семейств хрящевых рыб, в основном акул, фрагменты крупных черепах, дельфинов и морских птиц, а у *Carcharhinus amboinensis* даже фрагменты китов [Губанов, 1993]. Именно в этой дюжине акул находятся виды, у которых достоверно описаны случаи нападения на человека [Парин, 1963; Мак-Кормик и др., 1968; Budker, 1971; Compagno, 1984]. Среди них распространен и каннибализм [Губанов, 1993]. Наиболее разнообразны компоненты пищи у представителей семейства *Carcharhinidae* (Приложение 2), что вполне объяснимо с учетом их широкого распространения в Индийском океане и вертикального распределения. При этом необходимо отметить, что у большинства массовых видов, таких, например, как сумеречная акула *Carcharhinus*

obscurus, в различных районах частота встречаемости отдельных компонентов пищи и ее состав существенно отличаются (табл. 4). Что касается степени наполнения желудков этой акулы, то она в разных районах также достаточно разнообразна: в районе банок Никобарского пролива она составляет в среднем 0,79 балла, банки Уолтерс — 0,61, о. Сокотра — 0,28; наибольшее значение этого показателя — 0,99 отмечено у г. Экватор, где основным объектом питания служат тунцы, периодически образующие здесь плотные концентрации. Масса отдельных компонентов пищи составляет от 5-10 г (миктофиды) до 5-6 кг (фрагменты тунцов и акул) [Губанов, 1988].

Таблица 4

Частота встречаемости пищевых компонентов в желудках сумеречной акулы *Carcharhinus obscurus* из разных районов, % [Губанов, 1988]

Компонент пищи	Район				
	о. Сокотра	г. Экватор	Никобарские острова	Лаксидивские острова	б. Уолтерс
Осьминоги	1,3	—	1,2	—	15,8
Каракатицы	—	—	—	—	1,7
Кальмары	0,7	0,5	3,5	4,4	6,8
Креветки	0,7	—	—	—	2,1
Крабы	7,9	0,5	—	27,7	—
Серые акулы	—	0,5	3,5	—	—
Лисьи акулы	—	—	1,2	—	—
Скаты	2,6	7,5	2,4	—	—
Скаты-хвостоколы	—	0,5	—	—	—
Пила-рыба	0,5	—	—	—	—
Ящероголовы	—	—	0,6	—	—
Алепизавры	—	—	0,8	—	—
Миктофиды	—	—	0,6	—	1,3
Угри	—	—	—	—	8,1
Летучие рыбы	—	—	—	—	0,4
Барракуды	—	—	0,7	—	—
Карангиды	0,7	—	0,8	—	7,2
Сериола	—	—	—	—	1,3
Морские лещи	—	—	0,5	—	0,4
Лупцианы	—	—	—	1,1	—
Нитеперы	—	—	0,6	—	—
Ваху	—	0,5	—	—	—
Тунцы	1,3	27,5	1,8	—	—
Желтоперый тунец	—	—	0,6	—	—
Полосатый тунец	—	—	7,0	—	—
Парусники	2,6	—	10,0	—	—
Марлины	—	—	0,7	—	—
Морские ежи	—	—	—	—	4,3
Морские петухи	—	—	0,5	—	—
Рыбы-ежи	4,6	—	—	—	—
Прочие рыбы	1,3	6,1	2,4	3,3	34,0

К типичным бентофагам относятся донные акулы семейств *Heterodontidae*, *Scyliorhinidae*, *Orectolobidae*, *Squatidae*, *Pristiophoridae*, *Pliotremidae*, большинство видов сем. *Triakidae*. В составе их пищи, в зависимости от района, встречаются полихеты, морские звезды, ежи, брюхоногие, двусторчатые и головоногие моллюски, креветки, крабы, омары, лангусты, раки-богомолы, мелкие рыбы (саурида, миктофиды, рыбы кораллового комплекса и др.). Характерным

признаком для акул-бенитофов является преобладание в их пище беспозвоночных животных при незначительной доле рыб, что связано с особенностями их питания и образом жизни.

Кроме типичных хищников и акул-бенитофов, можно выделить небольшую группу акул Индийского океана со смешанным типом питания. К ней относятся в основном представители сем. *Squalidae* и несколько видов других семейств.

Наиболее характерный представитель сем. *Squalidae* — *Squalus acanthias*, который в равной мере, в зависимости от наличия пищи, потребляет либо пелагические, либо донные и придонные объекты. Из пелагических — это сайди-рыбы, скумбрии, ставриды, сельдевые, миктофиды, кальмары, тревеники, из донных и придонных — скорпены, мерлуза, плоскоголовы, угри, берикси, осьминоги, креветки, крабы, черви, моллюски, полихеты. В целом пищевой спектр колючих акул по результатам проведенных исследований включает около 50 пищевых объектов [Губанов, 1993] (Приложение 3).

Два вида акул, стоящие особняком, питающаяся (сеторинус *taxinus*) и китовая (*Rhinodon tursus*), в отличие от всех других акул, являются типичными планктофагами, основная пища которых — мезо- и макрозоопланктон, могут потреблять также мелких пелагических рыб, ракообразных и моллюсков.

Пищевой спектр акул тесно связан с особенностями их распространения. Проследивается общая закономерность: чем шире распространен тот или иной вид, тем разнообразнее его пищевые компоненты (*Rhinodon glaucus*, *Squalius longimanus*, *Squalius albipectus*, *Squalius obscurus*, *Alopius virgatus*, *Isurus paucus* и др.). У видов с ограниченным ареалом (*Heterodontus tamaritica*, *Sphirostomus tiburo*, *Pseudocarcharias kamoharui*, *Sphirostomus tiburo* и др.) состав пищи намного беднее [Губанов, 1993; Соколов et al., 1980].

Качественный состав пищи определяется местом обитания вида. У донных акул преобладают малоподвижные, преимущественно беспозвоночные животные, в то время как у активных океанических хищников — рыбы.

У акул, ареал которых приурочен к тропическим и субтропическим водам, не наблюдается сезонных перепадов в питании. Однако в периоды подходов массовых рыб (скумбрии в Аденском заливе, тунцов в г. Экватор и в экваториальной зоне Индийского океана, ставриды на банке Уолтера, краконоглаз в районе Банок Западно-Индийского хребта и т.д.) интенсивность питания акул возрастает, пищевой спектр сужается, и они почти полностью переходят на питание наиболее массовым объектом.

По способам добывания пищи акулы являются пример неслучайного разнообразия. Среди акул Индийского океана доминируют донные, однако имеются и прожегивающие, и откармливающие, и присасывающиеся, и даже отлупающие добычу при покои хвоста. По нашим наблюдениям [Губанов, 1978], у лисей акул при добыче жертвы хвост играет основную роль, о чем свидетельствует тот факт, что более 90% этих акул, добытых в экспедициях с участием автора, сами наизади мощные верхние лопасти хвостовых плавников на крючки ярусов в явной попытке "отлупить" наживку.

Разнообразие форм питания, очень широкий пищевой спектр и всеядность представителей семейств *Squaliidae*, *Lamniidae*, *Alopiidae* обусловили, по нашему мнению, наряду с другими факторами, их широкое распространение, относительно высокую численность в ряде районов по сравнению с другими семействами акул.

Паразитофауна. Состав паразитофауны акул, как показывают материалы, собранные автором и проанализированные В.Р. Дубиной [Дубина и др., 1986], в качественном отношении сравнительно беден. Так, например, все паразиты, найденные у обыкновенной акулы-мако *Isurus paucus*, представляли половозрелыми формами ленточных червей (цестод) 4 видами, 6 видами паразитирующих раков, являющихся специфическими паразитами акул.

У чернопереной акулы *Squalius limbatus* паразиты представляли 5 видами ленточных червей-цестод, 2 видами паразитических раков.

У большеротой лисей акулы *Alopius superciliosus* обнаружено 3 вида червей — *Anthelmintus oxyuris*, *Phyllobothrium filiforme*, *Maritrephobothrium alioris*, относящихся к семействам *Phyllobothriidae*. Цестоды представлены одним специфичным для акул веслоногом раком *Dinemonia latifolia*.

Синяя акула *Rhinodon glaucus* заражена 10 видами паразитов, из них 7 — ленточные черви (цестоды) и 3 вида — паразитические раки. Синяя акула представляет интерес как окончательный хозяин *Tentaculata scorpioides*, *Nubelina rufinoti* из отряда *Tetracanthura*, она является одним из распространителей трипаноринкоза промысловых рыб Мирового океана.

Акулы являются окончательным хозяином цестод, которые в них достигают половой зрелости. Половозрелые гельминты, питающиеся хозяином, растут и выделяют во внешнюю среду сотни члеников с миллионами яиц, которые попадают в организмы дополнительных и промежуточных хозяев — костистых рыб и головоногих моллюсков. Личиночные формы расселяются в мышцах, серозных оболочках, внутренних органах, кишечнике рыб и моллюсков, которые входят в пищевой спектр акул. Акулы заражаются при проглатывании личинок возбудителей вместе с промежуточным или дополнительным хозяином.

Все исследованные акулы заражены паразитическими веслоногими раками-копеподами (*Dinemonia latifolia* у лисей акул), которые находятся на коже, жабрах, в ротовой полости или у анального отверстия. Прилегают вымывание оттомы, локализуясь между зубами и выдающие слизистую оболочку рта.

Паразитофауна акул, безусловно, нуждается в дальнейшем изучении, однако те паразиты, которые выявлены в результате проведенных исследований, опасны для человека не представляют.

Враги. Несмотря на всеядность и прозную репутацию акул, они имеют достаточно много врагов и конкурентов. Пожалуй, самым мощным и многочисленным из них в тропических и субтропических районах Индийского океана является короткоплавниковая гринда (*Globicephala macrorhynchus*). Автором неоднократно наблюдались группы этих животных, следующие вдоль ярусных порядков и остающихся после себя на крючках ярусов обглоданных акул, тунцов и мечерил. Характер прикуса (рваные начальные остатки) исключает возможность отнесения таких обглоданных на счет акул, поскольку последние оставляют после себя жертвы с четкими, как бы вырезанными фрагментами.

О нападениях на акулу кашалотов в Индийском океане известно немного. По сведениям Е. Чабб [1918, цит. по Берану, 1971] из желудка кашалота, добытого у берегов Юго-Восточной Африки, была извлечена "трехметровая акула неопределенного вида". Ложенкушью акулу *Pseudocarcharias microdon* (сем. *Pseudocarchariidae*) длиной 252 см и массой 80 кг обнаружил В.П. Юхов [1970] в желудке кашалота (*Physeter macrocephalus* L., 1758). В других районах Мирового океана в желудках находили фрагменты китовой акулы.

В схватках с морскими львами далеко не всегда выходит победителями акула. То же самое можно сказать и о меч-рыбе; автором зафиксирован случай поимки обыкновенной акулы-мако (*Isurus paucus*) с обглоданным ростром меч-рыбы, насквозь пронзавшим жаберы на уровне пятой жаберной щели.

Пищевая конкуренция существует не только между акулами и крупными костистыми рыбами, но и, в еще большей степени, между акулами разных видов, внутривидовой конкуренцией объясняется, по-видимому, и каннибализм.

Подтверждением сказанному служит наличие в желудках многих хищников фрагментов акул как других видов, так и собственного [Губанов, 1974; 1974 а; 1975; 1985; 1988; 1993].

Наибольший урон популяции акул наносит человек, причем не только промыслом, но и совершенно бессмысленным уничтожением этих древнейших обитателей океана при любой возможности, что связано с устоявшимся и совершенно ложным стереотипом об опасности всех акул.

Кроме указанного, необходимо иметь в виду, что в Индийском океане обитает 18 весьма редких для этого региона видов акул (Приложение 4), относящихся к 9 семействам. Эти виды представлены, как правило, единичными экземплярами в отдельных районах [Губанов, 1993] и, что совершенно очевидно, нуждаются в охране.

ГЛАВА IV

Промысел и использование акул

Промысел. В настоящее время в результате многолетних целенаправленных исследований есть все основания считать, что по крайней мере 97 видов акул по своей численности, доступности для облова, пищевым и техническим качествам можно отнести к категории промысловых, т. е. в той или иной степени все эти виды используются промыслом. На первом месте по своему значению стоят акулы, обитающие в пелагиали открытых вод, а также в районах подводных поднятий, банок, гор, материкового и островных склонов [Губанов, 1970; 1972; 1972 а; 1974; 1974 а; 1985; 1988; 1990; 1993; Губанов, Божков, 1971; Губанов, Григорьев, 1975; Губанов, Мягков, 1982; Губанов и др., 1983; 1986; Губанов, Тимохин, 1987; 1989].

Объектами специализированного промысла являются 29 видов акул, относящихся к семейству *Odontaspidae*, *Lamnidae*, *Alopiidae*, *Triakidae*, *Carcharhinidae* и *Sphyrnidae*. Наибольшее число видов (14) приходится на крупных акул сем. *Carcharhinidae*. Представитель этого семейства — синяя акула *Prionace glauca* — один из самых массовых видов, встречающихся в ярусных уловах от Аравийского моря, Персидского и Бенгальского заливов на севере до 43° ю.ш. на юге.

В промысловом отношении выделяются также обыкновенная мако *Isurus oxyrinchus*, короткоплавниковая мако *Isurus paucus*, обыкновенная лисья акула *Alopias vulpinus*, большеглазая лисья *Alopias superciliosus*, суповая *Galeorhinus galeus*, лимонная *Negaprion brevirostris*, черноперая *Carcharhinus limbatus*, серая бычья *Carcharhinus leucas*, белоперая *Carcharhinus albiglatus*, сумеречная *Carcharhinus obscurus*, длиннорукая *Carcharhinus longimanus*, шелковая *Carcharhinus falciformis*.

Все перечисленные виды облавливаются крючковыми снастями, в основном пелагическими и стационарными ярусами, хотя попадают они и в жаберные сети, а иногда и в тралы. Акулы этой группы образуют скопления на свалах, глубин материкового и островных склонов, а отдельные виды (*Prionace glauca*, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharhinus longimanus*, *Carcharhinus limbatus*, *Isurus oxyrinchus*, *Isurus paucus*, *Alopias pelagicus* и *Alopias superciliosus*) — в открытых водах океана. Последние представляют особый интерес, поскольку их промысел можно вести за пределами 200-мильных экономических зон. Эти акулы образуют скопления высокой численности и при ярусном промысле составляют от 20 до 80% улова. При долговременном нахождении судна в одном районе концентрации акул увеличиваются (табл. 5), и их улов на 100 крючков может достигать 500-600 кг [Губанов, 1975; 1976; Губанов и др., 1986]. В то же время, анализ распределения акул и карты, составленные по его результатам, показывают, что районы наивысших концентраций акул разных видов различны [Губанов, Тимохин, 1975].

Уловы акул на первых и повторных постановках ярусов

Постановка	Номер точки								Итого
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Первая	$\frac{1}{25}$	$\frac{2}{28,6}$	$\frac{13}{44,7}$	$\frac{3}{13,6}$	$\frac{6}{23,1}$	$\frac{5}{55,6}$	$\frac{4}{26,7}$	$\frac{1}{10,0}$	$\frac{35}{28,8}$
Повторная	$\frac{3}{75,0}$	$\frac{5}{71,4}$	$\frac{16}{55,3}$	$\frac{19}{86,4}$	$\frac{20}{76,9}$	$\frac{4}{44,4}$	$\frac{11}{73,3}$	$\frac{9}{90,0}$	$\frac{87}{71,2}$
Всего	$\frac{4}{100}$	$\frac{7}{100}$	$\frac{29}{100}$	$\frac{22}{100}$	$\frac{26}{100}$	$\frac{9}{100}$	$\frac{15}{100}$	$\frac{10}{100}$	$\frac{122}{100}$

Примечание. В дробях: числитель — экз., знаменатель — %.

Акулы, обитающие на материковом и островных склонах и поднятиях дна, в различных районах образуют скопления, отличающиеся не только по видовому составу, но и по уловам на усилии (рис. 5); их доля в уловах ярусов составляет 91-96% [Губанов, 1974; 1976]. При этом лучшими в промысловом отношении по результатам исследований следует считать на западе районы вод Сомали и о. Сокотра (средний улов на 100 крючков 383 кг, максимальный — 600 кг), а на востоке — Никобарских островов (средний улов на 100 крючков — 210 кг) [Губанов, 1974; Губанов и др., 1977]. Особо следует остановиться на весьма богатых в промысловом отношении поднятиях Маскаренского хребта, где средний вылов акул на 100 крючков составлял на банке Назарет 240 кг, банке Судан 309 кг, в центральной части банки Сая-де-Малье 333 кг, в северо-западной — 380 кг, в юго-восточной — 584 кг, у островов Каргадос-Карахос — 361 кг [Губанов и др., 1983] (Приложение 5).

Вторыми по промысловой значимости являются акулы прибрежного промысла, представленные 26 видами, относящимися к 10 семействам. Здесь также преобладают акулы сем. *Carcharhinidae* (10 видов). За ними следует сем. *Triakidae* (3 вида), сем. *Scyliorhinidae* (3 вида) и сем. *Squalidae* (2 вида).

Промысел этой группы акул осуществляется практически всеми орудиями лова — от донных и пелагических ярусов до жаберных сетей и тралов. Важнейшее значение для промысла из этих рыб имеют наиболее распространенные виды, составляющие в уловах весьма значительную долю, а иногда и весь улов. При этом доля в уловах подвержена значительным колебаниям: *Notorynchus cepedianus* может составлять в уловах 0,4-46,0%, *Nebrius ferrugineus* 1,0-30,0%, *Mustelus manazo* — 0,03-35,5%, *Mustelus lunulatus* — 0,06-64,9%, *Galeorhinus galeus* — 0,3-44,8%, *Stegostoma fasciatum* — 0,9-92,3%, *Rhizoprionodon acutus* — 0,09-96,7%, *Rhizoprionodon oligolinx* — 81,3%, *Carcharhinus sorrah* — 0,8-92,2%, *Carcharhinus plumbeus* — 0,4-100,0% [Губанов, 1993]. В траловых уловах эти виды попадают в относительно небольших количествах — от нескольких десятков килограммов до нескольких тонн.

Наиболее многочисленна группа акул, встречающихся в качестве прилова: она представлена 32 видами, относящимися к 14 семействам. При этом следует учитывать, что в приловах встречаются, хотя и в небольших количествах, многие из видов, входящих в две предыдущие группы. Самыми распространенными и часто встречающимися в приловах видами являются *Hexanchus griseus*, *Heptanchias perlo*, *Carcharodon carcharias*, *Cephaloscyllium sufflans*, *Chaenogaleus macrostoma*, *Carcharhinus sealei*, *Carcharhinus dussumieri*, *Carcharhinus amblyrhynchos*, *Carcharhinus wheeleri*, *Sphyrna zygaena*, *Squalus acanthias*, *Squalus blainvillei*, *Centrophorus granulosus*, *Centroscymnus coelolepis*, *Dalatias licha*, *Echinorhinus brucus*, *Squatina africana*.

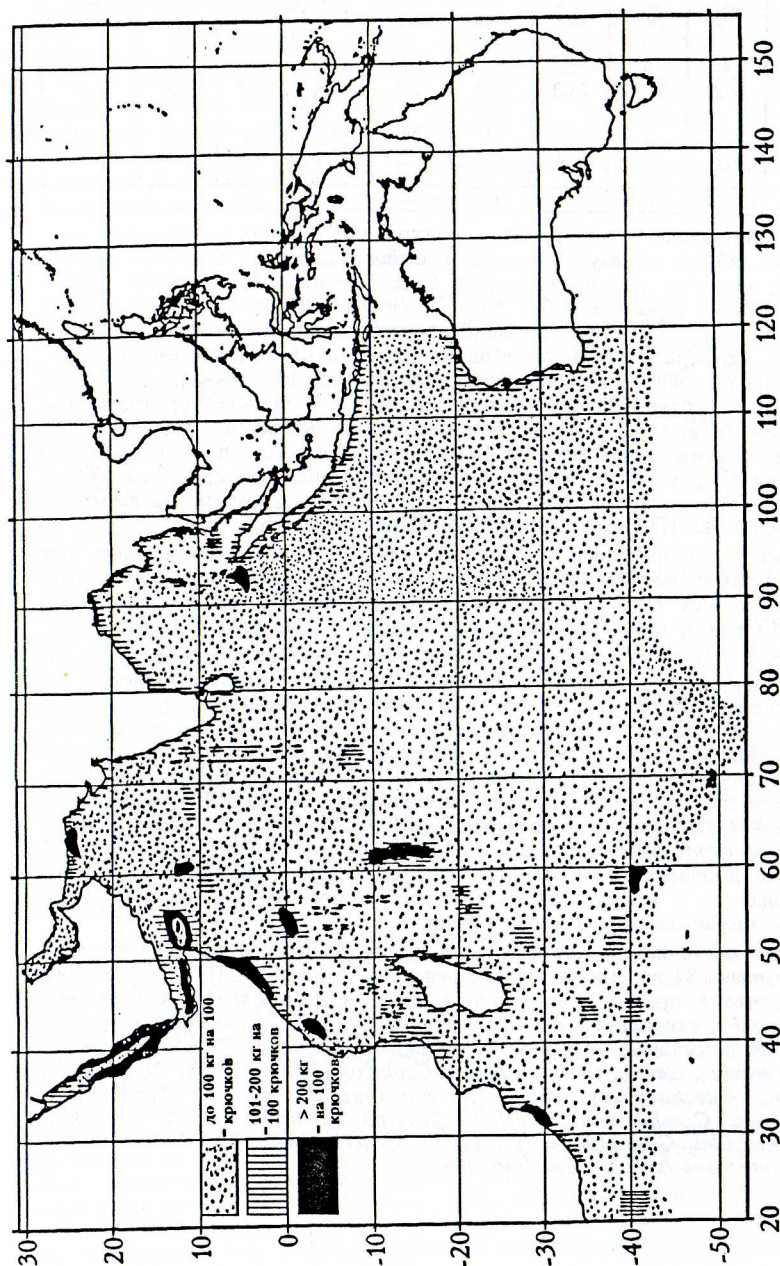


Рис. 5. Уловы акул в Индийском океане

Доля этих акул в уловах, как правило, незначительна: глубоководные колючие акулы иногда составляют до 500 кг за час траления. Отдельные виды, как например *Centroscyrnus coelolepis*, составляют в траловых уловах в районах Мадагаскарского и Маскаренского хребтов до 250 кг за час траления, а на Западно-Австралийском — до 400 [Щербачев и др., 1989].

Акулы, облавливаемые эпизодически, представлены 11 видами, относящимися к 7 семействам. Особого значения для промысла они не имеют, хотя и единичная добыча такой акулы, как *Rhiniodon typus*, вполне может заменить улов колючих акул из десятка тралений.

Акулы, являющиеся объектами спортивного рыболовства, представлены 24 видами (вероятно и больше) из 9 семейств, однако этот интересный вид промысла в обозримом будущем вряд ли будет доступен рыболовам-любителям нашей страны.

По данным ФАО и публикациям ВНИРО ежегодный вылов акул вместе со скатами в Индийском океане, при небольших колебаниях, значительно возрос: в 1975 г. он составил 133,9 тыс. т, в 1980 — 155,4, в 1985 — 133,1, в 1990 — 145,8, в 1995 г. — 233,2 тыс. т. При этом основной улов в 1995 г. приходился на Индию (86,0 тыс. т), Пакистан (48,7 тыс. т), Шри-Ланку (28,5 тыс. т), Индонезию (21,5 тыс. т), Мальдивы (11,0 тыс. т), Австралию (8,4 тыс. т), Оман (6,5 тыс. т) и Йемен (4,5 тыс. т). С учетом вылова других стран, не нашедшего отражения в статистике уловов (Японии, Южной Кореи, Тайваня, Сомали, Танзании, Мозамбика и др.), можно с достаточной долей уверенности утверждать, что вылов акул в Индийском океане за последние 20 лет возрос вдвое, причем наиболее резкий скачок (на 87,4 тыс. т) произошел в последнее пятилетие. Все вышесказанное, а также результаты наших исследований, позволивших выделить перспективные, ранее практически не эксплуатировавшиеся участки промысла, дает возможность определить дополнительный объем добычи акул порядка 35-40 тыс. т.

Использование. По степени возможности использования акулы Индийского океана, как и акулы вообще, весьма неравноценны.

Видов, имеющих исключительно высокие вкусовые качества и пригодных для изготовления деликатесной продукции, сравнительно немного — всего 20. К ним относятся 2 вида из сем. *Hexanchidae*, 2 — из сем. *Odontaspidae*, 4 — из сем. *Lamnidae*, 3 — из сем. *Alopiidae*, 3 — из сем. *Triakidae*, 2 — из сем. *Carcharhinidae*, 2 — из сем. *Squalidae*, 1 — из сем. *Pristiophoridae*, 1 — из сем. *Pliotremidae*. Сюда можно было бы отнести и акул-молотов, молодь которых употребляется для изготовления деликатесов [Губанов, 1993].

Кроме перечисленных, к разряду пищевых акул можно отнести еще 77 видов, 34 из которых входят в сем. *Carcharhinidae*, 8 — сем. *Squalidae*, 7 — в сем. *Orectolobidae*, по 5 — сем. *Sphyrnidae*, сем. *Triakidae* и сем. *Scyliorhinidae*, по 3 — в сем. *Odontaspidae* и сем. *Squatidae*, 2 — сем. *Heterodontidae*, 1 — сем. *Pristiophoridae*; сюда же входят представители монотипических семейств *Chlamydoselachidae*, *Mitsukurinidae*, *Rhinodontidae* и *Cetorhinidae* [Губанов, 1993].

Пищевая ценность остальных видов ограничена, однако их можно использовать для технических целей. Исключением является *Somniosus microcephalus*, мясо которой ядовито, но после соответствующей специальной обработки оно может употребляться в пищу.

Следует сказать, что возможности утилизации акул уникальны — у них можно использовать практически все части тела [Губанов, 1972; 1985; Губанов и др., 1986; Gubanov et al., 1980]. У наиболее крупных акул, обитающих в открытых водах Индийского океана, масса тушки разных видов акул составляет от общей массы тела от 40,8 до 66,7%, а масса печени — от 1,9 до 12,9%. Огромную печень имеет гигантская акула.

Мясо акул содержит большое количество белка [Губанова и др., 1972; Goubanov et al., 1980] и издревле считается высококачественным пищевым продуктом. Оно употребляется в пищу в свежем, мороженом, соленом, вяленом, сушеном, копченом и маринованном видах. За высокие вкусовые качества весьма ценится филе из акул-пилоносов и мясо молоди молотоголовых акул. У некоторых промысловых акул, как например у акулы-свины, весьма высоко содержание жира не только в печени, но и в мышцах, хотя вообще мясо акул, имеющее исключительно привлекательный вид, не содержит много жира. Поэтому для изготовления из мяса нетрадиционных объектов традиционных копченых балыков в АзчерНИРО была разработана и успешно применена практика введения жира других рыб в мясо акул путем шприцевания. Широко используется мясо акул для приготовления кулинарных изделий [Goubanov et al., 1980]. Наконец, мясо таких акул, как *Scoliodon laticaudus*, успешно применяется в качестве наживки при промысле других акул и крупных костистых рыб [Губанов, 1993].

Большую ценность представляет печень акул, содержание жира в которой у разных видов колеблется от 40 до 75%; жир богат витамином А, содержит также витамины группы В [Долбиш, 1969]. Жир печени акул используется в фармацевтической промышленности, косметике, народной медицине. Для изготовления лекарственных препаратов используются поджелудочная железа и железы внутренней секреции. Вообще же возможности освоения акул как источника получения лекарственных препаратов далеко не исчерпаны. Достаточно сказать, что акулы никогда не имеют злокачественных опухолей.

Плавники акул употребляются для приготовления деликатесных супов, а измельченные в порошок применяются в качестве тонизирующего средства. Отваренные плавники могут консервироваться [Губанов, 1985; Губанов и др., 1986] для последующего использования при приготовлении супов [Goubanov et al., 1980].

Кожа акул используется как абразивный материал при обработке ценных пород дерева, фетра, в обувной и галантерейной промышленности. Кожа акул с оригинальным рисунком, как например у акул рода *Stegostoma*, особенно ценится при изготовлении различного рода украшений, а кожа *Carcharhinus altimus* — шагрени. Особенно ценится кожа шелковой акулы *Carcharhinus falciformis*.

Для изготовления сувениров используются позвонки акулы, их челюсти и зубы, из хрящевого скелета получают желатин и клей.

Из отходов акул — внутренностей, хрящей, хвостового плавника — получают муку и удобрения. Кормовая мука, получаемая из так называемых "непищевых" акул, содержит 80-90% сырого протеина и другие компоненты, включая витамины.

ВЫВОДЫ

1. В Индийском океане представлены все известные отряды и семейства акул Мирового океана. По современным представлениям здесь обитают 169 видов акул, относящихся к 7 отрядам и 22 семействам, что дает основание отнести Индийский океан к числу важнейших районов обитания этих рыб.

Качественный состав акул при значительном видовом разнообразии формируется представителями семейств *Carcharhinidae*, *Scyliorhinidae* и *Squalidae*, дающих более половины всех видов, зарегистрированных в Индийском океане.

2. Ареал акул, при распространении единичных экземпляров до 60° ю.ш., охватывает все районы Индийского океана, расположенные к северу от 40° ю.ш. При этом наибольшее видовое разнообразие и количественное обилие акул свойственно западной части океана, что обусловлено благоприятными океанологическими условиями и высокой биопродуктивностью района.

3. Акулы Индийского океана обитают в широком диапазоне глубин, включая максимальные, и экологически связаны с различными биотопами.

Самую обширную по составу группу образуют донные акулы (около 70 видов), встречающиеся преимущественно на шельфе и материковом склоне на глубинах от 30-40 до 300-400 м, и глубоководные акулы (44 вида), обитающие на материковом склоне и подводных поднятиях глубже 300 м при различных батиметрических диапазонах у отдельных видов.

Группа типично пелагических акул, насчитывающая 14 видов, в своем распространении четко приурочена к океанской пелагиали до глубин 500 м.

Промежуточная группа придонно-пелагических акул (25 видов) обитает над свалами глубин материкового и островных склонов, подводных банок и поднятий дна на глубинах от 7 до 380 м с преобладанием на 50-150 м.

4. Размеры акул Индийского океана по уточненным данным хотя и оказались большими, чем считалось ранее, в целом сравнительно невелики. Предельная длина почти половины видов (41,7%) не превышает 100 см, значительной части (37,2%) — 300 см и лишь немногих видов (7,0%) — 500 см.

Размеры акул тесно связаны с условиями обитания и особенностями их биологии: мелкие акулы преобладают среди донных и придонных видов, крупные — среди пелагических.

5. Акулам Индийского океана свойственны все известные для этих рыб типы размножения, способствующие успешной выживаемости молоди и поддержанию стабильной численности вида при невысокой плодовитости.

Живородящие акулы преобладают среди пелагических и придонно-пелагических видов, яйцеживородящие, наиболее многочисленная группа, — среди донных и наиболее крупных пелагических видов, а яйцекладущие, самая малочисленная группа, представлены только донными видами. Основу первой группы составляют акулы семейств *Carcharhinidae* и *Sphyrnidae*, второй — виды семейств *Squalidae*, *Odontaspidae*, *Lamnidae* и *Alopiidae*. Третья группа включает семейства *Scyliorhinidae*, *Heterodontidae* и несколько видов семейства *Orectolobidae*.

Сроки беременности у разных видов колеблются от 7-9 до 24 месяцев. Плодовитость варьирует от 1-2 до 100 и более эмбрионов.

Вымет детенышей не имеет строгой привязанности к какому-либо сезону и может происходить в любое время года.

6. Акулы Индийского океана в подавляющем большинстве активные хищники. По способам добывания пищи, всеядности и числу потребляемых объектов акулы заметно выделяются среди других рыб океана.

Пищевой спектр индоокеанских акул в целом включает более 200 видов рыб, беспозвоночных животных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. В составе пищи самых активных океанических хищников из семейств *Alopiidae*, *Lamnidae* и *Carcharhinidae* преобладают хрящевые (6 семейств) и костистые (28 семейств) рыбы, у бентофагов — беспозвоночные животные и донные рыбы. Виды со смешанным питанием потребляют в равной степени как рыб, так и других животных.

У акул с обширным ареалом качественный состав пищи разнообразнее.

7. Среди акул Индийского океана 97 видов из 169 по своей численности, доступности, технологическим качествам относятся к категории промысловых и с разной степенью интенсивности добываются рыбаками многих стран в объеме 230-250 тыс. т ежегодно.

Первое место занимают пелагические акулы открытых вод и подводных поднятий, 29 видов из которых, относящихся к семействам *Alopiidae*, *Lamnidae*, *Triakidae*, *Carcharhinidae* и *Sphyrnidae*, образуют скопления и могут являться объектами специализированного ярусного промысла.

На втором месте стоят акулы прибрежных вод, представленные 26 видами, преимущественно из семейств *Spharhinidae*, *Triakidae*, *Scyliorhinidae* и *Squalidae*, промысел которых возможен как донным и пелагическими ярусами, так и тралирующими орудиями лова.

Многочисленную группу составляют акулы, обладаемые эпизодически или в качестве прилова при промысле тунцов и мечерых. Они

8. Спектр использования акул, в отличие от других рыб, очень широк. Они пригодны для пищевых целей, получения витаминов, изготовления лекарственных и лечебно-профилактических препаратов, выработки кормовой муки и желатина, производства сувениров и других изделий.

9. По предварительным оценкам при соответствующей организации промысла вылов акул может составить дополнительно порядка 35-40 тыс. т.

КРАТКОЕ РУКОВОДСТВО ПО СБОРУ ПОЛЕВЫХ МАТЕРИАЛОВ ПО АКУЛАМ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Описание внешних признаков акул (применяется для акул, видовая принадлежность которых сомнительна)

1. Форма тела
 2. Голова, усники
 3. Наличие брызгальца
 4. Наличие мигательной перепонки, форма глаза
 5. Характеристика формы зубов, их расположения на верхней и нижней челюстях
 6. Наличие предней
 7. Наличие килей
 8. Наличие предхвостовых выемок
 9. Наличие шипов перед плавниками (D_1)
 10. Количество рядов зубов, в т. ч. функционирующих
 11. Расположение жабр, щелей (4-я, 5-я или 6-я щель над или впереди начала основания грудного плавника)
 12. Окраска спины, боков, брюха, плавников (P , D_1 , D_2 , $C_{верх}$, $C_{низ}$)
 13. Длина свободного заднего кончика D_1
 14. Длина свободного заднего кончика D_2
- Примечание: Помимо этого выполняется полный биологический анализ акул со взвешиванием компонентов пищевого комка, половых желез (яичников и семенников), у беременных особей указывается количество и размеры эмбрионов в правом и левом яйцеводах (матке), производится измерение абсолютной длины тела эмбрионов и их взвешивание.

Измерения пластических и меристических признаков акул

Все измерения представляют собой проекцию на плоскость.

При анализе измеряются 35 следующих параметров:

1. — абсолютная длина тела
2. — длина тела до конца средних лучей хвостового плавника
3. — длина тела до начала хвостового плавника (до предхвостовой выемки)
4. — расстояние между концом рыла и началом основания первого спинного плавника (первое антедорсальное расстояние)
5. — расстояние между концом рыла и началом основания второго спинного плавника (второе антедорсальное расстояние)
6. — антепекторальное расстояние
7. — антецентральное расстояние
8. — антеанальное расстояние
9. — ширина тела перед грудными плавниками
10. — высота хвостового стебля
11. — расстояние между началом оснований грудного и первого спинного плавников (пектодорсальное расстояние)

12. — расстояние между началом основания брюшного плавника и началом нижней лопасти хвостового (вентрокаудальное расстояние)
13. — расстояние между началом основания второго спинного плавника и началом верхней лопасти хвостового (дорсокаудальное расстояние)
14. — расстояние между началами оснований первого и второго спинных плавников
15. — длина основания первого спинного плавника
16. — длина первого спинного плавника по переднему краю
17. — длина основания спинного плавника
18. — длина второго спинного плавника по переднему краю
19. — длина грудного плавника по переднему краю
20. — длина брюшного плавника
21. — длина верхней лопасти хвостового плавника по внешнему краю
22. — длина нижней лопасти хвостового плавника по внешнему краю
23. — длина головы до первой жаберной щели
24. — горизонтальный диаметр глаза
25. — вертикальный диаметр глаза
26. — длина рыла перед ртом
27. — длина рыла перед передними краями ноздрей
28. — ширина рта
29. — расстояние между внутренними краями ноздрей
30. — расстояние между первой и пятой жаберными щелями
31. — высота первой жаберной щели
32. — высота последней жаберной щели
33. — высота головы на уровне глаза
34. — высота головы на уровне последней жаберной щели
35. — ширина лба (межглазничное расстояние).

Кроме того, у самцов измеряется длина класперов — от основания до конца класпера.

Морфометрический анализ рыб производится по наиболее стабильным признакам. По таким признакам, как высота и толщина тела, измерение которых зависит от ряда объективных причин (развития половых желез, беременности, интенсивности питания, величины печени и т. п.), измерения не проводятся. Морфометрический анализ эмбрионов выполняется по той же схеме.

Для вычисления процентных отношений все пластические признаки разделяются на 2 группы. В первую группу входят признаки под номерами 2-23, величины которых относятся к абсолютной длине тела. Во второй группе представлены признаки под номерами 24-35, величины которых относятся к длине головы до первой жаберной щели.

Производится подсчет зубов для определения дентальной формулы вида. Дентальная формула выглядит следующим образом:

21-23-0-21-23 (5)

20-22-1-20-22 (6)

Верхняя строка означает число зубов в верхней челюсти, нижняя — в нижней; средние цифры указывают на наличие или отсутствие зубов в центральной части челюстей, а также их число; крайние две цифры — на колебание числа зубов левой и правой половин челюстей. Цифры в скобках указывают на количество рядов зубов в челюстях.

Приложение 2

Объекты питания акул семейства *Carcharhinidae*

Кишечнополостные	COELENTERATA
Моллюски	MOLLUSCA
в т.ч. двустворчатые	Bivalvia
головоногие	Cephalopoda
наutilus	Nautilus sp.
осьминоги	Octopoda
аргонавты	Argonautidae
каракатицы	Myopsida
кальмары	Oegopsida
неопределенные головоногие (фрагменты)	
Иглокожие	ECHINODERMATA
в т.ч. морские ежи	Echinoidea
неопределенные иглокожие (фрагменты)	
Оболочники	TUNICATA
Ракообразные	CRUSTACEA
в т.ч. морские желудки	Balanidae
раки-богомолы	Stomatopoda
крабы	Brachyura
в т.ч. крабы-плавунцы	Portunidae et Nepthunidae
пресноводные крабы	
омары	Nephropidae
лангусты	Palinuridae
раки-медведи	Pandalidae et Peneidae
Рыбы	PISCES
Лисьи акулы	Alopiidae
Кошачьи акулы	Scyliorhinidae
Серые акулы	Carcharhinidae
в т.ч. Тигровая акула	Galeocerdo cuvier
Сумеречная акула	Carcharhinus obscurus
неопределенные серые акулы	Carcharhinidae gen. sp.
Молотоголовые акулы	Sphyrnidae
Колючие акулы	Squalidae
фрагменты неопределенных акул	Squalomorphea fam. gen. sp.
Рыбы-пилы	Pristidae
Скаты-рохли	Rhinobatidae
Скаты-орляки	Myliobatidae
Мантовые	Mobulidae
Хвостоколовые	Dasyatidae
в т.ч. пелагический хвостокол	Dasyatis violacea
неопределенные скаты	Batoidea fam. gen. sp.
Химеры	Chimaeriformes
Элопс	Elops machnata
Угри	Anguilliformes

в т.ч. пресноводные угри
 Мурены
 Сельдевые
 в т.ч. сардинеллы
 Анчоусы
 Морские сомы
 Ящероголовые
 Алепизавры
 Светящиеся анчоусы
 Мерлузовые
 в т.ч. хек
 Брегмацеры
 Ошибни
 Рыбы-жабы, удильщики
 Сарганы
 Макрелешука
 Летучие рыбы (включая их икру)
 Сельдяной король
 Иглы-рыбы
 Плоскоголовые
 Тригловые
 Липарисы
 Морские окуни
 в т.ч. мероу или груперы
 Ворчуны
 Луцианы
 в т.ч. априон
 Летрины
 Нитеперые
 Герресы
 Барабульковые
 Горбылевые
 Морские лещи
 в т.ч. тарактес
 Ставридовые
 в т.ч. алепесы
 каранксы
 сериолы
 Корифены
 Прилипалы
 Эмбиотоки
 Губановые
 Рыбы-попугай
 Барракуды
 Бычки

Anguilla sp.
 Muraenidae
 Clupeiformes
 Sardinella spp.
 Engraulidae
 Ariidae
 Synodontidae
 Alepisaurus sp.
 Myctophidae
 Merlucciidae
 Merluccius capensis
 Bregmaceros spp.
 Ophiidae
 Lophiiformes
 Belonidae
 Scomberesox saurus
 Exocoetidae
 Regalichthys glesne
 Syngnathidae
 Platycephalidae
 Triglidae
 Liparidae
 Serranidae
 Epinephelus spp.
 Haemulidae
 Lutjanidae
 Aprion virescens
 Lethrinidae
 Nemipteridae
 Gerridae
 Mullidae
 Sciaenidae
 Bramidae
 Taractes sp.
 Carangidae
 Alepes sp.
 Caranx spp.
 Seriola spp.
 Coryphaenidae
 Echeinidae
 Embiotocidae
 Labridae
 Scaridae
 Sphyrnidae
 Gobiidae

Рыбы-хирурги
 Гемпиловы
 в т.ч. руветта
 Рыбы-сабли
 Скомброидные
 в т.ч. ваху
 скипджек или полосатый тунец
 пеламида
 скумбрия
 макрель
 длиннокрылый тунец
 желтоперый тунец
 большеглазый тунец
 Меч-рыба
 Парусник
 Марлины

Камбалы
 в т.ч. морские языки
 Спинороговые или курки
 Кузовки
 Скалозубые
 в т.ч. аротрон
 Еж-рыбы
 Луна-рыбы
 ФРАГМЕНТЫ МОРСКИХ ЧЕРЕПАХ
 Морские змеи
 ФРАГМЕНТЫ ПТИЦ
 ФРАГМЕНТЫ КИТОВ
 в т.ч. дельфинов

Acanthuridae
 Gempylidae
 Ruvettus pretiosus
 Trichiuridae
 Scombridae
 Acanthocybium solandri
 Katsuwonus pelamis
 Sarda orientalis
 Scomber japonicus
 Scomberomorus spp.
 Thunnus alalunga
 Thunnus albacares
 Thunnus obesus
 Xiphias gladius
 Istiophorus platypterus
 Makaira spp. et
 Tetrapturus spp.
 Pleuronectiformes
 Soleidae
 Balistidae
 Ostraciontidae
 Tetraodontidae
 Arothron sp.
 Diodontidae
 Molidae

CHELONIOIDEA
 Hydrophidae
 AVES
 CETACEA
 Delphinidae

Приложение 3

Объекты питания акул семейства *Squalidae*

Гребневики
 Кольчатые черви
 в т.ч. многощетинковые кольчецы
 Моллюски
 в т.ч. голожаберные
 осьминоги
 каракатицы
 кальмары
 Оболочники
 Эвфаузиевые ракообразные
 Десятиногие ракообразные
 в т.ч. крабы

Ctenophora
 Annelides
 Polychaeta
 Mollusca
 Nudibranchia
 Octopoda
 Myopsida
 Oegopsida
 Tunicata
 Euphausiacea
 Decapoda
 Brachyura

омары
 молодь лангуста
 креветки
 Рыбы
 Акулы
 в т.ч. Колючие акулы
 Этмоптерусы
 Скаты
 Угри
 Гладкоголовые
 Гоностомовые
 Ящероголовые
 Алепизавры
 Миктофиды
 Мерлузы
 Макрурусы
 Бериксы
 Солнечники глубоководные
 Скорпены
 Плоскоголовые
 Полиприоны
 Мероу
 Морские лещи
 Красноглазка
 Ставриды
 Гемпиловые
 Рыбы-сабли
 Масляные рыбы
 Неопределенные придонные рыбы
 Неопределенные мезопелагические рыбы
 Икринки рыб

Nephropidae
 Palinuridae (juv.)
 Pandalidae et Peneidae
 Pisces
 Squalomorpha
 Squalidae
 Etmopterus sp.
 Batoidea
 Anguilliformes
 Alepocephalidae
 Gonostomatidae
 Synodontidae
 Alepisaurus sp.
 Myctophidae
 Merluccius capensis
 Macrouridae
 Berycidae
 Oreosomatidae
 Scorpaenidae
 Platycephalidae
 Polyprionidae
 Serranidae
 Bramidae
 Emmelichthyidae
 Carangidae
 Gempylidae
 Trichiuridae
 Stromateoidei

Приложение 4

РЕДКИЕ ВИДЫ АКУЛ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Плащеносная акула
 Острозубая песчаная акула
 Акула-домовой
 Ложнокунья акула
 Одноплавниковая кошачья акула
 Усатая кошачья акула
 Малоглазая кошачья акула
 Длинноносая кошачья акула
 Южноафриканская кошачья акула
 Лопаторылая кошачья акула
 Глубоководная длиннорылая кошачья акула

Clamydoselachus anguineus
 Odontaspis ferox
 Mitsukurina owstoni
 Pseudotriakis microdon
 Pentanchus profundicolus
 Poroderma marleyi
 Apristurus microps
 Apristurus kampae
 Apristurus saldanha
 Apristurus platyrhynchus
 Apristurus verweyi

Акула-геккон
 Натальская кунья акула
 Кунья акула-арлекин
 Калимантанская акула
 Мозаичная большеротая акула
 Филиппинский этмоптерус
 Атлантическая полярная акула

Galeus eastmani
 Triakis natalensis
 Ctenacis fehlmani
 Carcharhinus borneensis
 Centrophorus tessellatus
 Etmopterus brachyurus
 Somniosus microcephalus

Приложение 5

Видовой состав акул ярусного лова в районах Маскаренского хребта в 1971 году

Виды акул и средний вылов	Районы лова						
	Банка Назарет	Банка Судан	Острова Каргадос-Карахос	Банка Сая-де-Малья центр	Банка Сейшельская	Банка Сая-де-Малья, северо-западная часть	Банка Сая-де-Малья, юго-восточная часть
Galeocerdo cuvier	14,0	20,6	10,7	11,0	21,3	10,1	12,5
Carcharhinus leucas	1,6	—	4,3	2,1	—	2,0	5,8
Carcharhinus brevipinna	9,7	—	2,0	4,4	7,1	—	3,1
Carcharhinus longimanus	—	—	—	0,1	—	0,2	—
Carcharhinus falciformis	—	1,9	—	—	11,5	—	—
Carcharhinus sorrah	16,6	7,2	6,4	4,4	10,1	—	—
Carcharhinus albimarginatus	41,7	58,0	38,6	38,5	25,1	48,2	37,2
Carcharhinus amblyrhynchus	—	3,0	—	1,4	15,8	0,7	5,4
Carcharhinus milberti	12,4	9,3	38,0	36,3	9,1	36,3	35,0
Prionace glauca	0,9	—	—	0,2	—	—	—
Sphyrna mokarran	3,1	—	—	1,6	—	2,5	0,6
Итого, %	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Средний вылов акул на 100 крючков, кг	240,0	309,0	361,0	333,0	50,0	380,0	584,0

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Закономерности распределения тунцов//Рыбное хоз-во, 1969. № 10. — С. 4-6 (Соавторы: А.Т. Божков, А.Е. Ившин).
2. Биология и распределение тунцов и акул в открытой части Индийского океана. — ЛТИ ЦБТИ "Азчеррыба", 1969. № 42. — С. 1-2 (Соавторы: Б.Н. Кузьмин, Б.С. Соловьев, Е.И. Шаботинцев).
3. Краткое сообщение о работе научно-исследовательской экспедиции на СРТМ "Черномор". — ЛТИ ЦБТИ "Азчеррыба", 1970. № 14 (534). — С. 1-4.
4. Атлас-определитель основных промысловых рыб Индийского океана. — ЦНИИТЭИРХ Минрыбхоза СССР, 1971. — 140 с. (Соавторы: В.И. Травин, Б.С. Соловьев и др.).
5. О результатах 5-й экспедиции СРТМ "Черномор"//Рыбное хоз-во, 1971. № 4. — С. 17-19 (Соавтор: А.Т. Божков).
6. Массовый состав хрящевых рыб Индийского океана//Рыбное хоз-во, 1972. № 2. — С. 65-68.
7. К биологии обыкновенной акулы-лисицы *Alopias vulpinus* Bonnaterre северо-западной части Индийского океана//Вопросы ихтиологии, 1972. Т. 12. Вып. 4 (75). — С. 646-656.
8. Размерно-массовый состав акул северо-западной части Индийского океана//Рыбное хоз-во, 1973. № 5. — С. 17-19 (Соавторы: А.Г. Патлай, Л.М. Коз).
9. Условия формирования промысловых скоплений акул над островными шельфами и банками в тропической зоне Индийского океана//Тезисы докладов II Всесоюзной конференции по промысловой океанологии 29-31 мая 1973 г. — Калининград: АтлантНИРО, 1973. — С. 51-52 (Соавторы: А.Т.Божков, А.Е. Ившин).
10. Некоторые данные об акулах приэкваториальных вод Индийского океана//Рыбное хоз-во, 1974. № 1. — С. 14-17.
11. Видовой состав акул и некоторые особенности их распределения в северо-западной части Индийского океана//Труды ВНИРО, 1974. Т. 96. — С. 62-66.
12. Случай поимки гигантского экземпляра акулы мако *Isurus glaucus* Rafinesque в Индийском океане//Вопросы ихтиологии, 1974. Т. 14. № 4. — С. 687-688.
13. Промысловое описание района п-ва Хафун и о-ва Сокотра. — Минрыбхоз СССР, АзчерНИРО, МО СССР, 1974. — 30 с. (Соавторы: Г.А. Дубинец, Н.П. Помазанова).
14. Атлас гидрометеорологических и промысловых данных. Юго-западная часть тропической зоны Индийского океана. — Минрыбхоз СССР и ГУ гидрометеослужбы, 1974. — 83 с. (Соавторы: В.А. Будниченко и др.).
15. Атлас гидрометеорологических и промысловых данных. Северо-западная часть тропической зоны Индийского океана. — Минрыбхоз СССР и ГУ гидрометеослужбы. 1974. — 87 с. (Соавторы: В.А. Будниченко и др.).
16. Распределение и некоторые черты биологии голубой акулы (*P. glauca*, 1958, *Carcharhinidae*) Индийского океана//Вопросы ихтиологии, 1975. Т. 15. Вып. 1. — С. 43-50 (Соавтор: В.Н. Григорьев).
17. О возможностях промысла акул в северо-западной части Индийского океана//Труды ВНИРО, 1975. Т. 108 а. — С. 72-74.
18. Распределение акул Индийского океана//Труды ВНИРО, 1975. Т. 108 а. — С. 75-80 (Соавтор: И.Г. Тимохин).
19. Первая поимка меченой обыкновенной лисей акулы *Alopias vulpinus* Bonnaterre//Вопросы ихтиологии, 1976. № 3. — С. 552-553.

20. Промысловое описание северной части Бенгальского залива. — Минрыбхоз СССР, АзчерНИРО, ГУНиО МО СССР, 1976. — 40 с. (Соавторы: Г.А. Дубинец, В.Л. Спиридонов и др.).
21. Акулы Никобарского пролива. — ЦНИИТЭИРХ, 1977. ЭИ, серия 1, вып. 2. — С. 22-31 (Соавторы: А.Е. Ившин, И.Г. Тимохин).
22. Размножение некоторых видов пелагических акул экваториальной зоны Индийского океана//Вопросы ихтиологии, 1978. Т. 18. № 5. — С. 879-897.
23. Sharks of the Arabian Gulf. — Ministry of Public Work. — Kuwait, 1980. — P. 93 (Co-authors: A.H. Ashkanani, J.S.A.S. Jaber) (на англ. и араб. яз.).
24. Atlas of hydrological and fishery data in the territorial waters of Kuwait. — Ministry of Public Work. — Kuwait, 1980. — P. 254 (Co-authors: Y.I. Bousdalin, A.F. Fedoseev et al.).
25. Распределение и роль серых акул (*Carcharhinidae*) в биоценозах открытых вод Индийского океана//Тезисы докладов II Всесоюзного съезда океанологов. Вып. 6.: Биология океана. МГИ АН УССР. — Севастополь, 1982. — С. 68-69 (Соавтор: Н.А. Мягков).
26. Кальмары как один из основных объектов питания акул//Тезисы докладов XI Межвузовской научно-технич. конференции профес. — преподав. состава АСП и сотруд. ВУЗов Минрыбхоза СССР. — Калининград, 1983 (Соавторы: В.В. Кондюрин, Н.А. Мягков).
27. Промысловое описание Маскаренского хребта. — АзчерНИРО Минрыбхоза СССР, ГУНиО МО СССР, 1983. — 72 с. (Соавторы: В.Ф. Демидов, Г.А. Дубинец и др.).
28. Акулы Мирового океана. Отечественная и иностранная литература за 1969-1983 гг. — ЦНИИТЭИРХ Минрыбхоза СССР, 1984. — 31 с. (Соавторы: В.А. Ланина, Л.И. Мельникова, А.Е. Чохонелидзе).
29. Ярусный лов акул и их использование//Сб. научных трудов ВНИРО: Промысловые ресурсы крупных хищных рыб пелагиали открытых вод Индийского океана. — М., 1984. — С. 56-63.
30. Промысловое описание прибрежных вод Мозамбика. — АзчерНИРО Минрыбхоза СССР, ГУНиО МО СССР, 1985. — 82 с. (Соавторы: В.А. Будниченко, Г.А. Дубинец и др.).
31. Обнаружение острозубой песчаной акулы *Odontaspis ferox* (Risso) (*Odontaspidae*) в открытых водах Индийского океана//Вопросы ихтиологии, 1985. Т. 25, № 2. — С. 347-348.
32. Новые данные о колючей акуле *Centrophorus tessellatus* Garman (*Squalidae*)//Вопросы ихтиологии, 1985. Т. 25. Вып. 6. — С. 1037-1039.
33. Что мы знаем об акулах//Рыболовство, 1985. № 5. — С. 29-31.
34. Состояние изученности сырьевых ресурсов и перспективы промысла северо-западной части Индийского океана//Сб. научных трудов ВНИРО. — М., 1985. — С. 98-102 (Соавтор: Б.С. Соловьев).
35. Акулы Мирового океана. — М.: Агропромиздат, 1986. — 272 с. (Соавторы: В.В. Кондюрин, Н.А. Мягков).
36. Условия образования скоплений тунцов и сопутствующих рыб северо-западной части Индийского океана//Тезисы докладов Всесоюзного совещания по проблемам тунцового промысла 23-25 сентября 1986. — Калининград, 1986. — С. 32-33 (Соавторы: А.Е. Ившин, И.Г. Тимохин).
37. Промысловое описание открытых вод юго-западной части Индийского океана. — ГУНиО МО для Минрыбхоза СССР, 1986. — 92 с. (Соавторы: Г.А. Дубинец, Ю.С. Мельников).

38. Состояние изученности сырьевой базы и перспективы промысла рыб, обитающих в районах хребтов и отдельных поднятий дна Индийского океана // Сб.: Сырьевые ресурсы поднятий открытой части Индийского океана. — М.: ВНИРО, 1986. — С. 3-8 (Соавтор: Б.С. Соловьев).

39. Промысловое описание открытых вод северо-западной части Индийского океана. — Керчь: АзчерНИРО, 1986. — 91 с. (Соавторы: Б.С. Соловьев и др.).

40. Oceanological study of the Western part of the Indian Ocean. — UNESCO. Acte du colloque international pour le development de l'oceanologie Malgache, 1987. Coloccean-II. — P. 55-58.

41. Raw material resources of the Western part of the Indian Ocean. — UNESCO. Acte du colloque international pour le development de l'oceanologie Malgache, 1987. Coloccean-II. — P. 94-98.

42. Формирование скоплений крупных пелагических хищников в районе г. Экватор // Тезисы докладов III съезда советских океанологов. — Секция: Биология моря, часть I. — Л.: Гидрометеиздат, 1987. — С. 161-162. (Соавтор: И.Г. Тимохин).

43. Открытая часть Индийского океана (промрайоны 51, 57) // В кн.: Описание подводных гор и поднятий промрайонов Мирового океана. Т. 1, часть IV. — Изд. МО СССР, Минрыбхоз СССР, 1988. — С. 325-389 (Соавторы: В.Н. Бродин, О.С. Димитрова).

44. Морфобиологическая характеристика сумеречной акулы (*Carcharhinus obscurus*) Индийского океана // Вопросы ихтиологии, 1988. Т. 28. Вып. 4. — С. 562-566.

45. Акулы // В кн.: Биологические ресурсы Индийского океана. — М.: Наука, 1989. — С. 219-235. (Соавтор: И.Г. Тимохин).

46. Аравийское море // В кн.: Биологические ресурсы Индийского океана. — М.: Наука, 1989. — С. 339-363. (Соавторы: Г.А. Дубинец и др.).

47. Экваториальная зона Индийского океана // В кн.: Биологические ресурсы Индийского океана. — М.: Наука, 1989. — С. 371-385. (Соавторы: Г.А. Дубинец и др.).

48. Распределение и биология синей акулы Индийского океана // Тезисы докладов Всесоюзного совещания: Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР 20-22 марта 1990 г. Калининград. — М.: ВНИРО, 1990. — С. 94-96.

49. Некоторые особенности ярусного лова в Индийском океане // Тезисы докладов на 1-м Межгосударственном совещании 1-5 июня 1992 г. — Керчь, 1992. — С. 34-36 (Соавтор: В.В. Парамонов).

50. Океанологические предпосылки формирования скоплений крупных хищников // Тезисы докладов на 1-м Межгосударственном совещании 1-5 июня 1992 г. — Керчь, 1992. — С. 69-71 (Соавтор: В.В. Парамонов).

51. Промысловые виды акул Индийского океана // Тезисы докладов на 1-м Межгосударственном совещании 1-5 июня 1992 г. — Керчь, 1992. — С. 111-112 (Соавтор: И.Г. Тимохин).

52. Распространение и биология тигровой акулы (*Galeocerdo cuvier*) и акулы-молота (*Sphyrna tudes*) в Индийском океане // Тезисы докладов на 1-м Межгосударственном совещании 1-5 июня 1992 г. — Керчь, 1992. — С. 119-121 (Соавторы: Н.А. Иванин, И.Г. Тимохин).

53. Акулы Индийского океана. — М.: ВНИРО, 1993. — 240 с.

54. Результаты изучения ЮгНИРО сырьевых ресурсов в Индийском и Южном океанах // Труды ЮгНИРО, т. 43. — Керчь: ЮгНИРО, 1997. — С. 28-47 (Соавторы: В.А. Будниченко, В.Ф. Демидов и др.).

55. Распространение акул Индийского океана. — Керчь: ЮгНИРО, 1997. — 35 с.

Формат 60x90/8

Тираж 100 экз.

Объем 2 п. л.

Подписано к печати

Заказ № 66

© 1997 Издательский Центр Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ЮгНИРО)