

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 60 № 6 2020 Ноябрь–Декабрь

Основан в 1953 г.
Выходит 6 раз в год
ISSN: 0042-8752

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

А.М. Орлов (ответственный секретарь),
С.А. Евсеенко (заместитель главного редактора),
М.В. Мина (заместитель главного редактора),
М.И. Шатуновский (заместитель главного редактора),
О.Н. Маслова (научный редактор)

Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов,
А.В. Балушкин, А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),
А.О. Касумян, Б. Коллетт (США),
А.Н. Котляр, К.В. Кузицин, Е.В. Микодина,
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек, Д.А. Павлов,
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов, В.П. Шунтов

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

Адрес редакции: 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Телефон: 495-958-12-60

Журнал “*Вопросы ихтиологии*” реферируется в Реферативном журнале ВИНИТИ,
Russian Science Citation Index (Clarivate Analytics)

Москва

ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2020
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2020

Подписано к печати 09.12.2020 г. Дата выхода в свет 10.02.2020 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

Учредитель: Российская академия наук
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-66712
от 28 июля 2016 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский пр., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-037-19 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,
117342 Москва, ул. Бутлерова, д. 17Б, а/я 47
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 60, Номер 6, 2020

Диагнозы, номенклатура, распространение и определительный ключ видов рода *Laeops* (Bothidae)

Е. П. Воронина, Дж. Маклейн, С. Раредон, П. Пруво 623

Новый вид нетопырей рода *Halicmetus* из Вьетнама и новые данные по морфологии *H. ruber* (Ogsocephalidae)

А. М. Прокофьев 624

Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции

К. В. Кузицин, А. В. Семёнова, М. А. Груздева, Д. С. Павлов 636

Изменчивость сибирского тайменя *Hucho taimen* (Salmonidae) реки Амур

Н. С. Романов, П. Б. Михеев 655

Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. I. Морфологическая изменчивость и диагностические признаки *C. saniae* (Cobitidae)

Е. Д. Васильева, В. П. Васильев 665

Воздействие мочевины и тиомочевины на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus*

Е. Д. Павлов, Д. С. Павлов, Е. В. Ганжа, М. А. Ручьёв, Чан Дык Зьен 682

Первые данные о возрасте и росте мелкочешуйной антимоны *Antimora microlepis* (Moridae) из вод подводного Императорского хребта (Северо-Западная Пацифика)

Н. Б. Коростелев, А. А. Байталюк, И. В. Мальцев, А. М. Орлов 689

Меланостигма Беллинсгаузена *Melanostigma bellingshauseni* sp. n. (Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с больших глубин центральной части Кергеленского плато (Южный океан)

М. В. Орловская, А. В. Балушкин 698

Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus*

Е. А. Боровикова, Ю. В. Будин 707

Новые данные о биологии и экологии бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi* (Zoarcidae)

Ю. К. Курбанов 721

Азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) в период осолонения Азовского моря в 2014–2018 гг.

Т. В. Юнева, В. Н. Никольский, Л. И. Булли 729

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новый вид зеленоглазковых рыб (Chlorophthalmidae) из вод Вьетнама

А. М. Прокофьев

736

Proeumicrotremis gen. nov. — новый род для круглороты Солдатова
Eumicrotremis soldatovi (Cyclopteridae)

О. С. Воскобойникова, А. М. Орлов

741

УДК 597

ДИАГНОЗЫ, НОМЕНКЛАТУРА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЙ КЛЮЧ ВИДОВ РОДА *LAEOPS* (BOTHIDAE)[#]

© 2020 г. Е. П. Воронина¹, *, Дж. Маклейн², С. Раредон³, П. Пруво⁴

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Музей естественной истории, Лондон, Великобритания

³Музей естественной истории, Вашингтон, США

⁴Музей естественной истории, Париж, Франция

*E-mail: voron@zin.ru

Поступила в редакцию 30.03.2020 г.

После доработки 03.04.2020 г.

Принята к публикации 03.04.2020 г.

Проведена таксономическая ревизия рода *Laeops*. В результате сравнительного изучения типовых и нетиповых экземпляров девять видов рода признаны валидными, а три вида (*L. kitaharae*, *L. sinusarabici* и *L. tungkongensis*) – младшими синонимами. Для каждого вида приведены диагностические признаки, данные морфометрии, фотографии, уточнено распространение. Выделены лектотипы *L. lanceolata*, *L. nigrescens*, *L. nigromaculatus*, *L. parviceps* и *L. pectoralis*. Представлен определительный ключ видов рода *Laeops*.

Ключевые слова: таксономический обзор, диагностические признаки, определительный ключ, *Laeops*, Bothidae, камбалы.

DOI: 10.31857/S0042875220060119

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5

НОВЫЙ ВИД НЕТОПЫРЕЙ РОДА *HALICMETUS* ИЗ ВЬЕТНАМА И НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ *H. RUBER* (OGCOCERHALIDAE)

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 23.03.2020 г.

После доработки 10.05.2020 г.

Принята к публикации 10.05.2020 г.

Из Южно-Китайского моря описан новый вид *Halicmetus odysseus*, отличающийся от близких видов формой верхнего края иллициальной впадины, строением чешуйного покрова (модифицированного в щитовидные и игловидные шипы), пигментацией и другими признаками. Уточнена морфологическая характеристика вида *H. ruber* по результатам изучения восьми экземпляров из северо-западной части Индийского океана; отмечена неоднородность литературного материала, относимого к данному виду, на основании чего не исключается его сборная природа. Составлена таблица для определения известных видов *Halicmetus* из Южно-Китайского моря и Индийского океана (на восток до Сиамского залива и Больших Зондских островов).

Ключевые слова: Lophiiformes, *Halicmetus*, систематика, новый вид, Южно-Китайское море, Индийский океан.

DOI: 10.31857/S0042875220060077

Нетопыри рода *Halicmetus* Alcock, 1891 характеризуются уплощённой головой со вздернутой роstralной частью; разрывом туловищной серии невромастов между диском и хвостом; иллициальной костью бабочковидной формы (с двумя длинными восходящими отростками); присутствием нёбных зубов; двумя жаберными дугами, несущими жаберные лепестки; наличием щитовидных шипов, по крайней мере, в хвостовом отделе; хорошо развитым “локтем” *P* и в той или иной степени выраженной редукцией *D* (Bradbury, 1967). В настоящее время в составе этого рода описано семь видов, населяющих тропическую Индо-Вест-Пацифику от Южной Японии до Восточной Африки и Южной Австралии; таксономическая однородность некоторых из этих видов нуждается в уточнении (Bradbury, 2003; Ho et al., 2008; Ho, Last, 2018). Типовой вид рода – *H. ruber* Alcock, 1891 – был описан из Андаманского моря (Wood-Mason, Alcock, 1891). Позже он был указан Брауером (Brauer, 1902) для восточного побережья Африки и западного берега о. Суматра, однако Хо и Ласт (Ho, Last, 2018) предполагают, что экземпляры Брауера принадлежат к виду *H. marmoratus* Weber, 1913, описанному из Мадурского моря (Индонезия) (Weber, 1913), а позднее указанному для вод Восточной Австралии (на юг до Тасмании) и (под вопросом) Мадагаскара (Ho,

Last, 2018). В 17-м рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Витязь-II” нетопыри, морфологически сходные с *H. marmoratus* и западно-тихоокеанским видом *H. reticulatus* Smith et Radcliffe, 1912, были собраны в северо-западной части Индийского океана (ИО РАН № 1795). Однако конспецифичность индоокеанских рыб вышеперечисленным видам вызывает сомнение, так как у них совершенно отсутствует пигментация, хорошо сохранившаяся у типовых экземпляров *H. marmoratus* и *H. reticulatus* после более чем 100 лет хранения. К сожалению, этот материал в 2007 г. был передан для изучения С.-Ч. Хо (Hsuan-Ching Ho, National Museum of Marine Biology and Aquarium, Pingtung, Taiwan) и до сих пор не возвращён, а запрос относительно его возврата остался без ответа.

Ареал и объём вида *H. ruber* на настоящем уровне изученности рода представляются неясными. Конспецифичность рыб из индоокеанских вод у берегов Северо-Западной Австралии, отнесённых к этому виду Хо и Ластом (Ho, Last, 2018), на мой взгляд, совершенно неочевидна, о чём будет сказано далее. Западнотихоокеанские популяции (от Южной Японии до Австралии), прежде относимые к *H. ruber* (Radcliffe, 1912; Masuda et al., 1984; Bradbury, 2003), предположительно относятся к отдельному, пока не описанному, виду

(Ho et al., 2008; Ho, Shao, 2009). Кроме него в западной части Тихого океана известны еще три вида рода: *H. reticulatus*, описанный от Филиппин (Radcliffe, 1912), а затем обнаруженный в водах Южной Японии и Тайваня (Masuda et al., 1984; Yamada, 2002; Ho, Shao, 2009); *H. niger* Ho, Endo et Sakamaki, 2008, известный от Южной Японии, Тайваня и Северной Австралии (Ho et al., 2008); и *H. drypus* Ho et Last, 2018, известный только по голотипу из Кораллового моря (Ho, Last, 2018). Наконец, ещё один вид, *H. westraliensis* Ho et Last, 2018, был описан по массовому материалу из индоокеанских вод Австралии между 12° и 20° ю.ш. (Ho, Last, 2018).

Разбирая сохранившуюся в Институте океанологии РАН (ИО РАН) часть коллекции рыб, собранной в рейсе НИС “Одиссей” в Южно-Китайское море в 1984 г., я обнаружил необычный экземпляр *Halicmetus*, резко отличающийся от известных видов рода по строению чешуйного покрова и безусловно заслуживающий выделения в особый вид. Его описание составляет предмет настоящей статьи. Кроме того, по материалу из северо-западной части Индийского океана уточнена морфологическая характеристика вида *H. ruber*, пределы изменчивости которого по имеющимся литературным данным представляются недостаточно охарактеризованными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и терминология соответствуют принятым для группы (Bradbury, 1967, 1980; Линдберг и др., 1997; Прокофьев, 2019). Материал по новому виду и *H. ruber* приведён при видовых описаниях. Помимо него были изучены голотип *H. reticulatus* (по фотографиям и рентгенограммам в разных проекциях) (USNM № 70271, 13°48'45" с.ш. 120°41'51" в.д., НИС “Альбатрос”, станция (ст.) 5118) и синтипы (5 экз.) *H. marmoratus* (ZMA № 101.893, 07°15' ю.ш. 115°16' в.д., НИС “Сибога”, ст. 12), хранящиеся в коллекциях Национального музея США (USNM, Вашингтон) и Зоологического музея Амстердама (ZMA, ныне коллекция помещена в Центр биоразнообразия г. Лейден, Нидерланды). В тексте использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *n* – число экземпляров.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Halicmetus odysseus Prokofiev, sp. nov.

(рис. 1, 2)

Материал. ИО РАН № 3617, голотип (рис. 1) *SL* 80 мм, 11°10' с.ш. 110°02' в.д., 680–750 м, НИС “Одиссей”, трал 52, 22.09.1984 г.

Д и а г н о з. Вид рода *Halicmetus* без какой-либо пигментации тела у фиксированных особей; с коричневатым перитонеумом, несущим редкие крупные чёрные меланофоры; без щитовидных шипиков (даже мелких) на дорсальной (за пределами границ невробрания) и вентральной поверхности диска; с низкими притуплёнными вершинами щитовидных шипов по краю диска и в хвостовом отделе; с игловидными шипиками, имеющими узкие основания с одной или двумя вершинами; с выемчатым верхним краем иллициальной впадины, в профиль не выступающим вперед; с коротким (около половины горизонтального диаметра глаза) субоперкулярным шипом, умеренной величины глазом (7.5% *SL*) и узким межглазничным промежутком (5.6% *SL*); с хвостовым отделом тела, составляющим 42.5% *SL*; без лучей *D*.

О п и с а н и е. Счётные и пластические признаки приведены в таблице. Диск сужающийся кпереди, без переднебоковых углов (рис. 1), его максимальная ширина соизмерима с длиной (превышает её только в 1.02 раза); хвостовой отдел $\times 0.7$ длины диска, 2.35 раза в *SL*. Нижняя челюсть выступает вперёд, рот целиком виден сверху; верхний край иллициальной впадины в профиль не выступает (рис. 2а), при взгляде сверху – V-образной формы, далеко не достигает нижнего края иллициальной впадины (рис. 2б); эска с тремя отчётливыми лопастями, из которых нижние сильно оттянуты вбок (рис. 2в). В челюстях мелкие шагреневидные зубы полосками, зубные пятна на сошнике, нёбных костях и ceratobranchialia-5 образованы такими же зубами; сошниковое зубное пятно прямоугольной формы, к его боковым сторонам прилегают нёбные зубные пятна, по форме близкие к трапециевидным, в 1.4 раза более узкие, чем сошниковое зубное пятно; зубные пятна на ceratobranchialia-5 удлинённо-прямоугольной формы с оттянутыми и расходящимися задними концами (рис. 2г). Верхнеглоточные зубные пластинки крупные, вытянутые по продольной оси. Субоперкулярный шип вдвое короче диаметра глаза, направлен латерально. Жаберных дуг $3\frac{1}{2}$; жаберные лепестки хорошо развиты на второй и третьей дугах, на остальных отсутствуют; жаберные тычинки в один ряд, по три на первой и второй и четыре – на третьей дугах. *D* полностью отсутствует; конец прижатого *A* далеко (на $\frac{2}{3}$ своей высоты) не достигает основания *C*; *P* достигают субоперкулярного шипа, “локоть” *P* хорошо обособлен; *V* сравнительно длинный (1.4 раза в длине *P*), его лучи прогрессивно удлиняются от первого к последнему, разница в длине первого и последнего луча составляет 1.75.

Супраорбитальный гребень с крупным бугорком в передней части (позади крыши иллициальной впадины) и двумя – в задней, его средняя часть спрямлена и несёт только мелкие шипики (рис. 2а). Дорсальная поверхность диска сплошь



Рис. 1. *Halicmetus odysseus* sp. nov., голотип *SL* 80 мм, общий вид: а – сверху, б – снизу.

покрыта одно- и двухвершинными игловидными шипиками, такие же шипики покрывают всю поверхность хвостового отдела между щитовидными шипами. Единичные мелкие щитовидные шипы на дорсальной поверхности диска присутствуют только в заглазничной части неврокrania и совершенно отсутствуют на остальной поверхности диска. Боковой край диска несёт 12 крупных щитовидных шипов перед субоперкулярным ши-

пом и три сильно редуцированных щитовидных шипика позади него. Хвостовой отдел с двумя параллельными рядами небольших щитовидных шипов на дорсальной и вентральной поверхностях, с парным латеральным рядом шипов, располагающихся над и под невромастами туловищной серии, и с промежуточным рядом щитовидных шипов между латеральным и дорсальным рядами. Вершины всех щитовидных шипов притуплён-

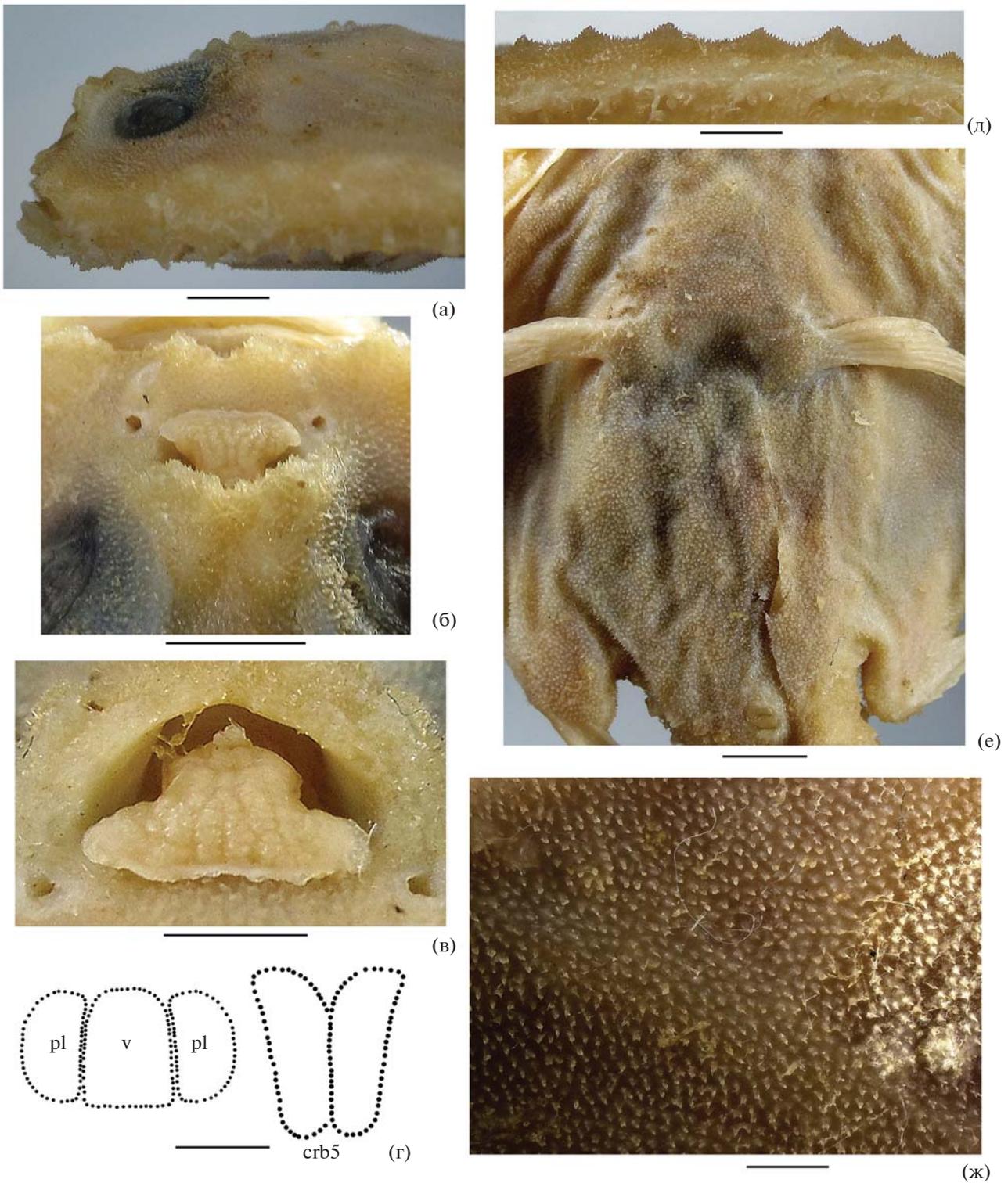


Рис. 2. *Halicmetus odysseus* sp. nov., голотип, детали строения: а – голова сбоку; б – ростр и эска, вид сверху; в – эска, вид спереди; г – форма зубных пятен на сошнике (v), нёбных костях (pl) и ceratobranchialia-5 (crb5); д – краевые щитовидные шипы диска; е – шипики вентральной поверхности диска; ж – шипики дорсальной поверхности переднебоковой части диска между неврокранием и субоперкулярным шипом. Масштаб, мм: а, б – 6; в, д – 3; г – 2.5, е – 5, ж – 1.

Меристические и пластические признаки четырёх видов *Halicmetus*

Признак	<i>H. odysseus</i> sp. nov., голотип	<i>H. marmoratus</i> , синтипы ($n = 5$)	<i>H. ruber</i> ($n = 8$)	<i>H. reticulatus</i> , голотип*
<i>SL</i> , мм	80	27.5–52	51–71	64
		В % <i>SL</i>		
Длина диска	57.5	53.1–60.0	49.2–53.0	55
Максимальная ширина диска	58.8	(61.8)69.4–75.3**	52.2–68.2	74
Длина хвостового отдела	42.5	40.0–44.4(46.9)	47.0–50.9	45
Длина нейрокrania	26.3	23.5–26.9	22.7–26.4	24
Длина рыла	5.0	4.7–5.8	3.4–4.5	4
Горизонтальный диаметр глаза	7.5	(5.8)7.3–9.4	7.6–8.5	8
Ширина костного межглазничного промежутка	5.6	6.9–7.7(8.7)	4.9–5.7	8
Ширина рта	17.5	15.3–17.3	13.4–15.9	16
Ширина иллициальной впадины	5.6	(5.8)6.1–7.3	4.2–6.1	8
Длина <i>P</i>	23.8	22.5–25.9(29.1)	20.2–23.7	23
Длина <i>V</i>	17.5	12.3–16.5(18.1)	13.4–14.7	14
Длина <i>C</i>	20.0	18.4–22.2	17.1–20.3	16
Высота <i>A</i>	15.0	11.0–13.0	11.9–13.6	11.7
		Меристические признаки		
<i>D</i>	0	0–3	0	3
<i>A</i>	4	4	4	4
<i>P</i>	12	11–12	11–12	12
<i>V</i>	5	5	5	5
<i>C</i> , главных (ветвистых верхних + нижних)	9 (3 + 3)	9 (3 + 3)	9 (3 + 3)	9 (–)
Число невроматов:				
в поперечном ряду на нижней челюсти	11	10	10–11	–
в щечной серии	6	7	6–7	–
в туловищной + хвостовой боковой линии	22 (12 + 10)	24–25 (13 + 11–12)	22–25 (12–13 + 10–12)	–

Примечания. *Измерения выполнены по фотографиям; **в скобках приведены уклоняющиеся значения, отмеченные у единственного экземпляра; “–” – признак не изучен, n – число изученных экземпляров.

ные (рис. 2д). Средние лучи *C* в ошипленных щиточках. Вентральная поверхность диска сплошь покрыта одно- и в меньшей степени двухвершинными шипиками, щитовидные шипы совершенно отсутствуют (рис. 2е). Как на дорсальной, так и на вентральной поверхностях шипики образуют сплошной, очень грубый на ощупь, покров; основания отдельных шипиков узкие (рис. 2ж).

О к р а с к а фиксированного экземпляра однотонно-светлая, область ноздрей не пигментирована; ротожаберная полость и перитонеум плотно покрыты очень мелкими точечными буроватыми меланофорами, границы между которыми трудно различимы невооружённым глазом; перитонеум,

кроме того, в редко рассеянных крупных чёрных меланофорах; оральная сторона верхней и нижней челюстей затемнена. Плавники не окрашены, лишь дистальный край *P* слегка затемнён.

Этимология. Вид назван в честь судна, в рейсе которого был пойман голотип и единственный известный в настоящее время экземпляр. Видовой эпитет является несклоняемым существительным.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее близок к *H. marmoratus* Weber, 1913 (рис. 3а–3в), но хорошо отличается от этого вида не выступающим вперед “ростром” (верхним краем иллициальной впадины), лишённым срединной выемки (рис. 2а, 2б, 3б),

полным отсутствием щитовидных шипиков у заднего края диска на его дорсальной и вентральной поверхностях (рис. 1, 2е, 3а, 3в), отсутствием мраморно-пятнистого рисунка (рис. 3а) на дорсальной поверхности диска, возможно, полным отсутствием *D*, а также некоторыми пропорциями (таблица). Так как степень редукции *D* может быть подвержена индивидуальной и возрастной изменчивости, это отличие нуждается в верификации на более представительном материале и на одноразмерных рыбах, то же самое можно сказать о различиях в промерах. Однако бо́льшая ширина диска и костного межглазничного промежутка у *H. marmoratus* по сравнению с *H. odysseus* sp. nov., очевидно, имеют диагностическое значение, так как у исследованных мною представителей рода эти показатели не коррелируют с величиной *SL*. От *H. reticulatus* (рис. 3г, 3д) новый вид хорошо отличается полным отсутствием щитовидных шипиков на дорсальной (за пределами неврокrania) и вентральной поверхностях диска (у *H. reticulatus* имеются мелкие щитовидные шипики, рис. 3д), выемчатым (против прямого) верхним краем иллициальной впадины (рис. 2б, 3г), отсутствием сетчатого рисунка (рис. 3г) на дорсальной поверхности тела, отсутствием *D* (всегда имеется у *H. reticulatus*: Ho et al., 2008. Tabl. 2), наличием на дорсальной поверхности диска двухвершинных шипиков и соотношением диаметра глаза и ширины межглазничного промежутка (равны у *H. reticulatus*, тогда как у нового вида межглазничный промежуток заметно уже). Отличия от *H. ruber* и *H. niger* суммированы в определительной таблице. От известных мне только по описаниям австралийских видов *H. drypus* и *H. westraliensis* новый вид может быть отличен по отсутствию мелких щитовидных шипиков, по меньшей мере, на дорсальной поверхности диска позади неврокrania (у *H. westraliensis* они имеются и на вентральной стороне). Кроме того, новый вид отличается от *H. westraliensis* менее широким диском и межглазничным промежутком (соответственно 58.7 и 5.6% *SL* против 65.5–73.6 и 6.3–8.3), более широким ртом (17.5% *SL* против 15.5–16.8), пигментацией перитонеума (светлый с редкими меланофорами у *H. westraliensis*) и, возможно, отсутствием *D* (как правило, имеется у *H. westraliensis*); а от *H. drypus* – меньшей величиной глаза (7.5% *SL* против 9.3), присутствием двухвершинных шипиков (только одновершинные у *H. drypus*), низкими и тупыми щитовидными шипами бокового края диска и хвостового отдела тела (против высоких и острровершинных у *H. drypus*) и, возможно, меньшим числом лучей *P* (12 против 13) (Ho, Last, 2018). В первоописании *H. drypus* имеется расхождение в описании окраски перитонеума: в определительной таблице она указана как “greyish or black” (Ho, Last, 2018. P. 181), тогда как в диагнозе вида – “pale with many scattered mela-

nophores (not visible from ventral surface)” (Ho, Last, 2018. P. 190). Судя по фотографии голотипа *H. drypus* (Ho, Last, 2018. P. 190. Fig. 5B), тёмный перитонеум просвечивает сквозь брюшную стенку тела, что является ещё одним отличием этого вида от *H. odysseus* sp. nov.

З а м е ч а н и я. Новый вид не может быть отождествлён с западнотихоокеанским *H. cf. ruber* из работ Хо с соавт. (Ho et al., 2008; Ho, Shao, 2009; Ho, Last, 2018), так как для последнего характерно наличие неправильной формы пятен на дорсальной поверхности тела и мелких щитовидных щитов (“small bucklers”: Ho, Shao, 2009. P. 303). В то же время форму, очевидно очень близкую к описываемому виду, представляют австралийские экземпляры, приводимые Хо и Ластом (Ho, Last, 2018) под названием “*H. ruber*”. Однако отождествлению последних с описываемым видом препятствует наличие у австралийских рыб широких оснований шипиков (на фотографии рыбы сверху (Ho, Last, 2018. Fig. 6) они имеют вид гранул) и прямого верхнего края иллициальной ямки.

Halicmetus ruber Alcock, 1891

(рис. 4, 5)

М а т е р и а л. ИО РАН № 1793, 4 экз. *SL* 51–66 мм, 12°18'–12°14' с.ш., 53°09'–53°06' в.д., 375–380 м, НИС “Витязь-II”, рейс 17, ст. 2560. ИО РАН № 1794, 4 экз. *SL* 61–71 мм, 12°14' с.ш., 53°06' в.д., 420–435 м, НИС “Витязь-II”, рейс 17, ст. 2830.

Д и а г н о з. Вид рода *Halicmetus* без отчётливо-го рисунка на теле, но с интенсивно пигментированной областью ноздрей и дистальными концами плавников у фиксированных особей, с пигментированным перитонеумом; с хорошо развитыми щитовидными шипиками на дорсальной и вентральной поверхностях диска, на дорсальной поверхности образующими М-образный ряд, на вентральной – неоднородными по величине, более крупными перед основаниями *V*; с высокими остроконечными вершинами щитовидных шипов по краю диска и в хвостовом отделе; с игловидными шипиками, имеющими широкие основания и одну или две вершины (как исключение, три); с дважды выемчатым (bisinuate) верхним краем иллициальной впадины, в профиль отчётливо выступающим вперёд; с длинным субперкулярным шипом, направленным вбок и отчётливо назад; с длинным (47.0–50.9% *SL*) хвостовым отделом тела, умеренно крупным глазом (7.6–8.5% *SL*) и узким межглазничным промежутком (4.9–5.7% *SL*); без лучей *D*.

О п и с а н и е. Счётные и пластические признаки приведены в таблице. Диск почти треугольной формы, без переднебоковых углов, его боковые края отчётливо сходятся к вершине рыла

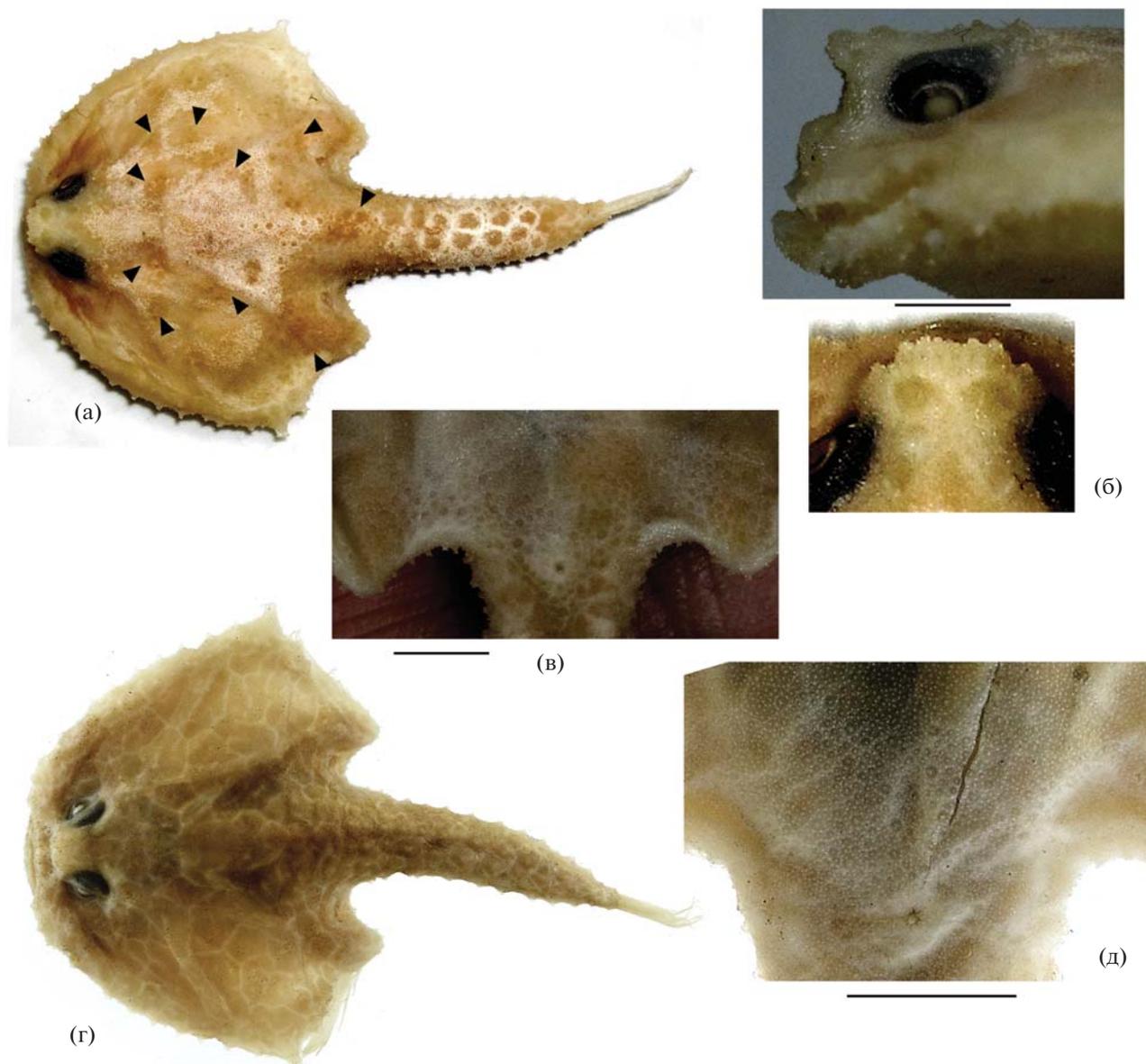


Рис. 3. *Halicmetus marmoratus*, синтип *SL* 52 мм (а–в) и *H. reticulatus*, голотип *SL* 64 мм (г, д); общий вид (сверху) (а, г) и детали строения: б – ростр сбоку и сверху (масштабная линейка общая); в, д – щитовидные шипики вентральной поверхности между основаниями *V* и анусом; (►) участки сохранившейся пигментации. Масштаб: б, в – 3; д – 5 мм.

(рис. 4), максимальная ширина в 1.0–1.3 раза больше длины; хвостовой отдел $\times 0.89$ –1.04 длины диска, 2.0–2.1 раза в *SL*. Нижняя челюсть выступает вперед, рот целиком виден сверху; верхний край иллициальной впадины в профиль выступает в виде конька (рис. 5а), при взгляде сверху дважды вогнутый (bisinuate) (рис. 5б), не достигает нижнего края иллициальной впадины; эска образует три неотчётливо подразделенные доли (рис. 5б). В челюстях мелкие шагреновидные зубы полосками, зубные пятна на сошнике, нёбных костях и ceratobranchialia-5 образованы такими же зубами; сошниковое зубное пятно прямоугольной

формы, к его боковым сторонам прилегают вдвое меньшие нёбные зубные пятна, по форме близкие к трапецевидным; зубные пятна на ceratobranchialia-5 удлинённо-прямоугольной формы с оттянутыми и расходящимися задними концами (рис. 5в). Верхнеглоточные зубные пластинки крупные, овальные; пластинки правой и левой сторон плотно примыкают друг к другу. Субоперкулярный шип длинный, соизмерим с диаметром глаза, направлен назад и вбок. Жаберных дуг $3\frac{1}{2}$; жаберные лепестки хорошо развиты на второй и третьей дугах, на остальных отсутствуют; жаберные тычинки в один ряд, три



Рис. 4. *Halicmetus ruber* ИО РАН № 1794, *SL* 71 мм, общий вид: а – сверху, б – снизу.

на первой и по четыре – на второй и третьей дугах. *D* полностью отсутствует у всех исследованных рыб ($n = 8$); конец прижатого *A* далеко (почти на свою высоту) не достигает основания *C*; *P* относительно короткие, не заходят за субоперкулярный шип (иногда не достигают его); “локоть” *P* хорошо обособлен; *V* сравнительно длинный (в 1.4–1.7 раза короче *P*), его лучи прогрессивно (но не сильно) удлиняются от первого к последнему (длина первого луча содержится в длине последнего около 1.5 раза).

Супраорбитальный гребень с крупным бугорком в передней части (позади крыши иллициальной впадины) и двумя – в задней, его средняя часть полого вогнута (рис. 5а). Дорсальная поверхность диска сплошь покрыта игловидными

шипами (одно-, двух- и очень редко трёхвершинными, одновершинные преобладают), такие же шипики покрывают всю поверхность хвостового отдела между щитовидными шипами, здесь двухвершинные шипики более многочисленны. На дорсальной поверхности диска имеются умеренно крупные щитовидные шипы, образующие М-образный ряд (от преоперкулярных шипов к супраорбитальным гребням) и далее сходящиеся назад по срединно-спинной линии; помимо этого ряда на диске имеются разрозненные различного размера щитовидные шипы, преимущественно вдоль его заднего края (рис. 5г). Боковой край диска с 12–14 крупными щитовидными шипами перед субоперкулярным шипом и двумя или тре-

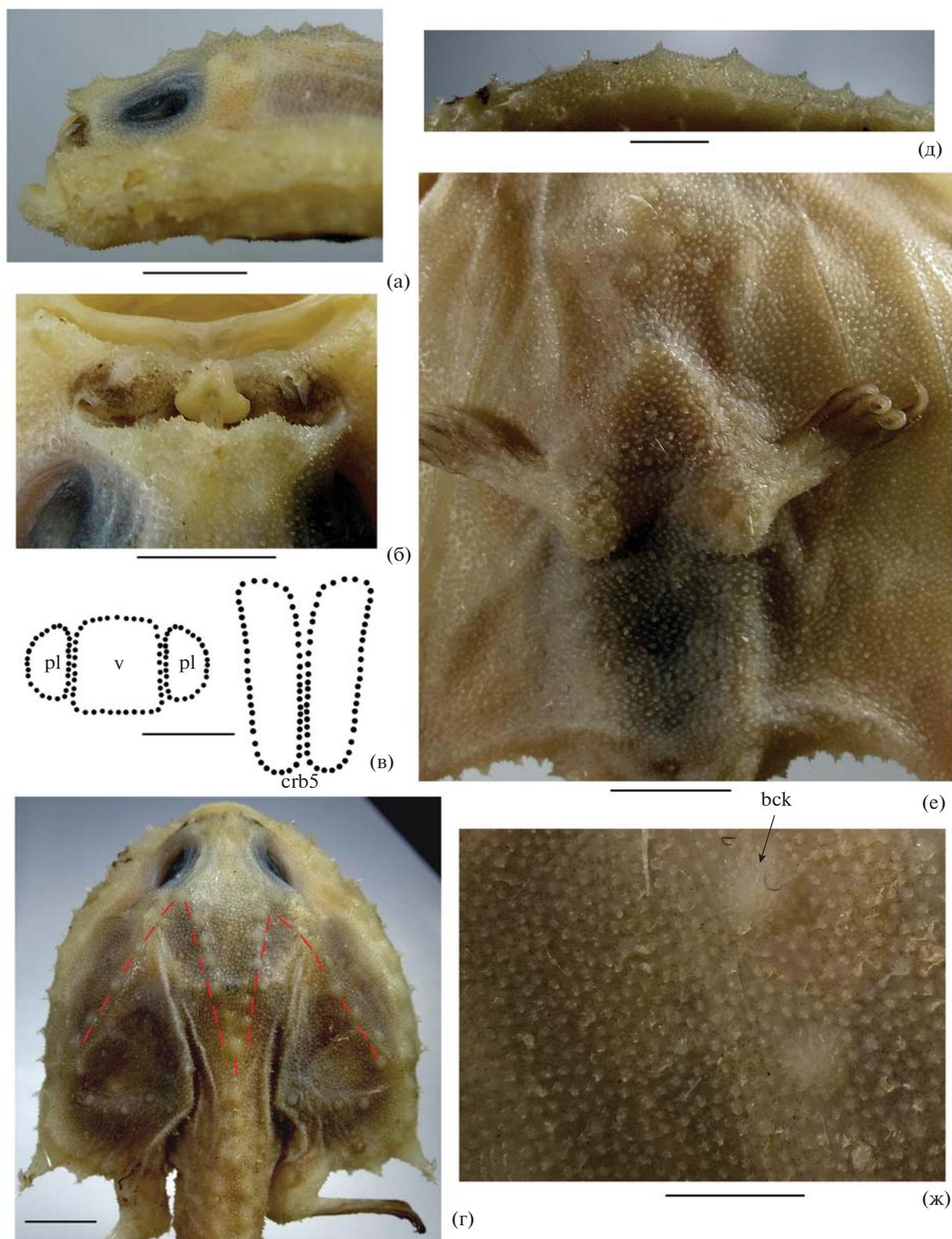


Рис. 5. *Halicmetus ruber* ИО РАН № 1794, *SL* 71 мм, детали строения: а – голова сбоку; б – ростр и эска, вид сверху; в – форма зубных пятен на сошнике (v), нёбных костях (pl) и ceratobranchialia-5 (crb5); г – щитовидные шипики дорсальной поверхности диска (положение М-образного ряда показано пунктиром); д – краевые щитовидные шипики диска; е – щитовидные и игловидные шипики вентральной поверхности диска; ж – шипики дорсальной поверхности переднебоковой части диска между неврокранием и субоперкулярным шипом (bck – щитовидный шипик (“buckler”). Масштаб, мм: а, г, е – 5; б, в – 2.5, д – 3, ж – 1.5.

мя мелкими (редуцированными) — позади него. Хвостовой отдел несёт по два параллельных ряда крупных щитовидных шипов на дорсальной и вентральной поверхностях, парный боковой ряд шипов, располагающихся над и под невромастами туловищной серии, и не организованные в ряды более мелкие щитовидные шипы между ними. Вершины щитовидных шипов на дорсальной поверхности диска притуплённые, образованы несколькими шипиками; щитовидные шипы бокового края диска и хвостового отдела высокие, остроконечные, одновершинные или с несколькими шипиками на вершине (рис. 5д). Средние лучи *C* покрыты ошипыленными щиточками. Вентральная поверхность диска сплошь в мелких простых шипиках, близ среднебрюшной линии шипики более крупные, отчасти двухвершинные; вдоль заднего края диска, между анусом и основаниями *V* и впереди последних (достигая уровня гиоидных дуг), рассеяны некрупные, неоднородные по величине щитовидные шипы (наибольшие из них располагаются между и впереди от оснований *V*) (рис. 5е). Основания шипиков дорсальной и вентральной поверхностей довольно широкие (рис. 5ж).

Окраска фиксированных рыб однотонно-светлая, но у части рыб на дорсальной поверхности диска при увеличении видны мелкие точечные буроватые меланофоры, занимающие от небольших участков до практически всей поверхности диска; ротожаберная полость светлая, в очень мелких точечных буроватых меланофорах, трудноразличимых невооружённым глазом; перитонеум более интенсивно пигментирован, меланофоры сливаются в сплошной коричневатый до черноватого фон, у некоторых рыб просвечивающий через брюшную стенку. Область вокруг и между ноздрями плотно пигментирована сливающимися меланофорами (рис. 5б). Дистальные края всех плавников черноватые или буроватые.

Сравнительные замечания. Я не имел возможности исследовать два синтипа, по которым был описан данный вид, но на оригинальных рисунках (Wood-Mason, Alcock, 1891. Pl. VIII. Figs. 1; Alcock, 1899. Pl. XIX. Fig. 5) чётко показан длинный (соизмеримый с глазом), направленный отчасти назад субоперкулярный шип. Щитовидные шипики дорсальной поверхности диска на оригинальном рисунке Олькока, очевидно, отображены не полностью, но отдельные шипики по ходу М-образного ряда, хорошо выраженного у всех исследованных мною особей, на нём показаны. Первописание не содержит каких-либо расхождений с признаками изученных мною рыб, на основании чего я делаю вывод об их конспецифичности типовым экземплярам Олькока.

Вместе с тем следует отметить, что имеющиеся в литературе указания на последующие находки данного вида, вероятнее всего, к нему не относятся. Сомнения в конспецифичности этому виду экземпляров, описанных под названием *H. ruber* Брауэром (Brauer, 1902), равно как и рыб из вод западной части Тихого океана уже высказывались Хо и его соавт. (Ho et al., 2008; Ho, Shao, 2009; Ho, Last, 2018). Вместе с тем принадлежность к этому виду рыб с шельфа Северо-Западной Австралии (Ho, Last, 2018) также крайне сомнительна. У изображённой в указанной работе рыбы (Ho, Last, 2018. Fig. 6; отдельного описания австралийского материала не дано) совершенно отсутствуют щитовидные шипики на дорсальной поверхности диска за пределами границ неврокrania; очень короткий (менее половины диаметра глаза) субоперкулярный шип, направленный строго латерально; отсутствует пигментация в области ноздрей и на дистальных концах *P* и *C*. Гораздо большее сходство австралийские рыбы проявляют с *H. odysseus* sp. nov., хотя их отождествление не бесспорно (см. выше).

Западнотихоокеанский *H. cf. ruber* плохо охарактеризован в литературе и я не располагаю экземплярами этой формы. Судя по информации, приводимой Хо с соавт. (Ho et al., 2008; Ho, Shao, 2009), и фотографиям в этих работах, западнотихоокеанская форма отличается от индоокеанской чётко оформленными неправильной формы участками коричневатого-красного пигмента на дорсальной поверхности тела. Нужно, однако, отметить, что у изученных мною индоокеанских рыб на дорсальной поверхности диска также иногда прослеживаются участки меланофорной пигментации, хотя и неразличимые невооружённым глазом. Поскольку пигментация западнотихоокеанской формы оценивалась, по-видимому, по прижизненному состоянию, данное различие может оказаться артефактом. По морфометрическим показателям различия между западнотихоокеанской и индоокеанской формами незначительны (Ho et al., 2008. Tabl. 1), а хиатус имеется только по одному признаку (ширине рта: соответственно 13.0–14.6 и 15.4–18.2% *SL*). Однако мои экземпляры *H. ruber* по данному признаку ближе к западнотихоокеанской форме, чем к индоокеанским экземплярам, изученным Хо с соавт. (происхождение и место хранения последних в статье не указано). Вместе с тем на приводимых фотографиях чётко видно, что западнотихоокеанская форма характеризуется коротким субоперкулярным шипом, ориентированным латерально, что исключает её конспецифичность *H. ruber*. Качество фотографий не позволяет уверенно оценить характер щитовидных шипов дорсальной поверхности диска, но, кажется, они располагаются неупорядоченно. Из-за недостатка данных западнотихоокеанская

форма *H. cf. ruber* в нижеприведенную определительную таблицу не включена.

Наиболее характерными признаками вида *H. ruber* являются максимально развитые в пределах рода щитовидные шипики на дорсальной и вентральной поверхностях диска, образующие на дорсальной поверхности чётко оформленный М-образный ряд (рис. 5г), длинный субоперкулярный шип, направленный не только вбок, но и отчётливо назад (рис. 4, 5г), и интенсивно пигментированная область ноздрей. По указанным признакам *H. ruber* может быть легко отличён от всех известных видов рода.

Таблица для определения видов *Halicmetus* Южно-Китайского моря и западной и северной частей Индийского океана (от Восточной Африки до Сиамского залива и Больших Зондских о-вов)

1(2) Окраска тела тёмная, без какого-либо рисунка; перитонеум чёрный; верхний край иллициальной впадины нависает над ртом; на дорсальной поверхности тела преобладают трехвершинные шипики..... *H. niger*

2(1) Окраска тела светлая или с рисунком, перитонеум никогда не бывает сплошь чёрным; верхний край иллициальной впадины не достигает нижнего, рот целиком виден сверху; на дорсальной поверхности тела преобладают одно- или двухвершинные шипики **3**

3(4) Хвостовой отдел тела составляет 47.0–50.9% *SL*; субоперкулярный шип длинный (соизмерим с продольным диаметром глаза), направлен назад и вбок; щитовидные шипики на дорсальной поверхности диска образуют М-образный ряд (от субоперкулярного шипа к затылку, а затем назад, сходясь по средней линии спины: рис. 5г); щитовидные шипики на вентральной поверхности перед основаниями *V* явственно крупнее шипиков между основаниями *V* и анусом (рис. 5е); область ноздрей интенсивно пигментирована, дистальные концы всех плавников тёмные [дорсальная поверхность диска без отчётливого рисунка; верхний край иллициальной впадины в профиль отчётливо выступает вперед; *D* отсутствует]..... *H. ruber*

4(3) Хвостовой отдел тела составляет 40.0–46.9% *SL*; субоперкулярный шип короткий (около половины диаметра глаза или менее), направлен вбок перпендикулярно продольной оси тела или почти так; щитовидные шипики на дорсальной поверхности диска, если имеются, расположены неупорядоченно; щитовидные шипики на вентральной поверхности, если имеются, примерно одноразмерные; область ноздрей не пигментирована, плавники не окрашены или самое большее дистальные концы *P* затемнены **5**

5(6) Дорсальная поверхность диска с отчётливым рисунком (отсутствует у популяций *H. cf.*

marmoratus из северо-западной части Индийского океана, ИО РАН № 1795); верхний край иллициальной впадины в профиль выступает вперед в виде конька, при взгляде сверху прямой; мелкие щитовидные шипики присутствуют на дорсальной и вентральной поверхностях диска, основания игловидных шипиков широкие (как на рис. 5ж); ширина диска >60% *SL* (обычно 69–75%); *D* обычно имеется **7**

6(5) Дорсальная поверхность диска без рисунка; верхний край иллициальной впадины в профиль не выступает вперед, имеет срединную выемку; щитовидные шипики на дорсальной (кроме нев록рагия) и вентральной поверхностях диска отсутствуют, основания игловидных шипиков узкие (рис. 2ж); ширина диска <60% *SL*; *D* отсутствует [межглазничный промежуток заметно меньше продольного диаметра глаза; игловидные шипики одно- и двухвершинные] *H. odysseus* sp. nov.

7(8) Дорсальная поверхность диска с тонким сетчатым рисунком (рис. 3г); межглазничный промежуток соизмерим с продольным диаметром глаза; игловидные шипики только одновершинные *H. reticulatus*

8(7) Дорсальная поверхность диска с пятнисто-мраморным рисунком (рис. 3а); межглазничный промежуток заметно меньше диаметра глаза; игловидные шипики одно- и двухвершинные..... *H. marmoratus*

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен С. Паредон (Sandra Raredon, Smithsonian Institution, Washington D.C., USA) и Э. Дондорп (Esther Dondorp, The Naturalis Biodiversity Center, Leiden, The Netherlands) за возможность ознакомления с типовыми экземплярами *H. reticulatus* и *H. marmoratus*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама осуществляется в рамках темы государственного задания № 0109–2018–0076, изучение морфологии и систематики рыб Мирового океана – темы государственного задания № 0149–2018–0009. Описание нового вида поддержано Российским научным фондом, грант № 19–14–00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Линдберг Г.У., Федоров В.В., Красюкова З.В. 1997. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 7. Teleostomi. Osteichthyes. Actinopterygii. XXXII. Dactylopteriformes – XXXVII. Pegasiformes (ССII. Сем. Dactylopteridae – ССXIX. Сем. Pegasidae). СПб: Гидрометеиздат, 350 с.

Прокофьев А.М. 2019. Новый вид рыб-лопат рода *Halicmetus* (Ogcocephalidae) из Вьетнама // Вопр. ихтиоло-

гии. Т. 59. № 6. С. 623–629.

<https://doi.org/10.1134/S0042875219060158>

Alcock A.W. 1899. A descriptive catalogue of the Indian deep-sea fishes in the Indian Museum being a revised account of the deep-sea fishes collected by the Royal Indian Marine Survey Ship “Investigator.” Calcutta: Indian Museum, 211 p.

Bradbury M.G. 1967. The genera of batfishes // *Copeia*. № 2. P. 399–422.

Bradbury M.G. 1980. A revision of the fish genus *Ogcocephalus* with descriptions of new species from the western Atlantic Ocean (Ogcocephalidae; Lophiiformes) // *Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4*. V. 42. № 7. P. 229–285.

Bradbury M.G. 2003. Family Ogcocephalidae Jordan 1895 batfishes // *Annotated checklists of fishes*. № 17. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 17 p.

Brauer A. 1902. Diagnosen von neuen Tiefseefischen, welche von der Valdivia-Expedition gesammelt sind // *Zool. Anz. Bd. 25*. S. 277–298.

Ho H.-C., Last P.R. 2018. Review of the batfish genus *Halicmetus* Alcock, 1891 from Australian waters, with descriptions of two new species (Lophiiformes: Ogcocephalidae) // *Zootaxa*. V. 4508. № 2. P. 179–196.

Ho H.-C., Shao K.-T. 2009. The batfishes (Lophiiformes: Ogcocephalidae) of Taiwan, with descriptions of eight new records // *J. Fish. Soc. Taiwan*. V. 35. № 4. P. 289–313.

Ho H.-C., Endo H., Sakamaki K. 2008. A new species of *Halicmetus* (Lophiiformes: Ogcocephalidae) from the western Pacific, with comments on congeners // *Zool. Stud.* V. 47. № 6. P. 767–773.

Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. (Eds.). 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press. Pt. 1. 437 p. + i–xxii.

Radcliffe L. 1912. New pediculate fishes from the Philippine Islands and contiguous waters // *Proc. US Natl. Mus.* V. 42. № 1896. P. 199–214. Pls. 16–27.

Weber M. 1913. Die Fische der Siboga-Expedition. Leiden: E.J. Brill, 710 p. + 12 pls.

Wood-Mason J., Alcock A.W. 1891. Natural history notes from H. M. Indian marine survey steamer “Investigator”, Commander R.F. Hoskyn, R.N., commanding. Series II. № 1. On the results of deep-sea dredging during the seasons 1890–1891 // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6*. V. 8. № 43/44. P. 16–34, 119–138. Pls. VII, VIII.

Yamada U. 2002. 140. Ogcocephalidae batfishes // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 460–466.

УДК 597.553.2.574.32.575.17

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАМЧАТСКОЙ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* В ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2020 г. К. В. Кузищин^{1,2, *}, А. В. Семёнова¹, М. А. Груздева¹, Д. С. Павлов^{1,2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 10.01.2020 г.

Принята к публикации 11.01.2020 г.

Изучено разнообразие жизненной стратегии, структура популяции, размерный, возрастной и половой состав, рост и изменчивость 11 микросателлитных локусов у микижи *Parasalmo mykiss* р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка). Популяция микижи представляет собой систему группировок с разными типами жизненной стратегии: в популяции преобладают проходные, реже встречаются речные и полупроходные (эстуарные и речные-эстуарные) рыбы. Каждая из группировок характеризуется специфическим размерным, возрастным и половым составом, соотношением впервые и повторно созревающих рыб, при этом особи с разными типами жизненной стратегии размножаются совместно на одних нерестилищах, изоляции между ними нет. Анализ изменчивости микросателлитных локусов показал, что ни по одному локусу не обнаружено достоверных различий между наблюдаемыми генотипическими распределениями и теоретическими распределениями Харди–Вайнберга. Генетическая дифференциация микижи в р. Утхолок связана с различиями между рыбами с речной-эстуарной жизненной стратегией и остальными по трём локусам (*Ots3*, *One108* и *One112*). Результаты кластеризации показывают максимальную величину вероятности принадлежности всех особей микижи с различной жизненной стратегией к одному кластеру, а достоверные различия по некоторым локусам не являются свидетельством их репродуктивной изоляции. Установлено, что популяция микижи р. Утхолок является интегрированной динамичной системой группировок с разными типами жизненной стратегии, которые формируются в каждом поколении в результате кумулятивного воздействия факторов внешней среды и наследственности.

Ключевые слова: микижа *Parasalmo mykiss*, жизненная стратегия, мигрантный, резидентный, микросателлиты, Северо-Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S004287522006003X

Микижа *Parasalmo mykiss* – один из немногих видов лососёвых рыб, для которого характерна чрезвычайно сложная внутривидовая организация, связанная с образом жизни, когда часть индивидов реализует свой жизненный цикл в пресных водах (жилые, или резидентные), другая часть осуществляет переход из пресных вод в солоноватые и морские (мигрантные, проходные, или анадромные), совершая миграции разной протяжённости (Behnke, 1992, 2002; Jonsson, Jonsson, 1993; Quinn, Myers, 2004; Павлов и др., 1999, 2001; Павлов, Савваитова, 2008; Кузищин, 2010). Взаимоотношения между жилыми и проходными рыбами существенно разнятся на ареале вида, так как микижа населяет водоёмы разного типа, расположенные в разных природных зонах (Behnke, 1992, 2002; Waples et al., 2008). В водоёмах Северной Америки в случае симпатрии проходных и

жилых группировок существует как обширный обмен генами между ними (Seamons et al., 2004; Olsen et al., 2006; Pearsons et al., 2008), так и генетическая изоляция (Narum et al., 2004). В тех случаях, когда между жилыми и проходными группировками отсутствует репродуктивная изоляция, потомство от совместного нереста может быть представлено как анадромными, так и резидентными особями (McMillan et al., 2007; Christie et al., 2011; Courter et al., 2013; Sloat, Reeves, 2014).

В то же время вопрос о взаимоотношениях жилых и проходных особей или группировок и путях их формирования изучен недостаточно (Waples et al., 2008; McMillan et al., 2012; Sloat et al., 2014; Kendall et al., 2015). Анализ такого рода рассматривается как важная задача для оценки приспособленности и устойчивости проходных и резидентных рыб к последствиям антропогенной

трансформации среды и глобальных климатических изменений (Lehman, Tilman, 2000; Koellner, Schmitz, 2006; Satterthwaite et al., 2010; Schindler et al., 2010; Benjamin et al., 2013).

В популяциях микижи на Камчатке повсеместно сосуществуют особи с мигрантным и резидентным типами жизненной стратегии (ЖС), причём рыбы с мигрантной ЖС неоднородны и различаются по протяжённости путей миграций и времени пребывания в море или в солоноватоводных участках побережья (Павлов и др., 1999, 2001; Павлов, Савваитова, 2008). Соотношение рыб с разными типами ЖС в локальных популяциях определяется геоморфологией речной системы (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; Кузищин, 2010). Кроме того, даже в пределах одной речной системы соотношение рыб с разными типами ЖС меняется год от года, и в ряде рек проходные особи могут давать речных потомков и наоборот (Павлов и др., 2001; Зиммерман и др., 2003). Предполагается, что разделение поколения на мигрантных и резидентных особей определяется эпигенетически, т. е. является результатом сложного, нелинейного взаимодействия факторов внешней среды и индивидуальных особенностей протекания раннего периода жизни конкретной особи (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; Павлов, Савваитова, 2008; Кузищин, 2010; Sloat et al., 2014). Исследования популяционно-генетической структуры камчатской микижи в целом подтверждают это положение, так как в ряде изученных рек рыбы с разными типами ЖС принадлежат к одному генофонду (Павлов, 2000; Павлов С.Д. и др., 2004, 2011, 2019; McPhee et al., 2007, 2014).

Тем не менее вопрос о генетических особенностях рыб с разным типом ЖС разработан недостаточно, остаётся неясно, как генотип отдельной особи, взаимодействуя с факторами внешней среды, влияет на формирование мигрантного или резидентного образа жизни в смешанных популяциях (Simpson, 1992; Hendry et al., 2004; Nichols et al., 2008; McMillan et al., 2012; Kendall et al., 2015). Имеющиеся на настоящий момент данные по камчатской микиже требуют уточнения, особенно для тех рек, в которых наблюдается сложный состав рыб с разными типами ЖС. Одной из таких рек является р. Утхолок на северо-западе Камчатки. Мониторинг популяции микижи ведётся с 1970 г., в реке выявлены все известные для Камчатки типы ЖС – типично-проходной, проходной-Б, эстуарный, речной-эстуарный, речной (названия типов по: Павлов и др., 2001) соотношение между которыми меняется в разные годы (Савваитова и др., 1997, 2003; Павлов и др., 2001, 2016). Для нереста микижа широко использует основное русло и разные притоки реки, повсюду на нерестилищах наблюдается совместный нерест мигрантных и резидентных рыб. Таким образом, популяция микижи в р. Утхолок представляет собой удобный

объект для изучения процессов формирования разнообразия ЖС.

В связи с этой целью исследования было изучено строение популяции и генетическую изменчивость микижи р. Утхолок, выявить особенности формирования разнообразия ЖС и оценить значение генетических факторов в этом процессе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 1995–2018 гг. в бассейне р. Утхолок от устьевой эстуарной зоны до верховьев и в притоках. Река расположена в отдалённой от жилья местности и не подвергается антропогенной трансформации, здесь отсутствует хозяйственная деятельность и никогда не проводились акклиматизационные или рыборазводные мероприятия. Река Утхолок имеет горно-тундровый характер, берёт начало в отрогах Медвежьего хребта, протекает единым руслом, от верховьев до устья в реку впадают множество притоков разного типа (горные и тундровые), разной длины и водности. Вода имеет коричневый цвет. Длина по основному руслу ~140 км, площадь водосборного бассейна 1350 км², расход воды в устье в межень 12.3 м³/с. Нерестилища микижи расположены в основном русле реки от предгорных участков до приморской равнины и в ряде притоков тундрового типа, приуроченных преимущественно к среднему течению реки (Павлов и др., 2016).

Рыб отлавливали удебными снастями по принципу “поймал—отпусти”, из года в год на одних и тех же ямах и перекатах в течение всего светового дня. Таким образом, полученный материал в максимально возможной степени стандартизован по времени, месту и способу сбора. Перемещение рыб в речной системе и в эстуарии изучали методом мечения индивидуальными номерными метками (FloyTag или PIT-tag) и регистрацией повторных поимок (Pine et al., 2003), в разные годы было помечено 1288 экз., повторно выловлено 66 экз. У всех пойманных рыб измеряли длину по Смитту (*FL*) и обхват тела, брали пробу чешуи (не менее 15 чешуй) из 1–4-го ряда выше боковой линии на участке между задним краем спинного и началом жирового плавника (Павлов и др., 2001). Для генетического анализа брали полоску ткани (15 × 5 мм) с края анального плавника, которую фиксировали в 96%-ном этаноле.

Тип ЖС рыб определяли по чешуе в соответствии с оригинальными методиками (Павлов и др., 2001). От каждой особи отбирали не менее трёх чешуй с неразрушенным центром, с помощью гидравлического пресса (давление 200 Па при температуре 85°C) получали отпечатки чешуи на акрилатетатных пластинках. Далее с помощью системы цифровой обработки изображения image-capture system (микроскоп Leica DMLS с на-

бором объективов кратностью от $\times 2.5$ до $\times 10$, цифровая камера Canon X500-D, Япония) с отпечатков получали электронное изображение чешуи в виде файла в формате TIFF. По структуре чешуи (ширина годовых зон и число склеритов в годовых зонах) определяли тип жизненной стратегии, возраст полового созревания, повторность нереста, число лет, прожитых в пресной воде, в море или в эстуарии (Кузищин и др., 1999; Павлов и др., 1999; 2001, 2016; Кузищин, 2010). Для обратного расчисления роста рыб определяли диагональный радиус чешуи (R) (Кузищин и др., 1999; Павлов и др., 2001), ширину годовых приростов, на основе которых рассчитывали $I_1, I_2, I_3 \dots I_n$ – приросты длины тела в 1-й, 2-й, 3-й ... и в текущий годы жизни. Обратное расчисление длины тела рыб в разном возрасте проводили по формуле Ли (Busaker et al., 1990): $l_i - c = r_i/R(FL - c)$, где l_i – вычисляемая длина тела особи в i -том возрасте, r_i – радиус i -того годового кольца на чешуе, R – радиус чешуи, FL – наблюдаемая длина по Смитту, c – свободный член, вычисляемый по уравнению связи радиуса чешуи с длиной рыбы: $FL = c + bR$, при этом коэффициент корреляции составил >0.95 .

Изучены 10 меристических признаков по модифицированной схеме Правдина (Павлов и др., 2001), все расчёты выполнены в поле на свежем материале. Морфологический материал обработан методами унивариантного статистического анализа (Лакин, 1990). Для оценки фенотипического разнообразия выборок применяли метод главных компонент (ГК) (James, McCulloch, 1990), вычисляли вариационно-ковариационную матрицу, длину собственного вектора приравнивали к корню квадратному из собственного значения (Rohlf, 1993).

Генетический анализ проводили у микижи 2004, 2017 и 2018 гг. сбора. Сравнения проводили между выборками микижи с типично-проходной, речной-эстуарной и речной ЖС. Использовали 11 микросателлитных локусов, разработанных для анализа генетической изменчивости лососёвых рыб: *Ssa197* (O'Reilly et al., 1996), *Ssa20.19* (Sanchez et al., 1996), *One103*, *One104*, *One108*, *One111*, *One112* (Olsen et al., 2000), *Ots3* (Small et al., 1998), *Oki10* (Smith et al., 1998), *Omy1011* (Spies et al., 2005), *Omm1070* (Rexroad et al., 2001).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе MJ Research PTC 100 (США) с использованием 10 мкл готовых лиофилизированных смесей для ПЦР GenePak PCR Core (“ИзоГен”, Россия) с добавлением 5 мкл смеси праймеров (конечная концентрация 0.5 мкМ) и 5 мкл геномной ДНК (100 нг). Амплификацию проводили при следующем режиме: денатурация в течение 2 мин при температуре 94°C, затем 8 циклов, включающих 1 мин денатурации ДНК-мат-

рицы при 94°C, 30 с отжига праймеров при 50–56°C (в зависимости от праймеров) и синтез новых цепей в течение 30 с при 72°C; затем следовал 21 цикл, включающий 30 с при 94°C, 30 с при 50–56°C и 15 с при 72°C; элонгация 3 мин при 72°C. Температура отжига для праймеров: *Ssa20.19*, *One104*, *One108*, *Ots3*, *Oki10*, *Omy1011*, *Omm1070* – 50°C; *One103* – 52°C; *Ssa197*, *One112* – 54°C; *One111* – 56°C.

Продукты амплификации фракционировали с помощью электрофореза в 6%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле в $0.5 \times$ ТВЕ-буфере при напряжении 300 В в течение 2–5 ч. Полученные электрофореграммы окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете. В качестве маркеров длин фрагментов использовали ДНК-плазмиды pBR322, обработанные рестриктазой *HpaII*. Размеры аллелей по каждому локусу определяли с использованием программы 1D Image Analysis Software Version 3.5 (“Кодак”, США). С помощью программы Micro-Checker 2.2.3 данные по всем локусам были исследованы на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004).

Основные показатели генетического разнообразия (частоты аллелей, аллельное разнообразие (A), ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность (H_E , H_O)) получены в программе GENEPOP 4.2 (Rousset, 2008). Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга тестированы с использованием коэффициента инбридинга (F_{IS}), достоверность их была оценена с использованием точных тестов Фишера. Оценки аллельного разнообразия (A_R), скорректированные по минимальному размеру выборки, получены в программе FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001). Оценка различий A_R , H_O и H_E между микижей с разным типом ЖС проводилась с использованием U -критерия Манна–Уитни (Лакин, 1990). Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) проведён в программе Excel для оценки различий A_R , H_O и H_E между микижей с разным типом ЖС. Для оценки общей и попарной дифференциации популяций использован показатель F_{ST} и его аналог θ , полученные в программах GENEPOP и GDA 1.0 (Lewis, Zaykin, 2001). Проверку селективной нейтральности микросателлитных локусов проводили с использованием программы BayeScan 2.1 (Foll, Gaggiotti, 2008).

Анализ популяционной структуры проводился методом Байеса в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Использовали модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, с 400000 первоначальными (burn-in) и 800000 MCMC (Markov chain Monte Carlo)-итерациями, для K

(гипотетического числа популяций) от 1 до 3, по три анализа для каждой величины K .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяции.

Разнообразии жизненной стратегии

В локальной популяции микижи р. Утхолок в 1970–1971 и 1995–2000 гг. были выявлены и описаны особи с разными типами жизненной стратегии (Савваитова и др., 1973, 1997; Павлов и др., 1999, 2001; Savvaitova et al., 1999). Всего существуют группировки пяти типов.

Типично-проходной (ТА): первые 2–4 года жизни рыбы проводят в реке, претерпевают смолтификацию, скатываются и нагуливаются от 1 до 6 лет далеко в море до достижения половой зрелости, после чего возвращаются в реку на нерест.

Проходной-Б (АБ): после 2–4 лет жизни в реке и смолтификации рыбы совершают пократную миграцию и выход из реки, нагуливаются в прибрежной морской зоне около 3 мес. и неполовозрелыми возвращаются обратно в реку. Следующей весной из реки они совершают повторный скат, уходя далеко в море, где после достижения половой зрелости возвращаются в реку на нерест. В момент анадромной миграции по внешним габитальным особенностям, окраске, поведению и распределению ТА- и АБ-рыбы неразличимы между собой и могут быть дифференцированы только на основе анализа регистрирующих структур.

Морской период жизни ТА- и АБ-микижи р. Утхолок не изучен, есть основания полагать, что её зимовка проходит в районе южных Курильских островов (Коваленко и др., 2005).

Эстуарный (Э): молодь после 3–5 лет жизни в реке претерпевает смолтификацию, совершает пократную миграцию, покидает реку и нагуливается в солоноватых водах прибрежной зоны моря в течение 1–3 последовательных лет до достижения полового созревания, после чего рыбы возвращаются в реку для размножения. В летнее время микижа с эстуарным типом ЖС нагуливается не в самой эстуарии, а скорее, в прибрежной зоне моря за пределами границ реки (Павлов и др., 2016). В зимние месяцы она населяет глубокий участок эстуария (1.5–2.0 м в отлив) выше так называемого горла, отделяющего реку от моря (Пустовит, Пичугин, 2006).

Речной-эстуарный (РЭ): для таких рыб характерно чередование пребывания в пресных и солоноватых водах в приустьевой зоне реки, при этом выход из реки не связан со смолтификацией, а возвращение в реку не связано с половым созреванием. В жизни отдельной особи может быть 1–3 (чаще 1) выхода из реки в приустьевую зону моря, но зимовка всегда проходит в реке. В

отличие от мигрантной микижи с другими типами ЖС РЭ-рыбы, выходящие из реки на 1–2 мес., – крупные особи FL 277–386 мм. Выход таких крупных рыб в эстуарий наблюдается в период пократной миграции молоди тихоокеанских лососей: весной часть речной микижи, преследуя стаи пократников, выходит за ними в эстуарий и прибрежную часть моря вне пределов реки, где продолжает питаться молодью горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и других тихоокеанских лососей. Возвращение в реку РЭ рыб происходит в конце августа–сентябре.

Эстуарий р. Утхолок относится к сильно стратифицированному полигалинному типу с клином солёной воды (Carleton-Rey, 1977; Карпенко, 1998), прибрежный участок имеет 3-й (умеренный) тип прибойности (Кусакин, 1977). В связи с таким строением Э- и РЭ-микижа обитает в зоне смешения речных и морских вод в условиях резко меняющейся солёности и температуры: в течение суток солёность может меняться от 3 до 27‰, температура – от 6 до 12°C в июле и от 12 до 20°C в августе (Пустовит, Пичугин, 2006). В тихую погоду при слабом волнении моря Э- и РЭ-микижа часто держится в верхнем распреснённом (глубина 1.5–2.0 м, солёность 7–12‰) слое речной воды над более солёным слоем морской воды (2–8 м, солёность 18–24‰) и может уходить от устья на 2–4 км. В эстуарии и прибрежной зоне моря микижа питается молодью тихоокеанских лососей, заходя во время приливов в эстуарий и выходя дальше в море во время отливов. Такой тип питания и перемещений описан для других рек Западной Камчатки – Утка (Добрынина и др., 1988; Карпенко, 1998) и Коль (наши наблюдения).

Речной (Р): характерен для рыб, которые весь свой жизненный цикл реализуют в реке. В р. Утхолок распределение речной микижи мозаичное – она приурочена к участкам глубоких проточных русловых ям (площадь 250–500 м², глубина 2.5–5.0 м) среднего течения реки. Обычно в одной такой яме обитают две–четыре особи $FL > 300$ мм, они приурочены к краевым участкам ям – либо на входе в неё, либо в месте перехода ямы в плёс. Судя по данным мечения и повторных поимок ($n = 6$), речная микижа ведёт осёдлый образ жизни и мало перемещается внутри речной системы. Осенью, в сентябре–октябре, в русловых ямах совместно держатся Р- и РЭ-особи, по внешнему облику, распределению и поведению они сходны. В осеннее время микижа Р ($n = 87$) и РЭ ($n = 63$) питаются икрой тихоокеанских лососей, гаммарусами (Gammaridae, Amphipoda) и личинками амфибиотических насекомых – ручейников (Trichoptera), подёнок (Ephemeroptera) и веснянок (Plecoptera).

Во все годы наблюдений в локальной популяции микижи р. Утхолок преобладали особи с ми-

Таблица 1. Соотношение особей микижи *Parasalmo mykiss* с разным типом жизненной стратегии в р. Утхолок в разные годы, %

Год	Объём выборки, экз.	Тип жизненной стратегии				
		ТА	АБ	Э	РЭ	Р
1971	123	85.0	12.4	—	—	2.6
1995	133	67.2	8.0	6.2	8.0	10.6
1996	169	59.2	11.8	3.5	11.2	14.2
1997	173	55.2	14.5	2.2	13.2	14.9
1998	182	56.3	18.3	4.1	12.2	9.1
2000	198	56.0	15.3	3.1	11.3	14.3
2001	238	55.6	14.1	2.2	10.2	17.9
2002	248	52.3	12.2	4.1	13.2	18.2
2003	192	50.2	11.8	4.6	14.5	18.9
2004	277	60.5	12.6	—	4.2	22.7
2005	283	41.5	14.3	—	13.0	31.2
2006	227	40.9	12.3	7.0	13.2	26.4
2007	315	53.3	11.4	3.2	11.2	20.9
2017	269	63.5	7.1	3.0	11.1	15.2
2018	245	65.7	5.7	3.3	11.4	13.9

Примечание. Обозначение типов жизненной стратегии здесь и в табл. 2–8: ТА – типично-проходной, АБ – проходной-Б, Э – эстуарный, РЭ – речной-эстуарный, Р – речной.

грантными типами ЖС (ТА и АБ), доля которых в сумме составляет >60%. В то же время в разные годы соотношение рыб с разным типом ЖС значительно варьирует. Доля рыб, связанных с пресными водами (Р и РЭ), порой значительна и в отдельные годы достигает ~ 40%. Наименьшую долю составляют рыбы с эстуарным типом ЖС – они отмечались единично или в некоторые годы их не было вовсе. За период наблюдений проявилась тенденция к увеличению доли рыб, связанных с пресными водами (табл. 1).

Для нереста микижа использует значительные по площади участки речной системы. Размножение ТА- и АБ-микижи происходит в основном русле (в верхнем и среднем течении) и притоках Колкавеем, Оглямч, Водоросль, Кувшэс и др. В этих притоках крупные ТА- и АБ-рыбы размножаются совместно с Р, РЭ и Э-особями (Максимов, 1974; наши наблюдения).

Возрастной состав

Возрастной состав микижи с разными типами ЖС весьма сложен и определяется как числом полных прожитых лет, так и сочетанием длительности пресноводного, морского и эстуарного периодов жизни. В целом продолжительность жизни микижи р. Утхолок достигает 9–10 лет. Среди ТА встречаются рыбы в возрасте 4+...9+, с преобладанием во все годы особей в возрасте 6+, половое созревание происходит в основном в возрасте

6+ и 7+ (табл. 2). Большинство ТА-рыб проводит в реке до ската 3 года (рис. 1), в море нагуливается 3 года (биографическая группа 3.3+). АБ-рыбы характеризуются большей продолжительностью жизни и более поздним половым созреванием (табл. 2). Э-микижа имеет наиболее простой возрастной состав и в целом более раннее половое созревание. Продолжительность пресноводного периода у АБ- и Э-рыб в целом короче, чем у ТА: среди покатников АБ- и Э-рыб > 30% составляют особи в возрасте 2+ (рис. 1). Покатники этих рыб представлены молодью, претерпевшей смолтификацию и скатывающейся на разных стадиях серебрения – светлая пестрятка и серебристая пестрятка (Pavlov et al., 2005; Павлов и др., 2016). РЭ- и Р-рыбы характеризуются преобладанием особей старшего возраста и поздним половым созреванием (табл. 2). В отличие от ТА, АБ и Э-рыб скат из реки рыб с РЭ ЖС происходит в позднем возрасте – в основном в эстуарий и побережье скатываются рыбы в возрасте 4+ и 5+ (рис. 1) без каких-либо признаков смолтификации.

Сложный возрастной состав микижи с разными типами ЖС предполагает, что во время совместного нереста происходит скрещивание рыб, принадлежащих к нескольким (5–8) поколениям, причём среди ТА и Э-рыб чаще встречаются молодые особи, тогда как среди АБ, РЭ и Р – более старые. Тем самым обеспечивается интегрированность разных поколений и поддержание общего генофонда популяции.

Таблица 2. Возрастной состав (над чертой) и доля впервые нерестящихся особей (под чертой) микижи *Parasalmo mykiss* в группировках с разным типом жизненной стратегии в р. Утхолок, %

Возраст, лет	Тип жизненной стратегии (объём выборки, экз.)				
	ТА (2403)	АБ (265)	Э (71)	РЭ (261)	Р (405)
4+	<u>3.3</u>	–	<u>8.5</u>	–	–
	3.4		8.4		
5+	<u>23.4</u>	<u>4.4</u>	<u>36.6</u>	<u>5.4</u>	<u>7.7</u>
	15.6	4.4	45.1	–	–
6+	<u>51.7</u>	<u>25.8</u>	<u>45.0</u>	<u>31.6</u>	<u>26.3</u>
	49.3	36.1	45.1	34.4	26.1
7+	<u>19.2</u>	<u>37.6</u>	<u>9.9</u>	<u>41.5</u>	<u>35.3</u>
	31.7	46.3	1.4	42.8	48.3
8+	<u>1.9</u>	<u>24.9</u>	–	<u>13.5</u>	<u>23.0</u>
	–	13.2		22.8	25.6
9+	<u>0.5</u>	<u>5.4</u>	–	<u>5.4</u>	<u>4.6</u>
	–	–		–	–
10+	–	<u>1.9</u>	–	<u>2.6</u>	<u>3.1</u>
		–		–	–
Средневзвешенный возраст, лет	<u>5.93</u>	<u>7.06</u>	<u>5.56</u>	<u>6.64</u>	<u>6.98</u>
	6.07	6.67	5.38	6.87	6.99

Размерный и половой состав, плодовитость самок

В популяции микижи р. Утхолок выделяются две размерные группы (табл. 3, рис. 2). Наибольшие размеры имеют ТА- и АБ-особи. Вариационные кривые длины тела микижи с разными типами ЖС перекрываются: мелкие ТА- и АБ-особи

младшего возраста сходны по длине и массе тела с крупными Э, РЭ и Р-рыбами старшего возраста.

Среди ТА- и АБ-особей микижи преобладают самки, у Э-рыб соотношение полов в целом равное, с небольшим преобладанием самцов, а среди РЭ- и Р-рыб заметно преобладают самцы (табл. 3).

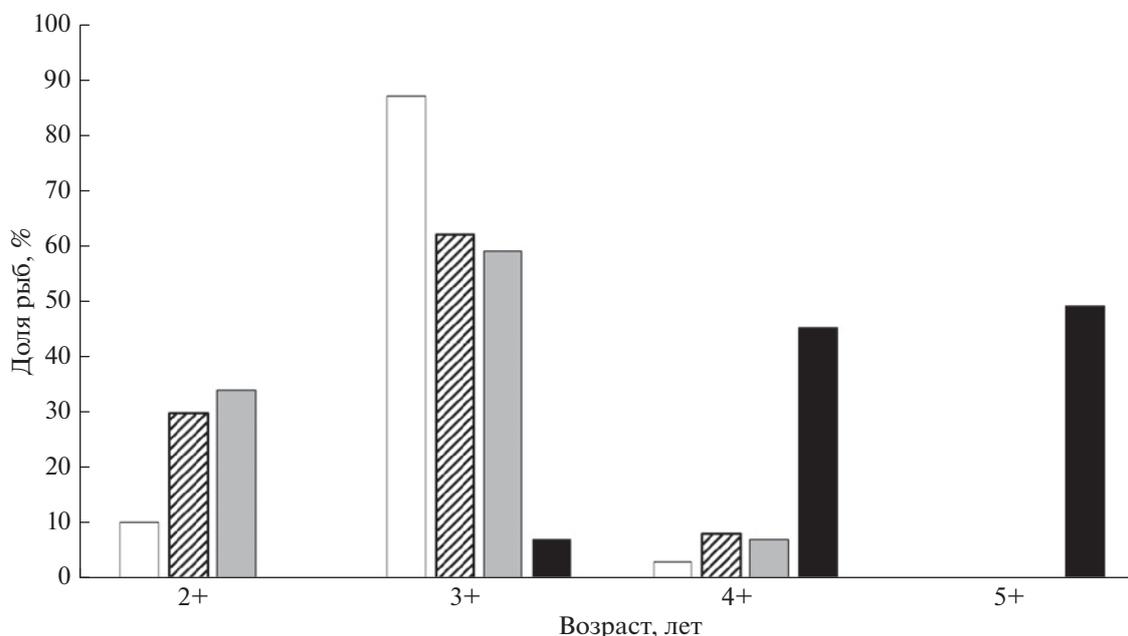
**Рис. 1.** Возрастной состав покатников микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии из р. Утхолок: (□) – типично-проходные, (▨) – проходные-Б, (■) – эстуарные, (■) – речные-эстуарные.

Таблица 3. Размерная характеристика, соотношение полов, плодовитость самок и повторность нереста микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в р. Утолок

Показатель	Тип жизненной стратегии				
	ТА	АБ	Э	РЭ	Р
Длина (<i>FL</i>), мм	<u>783 (2069)</u>	<u>765 (312)</u>	<u>459 (79)</u>	<u>438 (256)</u>	<u>417 (421)</u>
	559–965	540–942	289–660	278–650	280–613
Масса, г	<u>5450 (2069)</u>	<u>5089 (312)</u>	<u>1317 (79)</u>	<u>1271 (256)</u>	<u>1039 (421)</u>
	2013–10656	1650–10020	330–3800	278–3522	250–3718
Доля самок, %	<u>67.5 (1924)</u>	<u>57.2 (288)</u>	<u>45.8 (62)</u>	<u>32.5 (218)</u>	<u>24.1 (334)</u>
	59–74	52–70	40–49	27–38	11–28
Плодовитость, шт.	<u>8185 (418)</u>	<u>8011 (87)</u>	<u>3759 (23)</u>	<u>3369 (89)</u>	<u>3211 (76)</u>
	4915–13530	4887–12893	1220–4850	1077–4413	1103–4503
Повторяемость нереста	1–7, чаще	1–6, чаще	1–3, чаще	1–4, чаще	1–4, чаще
	2 – 52% и 3 – 29%	2 – 41% и 3 – 32%	1 – 78%	1 – 63% и 2 – 33%	1 – 82%

Примечание. Над чертой – среднее значение и (в скобках) число исследованных рыб, под чертой – пределы варьирования показателя.

Плодовитость ТА- и АБ-самок существенно больше, чем у микижи с другими типами ЖС. В популяции микижи р. Утолок наблюдается высокая степень повторности нереста: некоторые

ТА и АБ-особи могут нереститься до шести–семи раз в жизни, и большую часть производителей составляют рыбы, размножающиеся два или три раза в жизни. Э, РЭ и Р-особи нерестятся до

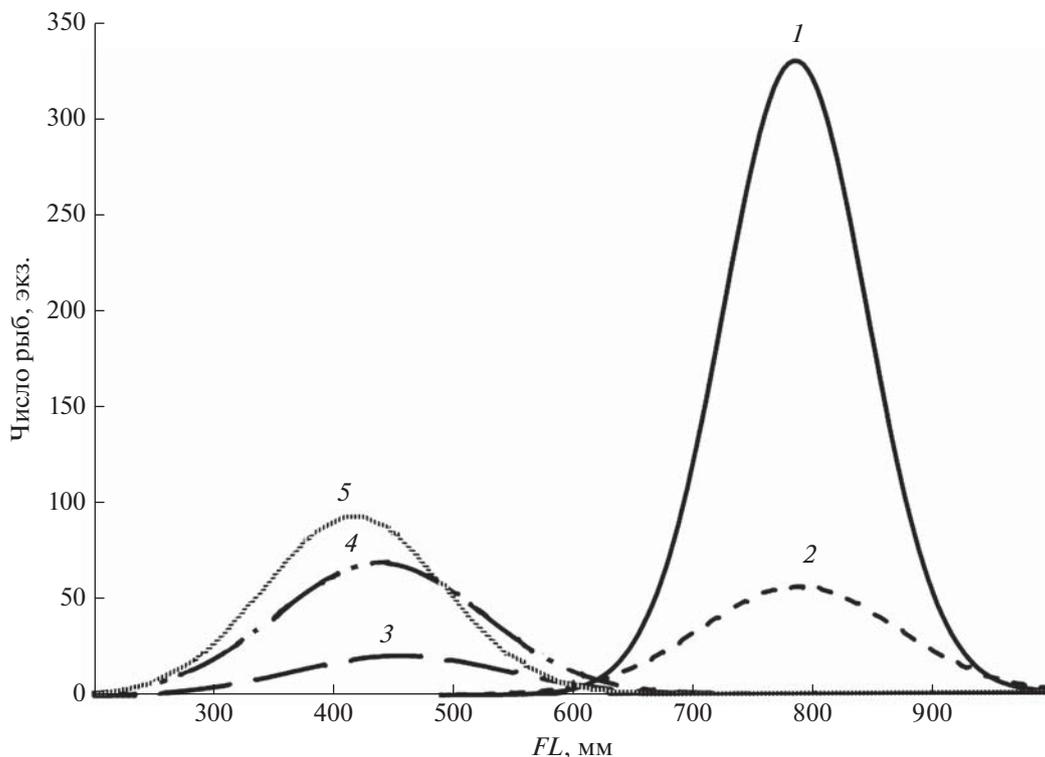


Рис. 2. Длина (*FL*) микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии: 1 – типично-проходные, 2 – проходные-Б, 3 – эстуарные, 4 – речные-эстуарные, 5 – речные.

Таблица 4. Длина (*FL*, мм) микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в первые годы жизни (по данным обратного расчисления)

Тип жизненной стратегии	Объём выборки, экз.	Возраст, лет			
		1+	2+	3+	4+
ТА	328	92.5 ± 2.11 82–116	133.2 ± 3.12 102–165	176.1 ± 3.76 142–196	221.2 ± 4.77 202–235
АБ	168	91.2 ± 2.27 80–111	130.7 ± 3.45 100–160	175.7 ± 3.89 141–200	219.2 ± 5.12 199–230
Э	53	90.8 ± 2.89 80–103	131.2 ± 3.55 98–161	175.9 ± 4.01 140–191	220.3 ± 5.44 197–229
РЭ	119	102.3 ± 2.00 95–123	147.8 ± 3.23 125–175	201.1 ± 4.24 188–223	281.2 ± 5.11 265–301
Р	277	101.8 ± 2.08 94–125	151.4 ± 3.76 122–177	203.2 ± 4.18 181–221	272.5 ± 4.89 249–288

Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования показателя.

трёх–четырёх раз в жизни, но большую их часть составляют однажды нерестующие рыбы.

Таким образом, наибольший вклад в воспроизводство по общей плодовитости вносят самки типов ТА и АБ ЖС. В то же время самцы РЭ- и Р-микижи также играют важную роль в воспроизводстве, участвуя в оплодотворении икры самок ТА и АБ ЖС.

Рост

По данным обратного расчисления роста, в первые годы жизни, до ската в море, молодь ТА, АБ и Э-микижи растёт медленнее, чем молодь, которая впоследствии станет Р или РЭ (табл. 4). Молодь Р- и РЭ-микижи характеризуется достоверно большим приростом длины тела (возрастной класс 1+: $t = 3.08-3.66$, $p > 0.999$ для разных пар сравнения; возрастной класс 2+: $t = 3.25-4.05$, $p > 0.999$; возрастной класс 3+: $t = 4.31-4.82$, $p > 0.999$; возрастной класс 4+: $t = 7.13-8.58$, $p > 0.999$). Существенное увеличение темпа роста РЭ- и Р-рыб начинается в возрасте четырёх и более лет, что, вероятно, связано с переходом молоди микижи в р. Утхолок на питание преимущественно рыбной пищей (Кириллова, Кириллов, 2006; Кириллова, 2009). При этом различия по длине тела между молодь РЭ- и Р-микижи в первые годы жизни недостоверны ($t = 0.17-1.21$, $p < 0.95$ для разных возрастных классов).

В то же время в одновозрастных группах пределы варьирования длины тела всей молоди значительно перекрываются, поэтому Р- и РЭ-микижа формируется из той части молоди, которая не является дискретной группировкой, а принадлежит к группе наиболее быстрорастущих особей и является крайним вариантом ряда изменчивости.

Морфометрическая характеристика

Группировки микижи с разными типами ЖС характеризуются сходными средними значениями и пределами варьирования меристических признаков (табл. 5), во всех случаях установлено нормальное распределение наблюдаемых значений. Ни в одном случае попарного сравнения разных выборок не были выявлены достоверные различия с использованием критерия Стьюдента и Манна–Уитни. Применение метода главных компонент показало, что все выборки микижи образуют значительно перекрывающиеся факторные области и ни один из 10 меристических признаков не даёт значимого вклада в дискриминацию (рис. 3, табл. 6).

Изменчивость микросателлитных локусов

С помощью программы Micro-Checker не обнаружили возможных ошибок генотипирования ни в одном из изученных локусов. Во всех выборках показана возможность присутствия нуль-аллелей в локусах *One111*, *Omy1011*, *Omm1070*. В связи с этим информацию по данным локусам для анализа дифференциации микижи не использовали. Ни по одному локусу не обнаружены достоверные различия между наблюдаемыми генотипическими распределениями и теоретическими распределениями Харди–Вайнберга.

Тест на нейтральность показал отсутствие отбора для всех локусов, за исключением *One112*, вероятно, находящегося под действием балансирующего отбора (апостериорная вероятность $p = 0.91$, $\log_{10} BF = 1.02$, где BF — фактор Байеса).

Таблица 5. Меристические признаки микижи *Parasalmo mykiss* р. Утхолок с разными типами жизненной стратегии

Признак	Тип жизненной стратегии (объём выборки, экз.)				
	ТА (227)	АБ (106)	Э (51)	РЭ (94)	Р (118)
<i>ll</i>	126.42 ± 0.82 123–132	125.73 ± 0.78 121–131	125.68 ± 1.01 118–135	127.00 ± 0.88 120–134	126.88 ± 1.01 121–135
<i>D</i>	9.68 ± 0.10 18–11	9.71 ± 0.11 8–10	9.75 ± 0.13 8–11	9.65 ± 0.14 8–11	9.75 ± 0.11 8–11
<i>A</i>	9.59 ± 0.10 8–10	9.54 ± 0.12 8–10	9.61 ± 0.13 8–10	9.56 ± 0.12 8–10	9.55 ± 0.10 8–10
<i>P</i>	12.65 ± 0.12 12–14	12.77 ± 0.14 12–15	12.72 ± 0.11 12–15	12.70 ± 0.14 11–14	12.68 ± 0.11 12–15
<i>V</i>	8.71 ± 0.10 8–9	8.70 ± 0.12 8–9	8.65 ± 0.09 8–9	8.69 ± 0.11 8–9	8.67 ± 0.09 8–9
<i>rb.1</i>	11.81 ± 0.18 10–13	11.77 ± 0.11 10–13	11.69 ± 0.13 10–13	11.76 ± 0.14 10–13	12.01 ± 0.11 10–13
<i>rb.2</i>	11.32 ± 0.16 10–13	11.24 ± 0.13 10–13	11.31 ± 0.12 10–13	11.27 ± 0.14 10–13	11.30 ± 0.10 10–13
<i>sp.br.</i>	19.60 ± 0.24 18–24	19.48 ± 0.25 17–23	19.77 ± 0.26 18–23	19.55 ± 0.27 18–23	19.69 ± 0.26 18–23
<i>pc</i>	41.22 ± 1.04 31–52	41.42 ± 0.98 32–48	42.80 ± 1.03 30–52	42.07 ± 1.17 31–53	41.50 ± 1.01 30–53
<i>vert.</i>	61.88 ± 0.47 59–64	62.08 ± 0.26 61–65	61.93 ± 0.36 60–64	61.84 ± 0.42 60–65	61.83 ± 0.37 60–64

Примечание. Обозначения признаков здесь и в табл. 6: *ll* – число чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *rb.1*, *rb.2* – число жаберных лучей слева и справа, *sp.br.* – число жаберных тычинок слева, *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков.

Генетическое разнообразие микижи

Все исследованные локусы у микижи р. Утхолок были полиморфны, за исключением локуса *One104*. Микижа с речным типом ЖС мономорфна по локусу *Ssa197* (табл. 7). Максимальные значения ожидаемой гетерозиготности H_E , как и наибольшее число аллелей *A*, показаны в локусах *One112* и *One108*.

Средние оценки гетерозиготности и аллельного разнообразия по всем полиморфным локусам в выборках ТА, РЭ и Р-рыб составили соответственно: H_E/H_O – 0.500/0.520, 0.524/0.549 и 0.491/0.474, A_R – 5.4, 4.9 и 5.8. Достоверных различий по показателям генетического разнообразия по всей совокупности локусов между микижей с разными типами ЖС не обнаружено ($p > 0.05$ во всех парах сравнения). Однако при сравнении H_O по отдельным локусам в пяти парах сравнения выявлены достоверные различия ($p < 0.05$): между ТА- и Р-рыбами по локусам *Ssa197*, *One103* и *Oki10*; Р и РЭ – по локусам *One103* и *One108*. В четырёх из пяти случаях речные рыбы имели досто-

верно меньшие показатели наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с ТА или РЭ, и только в одной паре сравнения (по локусу *One108*) данный показатель был меньше у РЭ-рыб по сравнению с Р.

Таблица 6. Нагрузки собственных векторов меристических признаков микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в р. Утхолок

Признак	ГК 1	ГК 2
<i>ll</i>	–0.6157	0.0254
<i>D</i>	–0.2142	–0.4314
<i>A</i>	0.4283	0.0656
<i>P</i>	0.5349	0.4513
<i>V</i>	–0.4219	0.6218
<i>rb.1</i>	–0.3716	0.5778
<i>rb.2</i>	–0.0911	0.4821
<i>sp.br.</i>	0.4682	0.1764
<i>pc</i>	0.2985	0.3263
<i>vert.</i>	0.1845	0.1659

Примечание. ГК 1, 2 – главные компоненты 1, 2.

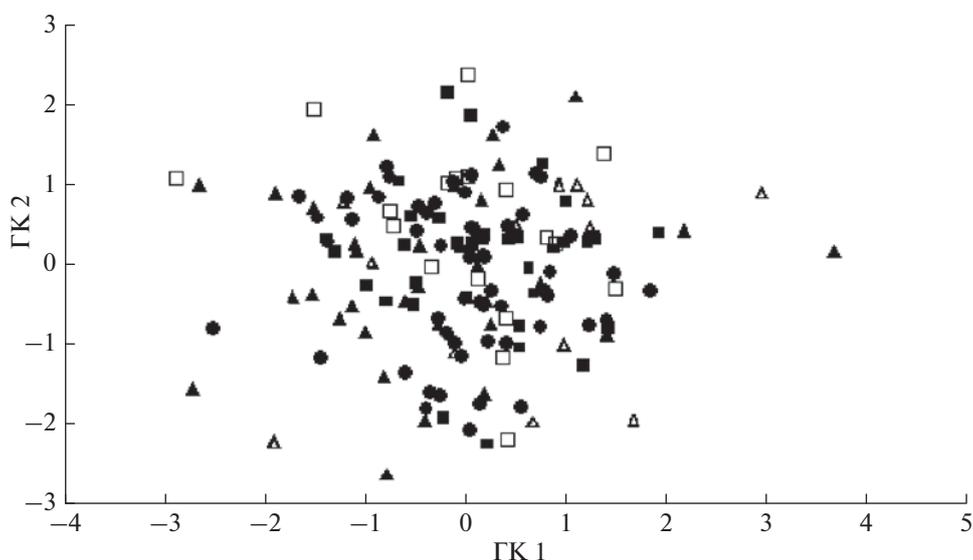


Рис. 3. Фенетические отношения группировок микижи *Parasilmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии, оценённые методом главных компонент (ГК) по совокупности 10 меристических признаков: (●) – типично-проходные, (□) – проходные-Б, (△) – эстуарные, (■) – речные-эстуарные, (▲) – речные.

Генетическая дифференциация микижи р. Утхолок

Дифференциация микижи как по частотам аллелей, так и генотипов достоверна на основании всей совокупности локусов ($p < 0.001$). Эта гетерогенность главным образом связана с высоко достоверными различиями по локусу *Ots3* ($p = 0.008$). Достоверны также различия по локусам *Ssa197* ($p = 0.044$) и *One108* ($p = 0.022$), по остальным полиморфным локусам различия недостоверны ($p > 0.05$).

Общая оценка дифференциации микижи в показателях θ невелика, однако достоверна: $\theta = 0.006$, с 95%-ным бутстреп-интервалом (0.002, 0.012). Наибольший вклад в дифференциацию вносит локус *Ots3* ($\theta = 0.053$).

При попарном сравнении (F_{ST}) микижи с разным типом ЖС установлены достоверные различия между РЭ- и ТА-микижей ($p = 0.003$), а также между Р и РЭ ($p = 0.042$) (табл. 8). Между ТА- и Р-микижей различия недостоверны. Значения попарных F_{ST} изменяются от 0.005 до 0.008. Сравнения по частотам генотипов (точный тест Фишера) показывают сходные результаты: высоко достоверные различия между ТА- и РЭ-микижей ($P = 0.001$) и дифференциацию Р- и РЭ-микижи ($p = 0.048$).

Таким образом, генетическая дифференциация микижи в р. Утхолок связана с различиями между рыбами с РЭ ЖС и остальными. От ТА микижа РЭ достоверно различается по трём локусам – *Ots3* ($p = 0.007$), *One108* ($p = 0.024$) и *One112* ($p = 0.009$). От Р микижа РЭ достоверно отличается по локусу *Ots3* ($p = 0.009$). Кроме того, достоверные различия по одному локусу

Ssa197 ($p = 0.032$) выявлены между ТА- и Р-рыбами, однако при анализе всей совокупности микросателлитных локусов различия между этими выборками недостоверны (табл. 7).

Результаты кластеризации в программе STRUCTURE показывают максимальную величину вероятности, соответствующую минимальной оценке лог-правдоподобия $\ln Pr(X/K)$, для $K = 1$. Таким образом, наиболее вероятно принадлежность всех особей микижи с разными ЖС к одному кластеру.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема формирования анадромных и резидентных особей у микижи, выяснение роли наследственности и факторов внешней среды в этом процессе рассматриваются исследователями из разных стран, однако имеющиеся в настоящее время данные неоднозначны. Известно, что в ряде случаев на формирование ЖС по анадромному или резидентному каналу индивидуального развития влияет материнское происхождение и генетические особенности рыбы (Thrower et al., 2004; Carlson, Seamons, 2008). Так, в некоторых североамериканских популяциях микижи выделены участки генома (QTL—quantitative trait loci), которые на уровне отдельных особей влияют на процесс смолтификации и формирование у этих рыб анадромной ЖС (Nichols et al., 2008; Le Bras et al., 2011; Hecht et al., 2013). Тем не менее авторы указывают, что выявленные генетические отличия не обусловлены изоляцией и не могут рассматриваться как индикаторы дивергенции анадромных

Таблица 7. Генетическая изменчивость микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии по полиморфным микросателлитным локусам

Локус	Показатель	Тип жизненной стратегии		
		ТА	РЭ	Р
<i>Ssa197</i>	A/A_R	2/1.98	2/1.95	1/1.00
	H_E/H_O	0.102/0.107	0.054/0.055	0.000/0.000
	n	56	36	46
<i>Ssa20.19</i>	A/A_R	3/2.99	3/3.00	3/3.00
	H_E/H_O	0.568/0.607	0.584/0.617	0.597/0.652
	n	56	34	46
<i>One103</i>	A/A_R	2/2.00	2/2.00	2/2.00
	H_E/H_O	0.468/0.410	0.475/0.638	0.409/0.304
	n	56	36	46
<i>One108</i>	A/A_R	13/11.70	8/8.00	13/12.10
	H_E/H_O	0.814/0.857	0.799/0.785	0.850/0.945
	n	56	28	37
<i>One112</i>	A/A_R	13/11.30	11/10.80	15/12.80
	H_E/H_O	0.800/0.857	0.846/0.888	0.840/0.772
	n	56	36	44
<i>Oki10</i>	A/A_R	8/6.30	7/6.30	8/7.00
	H_E/H_O	0.715/0.767	0.686/0.611	0.675/0.578
	n	56	36	45
<i>Ots3</i>	A/A_R	2/1.70	2/2.00	3/2.40
	H_E/H_O	0.035/0.036	0.221/0.250	0.064/0.065
	n	56	36	46
Среднее	A/A_R	6.14/5.40	5.00/4.90	6.40/5.80
	H_E/H_O	0.500/0.520	0.524/0.549	0.491/0.474
	n	56.0	34.6	44.3

Примечание. A – число аллелей, A_R – аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки; H_E , H_O – ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, n – объем выборки, экз.

и резидентных рыб в рассмотренных популяциях (Thrower et al., 2004; Nichols et al., 2007, 2008; Le Bras et al., 2011; Necht et al., 2013).

В ряде работ показано, что среди потомства анадромных производителей наблюдается наибольшая доля смолтов, тогда как в потомстве резидентных производителей образуются преимущественно резидентные особи (Hayes et al., 2012; Liberoff et al., 2014). Наследуемость (доля генетической изменчивости в общей фенотипической изменчивости) для некоторых признаков, связанных с анадрием у микижи, предполагается довольно большой (Thrower et al., 2004). Тем не менее как в потомстве проходных, так и резидентных родителей 10–33% особей реализуют альтернативные ЖС, что говорит о влиянии факторов среды обитания на формирование анадромного или резидентного образа жизни (Ruzyski

et al., 2009; Hayes et al., 2012; Berejikian et al., 2014; Liberoff et al., 2014).

В то же время результаты множества других исследований показывают, что формирование ЖС не строго детерминировано наследственным фактором, т. е. генетической структурой: на протяжении десятилетий в смешанных популяциях 7–20% анадромных рыб происходят от резидентных самок, а доля резидентных рыб, имеющих анадромных матерей, ещё выше (Zimmerman et al., 2003, 2009; Sharpe et al., 2007; Christie et al., 2011; Courter et al., 2013; Sloat, Reeves, 2014; Sloat et al., 2014). Установлено, что при вселении микижи в реки выше водопадов из-за дрейфа генов и, вероятно, давления отбора происходят изменения генетической структуры популяции, но, тем не менее, даже после 70 лет изоляции среди молоди ре-

Таблица 8. Матрица сравнения генетической дифференциации микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в р. Утхолок

Тип жизненной стратегии	Тип жизненной стратегии		
	ТП	РЭ	Р
ТП	–	0.001	0.176
РЭ	0.008	–	0.048
Р	0.005	0.006	–

Примечание. Ниже диагонали – попарные значения генетической дифференциации F_{ST} , выше диагонали – попарное сравнение по частотам генотипов (точный тест Фишера); полужирным шрифтом выделены статистически достоверные значения ($p < 0.05$).

зидентной микижи продолжают формироваться смолты (Thrower, Joyce, 2004; Hayes et al., 2012).

Разные исследователи придают большое значение влиянию окружающей среды на предопределение анадромной или резидентной ЖС через дифференцированный рост молоди и процессы жиронакопления, которые часто могут нивелировать действие генетической компоненты (Dodson et al., 2013; Doctor et al., 2014; Sloat, Reeves, 2014; Sloat et al., 2014).

В свете неоднозначных данных по вкладу генетической изменчивости и факторов внешней среды в формирование альтернативной ЖС представляют интерес данные сравнительного анализа симпатричных группировок анадромной и резидентной микижи с помощью молекулярных методов. В реках Северной Америки описаны разные ситуации. В одних случаях различия между анадромными и резидентными группировками не выявлены – они размножаются совместно и между ними существует поток генов (Taylor, 1995; Docker, Heath, 2003; Seamons et al., 2004; Olsen et al., 2006; McMillan et al., 2007; Christie et al., 2011). В других случаях установлены достоверные различия по изменчивости микросателлитных локусов, которые обусловлены сложностью речного бассейна, приуроченностью нереста анадромных и резидентных рыб к разным притокам и возникающим в результате этого ассортативным скрещиваниям (Nagum et al., 2004, 2008; Heath et al., 2008; Mills et al., 2012). В настоящее время большинство исследователей при изучении формирования разнообразия ЖС на уровне локальных популяций придают особое значение комплексному анализу структуры популяции, генетической изменчивости и строению речного бассейна (Docker, Heath, 2003; Manel et al., 2003; McPhee et al., 2007, 2014; Павлов и др., 2009, 2016; Кузицин, 2010; Fleming et al., 2014). В связи с этим для понимания взаимоотношений анадромных и резидентных группировок и путей их возникновения подчёркивается необходимость тщательного анализа каждой

популяции на уровне отдельных речных систем, различающихся по площади бассейна, геоморфологии, локализации нерестилищ микижи и других (Docker, Heath, 2003; Gomez-Uchida et al., 2009; Dodson et al., 2013; Fleming et al., 2014; McPhee et al., 2014; Sloat et al., 2014).

Одной из рек, представляющих интерес для анализа структуры популяции и процессов формирования разнообразия ЖС, является рассматриваемая нами р. Утхолок. Обитающая в ней популяция микижи представляет собой сложную, многоуровневую систему группировок с разной ЖС, каждая из которых помимо степени выраженности миграционного поведения характеризуется специфическим размерным, возрастным, половым составом, соотношением впервые и повторно созревающих рыб. Особенностью р. Утхолок является значительная площадь нерестилищ, пригодная для размножения микижи: фактически всё среднее и верхнее течение реки и основные притоки представляют собой нерестовые угодья микижи (Павлов и др., 2016). Особый интерес микижа р. Утхолок представляет в связи со значительной долей РЭ-рыб в популяции, так как в реках Северной Америки полупроходные (brackish-water, semi-anadromous) группировки, нагуливающиеся в эстуарии, изучены слабо (Busby et al., 1996; Behnke, 2002; Quinn, Myers, 2004; Hard et al., 2007).

Система группировок микижи р. Утхолок с разными типами ЖС динамична, и практически все параметры структуры популяции варьируют во времени (Савваитова и др., 1997, 2002; Павлов и др., 2001, 2016). Отсутствие различий по меристическим признакам и полученные результаты анализа изменчивости микросателлитных локусов показали, что микижа р. Утхолок представляет собой единую, интегрированную группировку популяционного уровня организации с общим генофондом. Интегрированность в единую популяцию обеспечивается за счёт высокой численности ТА- и АБ-рыб, которые используют для размножения всю речную систему, от предгорий до нижнего течения, и нерестятся с особями всех остальных типов ЖС. По нашим наблюдениям, очень часто на нерестилищах пары производителей формируются из крупных ТА- или АБ-самок и мелких РЭ- и Р-самцов. Тем самым снижается вероятность ассортативного скрещивания и возникновения изоляции между группировками микижи с разными типами ЖС.

Выявленные достоверные различия по некоторым локусам между ТА, с одной стороны, и РЭ- и Р-особями, с другой, по всей видимости, не являются свидетельством их репродуктивной изоляции, а маркируют влияние наследственности на формирование разных типов ЖС. Возможно, локализация микросателлитных локусов, являющихся дифференцирующими для микижи с раз-

ными типами ЖС в р. Утхолок, связана с геномными регионами, задействованными в определении физиологических или морфологических признаков, влияющих на формирование ЖС (QTL-регионами) (Nichols et al., 2008; Le Bras et al., 2011; Necht et al., 2012, 2013; Hale et al., 2013). Так, для некоторых SNP (single nucleotide polymorphism) и микросателлитных маркеров, демонстрирующих значительную дифференциацию между резидентной и мигрантной микижей Северной Америки, показана близкая локализация с потенциально вовлечёнными в формирование анадромии генами и геномными регионами (Martínez et al., 2011; Narum et al., 2011; Limborg et al., 2012; Hale et al., 2013). Несмотря на отсутствие доказательств действия отбора на большинство локусов в нашем исследовании, нельзя исключить, что выявленная генетическая дифференциация может быть обусловлена различиями, возникающими у рыб вследствие действия селективных сил в конкретных условиях среды (Taylor, 1991; Boula et al., 2002; Heath et al., 2008).

Можно предполагать также влияние гетерозиготности на формирование ЖС у микижи. Так, у некоторых лососёвых рыб — кумжи *Salmo trutta* и микижи — повышенный уровень гетерозиготности по аллозимным локусам связывали с увеличением скорости роста и созревания особей, уровнем метаболизма, приспособленностью (Leary et al., 1983; Ferguson, 1992; Mitton, 1994; Махров и др., 1997). Однако микросателлиты, в отличие от аллозимов, являются некодирующими последовательностями, их структурно-функциональная роль в геноме дискуссионна (Li et al., 2002). Предполагалось, что микросателлиты могли бы проявлять корреляцию с фенотипическими признаками, например, при сцеплении с аллозимными локусами, и под воздействием естественного отбора, что, однако, не подтвердилось эмпирическими данными (Thelen, Allendorf, 2001; Hansson, Westenberg, 2002).

Полученные нами данные о различиях в наблюдаемой гетерозиготности между микижей с разными типами ЖС неоднозначны, по ряду локусов речные рыбы имеют достоверно меньшие показатели гетерозиготности, однако по другим локусам гетерозиготность у них выше, чем у ТА- и РЭ-рыб. Кроме того, достоверность различий по всей совокупности локусов между микижей разных типов ЖС не показана. Установление достоверной корреляции показателей гетерозиготности и фенотипических признаков требует дополнительных исследований и проведения сборов микижи с разными типами ЖС в течение многих сезонов.

Очевидно, что влияние наследственности на формирование ТА, РЭ и Р-особей может рассматриваться лишь как частичное, принимая во вни-

мание низкие (<1%) показатели дифференциации F_{ST} и результаты байесовской кластеризации.

Полученные результаты позволяют выдвинуть гипотетическую схему внутривидовой дифференцировки и формирования разнообразия ЖС у микижи р. Утхолок. Анализ возрастного состава и роста молоди показал, что этот процесс проходит в несколько этапов на протяжении 4–5 лет жизни каждого поколения.

Первый этап дифференцировки в поколении молоди микижи происходит в течение первого и второго лета жизни. Обратные расчисления роста по чешуе показали, что самые быстрорастущие особи в поколении сохраняют в дальнейшем высокий темп роста, переходят на питание рыбой уже к концу второго лета жизни (Кириллов, Кириллова, 2006). Высокий темп роста в первые годы жизни канализирует развитие в сторону формирования речного образа жизни, рыбы не претерпевают смолтификацию и ведут осёдлый образ жизни руслового хищника (Кириллов, Кириллова, 2006; Павлов и др., 2016). Наши данные согласуются с результатами работ по микиже в реках Северной Америки, в которых было показано, что быстрый рост и достижение крупных размеров в значительной степени определяют развитие в сторону образования резидентных особей (Satterthwaite et al., 2010; Sogard et al., 2012). Образование именно таким путём речных резидентив у другого вида лососёвых рыб — мальмы *Salvelinus malma* — было выявлено нами ранее в популяции р. Коль (Груздева и др., 2017). Вполне вероятно, что наиболее высокий темп роста микижи в поколении помимо факторов внешней среды может быть обусловлен генетически. Так, в экспериментальных исследованиях у микижи Северной Америки была выявлена область генома, в которой сконцентрированы гены, определяющие многие признаки, в том числе скорость роста (Nichols et al., 2008).

Второй этап связан со смолтификацией и скатом в море. Молодь, которая не имеет столь высокого темпа роста, как молодь Р- и РЭ-рыб, в течение 2–4-го года жизни смолтифицируется и совершает пократную миграцию в море. Продолжительность пресноводной фазы жизненного цикла таких рыб определяется сложными процессами роста, жиронакопления (Pavlov et al., 2005, 2007; Павлов С.Д. и др., 2011) и, вероятно, гаметогенеза, как это было нами показано ранее на примере мальмы и сими *Oncorhynchus masou* (Груздева и др., 2013, 2017). Количество лет, которые молодь ТА, АБ и Э-микижи проводит в пресной воде до ската в море, определяется достижением ею определённого критического возраста, размера тела, жирности (Pavlov et al., 2005, 2007, 2010; Satterthwaite et al., 2009; Beakes et al., 2010). В р. Утхолок подавляющая часть молоди смолти-

фицируется в возрасте 3+ (рис. 1) (Pavlov et al., 2005). Всего вероятнее, что АБ- и Э-рыбы формируются из части покатников, у которых степень развития смолтификационных преобразований выражена меньше, — из так называемых светлых пестряток, которые чаще имеют возраст 2+ и вынуждены задерживаться в эстуарной зоне (Pavlov et al., 2005).

Третий этап — дифференцировка быстрорастущих рыб, оставшихся в реке. Часть из них покидает реку для нагула в эстуарии и прибрежной части моря, они впоследствии становятся РЭ-рыбами. Выход крупной речной микижи из реки не связан со смолтификацией и происходит в период покатной миграции молоди тихоокеанских лососей. В первой половине лета часть микижи, преследуя стаи покатников, выходит за ними в эстуарий и прибрежную часть моря, где в условиях низкой солёности складываются благоприятные условия для нагула рыб, не прошедших смолтификацию. Эстуарии некоторых североамериканских рек рассматриваются как весьма продуктивная зона для нагула микижи, но слабо используются другими видами лососёвых рыб (Sharovalov, Taft, 1954; Bond et al., 2008). Возможно, что некоторая генетическая обособленность РЭ-группировки является отражением различий рыб, имеющих более активное миграционное поведение или повышенный уровень метаболизма, способствующий миграции в эстуарий и выходу из реки при преследовании стаи покатной молоди лососей. Для североамериканской микижи показано, что особи, имевшие более высокий уровень энергетического обмена, более склонны к перемещениям (Forseth et al., 1999; Morinville, Rasmussen, 2003; Garrett, 2013; Sloat, Reeves, 2014; Sloat et al., 2014). Не исключено, что способность РЭ-микижи переносить перепады температуры и солёности, столь свойственные эстуарной зоне, и эффективно откармливаться в течение летних месяцев в солоноватой воде также может иметь наследственную природу. Но стимулом для выхода за пределы реки, на наш взгляд, является наличие пищевых ресурсов: по нашим наблюдениям, РЭ-рыбы чаще выходят в эстуарий в нечётные годы, когда происходит массовый скат молоди урожайных поколений горбуши и кеты. Образование группировки РЭ-рыб — завершающий этап внутривидовой дифференцировки, на который может оказывать влияние помимо прочих факторов ещё и наследственность, т. е. генетическая компонента.

Таким образом, процесс формирования разнообразия типов ЖС и структура популяции микижи р. Утхолок многоэтапные и являются результатом сложного сочетания экзогенных (среда обитания: большие площади нерестилищ, условия обитания и питания молоди в реке, доступность пищи в эстуарии) и эндогенных (наследственных) факторов. В результате из-за различий

в состоянии среды обитания возникает временная динамика соотношения рыб с разными типами ЖС (табл. 1), которая является адаптивным ответом на действие внешних факторов. Примечательно, что в 1970–1971 гг. Э- и РЭ-рыб не было обнаружено. Есть основания полагать, что это явилось следствием так называемой холодной эпохи в Северной Пацифике, свойственной этому периоду XX в. (Mantua, Hare, 2002; Overland et al., 2008). Вполне вероятно, что низкая температура поверхности моря и прибрежной зоны ограничивала возможность летнего нагула рыб, не претерпевших смолтификацию. Однако наступление в конце XX в. более тёплого периода привело к существенным перестройкам в экосистеме Тихого океана и Охотского моря, в частности, к смещению в северном направлении нагульной части ареала почти всех видов лососей, особенно в западной части Тихого океана (Welch et al., 2000; Myers et al., 2007, 2016; Abdul-Aziz et al., 2011; Kaeriyama et al., 2014). В результате популяция микижи р. Утхолок смогла за сравнительно короткий период (около 30 лет), оставаясь внутренне интегрированной, продемонстрировать систему гибкой подстройки к масштабным колебаниям факторов внешней среды. Появление в 1990-х гг. Э- и РЭ-группировок как элементов локальной темпоральной адаптации повысило уровень разнообразия популяции и её устойчивость в пространстве и во времени. Известно, что сложно структурированные популяции существенно более устойчивы к любому неблагоприятному воздействию (Luck et al., 2003; Greene et al., 2010; Schindler et al., 2010; Sloat et al., 2014).

В целом результаты исследования свидетельствуют в пользу эпигенетической природы механизма формирования разнообразия ЖС в популяции микижи из р. Утхолок. Таким образом, есть все основания рассматривать микижу из р. Утхолок как интегрированную популяцию при всём разнообразии особей с разными типами ЖС и как самостоятельную единицу сохранения биоразнообразия. Рассмотренный случай предполагает дифференцированный подход к анализу структуры популяций микижи, т. е. анализ закономерностей и механизмов формирования разнообразия ЖС в каждой отдельно взятой реке. Известно, что геоморфология реки оказывает непосредственное влияние на генетическое разнообразие, особенности воспроизводства, разнообразие ЖС и структуру популяций микижи (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; McPhee et al., 2007, 2014; Кузишин и др., 2008; Кузишин, 2010). В связи с этим весьма вероятно, что механизмы протекания процесса формирования разнообразия ЖС будут специфичными для каждой отдельно взятой локальной популяции. Кроме того, полученный материал предполагает привлечение других углублённых методов молекулярно-генетического анализа

для выявления роли наследственных факторов на процессы формирования разнообразия на популяционном уровне организации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам экспедиций МГУ–WSC–TCA (Wild Salmon Center, Portland, USA, The Conservation Angler, Edmonds, USA) в 1995–2018 гг. по сбору полевого материала. Авторы выражают особую благодарность П. Соверелу, Дж. Миллеру, Г. Кеннеди (P. Sowerel, J. Miller, G. Kennedy – TCA), М. Слоату (M. Sloat, WSC), М. Зиммерман, Л. Кэмпбеллу (M. Zimmerman, L. Campbell – Fish and Wildlife service, State of Washington, USA), Н.П. Бородиной, С.Е. Абрамову, А.С. Кустову, П.А. Рукину (управление Росприроднадзора по Камчатскому краю), А.А. Андрюхину, Д.С. Навроцкому, А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой (Kamchatka Trophy Hunts, г. Елизово, Камчатский край) за огромную работу по обеспечению и проведению полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка генетического материала); анализ многолетних данных, подготовка сводных таблиц и рукописи выполнены при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Груздева М.А., Малюткина А.М., Кузищин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (Западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 5. С. 587–602. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050056>

Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // *Там же*. Т. 57. № 5. С. 534–552. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050101>

Добрынина М.В., Горшков С.А., Кинас Н.М. 1988. Влияние плотности концентраций скатывающейся молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на выедание её хищными рыбами в р. Утка (Камчатка) // *Там же*. Т. 28. Вып. 6. С. 971–977.

Зиммерман К.Е., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // *ДАН*. Т. 389. № 2. С. 274–278.

Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.

Кириллова Е.А. 2009. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch*: закономерности и механизмы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 22 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2006. Некоторые особенности питания молоди кижуча и микижи в период

их покатной миграции // *Матер. VII Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 73–77.

Коваленко С.А., Шубин А.О., Немчинова И.А. 2005. Распределение и биологическая характеристика микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) в Прикурильских водах Тихого океана и в Охотском море // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 1. С. 70–80.

Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.

Кузищин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 6. С. 809–818.

Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (Западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // *Там же*. Т. 48. № 1. С. 50–61.

Кусакин О.Г. 1977. Литоральные сообщества // *Биология океана*. Т. 2. М.: Наука. С. 111–133.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 347 с.

Максимов В.А. 1974. Экология внутривидовых форм камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и перспективы её хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 26 с.

Махров А.А., Кузищин К.В., Алтухов Ю.П. 1997. Связь аллозимной гетерозиготности с темпом роста и экологической дифференциацией кумжи *Salmo trutta* L. // *Генетика*. Т. 33. № 5. С. 673–678.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 6. С. 810–824.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // *ДАН*. Т. 367. № 5. С. 709–713.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 1. С. 42–49.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2011. Покатная миграция молоди лососёвых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // *Изв. ТИНРО*. Т. 164. С. 27–73.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. и др. 2016. Состояние биоразнообразия лососёвых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.

- Павлов С.Д. 2000. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) западной Камчатки // Генетика. Т. 36. № 9. С. 1251–1261.
- Павлов С.Д., Колесников А.А., Ушакова М.В., Мельникова М.Н. 2004. Генетическая дивергенция камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) на ареале по результатам рестрикционного анализа и секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // Там же. Т. 40. № 12. С. 1695–1701.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. 2011. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) // Там же. Т. 47. № 10. С. 1346–1356.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Мельникова М.Н. 2019. Дифференциация камчатских популяций микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* по локусам микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 46. № 2. С. 144–153.
<https://doi.org/10.1134/S0002332919020127>
- Пустовит О.П., Пичугин М.Ю. 2006. Некоторые особенности динамики рыбного населения в эстуарии р. Утхолок // Матер. VII Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей.” Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 294–298.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 120 с.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Максимов С.В., Павлов С.Д. 1997. Популяционная структура микижи реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 179–188.
- Савваитова К.А., Тутуков М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Там же. Т. 42. № 2. С. 184–188.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Там же. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Abdul-Aziz O.I., Mantua N.J., Myers K.W. 2011. Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and adjacent seas // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. P. 1660–1680.
<https://doi.org/10.1139/F2011-079>
- Beakes M.P., Satterthwaite W.H., Collins E.M. et al. 2010. Smolt transformation in two California steelhead populations: effects of temporal variability in growth // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 139. № 5. P. 1263–1275.
<https://doi.org/10.1577/T09-146.1>
- Behnke R.J. 1992. Native trout of western North America // Amer. Fish. Soc. Monogr. V. 6. 275 p.
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press, 359 p.
- Benjamin J.R., Connolly P.J., Romine J.G., Perry R.W. 2013. Potential effects of changes in temperature and food resources on life history trajectories of juvenile *Oncorhynchus mykiss* // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. № 1. P. 208–220.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.728162>
- Berejikian B.A., Bush R.A., Campbell L.A. 2014. Maternal control over offspring life history in a partially anadromous species, *Oncorhynchus mykiss* // Ibid. V. 143. № 2. P. 369–379.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.862181>
- Bond M.H., Hayes S.A., Hanson C.V., MacFarlane R.B. 2008. Marine survival of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) enhanced by a seasonally closed estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. P. 2242–2252.
<https://doi.org/10.1139/f08-131>
- Boula D., Castric V., Bernatchez L., Audet C. 2002. Physiological, endocrine, and genetic bases of anadromy in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*, of the Laval River (Quebec, Canada) // Environ. Biol. Fish. V. 64. P. 229–242.
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // Methods for fish biology. V. 1 / Eds. Schreck C.B., Moule P.B. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc. P. 363–387.
- Busby P.J., Wainwright T.C., Bryant G.J. et al. 1996. Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon, and California // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-27. 223 p.
- Carleton-Rey G. 1977. A preliminary classification of coastal and marine environmental // Bull. Mar. Park Res. Stat. V. 1. № 2. P. 123–137.
- Carlson S.M., Seamons T.R. 2008. A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 222–238.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00025.x>
- Christie M.R., Marine M.L., Blouin M.S. 2011. Who are the missing parents? Grandparentage analysis identifies multiple sources of gene flow into a wild population // Mol. Ecol. V. 20. P. 1263–1276.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2010.04994.x>
- Courter I.I., Child D.B., Hobbs J.A. et al. 2013. Resident rainbow trout produce anadromous offspring in a large interior watershed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 5. P. 701–710.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0457>
- Docker M.F., Heath D.D. 2003. Genetic comparison between sympatric anadromous steelhead and freshwater resident rainbow trout in British Columbia // Conserv. Genet. V. 4. P. 227–231.
- Doctor K., Berejikian B., Hard J.J., Van Doornik D. 2014. Growth-mediated life history traits of steelhead reveal phenotypic divergence and plastic response to temperature // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 143. P. 317–333.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.849617>
- Dodson J.J., Aubin-Horth N., Thériault V., Páez D.J. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes // Biol. Rev. V. 88. № 3. P. 602–625.
<https://doi.org/10.1111/brv.12019>
- Ferguson M.M. 1992. Enzyme heterozygosity and growth in rainbow trout: genetic and physiological explanations // Heredity V. 68. № 2. P. 115–122.
- Fleming I.A., Bottom D.L., Jones K.K. et al. 2014. Resilience of anadromous and resident salmonid populations // J. Fish Biol. V. 85. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12429>
- Foll M., Gaggiotti O. 2008. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective // Genetics. V. 180 (2). P. 977–993.
<https://doi.org/10.1534/genetics.108.092221>

- Forseth T., Naesj T.F., Jonsson B., Harsåker K. 1999. Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state // *J. Anim. Ecol.* V. 68. P. 783–793.
- Garrett I.D.F. 2013. Gene expression life history markers in a hatchery and wild population of young-of-the-year *Oncorhynchus mykiss*: MS Thesis. Portland, Oregon: Portland State Univ., 79 p.
- Gomez-Uchida D., Knight T.W., Ruzzante D.E. 2009. Interaction of landscape and life history attributes on genetic diversity, neutral divergence and gene flow in a pristine community of salmonids // *Mol. Ecol.* V. 18. P. 4854–4869. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04409.x>
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>. Version 2.9.3)
- Greene C.M., Hall J.E., Guilbault K.R., Quinn T.P. 2010. Improved viability of populations with diverse life-history portfolios // *Biol. Letters.* V. 6. P. 382–386. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0780>
- Hale M.C., Thrower F.P., Berntson E.A. et al. 2013. Evaluating adaptive divergence between migratory and nonmigratory ecotypes of a salmonid fish, *Oncorhynchus mykiss* // *G3: Genes, Genomes, Genetics.* V. 3. № 8. P. 1273–1285. <https://doi.org/10.1534/g3.113.006817>
- Hansson B., Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. // *Mol. Ecol.* V. 11. 2467–2474.
- Hard J.J., Myers J.M., Ford M.J. et al. 2007. Status review of Puget Sound steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) // NOAA Tech. Mem. NMFS-NWFSC-81. 112 p.
- Hayes S.A., Hanson C.V., Pearse D.E. et al. 2012. Should I stay or should I go? The influence of genetic origin on emigration behavior and physiology of resident and anadromous juvenile *Oncorhynchus mykiss* // *N. Amer. J. Fish. Manag.* V. 32. № 4. P. 772–780. <https://doi.org/10.1080/02755947.2012.686953>
- Heath D.D., Bettles C.M., Jamieson S. et al. 2008. Genetic differentiation among sympatric migratory and resident life history forms of rainbow Trout in British Columbia // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 137. P. 1268–1277. <https://doi.org/10.1577/T05-278.1>
- Hecht B.C., Thrower F.P., Hale M.C. et al. 2012. Genetic architecture of migration-related traits in rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* // *G3: Genes, Genomes, Genetics.* V. 2. № 9. P. 1113–1127. <https://doi.org/10.1534/g3.112.003137>
- Hecht B.C., Campbell N.R., Holecek D.E., Narum S.R. 2013. Genome-wide association reveals genetic basis for the propensity to migrate in wild populations of rainbow and steelhead trout // *Mol. Ecol.* V. 22. P. 3061–3076. <https://doi.org/10.1111/mec.12082>
- Hendry A.P., Bohlin T., Jonsson B., Berg O.K. 2004. To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids // *Evolution illuminated: salmon and their relatives* / Eds. Hendry A.P., Stearns S.C. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 92–125.
- James F.C., McCulloch C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora's box? // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 21. P. 129–166.
- Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 3. P. 348–365.
- Kaeriyama M., Seo H., Qin Y. 2014. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon // *Fish. Sci.* V. 80. P. 251–260. <https://doi.org/10.1007/s12562-013-0693-7>
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R. et al. 2015. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: a review of the processes and patterns // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 72. № 3. P. 319–342. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0192>
- Koellner T., Schmitz O.J. 2006. Biodiversity, ecosystem function, and investment risk // *Bioscience.* V. 56. № 12. P. 977–985. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[977:befair\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[977:befair]2.0.co;2)
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // *Nature.* V. 301. P. 71–72.
- Le Bras Y., Dechamp N., Krieg F. et al. 2011. Detection of QTL with effects on osmoregulation capacities in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *BMC Genet.* V. 12. Article № 46. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-12-46>
- Lehman C.L., Tilman D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities // *Amer. Naturalist.* V. 156. P. 534–552.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. (<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>. Version 1.0 (d16c))
- Li Y.C., Korol A.B., Fahima T. et al. 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review // *Mol. Ecol.* V. 11. P. 2453–2465.
- Liberoff A.L., Miller J.A., Riva-Rossi C.M. et al. 2014. Transgenerational effects of anadromy on juvenile growth traits in an introduced population of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 71. № 3. P. 398–407. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0466>
- Limborg M.T., Blankenship S.M., Young S.F. et al. 2012. Signatures of natural selection among lineages and habitats in *Oncorhynchus mykiss* // *Ecol. Evol.* V. 2. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1002/ece3.59>
- Luck G.W., Daily G.C., Ehrlich P.R. 2003. Population diversity and ecosystem services // *Trends Ecol. Evol.* V. 18. № 7. P. 331–336. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00100-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00100-9)
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G., Taberlet P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // *Ibid.* V. 18. № 4. P. 189–197. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)
- Mantua N.J., Hare S.R. 2002. The Pacific decadal oscillation // *J. Oceanogr.* V. 58. P. 35–44.
- Martínez A., Garza J.C., Pearse D.E. 2011. A microsatellite genome screen identifies chromosomal regions under differential selection in steelhead and rainbow trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 140. № 3. P. 829–842. <https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588094>
- McMillan J.R., Katz S.L., Pess G.R. 2007. Observational evidence of spatial and temporal structure in a sympatric anadromous (winter steelhead) and resident rainbow trout mating system on the Olympic Peninsula, Washington State // *Ibid.* V. 136. № 3. P. 736–748. <https://doi.org/10.1577/T06-016.1>
- McMillan J.R., Dunham J., Reeves G.H. et al. 2012. Individual condition and stream temperature influence early mat-

- uration of rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* // Environ. Biol. Fish. V. 93. P. 343–355.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9921-0>
- McPhee M.V., Utter F., Stanford J.A. et al. 2007. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation strategies around the Pacific Rim // Ecol. Freshw. Fish. V. 16. P. 539–547.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00248.x>
- McPhee M.V., Whited D.C., Kuzishchin K.V., Stanford J.A. 2014. The effects of riverine physical complexity on anadromy and genetic diversity in steelhead or rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* around the Pacific Rim // J. Fish Biol. V. 85. № 1. P. 132–150.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12286>
- Mills J.S., Dunham J.B., Reeves G.H. et al. 2012. Variability in expression of anadromy by female *Oncorhynchus mykiss* within a river network // Environ. Biol. Fish. V. 93. P. 505–517.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9946-4>
- Mitton J.B. 1994. Enzyme heterozygosity, metabolism, and developmental stability // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Dordrecht: Springer. P. 49–67.
- Morinville G.R., Rasmussen J.B. 2003. Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 60. № 4. P. 401–410.
<https://doi.org/10.1139/f03-036>
- Myers K.W., Klovach N.V., Gritsenko O.F. et al. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions // NPAFC Bull. № 4. P. 159–177.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al. 2016. Pacific salmon and steelhead: life in a changing winter ocean // Ibid. № 6. P. 113–138.
- Narum S.R., Contor C., Talbot A., Powell M.S. 2004. Genetic divergence of sympatric resident and anadromous forms of *Oncorhynchus mykiss* in the Walla River, USA // J. Fish. Biol. V. 65. № 2. P. 471–488.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00461.x>
- Narum S.R., Zandt J.S., Graves D., Sharp W.R. 2008. Influence of landscape on resident and anadromous life history types of *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 6. P. 1013–1023.
<https://doi.org/10.1139/f08-025>
- Narum S.R., Zandt J.S., Frederiksen C. et al. 2011. Candidate genetic markers associated with anadromy in *Oncorhynchus mykiss* of the Klickitat River // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 140. 3. P. 843–854.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588131>
- Nichols K.M., Broman K.W., Sundin K. et al. 2007. Quantitative trait loci × maternal cytoplasmic environment interaction for development rate in *Oncorhynchus mykiss* // Genetics. V. 175. P. 335–347.
<https://doi.org/10.1534/genetics.106.064311>
- Nichols K.M., Edo A.F., Wheeler P.A., Thorgaard G.H. 2008. The genetic basis of smoltification-related traits in *Oncorhynchus mykiss* // Ibid. V. 179. P. 1559–1575.
<https://doi.org/10.1534/genetics.107.084251>
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J. et al. 2000. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. V. 9. № 12. P. 2185–2187.
- Olsen J.B., Wuttig K., Fleming D. et al. 2006. Evidence of partial anadromy and resident-form dispersal bias on a fine scale in populations of *Oncorhynchus mykiss* // Conserv. Genet. V. 7. P. 613–619.
<https://doi.org/10.1007/s10592-005-9099-0>
- O'Reilly P.T., Hamilton L.C., McConnell S.K., Wright J.M. 1996. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 10. P. 2292–2298.
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. 2008. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // Progr. Oceanogr. V. 77. P. 92–102.
<https://doi.org/10.1016/j.pocan.2008.03.016>
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatkan mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.
- Pavlov D.S., Nemova N.N., Kirillov P.I. et al. 2007. Lipid status and feeding habits of salmonid juveniles in the year preceding seaward migration as factors controlling their future smoltification // Ibid. V. 47. № 3. P. 241–245.
- Pavlov D.S., Nemova N.N., Kirillov P.I. et al. 2010. The lipid status and feeding habits of yearlings of mykiss *Parasalmo mykiss* and coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in autumn // Ibid. V. 50. № 7. P. 543–551.
- Pearsons T.N., Temple G.M., Fritts A.L. et al. 2008. Ecological interactions between non-target taxa of concern and hatchery supplemented salmon, 2007 // Wash. Dept. Fish Wildlife Annual Rept. Project № 1995-063-25. 105 p.
- Pine W.E., Pollock K.H., Hightower J.E. 2003. A review of tagging methods for estimating fish population size and components of mortality // Fisheries. V. 28. № 10. P. 10–23.
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2003\)28\[10:AROT](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2003)28[10:AROT)
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. № 2. P. 945–959.
- Quinn T.P., Myers K.W. 2004. Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: rounsefell revisited // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. № 4. P. 421–442.
<https://doi.org/10.1007/s11160-005-0802-5>
- Rexroad C.E., Coleman R.L., Martin A.M. et al. 2001. Thirty five polymorphic microsatellite markers for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Anim. Genet. V. 32. № 5. P. 317–319.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2001.0730b.x>
- Rohlf J.F. 1993. NTSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exeter Softw. Press, 264 p.
- Rousset F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Resour. V. 8. P. 103–106.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Ruzycki J.R., Clarke L.M., Flesher M.W. et al. 2009. Performance of progeny from steelhead and rainbow trout crosses // Oregon Dept. Fish Wildlife, Fish Res. Devel. Tech. Rept. № 11. 89 p.
- Sanchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. 1996. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (*Atlantic salmon*) // Heredity. V. 77. P. 423–432.
- Satterthwaite W.H., Beakes M.P., Collins E.M. et al. 2009. Steelhead life history on California's Central Coast: insights

- from a state-dependent model // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 138. P. 532–548.
<https://doi.org/10.1577/t08-164.1>
- Satterthwaite W.H., Beakes M.P., Collins E.M. et al.* 2010. State-dependent life history models in a changing (and regulated) environment: steelhead in the California Central Valley // *Evol. Appl.* V. 3. P. 221–243.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00103.x>
- Savvaitova K.A., Kuzishin K.V., Maximov S.V.* 1999. Kamchatka steelhead: population trends and life history // *Sustainable Fisheries Management* / Eds. Knudsen E., Steward C. Boca Raton: CRC Lewis Publ. P. 195–203.
- Seamons T.R., Bentzen P., Quinn T.P.* 2004. The mating system of steelhead, *Oncorhynchus mykiss*, inferred by molecular analysis of parents and progeny // *Environ. Biol. Fish.* V. 69. № 1–4. P. 333–344.
<https://doi.org/10.1023/b:ebfi.0000022893.88086.8>
- Schindler D.E., Hilborn R., Chasco B. et al.* 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species // *Nature.* V. 465. P. 609–612.
<https://doi.org/10.1038/nature09060>
- Shapovalov L., Taft A.S.* 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // *Calif. Dept. Fish Game Bull.* № 98. 375 p.
- Sharpe C.S., Beckman B.R., Cooper K.A., Hulett P.L.* 2007. Growth modulation during juvenile rearing can reduce rates of residualism in the progeny of wild steelhead brood stock // *N. Amer. J. Fish. Manag.* V. 27. P. 1355–1368.
<https://doi.org/10.1577/M05-220.1>
- Simpson A.L.* 1992. Differences in body size and lipid reserves between maturing and nonmaturing Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. // *Can. J. Zool.* V. 70. № 9. P. 1737–1742.
- Sloat M.R., Reeves G.H.* 2014. Individual condition, standard metabolic rate, and rearing temperature influence steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) life histories // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 71. № 4. P. 491–501.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0366>
- Sloat M.R., Fraser D.J., Dunham J.B. et al.* 2014. Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 24. № 3. P. 689–707.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9344-z>
- Small M.P., Beachem T.D., Withler R.E., Nelson R.J.* 1998. Discriminating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations within Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers // *Mol. Ecol.* V. 7. № 2. P. 141–155.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J.* 1998. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // *Ibid.* V. 7. № 11. P. 1614–1616.
- Sogard S.M., Merz J.E., Satterthwaite W.H. et al.* 2012. Contrasts in habitat characteristics and life history patterns of *Oncorhynchus mykiss* in California's central coast and central valley // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 141. № 3. P. 747–760.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.675902>
- Spies I.B., Brazier D.J., O'Reilly P.T. et al.* 2005. Development and characterization of novel tetra-, tri-, and dinucleotide microsatellite markers in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mol. Ecol. Notes.* V. 5. P. 278–281.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00900.x>
- Taylor E.B.* 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon // *Aquaculture.* V. 98. P. 185–207.
- Taylor E.B.* 1995. Genetic variation at minisatellite DNA loci among North Pacific populations of steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *J. Heredity.* V. 86. P. 354–363.
- Thelen G.C., Allendorf F.W.* 2001. Heterozygosity–fitness correlations in rainbow trout: effects of allozyme loci or associative overdominance? // *Evolution.* V. 55. P. 1180–1187.
<https://doi.org/10.2307/2680284>
- Thrower F.P., Joyce J.E.* 2004. Effects of 70 years of freshwater residency on survival, growth, early maturation, and smolting in a stock of anadromous rainbow trout from southeast Alaska // *Amer. Fish. Soc. Symp.* V. 44. P. 485–496.
- Thrower F.P., Hard J.J., Joyce J.E.* 2004. Genetic architecture of growth and early life-history transitions in anadromous and derived freshwater populations of steelhead // *J. Fish Biol.* V. 65. № 1. P. 286–307.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00551.x>
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes.* V. 4. P. 535–538.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Waples R.S., Zabel R.W., Scheuerell M.D., Sanderson B.L.* 2008. Evolutionary responses by native species to major anthropogenic changes to their ecosystems: Pacific salmon in the Columbia River hydropower system // *Mol. Ecol.* V. 17. P. 84–96.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03510.x>
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Everson J.P.* 2000. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // *Fish. Oceanogr.* V. 9. P. 17–32.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2000.00119.x>
- Zimmerman C.E., Ratliff D.E., Edwards G.W.* 2003. Controls on the distribution and life history of fish populations in the Deschutes River: geology, hydrology, and dams // A peculiar river: geology, geomorphology, and hydrology of the Deschutes River, Oregon / Eds. O'Connor J.E., Grant G.E. Washington: Amer. Geophys. Union. P. 51–70.
- Zimmerman C.E., Edwards G.W., Perry K.* 2009. Maternal origin and migratory history of steelhead and rainbow trout captured in rivers of the Central Valley, California // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 138. P. 280–291.
<https://doi.org/10.1577/t08-044.1>

УДК 597.553.2.591.4.575.21

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИБИРСКОГО ТАЙМЕНЯ *HUCHO TAIMEN* (SALMONIDAE) РЕКИ АМУР

© 2020 г. Н. С. Романов¹, *, П. Б. Михеев²

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

²Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

*E-mail: n_romanov@inbox.ru

Поступила в редакцию 12.11.2019 г.

После доработки 05.03.2020 г.

Принята к публикации 11.03.2020 г.

Исследована морфологическая изменчивость девяти признаков в шести выборках сибирского тайменя *Hucho taimen* из р. Амур. Различия уровня флуктуирующей асимметрии рыб из разных притоков невелики, что говорит о сходстве условий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития; достоверные отличия между выборками отмечены лишь в шести случаях. Максимальные колебания коэффициента вариации характерны для числа заглазничных костей и каналов сейсмодатчика системы на 1-й заглазничной кости, а минимальные – для числа ветвистых лучей в грудных плавниках и каналов сейсмодатчика системы на предкрышечных костях. Наибольшим значением суммы коэффициентов вариации по отдельным признакам отличается выборка из р. Бикин, а наименьшим – из р. Лимури, что положительно коррелирует с длиной и площадью бассейна этих притоков. Только по числу заглазничных костей отмечается закономерное уменьшение средних значений в выборках по мере удаления от устья р. Амур. При кластеризации по средним значениям признаков выборки образуют три кластера: 1) реки Большая Уссурка и Тырма (притоки 2-го порядка, наиболее удалённые от устья Амура), 2) р. Лимури (наименее удалённая от устья Амура), 3) реки Анюй, Хор и Бикин (географически близкие популяции), что может говорить о схожести условий раннего развития и вероятности обмена генами между последними тремя группировками.

Ключевые слова: сибирский таймень *Hucho taimen*, флуктуирующая асимметрия, стабильность развития, популяционная изменчивость, изменчивость признаков, р. Амур.

DOI: 10.31857/S0042875220060089

Изменчивость – это реально существующие различия между организмами и группами организмов по степени выраженности их качественных и количественных признаков и свойств (Simpson, 1944). Исследование морфологической изменчивости представляет значительный интерес, так как позволяет оценить норму реакции того или иного вида, его адаптивные возможности. Результаты масштабных исследований морфологической изменчивости демонстрируют реальные диапазоны варьирования значений тех или признаков, а значит, позволяют внести изменения или дополнения в диагностические таблицы и таксономические описания видов. Особенно значимым представляется исследование флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков, которая является показателем общей стабильности развития и определяется как следствие несовершенства онтогенетических процессов. Отражая особенности индивидуального развития, она тре-

бует для своего анализа не только собственно фенотипического, но и популяционного подхода (Waddington, 1940; Mather, 1953; Захаров, 1987). При необычных условиях развития уровень флуктуирующей асимметрии изменяется в сторону увеличения дисперсии, что обусловлено снижением стабильности развития (Tebb, Thoday, 1954a, 1954b; Beardmore, 1960; Valentine, Soule, 1973; Захаров, 1987; Романов, 2001). Это позволяет использовать данный показатель в мониторинговых исследованиях состояния популяций, особенно в местах антропогенного воздействия на них, по краям ареала (Mather, 1953; Захаров, 1987; Захаров, Кларк, 1993; Захаров и др., 2000), при искусственном воспроизводстве (Romanov, 1995; Романов, 2001; Михеев и др., 2014) и гибридизации (Захаров, 1987; Parsons, 1992; Романов, Скин, 2011).

Сибирский, или обыкновенный, таймень *Hucho taimen* – самый крупный представитель се-

Таблица 1. Объём собранного материала и доля асимметричных по числу признаков особей сибирского тайменя *Hucho taimen* из бассейна р. Амур

Река	Число рыб, экз.	Асимметричные по числу признаков особи, %							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Лимури	17	—	5.9	11.8	23.5	29.4	17.6	5.9	5.9
Ануй	60	3.3	11.7	23.3	16.7	23.3	16.7	5.0	—
Хор	28	—	21.4	17.9	35.6	17.9	3.6	3.6	—
Бикин	17	—	11.8	29.4	23.5	11.8	23.5	—	—
Большая Уссурка	8	—	12.5	—	50.0	25.0	12.5	—	—
Тырма	12	—	8.4	33.3	25.0	33.3	—	—	—

мейства Salmonidae — обитает только в пресных водах. Его ареал простирается от рек Кама и Вятка на восток по всей Сибири, охватывает также реки Северного Китая, Монголии и Казахстана (Берг, 1948; Золотухин и др., 2000; Атлас ..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003). Для вида характерна низкая плотность по всему ареалу (Берг, 1948; Кириллов, 1972; Dulmaa, 1999; Золотухин и др., 2000; Vander Zanden et al., 2007; Hogan, Jensen, 2013). Таймень — типичный хищник; рыба в желудках отмечается уже у сеголеток, а с 3-го года жизни он полностью переходит на питание рыбой (Леванидов, 1951; Никольский, 1956; Кириллов, 1972; Атлас ..., 2003; Hogan, Jensen, 2013). По нашим данным, максимальный размер жертв составляет 47% длины хищника. Массовая половая зрелость у сибирского тайменя наступает в возрасте 6–7 лет при длине 65–83 см. Нерестится при температуре 6.0–7.5°C в зонах инфильтрации речных вод в аллювиях (зоны даунвеллинга) на плёсах с галечным грунтом и глубинами >1 м (Михеев и др., 2018). Плодовитость тайменя в наших сборах варьировала от 5.0 до 13.2 (в среднем 10.4) тыс. икринок. Продолжительность эмбрионального развития в зависимости от температуры варьирует от 28 до 38 сут (Кифа, 1974). Сибирский таймень может совершать довольно протяжённые нагульные и зимовальные миграции (Никольский, 1956; Атлас ..., 2003; Gilroy et al., 2010).

Морфологическая изменчивость сибирского тайменя мало освещена в литературе. Данные по его внешней морфологии представлены в описаниях меристических и пластических признаков (Борисов, 1928; Берг, 1948; Карантонис и др., 1956; Никольский, 1956; Кириллов, 1962, 1972; Шапошникова, 1968). Первое подробное описание скелета тайменей выполнила Шапошникова (1968).

Цель работы — проанализировать флуктуирующую асимметрию, популяционную изменчивость, а также изменчивость тех признаков сибирского тайменя р. Амур, которые ранее не исследовали. Эти данные необходимы для познания морфологической изменчивости вида в пределах бассейна такой крупной реки, как Амур, что поз-

волит уточнить таксономическое описание вида, оценить стабильность условий постэмбрионального развития и взаимосвязь между удалённостью мест обитания от русла Амура и морфологической дифференциацией проанализированных особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы сибирского тайменя из притоков нижнего Амура: 1-го порядка — реки Лимури и Ануй, 2-го порядка — реки Хор, Бикин и Большая Уссурка; а также среднего Амура: 2-го порядка — р. Тырма (рис. 1, табл. 1).

Анализировали девять билатеральных признаков: число ветвистых лучей в грудных плавниках (*P*); число заглазничных костей (*porb*), по которым проходит подглазничный канал сейсмической системы головы; число каналов 2-го порядка на 1-й заглазничной (*porb-I*), слёзной (*lacr*) и предкрышечной (*pop*) костях; число зубов на предчелюстной (*pmx*), зубной (*dent*), нёбной (*pal*) и язычной (*glos*) костях.

Флуктуирующую асимметрию оценивали по следующим показателям: 1) доле асимметричных рыб в выборке, 2) доле асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке (число рыб, асимметричных по одному признаку, делится на число асимметричных рыб; число рыб, асимметричных по двум признакам, делится на число асимметричных рыб и т. д.); 3) доле асимметричных особей по каждому из признаков от общего числа случаев асимметрии в выборке (число случаев асимметрии в выборке представляет собой сумму случаев асимметрии по всем признакам); 4) дисперсии флуктуирующей асимметрии, которую рассчитывали по формуле, предложенной Палмером и Штробекком (Palmer, Strobeck, 1986):

$$\sigma_d^2 = \text{var} \left[\frac{R_i - L_i}{(R_i + L_i)/2} \right],$$

где R_i — значение признака справа, L_i — значение признака слева. Данная формула дисперсии



Рис. 1. Карта-схема района исследований и места сбора проб сибирского тайменя *Hucho taimen*; здесь и на рис. 2, 3: 1 – р. Лимури, 2 – р. Анюй, 3 – р. Хор, 4 – р. Бикин, 5 – р. Большая Уссурка, 6 – р. Тырма. Масштаб: 100 км.

флуктуирующей асимметрии учитывает мерность признаков, что позволяет сравнивать уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки. Просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получаем интегральную оценку флуктуирующей асимметрии, по которой можно сравнить разные выборки между собой. В связи с тем что объём некоторых выборок был <40 экз. и в ряде случаев была выявлена ненормальность распределения сравниваемых выборок по дисперсии, мы применили метод Шеффе–Бокса с нормализующим преобразованием Бокса–Кокса (Sokal, Rohlf, 1981;

Palmer, Strobeck, 1986; Graham et al., 1993). Для данного преобразования использована формула: $d' = (|d| + 0.00005)^{0.33}$, где $d = R - L$. Таким образом, в основной формуле для вычисления дисперсии флуктуирующей асимметрии A_i заменялась на d' . Достоверность отличий по дисперсии флуктуирующей асимметрии определяли по значению F -критерия (Плохинский, 1970).

Изменчивость признаков оценивали с помощью коэффициента вариации, который рассчитывали по формуле: $CV = 100\sigma/M$; его ошибку вычисляли по формуле:

Таблица 2. Флуктуирующая асимметрия девяти билатеральных признаков сибирского тайменя *Hucho taimen* из бассейна р. Амур

Река	Доля асимметричных рыб, % числа случаев асимметрии								
	<i>P</i>	<i>porb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>	<i>pmx</i>	<i>dent</i>	<i>pal</i>	<i>glos</i>
Лимури	9.8	11.0	7.3	11.0	13.4	9.8	9.8	14.6	13.4
Ануй	9.6	9.6	12.0	11.6	13.2	10.4	10.8	13.6	9.2
Хор	5.7	9.5	15.2	9.5	14.3	13.3	10.5	12.4	9.5
Бикин	2.9	8.6	11.4	14.3	12.9	8.6	15.7	15.7	10.0
Большая Уссурка	5.9	11.8	17.6	11.8	14.7	8.8	11.8	14.7	2.9
Тырма	0.0	10.9	13.0	13.0	10.9	15.2	10.9	17.4	8.7
В среднем	5.7	10.2	12.8	11.9	13.2	11.0	11.6	14.7	9.0

Примечание. Здесь и в табл. 3–6: *P* – число ветвистых лучей в грудных плавниках, *porb* – число заглазничных костей; *porb-1*, *lacr*, *pop* – число каналов сейсмодатчика соответственно на 1-й заглазничной, слёзной и предкрышечной костях; *pmx*, *dent*, *pal*, *glos* – число зубов на предчелюстной, зубной, нёбной и язычной костях.

$$s_{CV} = \frac{CV}{\sqrt{n}} \cdot \sqrt{0.5 + \left[\frac{CV}{100} \right]^2}$$

Достоверность отличий средних значений (*M*) и коэффициентов вариации признаков определяли по величине *t*-критерия Стьюдента (Плохинский, 1970). Колебания значений того или иного показателя рассчитывали как разницу между минимумом и максимумом. Связь между параметрами оценивали посредством непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_s) (Поллард, 1982). Дендрограмму сходства строили методом полного сцепления. В качестве характеристики различий использовали Евклидово расстояние с уровнем значимости $p = 0.05$. Была применена статистическая программа Systat 5.0 (Wilkinson et al., 1992a, 1992b).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Флуктуирующая асимметрия

Во всех выборках сибирского тайменя все особи были асимметричными, что можно объяснить большим числом использованных признаков. Только в р. Ануй встречались таймени асимметричные по одному, а в р. Лимури – по восьми признакам, что обусловило образование максимального числа групп (7) по доле рыб, асимметричных по числу признаков. Минимальное число таких групп (4) характерно для выборки из рек Тырма и Большая Уссурка; в четырёх выборках больше половины рыб были асимметричны по четырём и пяти признакам (табл. 1).

Доля асимметричных особей от числа асимметричных случаев варьирует в довольно широких пределах. Максимальная разница между наибольшим и наименьшим значениями этого показателя характерна для числа зубов на язычной кости (10.5%), а минимальная – для числа заглаз-

ничных костей (3.2%). Средняя доля рыб, асимметричных по каждому признаку, варьирует от 5.7% (*P*) до 14.7% (*pal*) числа случаев асимметрии (табл. 2).

Наибольшая средняя дисперсия флуктуирующей асимметрии характерна для числа заглазничных костей и числа каналов сейсмодатчика системы на 1-й заглазничной кости, а наименьшая – для числа ветвистых лучей в грудных плавниках и зубов на зубных и нёбных костях (табл. 3). Наибольшие колебания дисперсии флуктуирующей асимметрии отмечены для числа заглазничных костей (5.42), каналов сейсмодатчика системы на 1-й заглазничной кости (3.51) и зубов на язычной кости (2.84), а наименьшие – для числа зубов на зубной и нёбной костях (соответственно 0.15 и 0.20). Таким образом, можно сделать заключение об отрицательной корреляции между мерностью признака и дисперсией флуктуирующей асимметрии ($r_s = -0.97$, $p < 0.01$). Достоверные различия по дисперсии флуктуирующей асимметрии отмечены только по числу ветвистых лучей в грудных плавниках между выборкой р. Бикин и таковыми рек Ануй ($p > 0.99$) и Лимури ($p > 0.95$), а также по числу зубов на язычной кости между выборкой из р. Большая Уссурка и рек Ануй и Хор ($p > 0.95$ обеих выборок), что может быть результатом небольшого объёма большинства выборок.

Если оценивать флуктуирующую асимметрию по интегрирующему показателю – сумме дисперсий по отдельным признакам, то можно отметить, что различия между исследованными выборками сибирского тайменя, а значит, и в стабильности развития невелики, что говорит о сходстве условий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. Это может быть следствием как низкой численности репродуктивной части популяций, что позволяет производителям сибирского тайменя выбирать для нереста места с оптимальны-

Таблица 3. Дисперсия флуктуирующей асимметрии ($\times 10^{-3}$) девяти билатеральных признаков сибирского тайменя *Hucho taimen* из бассейна р. Амур

Река	Признак									Сумма
	<i>P</i>	<i>porb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>	<i>pmx</i>	<i>dent</i>	<i>pal</i>	<i>glos</i>	
Лимури	1.04	23.40	13.38	3.95	2.50	1.93	0.78	0.94	4.58	52.50
Ануй	1.06	21.02	13.74	4.05	2.77	2.81	0.85	1.05	4.57	51.92
Хор	0.75	17.98	14.21	3.97	2.62	3.24	0.93	1.01	4.88	49.59
Бикин	0.42	18.21	16.04	3.87	3.23	2.48	0.86	1.01	4.86	50.98
Большая Уссурка	0.89	21.42	17.53	3.57	2.74	2.98	0.79	0.85	2.04	52.81
Тырма	0	19.90	14.02	3.69	2.90	2.20	0.78	1.01	4.34	48.84
В среднем	0.69	20.32	14.82	3.85	2.79	2.61	0.83	0.98	4.21	51.10

Таблица 4. Значения дисперсии флуктуирующей асимметрии (σ_d^2) и коэффициента вариации (*CV*) сибирского тайменя *Hucho taimen*, тупорылого ленка *Brachimystax tumensis*, малоротой корюшки *Hypomesus olidus* и крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis*

Признак	<i>H. taimen</i>						<i>B. tumensis</i>				<i>H. olidus</i>		<i>T. hakonensis</i>	
	(наши данные)						(наши данные)				(Романов, 2017)		(Романов, 2019)	
	р. Ануй (60 экз.)		р. Хор (28 экз.)		в среднем по 6 выборкам (142 экз.)		р. Ануй (67 экз.)		р. Хор (30 экз.)		13 выборков (915 экз.)		10 выборков (627 экз.)	
	σ_d^2	<i>CV</i>	σ_d^2	<i>CV</i>	σ_d^2	<i>CV</i>	σ_d^2	<i>CV</i>	σ_d^2	<i>CV</i>	σ_d^2	<i>CV</i>	σ_d^2	<i>CV</i>
<i>P</i>	1.06	4.67	0.75	4.20	0.69	4.40	0.78	3.74	0.79	3.64	1.35	5.19	0.86	4.78
<i>porb</i>	21.02	17.18	17.98	14.12	20.32	15.90	18.92	14.92	22.62	16.80	5.86	5.57	9.76	8.11
<i>porb-I</i>	13.74	15.85	14.21	15.47	14.82	15.60	21.37	17.22	20.98	16.91			41.19	24.15
<i>pop</i>	2.77	9.18	2.62	8.77	2.79	8.50	5.16	12.41	4.49	9.57			4.88	12.95
<i>lacr</i>	4.05	9.95	3.97	8.75	3.85	9.20	9.42	11.90	7.43	15.02			14.08	14.84
Все признаки	42.64	56.83	39.53	51.31	42.47	53.60	55.65	60.19	56.31	61.93			70.77	64.83
Σ <i>porb-I</i> , <i>pop</i> и <i>lacr</i>	20.56	34.98	20.80	32.99	21.46	33.36	36.95	41.53	32.90	41.50			60.15	52.74

ми условиями развития, так и узкой специализации вида к условиям нереста и раннего развития, что проявляется в низкой фенотипической пластичности.

Сумма дисперсий флуктуирующей асимметрии (табл. 4) у сибирского тайменя из р. Амур по сравнению с крупночешуйной краснопёркой *Tribolodon hakonensis* (Романов, 2019) достоверно меньше (без учёта *P* и *porb*: $p > 0.99$), что может говорить либо о значительно лучших условиях развития в период эмбриогенеза и раннего постэмбриогенеза сибирского тайменя, либо о его высокой специализированности к этим условиям. Сравнение тайменя с обыкновенной малоротой корюшкой *Hypomesus olidus* (Романов, 2017) по двум признакам (*P* и *porb*), наоборот, демонстрирует значительно меньшую сумму дисперсий у последней (7.21, $p > 0.999$), что

может указывать на лучшие условия её раннего развития или быть результатом более высокого темпа развития в связи с коротким эмбриогенезом. Более корректным мы считаем сравнение с тупорылым ленком *Brachimystax tumensis* ввиду схожести экологии размножения и раннего развития этих близкородственных видов (Глубоковский, 1995; Valakirev et al., 2013): при сравнении рыб из р. Ануй сумма дисперсий флуктуирующей асимметрии заметно меньше у сибирского тайменя (без учёта *P* и *porb*: $p > 0.95$). Полученные данные могут свидетельствовать о том, что условия размножения и раннего развития тайменя изученных популяций близки к оптимальным для вида.

При кластеризации по сумме дисперсий по отдельным признакам выборки тайменя разбиваются на три кластера: в один входят выборки с

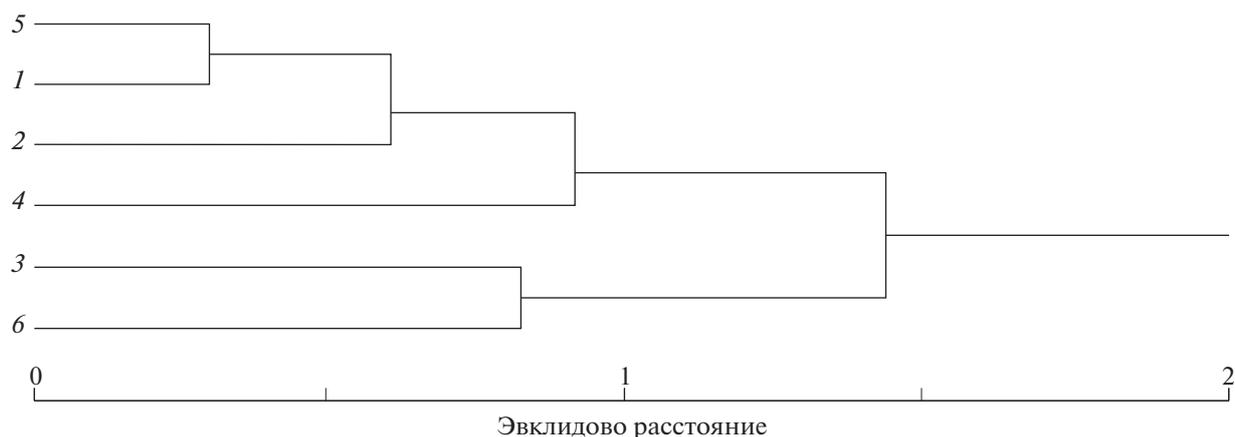


Рис. 2. Дендрограмма сходства выборок сибирского тайменя *Hucho taimen* по сумме дисперсий флуктуирующей асимметрии исследованных признаков.

высоким уровнем этого показателя (реки Большая Уссурка, Лимури и Анной), в другой — с наименьшим (реки Тырма и Хор), а третий образует выборка из р. Бикин (рис. 2).

Изменчивость признаков

Максимальные диапазоны колебания коэффициента вариации характерны для числа заглазничных костей (6.44) и каналов сейсмодатчикной системы на 1-й заглазничной кости (4.78), а минимальные — для числа ветвистых лучей в грудных плавниках (1.79) и каналов сейсмодатчикной системы на предкрышечных костях (2.58) (табл. 5). Следует отметить отрицательную связь между мерностью признака и величиной коэффициента вариации ($r_s = -0.93$, $p < 0.01$). Признаки с высокой мерностью (*P*, *dent* и *pal*) имеют низкий уровень этого показателя, а с самой низкой мерностью (*porb* и *porb-1*) отличаются самым высоким уровнем фенотипической изменчивости. Наибольшим значением суммы коэффициентов вари-

ации по отдельным признакам отличается выборка из р. Бикин (приток 2-го порядка), а наименьшим — из р. Лимури (приток 1-го порядка), что положительно коррелирует с длиной ($r_s = 0.60$, $p < 0.05$) и площадью бассейна этих притоков. Большая длина р. Бикин и площадь её бассейна предполагают наличие большего разнообразия условий обитания, что вынуждает рыб, в том числе и сибирского тайменя, адаптироваться к ним, это проявляется в более высоком уровне общей фенотипической изменчивости как по большинству признаков, так и по сумме коэффициентов вариации у тайменя р. Бикин.

Сопоставление сибирского тайменя с другими представителями костистых рыб показало, что от крупнорылой красноперки и тупорылого ленка он отличается меньшей изменчивостью признаков, а от обыкновенной малоротой корюшки — значительно большей, особенно по числу заглазничных костей (табл. 4).

По коэффициентам вариации отдельных признаков достоверные различия между выборками

Таблица 5. Коэффициент вариации значений девяти билатеральных признаков сибирского тайменя *Hucho taimen* из бассейна р. Амур (среднее значение \pm ошибка средней)

Река	Признак									Сумма
	<i>P</i>	<i>porb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>	<i>pmx</i>	<i>dent</i>	<i>pal</i>	<i>glos</i>	
Лимури	4.59 \pm 0.56	14.02 \pm 1.73	14.53 \pm 1.80	7.90 \pm 0.96	7.22 \pm 0.88	8.22 \pm 1.00	6.23 \pm 0.76	6.14 \pm 0.75	12.03 \pm 1.48	80.88
Анной	4.67 \pm 0.31	17.18 \pm 1.14	15.85 \pm 1.05	9.95 \pm 0.65	9.18 \pm 0.60	9.30 \pm 0.61	6.88 \pm 0.45	6.61 \pm 0.43	10.55 \pm 0.69	90.17
Хор	4.20 \pm 0.40	14.12 \pm 1.36	15.47 \pm 1.50	8.75 \pm 0.83	8.77 \pm 0.83	8.08 \pm 0.77	6.00 \pm 0.57	6.72 \pm 0.64	9.59 \pm 0.91	81.70
Бикин	5.09 \pm 0.62	20.46 \pm 2.58	16.78 \pm 2.09	10.90 \pm 1.34	9.36 \pm 1.15	10.48 \pm 1.29	7.18 \pm 0.87	7.71 \pm 0.94	8.74 \pm 1.07	96.70
Большая Уссурка	3.30 \pm 0.58	14.79 \pm 2.67	17.90 \pm 3.26	9.67 \pm 1.73	7.52 \pm 1.34	10.20 \pm 1.82	9.04 \pm 1.61	5.90 \pm 1.05	9.80 \pm 1.75	88.12
Тырма	4.31 \pm 0.62	14.50 \pm 2.14	13.12 \pm 1.93	8.08 \pm 1.17	8.96 \pm 1.30	11.06 \pm 1.62	5.75 \pm 0.83	8.48 \pm 1.23	9.70 \pm 1.41	83.96
В среднем	4.40	15.90	15.60	9.20	8.50	9.60	6.90	6.90	10.10	86.90

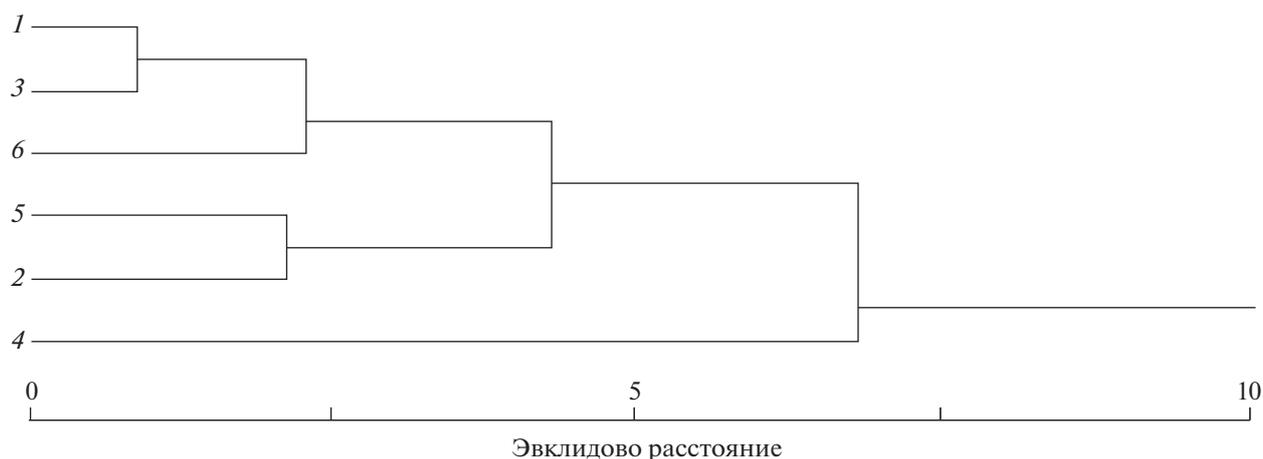


Рис. 3. Дендрограмма сходства выборок сибирского тайменя *Hucho taimen* по сумме коэффициентов вариации исследованных признаков.

из разных рек по большинству признаков отсутствуют, что может быть обусловлено малым объемом выборок, в результате чего ошибка коэффициента вариации оказывается большой. Исключения составляют только два признака — число ветвистых лучей в грудных плавниках и число заглазничных костей: выборка из р. Большая Уссурка значимо отличается меньшим значением коэффициента вариации P от выборок из рек Анюй ($p > 0.95$) и Бикин ($p > 0.95$); выборка из р. Бикин — большей величиной этого показателя $porb$ от рыб из рек Лимури ($p > 0.95$) и Хор ($p > 0.95$). Кластеризация выборок сибирского тайменя по сумме коэффициентов вариации признаков демонстрирует разбиение на три кластера: в один объединяются выборки с наименьшим значением этого показателя (реки Лимури, Хор и Тьрма), к нему присоединяется кластер рек Анюй и Большая Уссурка; кластер р. Бикин располагается обособленно (рис. 3).

Популяционная изменчивость

Колебания значений исследованных признаков неодинаковы (табл. 6): для числа зубов на зубной кости разница между максимальным и минимальным значением равна 6, для числа каналов на слезной кости и зубов на небной — 5, для числа лучей в грудных плавниках, каналов на предкрышечной кости и зубов на предчелюстной и язычной костях — 4, для числа заглазничных костей и каналов на них — 3. Сравнение этих цифр с мерностью признаков демонстрирует положительную корреляцию, т. е. чем больше мерность признака, тем больше его колебание ($r_s = 0.82, p < 0.01$).

Число случаев достоверных различий между выборками тайменя по средним значениям неодинаково для разных признаков: оно максимально для числа зубов на зубной (9) и небной ко-

стях (8) и минимально для числа заглазничных костей и каналов на них, а также зубов на предчелюстных костях (по 2). Сравнение значений признаков демонстрирует наличие положительной корреляции ($r_s = 0.85, p < 0.01$).

Исследованные выборки сибирского тайменя в разной степени достоверно различаются между собой по средним значениям признаков (рис. 4): Анюй — в 17 случаях, Хор и Лимури — в 14, Тьрма — в 13, Бикин — в 9 и Большая Уссурка — в 8. Наиболее значимые отличия ($p > 0.999$) от других выборок отмечены для тайменя р. Лимури — 6 случаев.

Отмеченные в литературе колебания числа ветвистых лучей в грудных плавниках (14–16: Кириллов, 1972; Атлас ..., 2003) отличаются от наших результатов — 13–17 (табл. 6), что позволяет внести поправку в таксономическое описание этого вида.

Только по числу заглазничных костей фиксируется закономерное уменьшение средних значений в выборках тайменя по мере удаления от устья р. Амур. При кластеризации по средним значениям признаков выборки тайменя группируются следующим образом: один кластер образуют реки Большая Уссурка и Тьрма (притоки 2-го порядка, наиболее удаленные от устья Амура), к нему присоединяется кластер р. Лимури (наименее удаленная от устья Амура), а в третий входят географически наиболее близкие выборки рек Анюй, Хор и Бикин, что может говорить о схожести условий раннего развития и вероятности обмена генами между последними тремя группировками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия в уровне флуктуирующей асимметрии сибирского тайменя из разных притоков р. Амур, а значит, и в стабильности развития не-

Таблица 6. Значения девяти билатеральных признаков сибирского таймена *Hucho taimen* из бассейна р. Амур

Река	Признак								
	<i>P</i>	<i>porb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>por</i>	<i>pmx</i>	<i>dent</i>	<i>pal</i>	<i>glos</i>
Лимури	$\frac{15.40 \pm 0.12}{14-17}$	$\frac{3.71 \pm 0.09}{2-4}$	$\frac{4.68 \pm 0.12}{3-6}$	$\frac{7.97 \pm 0.11}{7-9}$	$\frac{9.97 \pm 0.12}{9-12}$	$\frac{9.00 \pm 0.13}{8-11}$	$\frac{18.62 \pm 0.20}{17-20}$	$\frac{16.62 \pm 0.17}{15-19}$	$\frac{7.15 \pm 0.15}{6-9}$
Анжуй	$\frac{14.78 \pm 0.06}{13-17}$	$\frac{3.55 \pm 0.06}{2-5}$	$\frac{4.29 \pm 0.06}{3-6}$	$\frac{8.24 \pm 0.07}{6-11}$	$\frac{9.48 \pm 0.08}{8-11}$	$\frac{9.25 \pm 0.08}{7-11}$	$\frac{16.72 \pm 0.10}{15-20}$	$\frac{15.88 \pm 0.10}{14-19}$	$\frac{7.11 \pm 0.07}{6-10}$
Хор	$\frac{15.00 \pm 0.08}{14-16}$	$\frac{3.54 \pm 0.07}{3-4}$	$\frac{4.46 \pm 0.09}{3-6}$	$\frac{8.46 \pm 0.10}{7-10}$	$\frac{9.70 \pm 0.11}{8-12}$	$\frac{8.91 \pm 0.10}{7-10}$	$\frac{17.18 \pm 0.14}{15-19}$	$\frac{16.07 \pm 0.14}{13-18}$	$\frac{6.88 \pm 0.09}{6-10}$
Бикин	$\frac{15.12 \pm 0.13}{14-16}$	$\frac{3.47 \pm 0.12}{2-4}$	$\frac{4.41 \pm 0.13}{3-6}$	$\frac{8.26 \pm 0.15}{6-10}$	$\frac{9.29 \pm 0.15}{7-11}$	$\frac{9.35 \pm 0.17}{6-10}$	$\frac{17.14 \pm 0.21}{15-19}$	$\frac{16.09 \pm 0.21}{13-18}$	$\frac{7.09 \pm 0.11}{6-8}$
Большая Уссурка	$\frac{15.13 \pm 0.13}{14-16}$	$\frac{3.38 \pm 0.13}{3-4}$	$\frac{4.19 \pm 0.19}{2-5}$	$\frac{8.38 \pm 0.02}{7-10}$	$\frac{9.31 \pm 0.18}{8-10}$	$\frac{9.31 \pm 0.24}{8-11}$	$\frac{18.25 \pm 0.41}{15-21}$	$\frac{16.94 \pm 0.25}{16-19}$	$\frac{6.94 \pm 0.17}{6-8}$
Тырма	$\frac{15.08 \pm 0.13}{14-16}$	$\frac{3.38 \pm 0.10}{3-4}$	$\frac{4.42 \pm 0.12}{3-5}$	$\frac{8.67 \pm 0.14}{7-10}$	$\frac{9.04 \pm 0.16}{8-11}$	$\frac{9.04 \pm 0.20}{6-10}$	$\frac{18.42 \pm 0.22}{17-20}$	$\frac{16.75 \pm 0.29}{14-19}$	$\frac{7.42 \pm 0.15}{6-9}$

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



Рис. 4. Дендрограмма сходства выборок сибирского тайменя *Hucho taimen* по средним значениям исследованных признаков.

велики, что указывает на сходство условий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. Это может быть следствием как низкой численности репродуктивной части популяций, что позволяет производителям сибирского тайменя выбирать для нереста места с оптимальными условиями развития, так и узкой специализации вида к условиям нереста и раннего развития, что проявляется в низкой фенотипической пластичности. Подтверждением этого также могут служить меньшие значения суммы дисперсий флуктуирующей асимметрии сибирского тайменя по сравнению с тупорылым ленком — более многочисленным видом лососёвых, близким по экологии с тайменем; положительная связь между суммой коэффициентов вариации по отдельным признакам с длиной обследованных рек и, как следствие, с численностью в них тайменя. Нельзя не отметить отрицательную связь между мерностью признака и величиной как дисперсии флуктуирующей асимметрии, так и коэффициента вариации.

Только для числа заглазничных костей отмечается закономерное уменьшение средних значений в выборках тайменя по мере удаления от устья Амура. Выявлена положительная корреляция мерности признаков с диапазонами варьирования их значений. Обнаруженные более широкие колебания числа ветвистых лучей в грудных плавниках позволяют внести изменения в таксономическое описание сибирского тайменя. Таймени из р. Анюй в наибольшем, а из р. Большая Уссурка в наименьшем числе случаев достоверно отличаются от рыб из других рек. При кластеризации по средним значениям признаков большое значение, на наш взгляд, играет географический фактор: это наибольшая удалённость от устья Амура — реки Тырма и Большая Уссурка — и исток с за-

падных склонов Сихтэ-Алиня — реки Анюй, Хор и Бикин.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Г.В. Новомодного, Д.В. Коцюка, Т.М. Миронову, А.П. Шмигирилова, В.В. Харитонову, И.В. Харитонову, Р.А. Ершова, А.К. Калюндзюга, А.А. Сигдэ (ХабаровскНИРО) и Е.И. Барабаншикова (ТИНРО) за помощь в сборе материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России: в 2 томах. 2003. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 379 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Борисов П.Г. 1928. Рыбы реки Лены. Л.: Изд-во АН СССР, 181 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М.: Наука, 216 с.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. (ред.). 1993. Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Биотест, 68 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экол. политики России, 68 с.
- Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. 2000. Таймени и ленки Дальнего Востока России. Хабаровск: Хабаров. краев. тип., 128 с.
- Карантонис Ф.Э., Кириллов Ф.Н., Мухамедяров Ф.Б. 1956. Рыбы среднего течения реки Лены // Тр. ИБ СО АН СССР. Вып. 2. С. 3–130.
- Кириллов Ф.Н. 1962. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя // Тр. ИБ СО АН СССР. Вып. 8. С. 5–71.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 359 с.
- Кифа М.И. 1974. Материалы по экологии нереста ленка (*Brachymystax lenok*) и тайменя (*Hucho taimen*) в бас-

- сейне Амура // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 5. С. 105–108.
- Леванидов В.Я. 1951. Питание тайменя в предгорных притоках Амура // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. LVI. Вып. 6. С. 31–38.
- Михеев П.Б., Петренко Н.Г., Огородов С.П., Михеева О.И. 2014. Об изменчивости числа жучек стерляди *Acipenser ruthenus* в ареале и аквакультуре // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 10. С. 25–31.
- Михеев П.Б., Миронова Т.Н., Никифоров А.И. 2018. Экология нереста жилых лососевидных рыб бассейна Амура // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Рациональная эксплуатация биоресурсов: проблемы и возможности в контексте целей устойчивого развития ООН”. М.: Перо. С. 270–278.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 552 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Поллард Дж. 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 344 с.
- Романов Н.С. 2001. Флуктуирующая асимметрия лососей заводской и естественного воспроизводства // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 328–335.
- Романов Н.С. 2017. Морфологическая изменчивость обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Osmeridae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 15–23. <https://doi.org/10.7868/S004287521701012X>
- Романов Н.С. 2019. Морфологическая изменчивость крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae) // Там же. Т. 59. № 3. С. 258–267. <https://doi.org/10.1134/S004287521902022X>
- Романов Н.С., Скирин В.И. 2011. Морфологическая изменчивость некоторых осетровых рыб и их искусственных гибридов // Изв. ТИНРО. Т. 165. С. 283–296.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 42–53.
- Шапошникова Г.Х. 1968. Сравнительно-морфологическое изучение тайменей (*Hucho* Günther) и ленка (*Brachymystax* Günther) // Там же. Т. 8. С. 440–464.
- Balakirev E.S., Romanov N.S., Mikheev P.B., Ayala F.J. 2013. Mitochondrial DNA variation and introgression in Siberian taimen *Hucho taimen* // PLoS ONE. V. 8. № 8. P. 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071147>
- Beardmore J.A. 1960. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures // Amer. J. Phys. Anthropol. V. 14. P. 411–422.
- Dulmaa A. 1999. Fish and fisheries in Mongolia // Fish and fisheries at higher altitudes: Asia. FAO Fish. Tech. Pap. № 385. P. 187–236.
- Gilroy D.J., Jensen O.P., Allen B.C. et al. 2010. Home range and seasonal movement of taimen, *Hucho taimen*, in Mongolia // Ecol. Freshwat. Fish. № 19. № 4. P. 545–554. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00434.x>
- Graham J., Freeman D.C., Emlen J. 1993. Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis // Genetica. V. 89. P. 121–137. <https://doi.org/10.1007/BF02424509>
- Hogan Z., Jensen O. 2013. *Hucho taimen* // The IUCN Red List of Threatened Species 2013. Article e.T188631A22605180. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T188631-A22605180.en>
- Mather K. 1953. Genetical control of stability in development // Heredity. V. 7. № 3. P. 297–336.
- Palmer A.R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. № 17. P. 391–421.
- Parsons P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. V. 68. P. 361–364.
- Romanov N.S. 1995. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. V. 35. № 9. P. 171–182.
- Simpson G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. N.Y.: Columbia Univ. Press, 234 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1981. Biometry. N.Y.: Freeman and Co., 859 p.
- Tebb G., Thoday J.M. 1954a. Genetic effects of diurnal temperature change in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* // Proc. IX Int. Congr. Genet. Caryl. V. 1. P. 789–791.
- Tebb G., Thoday J.M. 1954b. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* // Nature. V. 174. P. 1109–1110.
- Valentine D.V., Soule M. 1973. Effect of p,p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis* // Fish. Bull. V. 71. № 4. P. 921–926.
- Vander Zanden M.J., Joppa L.N., Allen B.C. et al. 2007. Modeling spawning dates of *Hucho taimen* in Mongolia to establish fishery management zones // Ecol. Appl. V. 17. № 8. P. 2281–2289. <https://doi.org/10.1890/06-1781.1>
- Waddington C.H. 1940. Organisers and genes. Cambridge: Univ. Press, 240 p.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeuel G.K. 1992a. SYSTAT for Windows: statistics, version 5. Evanston: Systat Inc., 750 p.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Miceli S. et al. 1992b. SYSTAT for Windows: graphics, version 5. Evanston: Systat Inc., 636 p.

УДК 597.554.3.591.15

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЩИПОВОК РОДА *COBITIS* ЗАКАВКАЗЬЯ В АНТРОПОГЕННЫЙ ПЕРИОД ПО ДАННЫМ МУЗЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ. I. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ *C. SANIAE* (COBITIDAE)

© 2020 г. Е. Д. Васильева¹, *, В. П. Васильев²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

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

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2019 г.

После доработки 30.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

С целью выяснения динамики разнообразия щиповок Закавказья в антропогенный период проведено исследование изменчивости морфологических признаков и особенностей окраски, используемых для идентификации вида *Cobitis saniae*, на материалах коллекции Зоологического музея МГУ, включающей ваучерные выборки с генетически подтверждённым видовым статусом. Выявлена существенная изменчивость многих характеристик на внутривидовом уровне. Показано, что предложенные определительные ключи не позволяют идентифицировать виды *C. saniae* и *C. faridpaki*, которые принимаются в статусе криптических аллопатричных видов, дифференцируемых на основе анализа митохондриального генома. Отмечаются признаки, позволяющие дифференцировать *C. saniae* от обитающих в бассейне Каспийского моря *C. taenia* и *C. melanoleuca* и двух видов, известных из водоёмов в пределах современного ареала *C. saniae*: распространённой в бассейне Кызылагачского залива в 1930-е гг. хвалынской щиповки *C. amphilekta* и описанного из бассейна Куры нового вида *C. derzhavini*.

Ключевые слова: щиповки Закавказья, *Cobitis saniae*, *Cobitis faridpaki*, *Cobitis amphilekta*, *Cobitis derzhavini*, диагностические признаки, изменчивость.

DOI: 10.31857/S0042875220060090

Щиповки рода *Cobitis* Linnaeus, 1758 представляют собой богатую видами группу мелких вьюновых рыб (Cobitidae, Surriniformes), распространённых в Европе, Северной Африке и Азии и являющихся объектами многочисленных генетических и таксономических исследований, которые до сих пор приводят к описанию новых таксонов (Nakajima, 2016; Vasil'eva et al., 2016; Eagderi et al., 2017a; Erk'akan et al., 2017; Chen et al., 2018; Freyhof et al., 2018; Özdemir, 2019). Несмотря на высокое видовое разнообразие этих рыб в целом ряде стран (например, в Китае, Греции, Турции, Корею и Иране), вплоть до последнего времени для водоёмов Азербайджана и Грузии приводился лишь один вид, который фигурировал как самостоятельный *Cobitis satunini* Gladkov, 1935 или как подвид *C. taenia* Linnaeus, 1758 – *C. taenia satunini* (Барач, 1941; Абдурахманов, 1962; Касымов, 1965; Казанчеев, 1981; Эланидзе, 1983; Ninua, Japoshvili, 2008; Naseka 2010). Однако выявленное кариологическое разнообразие щиповок Кавказа позволяло рассматривать их в качестве комплексной группы, обособленной от *C. taenia* (Vasil'ev, Va-

sil'eva, 1994). Позднее Насека (Naseka, 2010) предположил, что на востоке Закавказья (от бассейна Куры до Сефидруда) обитает не *C. satunini*, а другой вид щиповок, который он обозначил как *C. cf. satunini*.

В результате дальнейших исследований из юго-западной части бассейна Каспия были описаны два новых вида щиповок: хвалынская щиповка *C. amphilekta* Vasil'eva et Vasil'ev, 2012 из Ленкоранского района Азербайджана и *C. saniae* Eagderi, Jouladeh-Roudbar, Jalili, Sayyadzadeh et Esmacili, 2017 из провинции Гилан в Иране. Ещё один вид – *C. faridpaki* Mousavi-Sabet, Vasil'eva, Vatandoust et Vasil'ev, 2011 – был описан из юго-восточной части бассейна Каспия. Анализ филогенетических связей щиповок рода *Cobitis* Ближнего Востока на основе изменчивости участка митохондриального гена цитохромоксидазы I (*COI*) (Freyhof et al., 2018) показал, что щиповки р. Арас (= Аракс) (самый большой правый приток Куры) в Армении и Иране конспецифичны иранскому *C. saniae*. К этому же виду Фрейхоф с соавторами (Freyhof et al., 2018) отнесли мелкую особь

(стандартная длина (*SL*) 45 мм) из р. Цхенисцкали (правый приток р. Риони) выше Самтредиа в Грузии и несколько экземпляров из провинции Карс в Северо-Восточной Турции. Генетический анализ этих рыб не проводился, тогда как другие щиповки из р. Цхенисцкали на основе молекулярно-генетических данных были идентифицированы как *C. satunini* (Freyhof et al., 2018. P. 29). Присутствие в бассейне Риони двух видов — *C. satunini* и *C. saniae* — было продемонстрировано в результате филогенетического анализа западных палеарктических видов рода *Cobitis*, основанного на изменчивости гена *cyt b* (Perdices et al., 2018). Проведённый нами анализ изменчивости фрагмента митохондриального гена *COI* и ядерного гена *RAG1* у щиповок из целого ряда популяций, населяющих водоёмы Каспийского бассейна на территории Ирана и Азербайджана и бассейна Чёрного моря на территории Грузии (Vasilyeva et al., 2019), показал, что в настоящее время вид *C. saniae* широко распространён в бассейне Западного Каспия от р. Сефидруд до Куры. В бассейне среднего течения Куры *C. saniae* встречается симпатрично с обнаруженным нами новым видом щиповок *C. derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin et Vasil'ev, 2020, а в речках Ленкоранской низменности он, по-видимому, вытеснил ранее многочисленный вид *C. amphilekta*. В пробах из бассейна Чёрного моря в Грузии *C. saniae* мы не обнаружили (Vasilyeva et al., 2019).

Полученные данные по генетическому составу изученных популяций создают основу для реконструкции динамики видового разнообразия щиповок Закавказья в антропогенный период, позволяя использовать для этой цели музейные коллекции, для идентификации которых должна быть разработана адекватная система морфологических видовых диагностических признаков на основе генетически определённых особей. В связи с этой целью мы изучили морфологическую изменчивость щиповок из многочисленных проб в коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ), собранных в разные годы в Закавказье и из соседних регионов. В настоящем сообщении приводятся данные по изменчивости и распространению *C. saniae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования внешней морфологии и особенностей окраски щиповок рода *Cobitis* Закавказья и прилегающих регионов с целью выявления характеристик, пригодных для диагностики видов на музейных коллекциях, проводили на основе выборок с видовой идентификацией, подтверждённой молекулярно-генетическими исследованиями (Vasilyeva et al., 2019; Vasil'eva et al., 2020). Были изучены следующие выборки ваучерных экземпляров, депонированные в Зоологическом музее МГУ (ЗММУ).

C. saniae: P-22310 — 4 экз., пос. Гафтони, Ленкоранский район, Азербайджан, 2010 г., коллектор А. Кидов; P-23665 — 1 экз., р. Сефидруд, пров. Гилян, Иран, 37°00'36" с.ш. 49°22'12" в.д., 08.08.2014 г., коллекторы Васильевы; P-23666 — 6 экз., р. Сефидруд, пров. Гилян, Иран, 36°30' с.ш. 49°21' в.д., 08.08.2014 г., коллекторы Васильевы; P-23668 — 32 экз., р. Сефидруд, пров. Гилян, Иран, 36°30' с.ш. 49°21' в.д., 08.08.2014 г., коллекторы Васильевы; P-23669 — 13 экз., р. Сефидруд, пров. Гилян, Иран, 37°00'36" с.ш. 49°22'12" в.д., 08.08.2014 г., коллекторы Васильевы; P-23670 — 17 экз., р. Сияку у Тахтакерана, Астаринский район, Азербайджан, сентябрь 2014 г., коллектор А. Кидов; P-23672 — 23 экз., р. Гизум, пров. Гилян, Иран, 37°24' с.ш. 49°01'48" в.д., 08.08.2014 г., коллекторы Васильевы; P-24124 — 79 экз., р. Арчиванчай (=Казандашчай) у пос. Арчиван, Астаринский район, Азербайджан, 38°17'24" с.ш. 48°30' в.д., 07.06 и 09.06.2018 г., коллекторы Васильевы; P-24125 — 1 экз., Нариманабад-2, канал к морю (Малый Кызылагачский залив), Ленкоранский район, Азербайджан, 38°33'36" с.ш. 48°32'24" в.д., 05.06.2018 г., коллекторы Васильевы; P-24126 — 5 экз., р. Пенсарчай у Сияку, Астаринский район, Азербайджан, 38°21' с.ш. 48°28'48" в.д., 06.06.2018 г., коллекторы Васильевы; P-24127 — 13 экз., р. Астара у Астары, Астаринский район, Азербайджан, 38°16'12" с.ш. 48°28'12" в.д., 09.06.2018, коллекторы Васильевы; P-24129 — 3 экз., р. Виляшчай у Аркивана, Масаллинский район, Азербайджан, 39°00'43.4" с.ш. 48°35'48.7" в.д., 07.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24130 — 3 экз., р. Виляшчай, у Аркивана, Масаллинский район, Азербайджан, 39°01'03.8" с.ш. 48°42'08.9" в.д., 07.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24131 — 4 экз., р. Гёйтепе у Гёйтепе, Джалилабадский район, Азербайджан, 39°07'05.5" с.ш. 48°35'47.5" в.д., 06.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24132 — 5 экз., р. Акстафа (бассейн Куры) у Киракского Кесемена, Гянджа-Газахский район, Азербайджан, 41°13'38.0" с.ш. 45°26'14.8" в.д., 05.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24133 — 1 экз., р. Болгарчай у Шорбачи, Джалилабадский район, Азербайджан, 39°25'34.3" с.ш. 48°28'35.59" в.д., 06.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24134 — 4 экз., р. Болгарчай, у Шорбачи, Джалилабадский район, Азербайджан, 39°27'36.4" с.ш. 48°39'01.0" в.д., 06.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.

C. derzhavini: P-24183 — 17 экз., приток р. Кара-су у Цадохлы, Гянджа-Газахский район, Азербайджан, 41°22'48.6" с.ш. 45°09'24.5" в.д., 04.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24184 — 1 экз., приток р. Кара-су у Цадохлы, Гянджа-Газахский район, Азербайджан, 41°22'48.6" с.ш. 45°09'24.5" в.д., 04.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24187 — 2 экз., р. Кара-су у Ниязы, Гянджа-Газахский район, Азербайджан, 41°16'51.2" с.ш. 45°09'24.5" в.д., 04.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.; P-24201 —

1 экз., р. Акстафа у Киракского Кесемена, Гянджа-Газахский район, Азербайджан, 41°13'38.0" с.ш. 45°26'14.8" в.д., 05.10.2012 г., коллекторы Б. Левин и др.

C. faridpaki: P-23656 — 20 экз., р. Баболруд, пров. Мазандаран, Иран, 36°24' с.ш. 52°42' в.д., 10.08.2014 г., коллекторы Н. Mousavi-Sabet и др.; P-23671 — 11 экз., р. Теджен, пров. Мазандаран, Иран, 36°18'10" с.ш. 53°10'57" в.д., коллекторы Н. Mousavi-Sabet и др.

Помимо проб с видовой принадлежностью, подтверждённой генетическим анализом, исследованы также типовые экземпляры.

C. faridpaki (паратипы): P-22694 — 2 экз., р. Сиахруд, пров. Мазандаран, Иран, 36°15'36" с.ш. 52°33'36" в.д., 07.08.2009 г., коллекторы Н. Mousavi-Sabet, S. Vatandoust.

C. amphilekta (паратипы, сборы Я.И. Гинзбурга из Ленкоранского района Азербайджана): P-3737 — 2 экз., Каспийское море против старого русла р. Кумбаши, 08.06.1937 г.; P-3741 — 4 экз., Каспийское море у Порты Ильича, 02.06.1937 г.; P-3751 — 6 экз., между селениями Кызылагач и р. Кумбаши, 26.09.1936 г.; P-22795 — 5 экз., р. Кумбаши, ст. 100, 03.07.1937 г.

C. satunini (сборы К.А. Сатунина в Грузии 30.07.1906 г.): P-2852 — голотип, низовья р. Кинтриш; P-2313 — 2 экз. (паратипы), низовья р. Кинтриш, Кобулету.

Изменчивость морфологических признаков *C. saniae* и видовой состав локальных популяций щиповок изучали на следующих пробах из коллекции ЗММУ. Все пробы переопределены первым автором настоящей публикации; полученные из Интернета координаты населённых пунктов и водоёмов и дополнительная информация даны в скобках.

C. saniae (сборы Я.И. Гинзбурга из Азербайджана): P-3732 — 19 экз., Джильское озеро (Ленкоранская низменность, 38°47'36" с.ш. 48°45'59" в.д.), 13.09.1937 г.; P-3733 — 1 экз., р. Хирмандали (= Хырмандалы), ниже селения Хирмандали (39°31'34" с.ш. 48°33'23" в.д.), Билясуварский район, 18.04.1937 г.; P-3734 — 6 экз., р. Виляшчай у устья, Масаллинский район, 21.06.1937 г.; P-3735 — 3 экз., р. Хирмандали, Билясуварский район, 18.04.1937 г.; P-3736 — 9 экз., р. Хирмандали, Кызылагачский залив, Билясуварский район, 22.06.1937 г.; P-3738 — 13 экз., Джильское озеро у ракуши, 12.06.1937 г.; P-3739 — 3 экз., р. Виляшчай "у Мосолов" (Масаллы? 39°01'06" с.ш. 48°40'01" в.д.), Масаллинский район, 20.06.1937 г.; P-3743 — 11 экз., Джильское озеро у ракуши, 12.06.1937 г.; P-3750 — 4 экз., р. Виляшчай, Масаллинский район, 16.04.1937 г.; P-3753 — 16 экз., р. Кумбаши (=Гумбаши) (впадает в Малый Кызылагачский залив, ~39°01' с.ш. 48°40' в.д.), 06.06.1937 г.; P-3769 — 3 экз., р. Хирмандали, 18.04.1937 г.; P-3770 — 1 экз., р. Кумба-

ши у рыбзавода, 06.06.1937 г.; P-3771 — 2 экз., р. Акуша (39°36'30" с.ш. 48°58' в.д., Сальянский район) 25.06.1937 г.; P-3774 — 1 экз., Арбатан-Марышлы (39°35'41" с.ш. 48°57'56" в.д. — 39°34'52" с.ш. 48°55'21" в.д., Сальянский район), 21.06.1932 г.; P-3784 — 12 экз., р. Силовор (?), Южный Каспий, 04.08.1932 г.; P-24198 — 2 экз., р. Кумбаши, 11.04.1934 г. (выделены из пробы P-3786 *C. amphilekta*).

C. saniae (остальные сборы): P-2277 — 1 экз., р. Акстафа, с. Каравансарай, б. Елизаветпольской губернии (ныне Агстафинский район Азербайджана, Елизаветполь=Гянджа, 40°40'58" с.ш. 46°21'38" в.д), коллектор К.А. Сатунин; P-3740 — 2 экз., р. Кергери, Восточное Закавказье (бассейн Южного Каспия на участке от Астары до Энзели, Иран), 14.08.1932 г., коллектор Я.И. Гинзбург; P-24179 — 16 экз., Малый Кызылагачский залив, Азербайджан, 09-11.05.1985 г., коллектор В.П. Васильев; P-24180 — 12 экз., Малый Кызылагачский залив, у Нариманабад-2, 20-24.04.1982 г., коллектор В.П. Васильев; P-24197 — 1 экз., Большой Кызылагачский залив, 20.04.1982 г., коллектор В.П. Васильев; P-24199 — 7 экз., р. Алвады (=Алвади-чай, Масаллинский район), Азербайджан, 25.04.1982 г., коллектор В.П. Васильев; P-24200 — 6 экз., р. Виляшчай, Азербайджан, 25.04.1982 г., коллектор В.П. Васильев.

При составлении карты распространения *C. saniae* (рис. 1) также использованы молекулярные данные по изученным экземплярам (Vasil'eva et al., 2020) из р. Алазань у селения Матани в Кахетии, Грузия (42°03'32" с.ш. 45°14'03" в.д.) и из р. Куракчай у Надиркенда, Гянджа-Газахский район Азербайджана (40°39'31" с.ш. 46°37'53" в.д.).

Во всех выборках анализировали признаки, обычно используемые для диагностики разных видов рода *Cobitis*: окраску (сохранилась не у всех особей из старых коллекций), форму нижней губы, чешуи, органа Канестрини у самцов, относительную длину усиков, развитие кожистых килей на хвостовом стебле (Васильева, 1988; Mousavi-Sabet et al., 2011; Freyhof et al., 2018; Vasil'eva et al., 2020); измеряли общую длину тела (*TL*). При изучении изменчивости окраски руководствовались общей схемой Гамбетты (Gambetta, 1934), включающей четыре полосы пигментации на теле, начиная с Z1 (узкая полоса мелких пятен непосредственно под срединным дорсальным рядом крупных пятен) до Z4 (средний боковой ряд пятен) (рис. 2а). При оценке структуры пятен у основания хвостового плавника выделяли два пигментных слоя: поверхностный (на коже) и более глубокий (подкожный) (по: Saitoh, Aizawa, 1987) (рис. 2б–2г). У ряда особей подсчитывали число лучей в плавниках, считая два последних ветвистых луча спинного и анального плавников, прилежающих к одному птеригофору, как "1½"

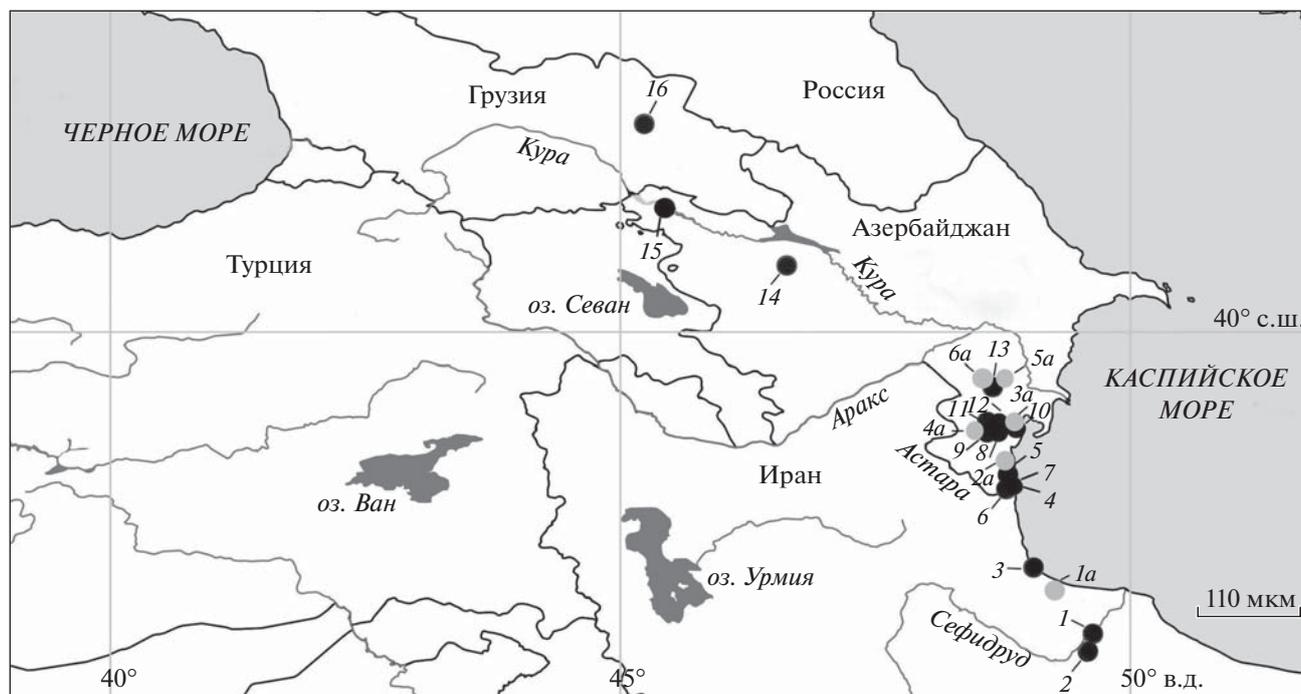


Рис. 1. Локализация изученных популяций *Cobitis saniae*: (●) – ваучерные выборки, использованные для молекулярно-генетического анализа (Vasilyeva et al., 2019): 1, 2 – р. Сефидруд, 3 – р. Гизум, 4 – р. Арчиванчай, 5 – р. Пенсарчай, 6 – р. Астара, 7 – р. Сияку; 8, 9 – р. Виляшчай, 10 – Малый Кызылагачский залив (Нариманабад), 11 – р. Гейтепе, 12 – пос. Гафтони, 13 – р. Болгарчай, 14 – р. Куракчай, 15 – р. Акстафа, 16 – р. Алазань; (○) – популяции, изученные только по признакам внешней морфологии и окраски: 1а – р. Кергерри, 2а – Джильское озеро, 3а – р. Кумбаши, 4а – р. Алвады, 5а – р. Акуша, 6а – р. Хирмандали. Масштаб: 110 км.

(Kottelat, Freyhof, 2007). Аналогично считали два сближенных последних ветвистых луча (нормально развитый и недоразвитый) в парных плавниках.

На нескольких выборках изучали изменчивость 23 морфометрических признаков, обычно применяемых в исследованиях по щиповкам (Васильева, 1988; Vasil'eva et al., 2016, 2020). Для статистического анализа характеристик использовали стандартные унивариантные методы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При описании вида *C. saniae* в качестве диагностических признаков были указаны: наличие единственного органа Канестрини в грудном плавнике самцов; большое, почти округлое или овальное чёрное пятно в верхней части основания хвостового плавника; 13–23 крупных тёмно-коричневых пятна, по размеру превышающих диаметр глаза, в Z4; маленькая фокальная зона на субдорсальных чешуях; удлинённая горизонтальная часть эктоптеригоида (Eagderi et al., 2017a). Из сравнительных замечаний можно также почерпнуть, что у *C. saniae* у основания хвостового плавника только одно пятно; на жаберной крышке имеется почти отчётливая полоса Z4; у самцов в Z4 16–17 (модальное значение – 16), а у самок

13–23 (21) крупных пятен; на хвостовом стебле имеются низкие прерывающиеся кили; линия соединения пластинки органа Канестрини и причленённого луча широкая (Eagderi et al., 2017a). В последующем обзоре видов щиповок Ближнего Востока (Freyhof et al., 2018) в качестве диагностических признаков *C. saniae* указываются: широкое соединение пластинки органа Канестрини с лучом грудного плавника, форма чешуи, сильно пигментированная щека между глазом и жаберной крышкой и наличие низких килей на хвостовом стебле. В ключах для черноморских видов также указывается, что у *C. saniae* пятна Z4 горизонтально вытянутые, часто очень густо сидящие и сливающиеся в короткие или более длинные полосы перед началом спинного плавника (Freyhof et al., 2018).

В результате проведённого нами исследования вышеперечисленных признаков на материалах из коллекции ЗММУ, идентифицированных в настоящей работе как *C. saniae*, с подтверждением таксономического статуса данными молекулярно-генетического анализа и последующей экстраполяцией диагностических характеристик на генетически не изученные выборки были получены следующие результаты по внутривидовой из-

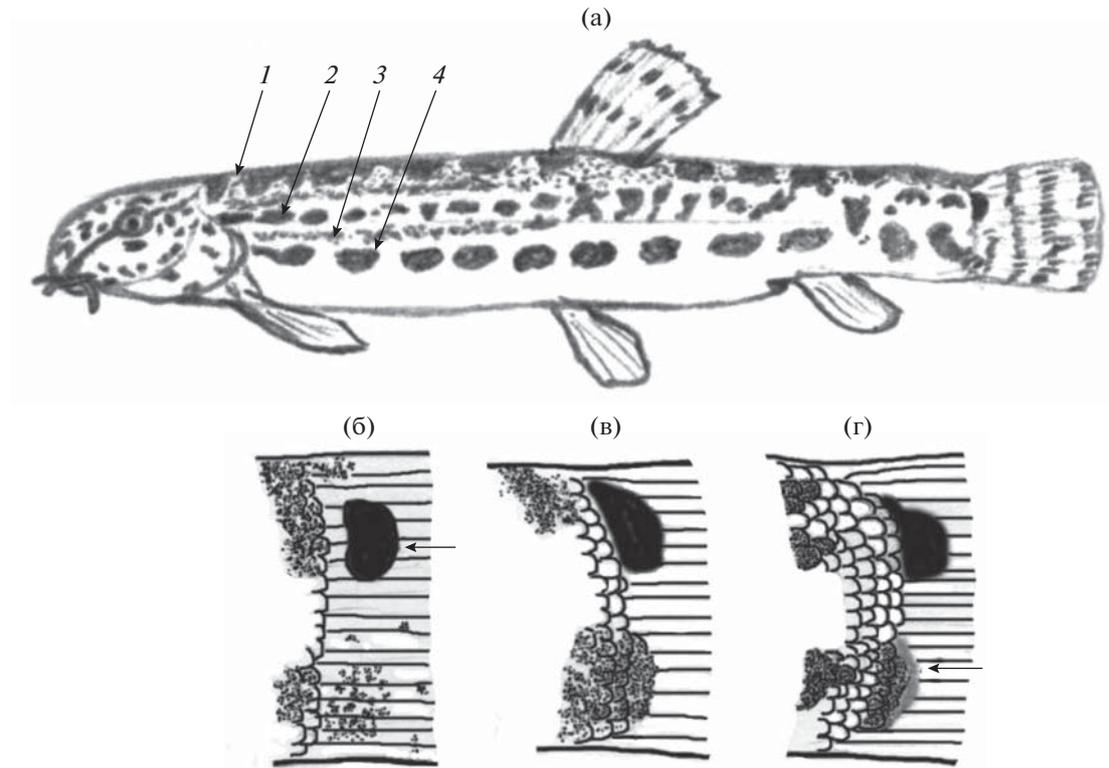


Рис. 2. Зоны пигментации Гамбетты (1–4) у самки *Cobitis saniae* TL 61 мм из Малого Кызылагачского залива (а) и варианты изменчивости пигментации у основания хвостового плавника у конспецифичных особей из той же выборки P-24179: с одним чёрным овальным пятном в верхнем (кожном) слое верхней части основания плавника (б–в) и с тёмным пятном, просвечивающим через кожный покров из глубокого (подкожного) слоя в нижней части основания плавника (г) (←).

менчивости морфологических структур, окраски и габитуса особей.

Форма чешуи. У всех изученных особей *C. saniae* субдорсальные чешуи с очень маленькой (точечной у взрослых рыб) фокальной зоной, сильно смещённой к краю чешуи, как указано в описании вида (Eagderi et al., 2017a. Fig. 7). Обычно чешуи имеют вытянутую форму, редко – более или менее округлую (например, у крупной самки из р. Акстафа – P-2277, TL 87 мм), иногда – округлую со слабо смещённой фокальной зоной, как у двух самок из р. Болгарчай (P-24134, 4 экз.), у всех 4 экз. из р. Гёйтепе (P-24131) и у молоди из рек Сефидруд (P-23668, P-23669, всего 25 экз. TL 31.0–45.0 мм), Хирмандали (P-3733 и P-3769, 4 экз. TL 23.5–37.0 мм), Акуша (P-3771, 2 экз. TL 34.0 и 35.5 мм), Кумбаши (P-3753, P-3770, P-3786, всего 18 экз. TL 21.0–43.0 мм), Силовор (P-3784, 12 экз. TL 29.0–41.0 мм), из рек в районе Арбатан-Марышлы (P-3774, TL 41.5 мм) и Сияку (P-23670, TL 31.0–45.0 мм). При этом величина отношения диаметра фокальной зоны к наибольшему диаметру чешуи у молоди варьирует от 0.2–0.4 (чешуи промерены у особей из Сефидруда TL 34.0–35.0 мм) до 0.19–0.23 (особи из Сефидруда

TL 43.0–44.0 мм). У взрослых рыб чешуя крупная, сильно вытянутая к внешнему концу с отношением величины фокальной зоны к наибольшему диаметру 0.08–0.09 и меньше. Как следует из этих данных, по форме чешуи *C. saniae* существенно отличается от обитающих в бассейне Каспийского моря *C. amphilekta*, *C. taenia* и *C. melanoleuca* Nichols, 1925, у которых отношение диаметра фокальной зоны к наибольшему диаметру чешуи составляет $\geq 1/3$, но сходен с *C. satunini*, *C. faridpaki* и новым видом щиповок *C. derzhavini*, описанным нами из бассейна нижнего течения Куры (Васильева, 1984; Freyhof et al., 2018; Vasil'eva et al., 2020; данные настоящей работы).

Пятна у основания хвостового плавника. Одно яркое чёрное почти округлое или полукруглое пятно в верхней части основания хвостового плавника обнаружено у всех особей *C. saniae* из рек Акстафа (P-24132, 5 экз. TL 54.2–80.5 мм; P-2277), Гёйтепе, Виляшчай, Алвады (P-24199, 7 экз.), Кумбаши, Пенсарчай (P-24162, 5 экз.), Астара (P-24127, 13 экз.), Кергери P-3740, 2 экз.), Силовор, из речки в районе пос. Гафтони (P-22310, 4 экз.) и из Арбатан-Марышлы, у подавляющего большинства особей из Малого Кызылагачского залива (P-24179

и Р-24180 — у 27 из 28 экз.). Это пятно верхнего слоя кожи у основания хвостового плавника (рис. 2). У одной особи из р. Болгарчай (Р-24133, самец TL 67 мм) оно слабо выражено в отличие от яркого полулунного пятна у остальных особей в пробе (Р-24134, два самца и две самки).

У трёх самых мелких экземпляров из р. Сефидруд (Р-23668, Р-23669, TL 31.0–36.5 мм) наряду с ярким чёрным овальным пятном в верхнем (кожном) слое верхней части основания хвостового плавника, присутствующего у всех остальных особей из р. Сефидруд (Р-23665, Р-23666, Р-23668, Р-23669 — 49 из 52 экз.) (рис. 3), в нижней части хорошо заметно тёмное пятно, просвечивающее через кожный покров из глубокого (подкожного) слоя (рис. 4, 5). Просвечивающее тёмное пятно подкожного слоя в нижней части основания хвостового плавника обнаружено у большей части молоди (7/12 TL 31.0–45.0) и одной мелкой самки (TL 57.0 мм) из речки в районе Сияку (рис. 4б, 5б), у одной самки (1/16, рис. 2г) из Малого Кызылагачского залива (Р-24179). Следы второго пятна в нижней части основания хвостового плавника отмечаются у сильно депигментированной молоди из р. Хирмандали; у самой мелкой особи (TL 23.5 мм) — два полукруглых пятна у основания хвостового плавника одинакового жёлтого цвета (1/4) (рис. 4в). Два пятна одинакового жёлтого цвета обнаружены у одного из 2 экз. молоди из р. Акуша, у 1 экз. молоди (1/18) из р. Кумбаши. Среди щиповок из Джильского озера (Р-3732, Р-3738, Р-3743, 43 экз.) обнаружены две крупные самки (TL 83 и 86 мм) с двумя яркими чёрными полулунными сливающимися пятнами в верхнем (кожном) слое основания хвостового плавника (рис. 3е, 6); ещё у одной самки прослеживаются следы второго пятна в нижней части основания хвостового плавника (рис. 3ж). Заметно второе пятно в нижней части основания хвостового плавника у части особей из р. Арчиванчай (Р-24124). У этих рыб (8/79) обычно в кожном слое нижнее пятно светлее интенсивно чёрного пятна верхней части основания хвостового плавника, по интенсивности окраски оно сходно с пятнами зоны Z4, при этом здесь же обычно просвечивает тёмное пятно из нижнего, подкожного слоя (рис. 3б–3г, 4в, 5в–5д).

Согласно этим данным, наличие яркого, почти округлого или полулунного чёрного пятна в кожном слое верхней части основания хвостового плавника является стабильным признаком вида *C. saniae*. Такое же (или более узкое) пятно имеется у *C. satunini*, *C. taenia* и *C. faridpaki* (рис. 7); у *C. amphilekta* это пятно очень маленькое и узкое, а у *C. derzhavini* оно отсутствует (Vasil'eva et al., 2020). Второе пятно в кожном слое нижней части основания хвостового плавника у *C. saniae* встречается в единичных случаях (2 экз. в пробе из Джильского озера), также очень редко (преимуще-

ственно у молоди) в нижней части основания хвостового плавника заметно тёмное пятно, просвечивающее через кожный покров из подкожного слоя. Среди видов рода *Cobitis* из бассейна Каспийского моря только у *C. melanoleuca* всегда имеются два тёмных пятна (узких, в виде скобок) в основании хвостового плавника, часто сливающихся между собой (Васильева, 1984, 1988; Васильева и др., 1989).

Число пятен в пигментной зоне Z4. У всех особей *C. saniae* из р. Акстафа пятна крупнее глаза, их число варьирует от 11 до 19; у крупных особей ($TL > 70$ мм) пятна в передней части тела обычно сливаются. У особей из р. Болгарчай 13–19 пятен, у большинства рыб пятна крупнее глаза, сливаются в передней части, у одного самца (Р-24133) больше глаза только самое последнее пятно. У щиповок из р. Гёйтепе 12–13 крупных пятен (3) или 18 пятен по величине менее глаза (1). У особей из р. Виляшчай 12–20, чаще 16 или 17 пятен (11/25), обычно крупнее глаза, у рыб из Малого Кызылагачского залива 10–19 крупных пятен, модальное значение — 13 (7/28). У мелкой молоди из р. Хирмандали 11–13 пятен, чаще 11 (2/4) (рис. 4г), у более крупных и взрослых особей (TL 45.0–79.0 мм, Р-3735 и Р-3736, 12 экз.) 13–19 пятен, чаще 18 (3). У всех рыб из Джильского озера пятна Z4 крупные, крупнее глаза, у ряда рыб (12/43) частично сливаются в сплошную полосу (рис. 3д, 3е); число пятен (там, где это удалось сосчитать) варьирует от 11 до 20, чаще встречается 15–16 пятен (7). (У некоторых щиповок из Джильского озера имеется дополнительный ряд крупных пятен ниже Z4; обычно линия этих пятен заканчивается не далее уровня окончания брюшного плавника, у 1 экз. пятна доходят до уровня начала анального плавника.)

Часто сливаются крупные пятна в передней части тела у щиповок из р. Арчиванчай (32/79) (рис. 3б–3г); число дискретных (или частично слившихся пятен) варьирует от 9 до 16, чаще встречается 11 (11/54) или 12 (11/54) пятен. У рыб из р. Сефидруд в Z4 от 10 до 18 пятен, чаще 12 (9/52), 13 (9/52) или 14 (8/52), только у мелких рыб эти пятна бывают меньше диаметра глаза (рис. 4а). У щиповок из р. Пенсарчай 13–18 крупных пятен, из р. Астара 13–17, чаще 17 (5/13), из р. Кергери 13–14, из р. Силовор 10–15, чаще 11 (4/12), из района пос. Гафтони 10–12, чаще 11 (2/4), из района пос. Сияку 9–16, чаще 12 (5/17). У щиповок из р. Алвады 11–17 крупных пятен, чаще 13 (2/7); у молоди из р. Акуша 13–14 пятен, у молоди и одного взрослого самца (Р-3786, TL 56.5 мм) из р. Кумбаши 11–17 пятен. У взрослых особей пятна Z4 обычно горизонтально вытянутые, а у молоди — более или менее округлые.

Таким образом, на изученном нами материале значения числа пятен в разных выборках даже



Рис. 3. Изменчивость пигментации у *Cobitis saniae* из разных популяций: а – р. Сефидруд, самка *TL* 79 мм, P-23668; б–г – р. Арчванчай, P-24124 (б – самец *TL* 64.5 мм, в – самец *TL* 52.0 мм, г – самка *TL* 82.0 мм); д–ж – Джильское озеро (д – самец *TL* 88 мм с деформированным грудным плавником, P-3743; е – самка *TL* 86 мм, P-3743; ж – самка *TL* 84 мм, P-3732).



Рис. 4. Молодь *Cobitis saniae*: а – р. Сефидруд (TL 31–41 мм, P-23669), б – речка в районе Сияку (TL 31–34 мм, P-23670), в – р. Арчиванчай (TL 41.5 мм, P-24124), г – р. Хирмандали (TL 23.5–37.0 мм, P-3769).

ниже показателей типовой серии *C. saniae* как по общему диапазону, так и по модальным значениям (см. выше), которые в разных пробах лежат в диапазоне 11–17. Тем не менее этот признак не позволяет дифференцировать *C. saniae* от других видов Каспийского региона, включая и *C. faridpaki*, для которого в описании (Mousavi-Sabet et al., 2011) в качестве диагностического признака указывалось наличие 25–30 обычно сливающихся мелких (меньше диаметра глаза) пятен. Последующие исследования показали, что число пятен у *C. faridpaki* варьирует в более широком диапазоне: 14–30 – по данным литературы (Eagderi et al., 2017b; Freyhof et al., 2018), 11–22 – в выборках ЗММУ из рек Баболруд и Теджен (P-23656, P-23671) с генетически подтверждённым статусом (настоящая работа). Кроме этого, у некоторых экземпляров *C. faridpaki* встречаются пятна, превышающие по размеру диаметр глаза, хотя бы в задней части Z4 (рис. 7а), а среди *C. saniae*, как было отмечено выше, попадаются особи, у которых пятна меньше диаметра глаза.

Орган Канестрини (=lamina circularis) – костная пластинка в основании 1-го ветвистого луча грудного плавника у самцов рода *Cobitis* (рис. 8). В описании *C. saniae* указано, что в отличие от *C. faridpaki* и *C. linea* (Heckel, 1847) у этого вида линия соединения пластинки органа Канестрини и причленённого луча широкая (Eagderi et al., 2017a). Авторы конкретно не указывают, что они подразумевают под этой “линией”, очевидно, речь идёт о расстоянии между точками, отмеченными нами стрелками на копии рис. 13 из их работы (рис. 8а). Следует отметить, что этот рисунок выполнен схематично, структура кости и членистость луча не показаны. Кроме этого, нет информации о том, у каких самцов была изучена форма органа Канестрини, сколько их было, и какого размера были особи. Судя по табл. 4 (Eagderi et al., 2017a), в изученной авторами типовой серии присутствовали, по меньшей мере, два самца (среди девяти паратипов); если морфометрический анализ проводили на основе только типовой серии (о чём в табл. 3 авторы не сообщают), то их было не менее 3 экз. *SL* 49.2–71.8 мм. Измеренная нами по единственному представленному рисунку относительная длина линии соединения пластинки органа и луча составляет 47% длины органа и 114.9% его ширины, измеренных по схеме, представленной на рис. 8б. У изученного нами одного самца из р. Сефидруд (рис. 8б) эти показатели составили соответственно 50.5 и 110.0%, у самца из р. Алвады (рис. 8г) – 29.1 и 53.3%, а в выборке из Малого Кызылагачского залива, демонстрирующей широкую изменчивость формы органа у разных самцов (рис. 8в), варьируют в диапазонах 30.2–46.5 и 85.7–111.1%. Эти данные убедительно демонстрируют высокую изменчивость предложенного Игдери с соавторами (Eag-

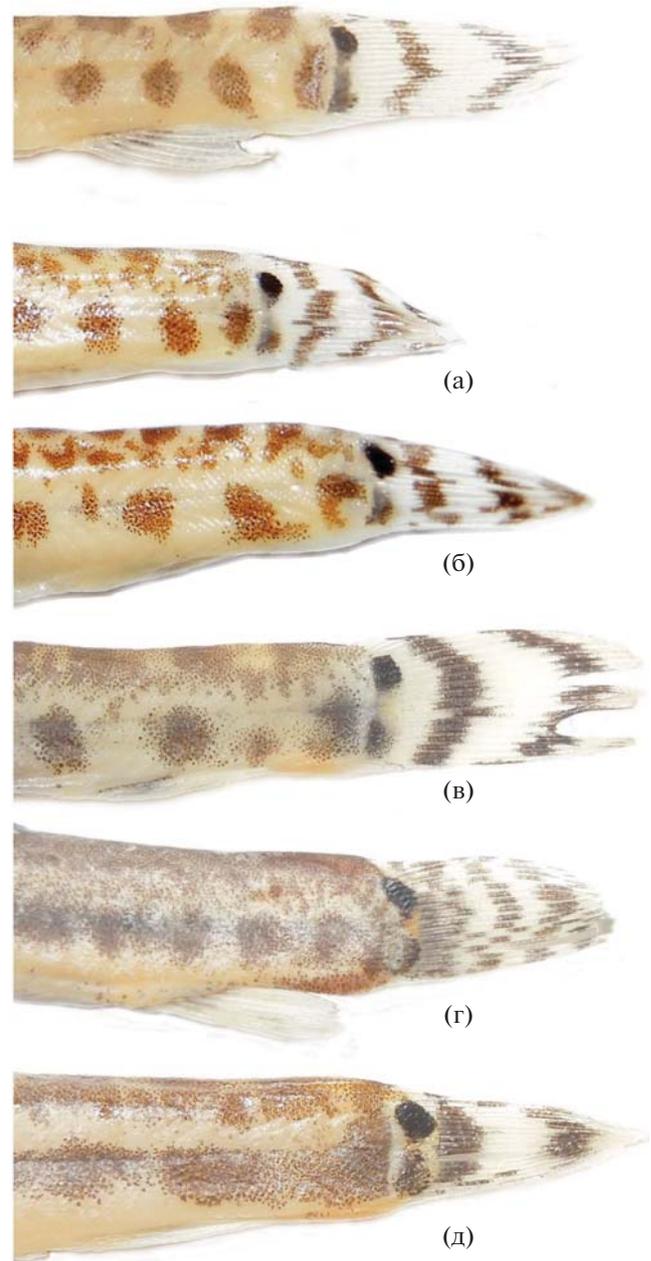


Рис. 5. Хвостовая часть щиповок *Cobitis saniae* с тёмным пятном, просвечивающим через кожный покров в нижней части основания хвостового плавника: а – р. Сефидруд, молодь *TL* 31 мм; б – речка в районе Сияку, молодь *TL* 31 и 34 мм; в–д – р. Арчиванчай (в – молодь *TL* 41.5 мм, г – самец *TL* 64.5 мм, д – самец *TL* 52.0 мм).

deri et al., 2017a) диагностического признака в разных выборках *C. saniae*. Более того, параметры органа Канестрини, полученные нами по рисунку из описания *C. faridpaki* (Mousavi-Sabet et al., 2011. Fig. 4e), очень близки к таковым у *C. saniae* из р. Алвады: соответственно 25.6 и 55.6%. У нового вида щиповок из бассейна Куры *C. derzhavini*



Рис. 6. Хвостовая часть самки *Cobitis saniae* из Джильского озера с двумя чёрными полукруглыми сливающимися пятнами в верхнем слое основания хвостового плавника (TL 85 мм, P-3743).



Рис. 7. Самец *Cobitis faridpaki* из р. Теджен TL 70.5 мм, P-23671 (а) и его увеличенная хвостовая часть (б).

эти параметры варьируют в диапазонах 36.8–43.4 и 91.7–95.8% (Vasil'eva et al., 2020. Fig. 6b, 13) и полностью укладываются в соответствующие диапазоны в выборке *C. saniae* из Малого Кызылагачского залива. У одного предварительно изученного нами экземпляра *C. satunini* из низовьев р. Кинтриш (P-2851) эти показатели ниже — соответственно 23.9 и 51.6%. Однако они опять же сходны с параметрами самца *C. saniae* из р. Алвады.

Таким образом, относительная длина соединения пластинки органа Канестрини и причленённого луча, используемая Фрейхофом с соавторами (Freyhof et al., 2018) в ключах для определения щиповок рода *Cobitis* как Каспийского бассейна, так и бассейна южной части Чёрного моря, не пригодна для идентификации этих видов. В целом, несмотря на выявленную изменчивость формы пластинки у отдельных самцов, относи-

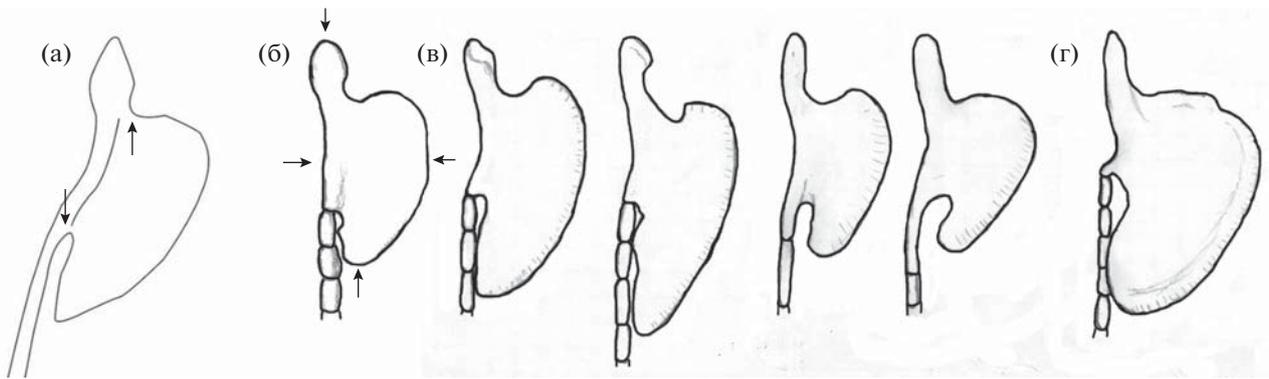


Рис. 8. Форма органа Канестрини у самцов *Cobitis saniae* из разных локальностей: а, б – р. Сефидруд (а – по: Eaggeri et al., 2017a; (→) – точки возможной оценки длины соединения пластинки и луча; б – самец TL 55 мм, P-23668, (→) – промеры длины и ширины органа); в – Малый Кызылагачский залив, TL 49–60 мм, P-24180; г – р. Алвады, TL 58 мм, P-24199.

тельно широкий, внешне напоминающий топорик, орган Канестрини у *C. saniae* сходен с таковым у *C. satunini* и большинства видов рода, известных из бассейна Каспия: *C. taenia*, *C. faridpaki*, *C. amphilekta* и *C. derzhavini*. От этой группы видов отличается только *C. melanoleuca*, у которого орган Канестрини с узкой бутылковидной пластинкой (Васильева, 1984, 1988; Васильева и др., 1989).

Ранее мы отмечали, что у описанного нами нового вида щиповок из бассейна Куры, в отличие от *C. saniae*, пластинка органа Канестрини никогда не достигает $3/4$ 3-го членика причленённого луча (Vasil'eva et al., 2020). У *C. amphilekta* она обычно не достигает конца 3-го членика, а у *C. taenia*, наоборот, как правило, достигает 4–5-го членика причленённого луча (Васильева, Васильев, 2012). В настоящей работе мы изучили изменчивость этого признака на всех выборках *C. saniae* из коллекции ЗММУ. Наряду с индивидуальными и межпопуляционными различиями можно отметить, что с ростом рыб не только увеличиваются общие размеры органа, но и относительная длина его пластинки. Так у мелких самцов из р. Акстафа ($TL \sim 54$ мм) пластинка достигает не далее конца 2-го членика причленённого луча, а у крупных самцов доходит до конца 4-го членика. Среди восьми самцов с органом Канестрини из р. Сефидруд у самого мелкого экземпляра (TL 44 мм) пластинка заканчивается, не доходя до начала члеников луча, а у остальных особей достигает от $1/2$ 2-го (рис. 8б) до конца 3-го членика. У одного из двух мелких самцов из Малого Кызылагачского залива пластинка не доходит до начала члеников луча, у второго достигает уровня $1/3$ 1-го членика (рис. 8в), а у остальных самцов доходит до конца 2-го членика ($4/20$) и далее – вплоть до конца 5-го ($1/20$), чаще заканчиваясь на уровне 3-го членика ($7/20$). У трёх самцов из р. Болгарчай пластинка доходит до конца 3-го (1) или 4-го (2) членика, у двух самцов из р. Гейтепе – до конца 4-го или 5-го члени-

ков. У трёх мелких самцов из р. Виляшчай пластинка доходит до конца 2-го членика (P-3734, TL 39–43 мм), у более крупных самцов ($TL \geq 68$ мм) доходит до середины (P-3750, 2 экз.) или до конца (P-24200, 2 экз.) 3-го членика; до конца 3-го членика доходит пластинка у единственного взрослого самца из р. Хирмандали, до середины 3-го членика – у единственного взрослого самца из р. Кумбаши. В пробах из Джильского озера обнаружены всего три самца (TL 58–75 мм), у которых пластинка доходит до середины 4-го–до конца 5-го членика, как и у двух самцов из р. Алвады (рис. 8г). У единственного самца из р. Пенсарчай пластинка доходит до конца 3-го членика, а у двух из шести самцов из Астары – до конца 4-го членика, у трёх – до конца 2-го и у одного – до середины 3-го. У одного самца из района Гафтони пластинка доходит до конца 3-го членика, а у второго – до $1/3$ 5-го; у самца из р. Кергери – до $1/3$ 4-го. Из 41 самца из р. Арчванчай только у двух пластинка достигает середины 5-го членика луча, а у трёх доходит только до конца 1-го членика; у большинства рыб она достигает конца 3-го (15) или конца 2-го (9) членика. Таким образом, у большинства крупных самцов ($TL \geq 58$ мм) *C. saniae* пластинка органа Канестрини достигает конца 3-го членика причленённого луча и далее. У *C. faridpaki* наблюдается сходная ситуация. У мелких самцов ($TL < 50$ мм) пластинка доходит до конца 1-го–конца 2-го членика луча, а у крупных – до конца 3-го членика ($3/12$) и далее, вплоть до конца 5-го ($1/12$).

Форма эктоптеригоида. У всех щиповок рода *Cobitis* есть наружная крыловидная кость (ectopterygoideum) – тонкая косточка, ограничивающая наружный край верхней челюсти между нёбной и квадратной костями (как и у других костистых рыб). Нижний отросток этой изогнутой кости опирается в передний край квадратной кости, а горизонтальный – в верхний край quadratum и в заднекрыловидную кость (metapterygoide-

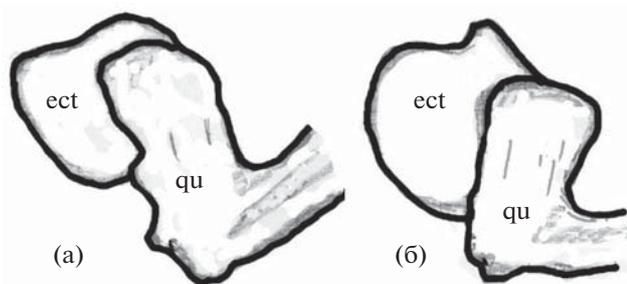


Рис. 9. Форма эктоптеригоида у *Cobitis saniae* (а) и *C. faridpaki* (б): ect – ectopterygoideum, qu – quadratum.

um). На профиле головы переднюю и нижнюю часть эктоптеригоида частично перекрывают челюстные кости. Авторы видового описания *C. saniae* указывают, что для остеологического исследования 8 экз. из р. Сефидруд были очищены и окрашены в соответствии с принятыми методами и изучены с использованием стереомикроскопа, а скелетные элементы они сканировали и иллюстрировали с помощью программного обеспечения (Eagderi et al., 2017a. P. 49). Понятно, что полученные таким образом диагностические признаки вряд ли можно использовать для практической идентификации видов, а также для широкого анализа изменчивости на внутривидовом уровне. При этом качество иллюстраций, полученных авторами в результате такого трудоёмкого процесса, вызывает определённые вопросы, поскольку какая-либо морфологическая структура на всех костных элементах (Eagderi et al., 2017a. Fig. 12, 13) отсутствует. Тем не менее мы провели препаровку элементов челюстной дуги у двух крупных самок: *C. saniae* из р. Сефидруд (TL 73 мм, P-23669) и *C. faridpaki* из р. Теджен (TL 80.5 мм, P-23671). Принципиальных отличий в строении эктоптеригоида мы не обнаружили, хотя у изученного экземпляра *C. saniae* (рис. 9а) вертикальная часть кости несколько уже, а горизонтальная – относительно длиннее, чем у изученного экземпляра *C. faridpaki* (рис. 9б). Однако от рисунков, приведённых для данных видов в работе Игдери с соавторами (Eagderi et al., 2017a. Fig. 12, 13), они отличались существенно сильнее, что свидетельствует о значительной внутривидовой изменчивости формы эктоптеригоида и неправомерности её использования в качестве диагностического видового признака.

Пигментация щёчной области. Щёчная область у особей *C. saniae* с сохранившейся окраской обычно хорошо пигментирована. В задней части жаберной крышки у многих рыб имеется тёмное пятно, похожее на продолжение зоны пигментации тела Z4, или тёмный рисунок в виде знака “>” (рис. 3): у большинства особей из р. Сефидруд (47/52), у всех изученных особей из рек Бол-

гарчай, Арчиванчай и Астара, у единичных особей из Джильского озера и из р. Виляшчай. У других рыб выделяется тёмная полоса, почти параллельная верхнему краю крышечной кости: единичные особи из Сефидруда и из Джильского озера, 2 экз. из р. Алвады, все 6 экз. из проб P-3739 и P-24129 из р. Виляшчай. Однако и у изученных нами особей *C. faridpaki* щёчная область головы хорошо пигментирована (рис. 7а) (Mousavi-Sabet et al., 2011. Fig. 3, 4a, 4b), здесь также можно усмотреть все варианты пигментации, обнаруженные у *C. saniae*, включая полосу, похожую на продолжение зоны Z4; заметна она и на фотографии *C. faridpaki* в работе Фрейхофа с соавторами (Freyhof et al., 2018. Fig. 14). В этой связи совершенно непонятно происхождение диагностического признака этого вида в их работе: “зона между глазом и жаберной крышкой слабо пигментирована или не пигментирована” в противоположность “сильно пигментированной зоне” *C. saniae* (Freyhof et al., 2018. P. 8, 29). На изученных нами материалах по *C. faridpaki* с хорошей сохранностью мы депигментации щёчной области не наблюдали.

Помимо представленных выше характеристик мы проанализировали изменчивость относительной длины мандибулярного усика и степени развития зоны пигментации Z3, также используемые для диагностики видов щиповок (Васильева, Васильев, 1998; Freyhof et al., 2018).

Длина мандибулярного усика. У особей *C. saniae* из р. Акстафа усик заходит за передний край глаза только у крупной самки (TL 80.5 мм) и самого крупного самца; у остальных рыб (3/5) он не доходит до уровня переднего края глаза, как и у всех рыб из рек Гёйтепе и Пенсарчай и у большинства особей из р. Сефидруд (42/52). У щиповок из Малого Кызылагачского залива ус чаще не доходит до переднего края глаза (14/28), но у единичных самцов доходит до середины глаза (2); у половинных особей из р. Хирмандали ус не доходит до переднего края глаза, у единичных рыб – заходит за передний край (2/12). У всех трёх самцов из Джильского озера ус доходит до переднего края глаза, а у большинства самок (TL 59.0–97.5 мм) – не доходит (27/40), как и у особей из рек Алвады (6/7), Виляшчай (11/13). Доходит ус до переднего края глаза у молоди из р. Акуша, у половины самцов из р. Астара и у большинства щиповок из р. Арчиванчай; заходит за передний край глаза – у одного самца из четырёх особей из района Гафтони, у самца и самки из р. Кергери (TL 55.0–55.5 мм). В описании *C. saniae* указано, что усик (по ошибке назван авторами максиллярным) достигает середины глаза (Eagderi et al., 2017a). В целом усики у *C. saniae* короткие, как и у многих других видов рода, включая рассматриваемые в настоящей работе *C. amphilekta*, *C. satunini*, *C. faridpaki*, *C. taenia*, *C. derzhavini*.

Степень развития пигментной зоны Z3. У всех особей *C. saniae* из р. Акстафа эта зона пигментации узкая, плохо выражена, доходит не далее уровня окончания брюшного плавника, чаще заканчивается раньше (3/5); доходит она до конца тела только у одного самца из р. Болгарчай (P-24133), а у остальных рыб заканчивается перед анальным плавником. Среди щиповок из Малого Кызылагачского залива обнаружен один самец с широкой Z3, доходящей до конца тела, у остальных рыб зона узкая, чаще не доходит до анального плавника (10/28) (рис. 2а), у отдельных рыб совсем не развита (2/28). Аналогично широкая зона Z3 доходит до конца тела у одного самца (с 18 пятнами в зоне Z4) из р. Гёйтепе, заканчиваясь на уровне начала брюшного плавника (1) или перед анальным отверстием (2) у остальных особей. У рыб из рек Пенсарчай, Виляшчай и Астара и из района Гафтони Z3 доходит не далее анального отверстия, у обоих экземпляров из р. Кергери — до конца брюшного плавника. Редко доходит Z3 до конца тела у щиповок из Хирмандали (3/16), чаще она видна не далее брюшного плавника (4/16) или совсем не выражена (2/16). Также редко широкая зона Z3 доходит до конца тела у рыб из р. Сефидруд, при этом у наиболее крупных особей (TL 55.0–79.5 мм, 5/12) обычно она не доходит до анального отверстия, а у восьми мелких рыб совсем не выражена. Не выражена зона Z3 у большей части молоди из р. Силовор (10/12), у остальных рыб доходит не далее начала брюшного плавника. У щиповок из р. Арчиванчай Z3 обычно доходит не далее начала анального плавника (77/79), у одной крупной самки совсем не выражена (рис. 3г). У небольшого числа особей из Джильского озера (8/43) Z3 доходит до основания хвостового плавника, сливаясь с Z2 (рис. 3д, 3е), у ряда рыб эта зона полностью отсутствует (7/43), у большинства доходит не далее уровня окончания брюшного плавника (23/43). У большинства щиповок из р. Алвады Z3 доходит не далее анального отверстия, а у одного самца сливается с Z2 на всём протяжении; у молоди из р. Акуша Z3 доходит не далее окончания брюшного плавника или совсем не выражена; у молоди и одного взрослого самца из р. Кумбаши Z3 доходит не далее начала анального плавника или совсем не выражена (1/18). В целом по изменчивости степени развития зоны Z3 *C. saniae* сходен с *C. amphilekta* (Васильева, Васильев, 2012). Не менее изменчив по степени развития зоны Z3 и *C. faridpaki*, о чём свидетельствует сравнительный анализ наших материалов и фотографий из публикаций (Mousavi-Sabet et al., 2011; Eagderi et al., 2017b).

Морфометрические признаки. Морфометрические характеристики *C. saniae* из трёх популяций представлены в таблице. На основании этих данных можно отметить размерную изменчивость по высоте и толщине тела (H , h , Cr_m , cr), а также по-

ловой диморфизм по высоте спинного плавника (hD) и длине грудного плавника (lP); в некоторых выборках самцы отличаются также большей длиной брюшного плавника (lV). Показатели разных выборок в целом очень близки, часть наблюдаемых небольших различий можно объяснить размерной разнокачественностью выборок.

Сравнение наших данных с приведёнными в описании вида не позволяет использовать статистический анализ, поскольку суммарное число самцов и самок, для которых приведены средние значения, равно 9 (голотип сюда не включён) и вычисление авторами стандартного отклонения не корректно (Eagderi et al., 2017a. Table 3). Тем не менее на основе диапазонов изменчивости признаков и приведённых средних значений можно отметить существенные отличия по следующим признакам. В цитируемой работе приводятся явно завышенные значения постдорсального расстояния (pD) с диапазоном изменчивости 45.4–49.9% SL и средними значениями 47.4 и 48.6% у самок и самцов соответственно. По отношению к нашим данным наблюдается явно выраженный хиатус (таблица). По-видимому, авторы измеряли это расстояние от начала, а не от конца основания спинного плавника. В противном случае сумма средних значений преддорсального расстояния, длины спинного плавника и постдорсального расстояния, по их данным, будет составлять 109.2% SL для самок и 110.4% SL для самцов. Также вызывают удивление полученные авторами описания практически одинаковые значения длины грудного плавника для самцов и самок: в среднем 12.1% SL у самок и 12.5% у самцов. С отмеченным нами выше половым диморфизмом по этому признаку согласуются фотографии из первоописания (Eagderi et al., 2017a. Fig. 4, 5), где хорошо заметны более длинные грудные плавники у самца из типовой серии по сравнению с паратипами-самками. Небольшие отличия наших данных от данных из первоописания по относительной высоте головы и горизонтальному диаметру глаза могут быть связаны с размерной изменчивостью данных характеристик и межвыборочными различиями по размерам особей. Возможно, размерной изменчивостью обусловлены и значительные отличия по величине межглазничного расстояния, диапазоны изменчивости которого в типовой выборке составляют 20.6–25.0% длины головы. С учётом внутри- и межпопуляционной изменчивости морфометрических признаков можно констатировать отсутствие существенных отличий между разными видами рассматриваемой группы рода *Cobitis*. Мы не выявили существенных отличий между анализируемыми видами и по числу лучей в плавниках (поэтому полученные данные не приводятся).

Таким образом, проведённый сравнительный анализ ряда морфологических признаков и окрас-

Некоторые морфометрические признаки щиповки *Cobitis saniae* из разных водоёмов

Признак	Кызылагачский залив		Река Алвады		Река Виляшчай	
	Самки (<i>n</i> = 2)	Самцы (<i>n</i> = 15)	Самки (<i>n</i> = 4)	Самцы (<i>n</i> = 7)	Самки (<i>n</i> = 4)	Самцы (<i>n</i> = 3)
<i>TL</i> , мм	<u>54.2–61.0</u> 57.6	<u>50.2–64.8</u> 56.0 ± 1.02	<u>43.5–79.5</u> 69.1	<u>56.7–63.0</u> 59.6	<u>45.7–56.0</u> 52.4	<u>42.0–49.7</u> 45.9
<i>SL</i> , мм	<u>46.6–53.0</u> 49.8	<u>42.2–55.0</u> 47.8 ± 0.91	<u>37.0–68.0</u> 59.6	<u>48.0–53.2</u> 50.3	<u>41.2–49.0</u> 45.6	<u>35.7–42.0</u> 39.2
В % <i>SL</i>						
<i>aD</i>	<u>53.7–54.7</u> 54.2	<u>51.0–54.9</u> 52.8 ± 0.34	<u>50.4–53.1</u> 52.4	<u>47.4–52.1</u> 50.0	<u>50.0–55.7</u> 53.1	<u>49.0–50.8</u> 50.1
<i>pD</i>	<u>39.3–39.8</u> 39.6	<u>36.5–41.7</u> 39.1 ± 0.43	<u>37.3–41.1</u> 39.6	<u>37.0–43.3</u> 40.9	<u>35.8–42.5</u> 38.8	<u>39.8–42.0</u> 40.8
<i>aV</i>	<u>55.3–55.8</u> 55.6	<u>51.9–57.3</u> 54.7 ± 0.43	<u>48.5–56.8</u> 53.3	<u>53.2–54.7</u> 53.8	<u>49.4–53.9</u> 51.7	<u>52.8–56.4</u> 54.8
<i>aA</i>	<u>78.3–81.1</u> 79.7	<u>77.4–82.2</u> 79.7 ± 0.31	<u>74.4–81.6</u> 77.8	<u>77.4–78.2</u> 77.9	<u>78.2–81.1</u> 79.7	<u>77.5–80.1</u> 78.5
<i>lpc</i>	<u>13.4–15.0</u> 14.2	<u>12.6–16.3</u> 14.3 ± 0.29	<u>13.0–15.2</u> 14.3	<u>12.5–15.3</u> 14.1	<u>12.6–14.3</u> 13.6	<u>14.0–14.3</u> 14.2
<i>H</i>	<u>14.4–15.7</u> 15.1	<u>13.0–16.9*</u> 15.3 ± 0.33	<u>13.2–18.1</u> 16.0	<u>14.1–16.6</u> 15.5	<u>10.4–18.3</u> 14.4	<u>12.0–14.3</u> 12.8
<i>h</i>	<u>9.8–10.3</u> 10.1	<u>8.5–10.8*</u> 9.7 ± 0.20	<u>8.8–9.5</u> 9.1	<u>8.2–10.9</u> 9.8	<u>7.6–10.3</u> 8.5	<u>7.8–8.4</u> 8.2
<i>Cr_m</i>	<u>7.9–9.2</u> 8.6	<u>5.6–9.4*</u> 7.6 ± 0.33	<u>7.9–9.2</u> 8.4	<u>7.0–8.7</u> 7.7	<u>4.9–7.8</u> 6.5	<u>7.0–7.4</u> 7.2
<i>cr</i>	<u>1.9–2.2</u> 2.1	<u>1.0–2.9*</u> 2.0 ± 0.15	<u>1.7–2.2</u> 1.9	<u>1.4–2.1</u> 1.9	<u>1.4–2.1</u> 1.7	<u>1.2–1.3</u> 1.3
<i>P-V</i>	<u>35.3–36.3</u> 35.8	<u>30.3–37.0</u> 33.7 ± 0.51	<u>28.7–34.3</u> 32.7	<u>31.8–32.9</u> 32.3	<u>30.8–34.5</u> 33.1	<u>33.9–36.2</u> 34.8
<i>lP</i>	<u>14.6–15.1</u> 14.9	<u>16.0–23.0</u> 19.8 ± 0.55	<u>13.8–16.2</u> 15.1	<u>19.0–21.6</u> 20.2	<u>12.5–15.5</u> 14.6	<u>18.2–20.5</u> 19.0
<i>lV</i>	<u>11.9–12.9</u> 12.4	<u>13.1–16.9</u> 15.5 ± 0.28	<u>11.4–12.7</u> 12.1	<u>14.1–16.3</u> 15.1	<u>12.9–14.6</u> 13.7	<u>13.3–14.0</u> 13.6
<i>lD</i>	<u>8.6–10.0</u> 9.3	<u>8.2–11.3</u> 9.5 ± 0.26	<u>8.2–10.2</u> 8.9	<u>8.8–11.1</u> 9.5	<u>8.2–9.2</u> 8.8	<u>8.4–9.3</u> 8.8
<i>lA</i>	<u>6.7–7.9</u> 7.3	<u>6.8–8.5</u> 7.3 ± 0.13	<u>6.3–6.8</u> 6.5	<u>6.5–7.6</u> 7.0	<u>5.2–7.4</u> 6.5	<u>6.4–7.3</u> 6.9
<i>hD</i>	<u>12.8–13.5</u> 13.2	<u>15.0–18.4</u> 16.4 ± 0.33	<u>12.7–15.4</u> 13.9	<u>15.7–17.9</u> 16.7	<u>13.9–17.1</u> 15.4	15.8*
<i>c</i>	<u>19.7–21.1</u> 20.4	<u>19.5–22.9</u> 21.5 ± 0.25	<u>20.5–21.6</u> 21.0	<u>20.3–22.0</u> 20.9	<u>19.6–21.9</u> 21.2	<u>20.2–20.8</u> 20.6
В % <i>c</i>						
<i>lB₁</i>	<u>9.8–10.7</u> 10.3	<u>6.9–17.7*</u> 13.1 ± 1.06	<u>6.6–8.8</u> 7.7	<u>6.0–8.9</u> 7.9	<u>7.3–9.4</u> 8.4	4.8*

Окончание таблицы

Признак	Кызылагачский залив		Река Алвады		Река Виляшчай	
	Самки (<i>n</i> = 2)	Самцы (<i>n</i> = 15)	Самки (<i>n</i> = 4)	Самцы (<i>n</i> = 7)	Самки (<i>n</i> = 4)	Самцы (<i>n</i> = 3)
<i>lB₃</i>	15.2–19.6 17.4	18.7–24.2* 21.4 ± 0.54	11.4–17.0 14.2	9.7–21.2 15.0	11.2–18.8 14.5	14.5*
<i>ao</i>	38.0–42.9 40.5	33.3–41.7 38.2 ± 0.67	32.9–40.8 37.8	37.0–40.7 38.5	36.5–39.3 38.2	36.1–39.1 37.9
<i>o</i>	16.1–19.6 17.9	15.2–20.9 18.3 ± 0.52	14.6–17.0 15.9	17.7–21.0 18.7	15.6–21.4 18.0	15.7–22.2 18.4
<i>po</i>	53.3–53.6 53.5	46.2–56.1 51.4 ± 0.69	51.1–53.7 52.3	48.1–54.7 52.3	47.1–54.2 49.4	47.1–55.6 51.1
<i>hc</i>	50.9–52.2 51.6	45.8–53.9 49.9 ± 0.80	50.7–53.2 51.5	49.1–53.1 50.8	48.3–53.1 50.6	48.2–55.6 51.8
<i>io</i>	17.9–19.6 18.8	11.6–20.8* 16.6 ± 0.85	12.7–16.1 14.3	10.6–16.0 13.3	12.4–13.5 13.0	13.3–15.3 14.1

Примечание. *TL, SL* – общая и стандартная длина; *aD, pD, aV, aA* – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния; *lpc* – длина хвостового стебля, *H* – наибольшая высота тела перед спинным плавником, *h* – высота хвостового стебля, *Crn* – толщина тела на уровне спинного плавника, *cr* – толщина хвостового стебля, *P–V* – пектоцентрального расстояние; *lP, lV* – длина грудного и брюшного плавников; *lD, lA* – длина основания спинного и анального плавников; *hD* – высота спинного плавника, *c* – длина головы, *lB₁* – длина усиков 1-й пары, *lB₃* – длина мандибулярных усиков (3-я пара), *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *hc* – высота головы на уровне середины глаза, *io* – межглазничное расстояние. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – среднее значение и его ошибка, *n* – число исследованных особей, экз.

ки щиповки *C. saniae* на обширном материале из коллекции ЗММУ с использованием ваучерных выборок с таксономическим статусом, подтверждённым с помощью молекулярно-генетических исследований, выявил широкую внутривидовую изменчивость характеристик. Показано, что предложенные в качестве диагностических признаков *C. saniae* протяжённость линии соединения пластинки и причленённого луча органа Канестрини, пигментация щёчной области, число, размеры и форма пятен зоны пигментации Z4 вариабельны на внутри- и межпопуляционном уровнях. Возможность использования какой-либо из этих характеристик для видовой идентификации требует учёта внутривидовой изменчивости, равно как и в случае с формой эктоптеригоида. Совершенно очевидно, что они не пригодны для идентификации особей *C. saniae* и *C. faridpaki* (для чего они, собственно, и были предложены), как и более стабильные на внутривидовом уровне характеристики, по которым эти виды сходны (форма чешуи, пигментация основания хвостового плавника, развитие килей на хвостовом стебле, длина усиков, морфометрические характеристики). На основе проведённого анализа *C. saniae* и *C. faridpaki* можно рассматривать в качестве криптических аллопатричных видов, дифференцируемых на основе анализа митохондриального генома: величина дистанции между ними для последова-

тельности участка митохондриального гена *COI* составляет 2.33% (Eagderi et al., 2017a). Различия эти невелики, а по ядерному гену *RAG1* они не дифференцируются: дистанция составляет 0.12% (Vasil'eva et al., 2020). Тем не менее мы не склонны сводить *C. saniae* в синонимы *C. faridpaki*. Их репродуктивная изоляция и стабильность в качестве самостоятельных эволюционных единиц с собственной достаточно сложной популяционной структурой поддерживаются географической изоляцией, благодаря которой у близких видов могли не сформироваться чёткие различия по изученным внешним признакам. Совершенно очевидно, что предложенные для дифференциации этой пары видов ключи (Freyhof et al., 2018) не позволяют их диагностировать. Поэтому при разработке региональных определителей щиповок можно предложить включать ареал и менее категоричные формулировки по пигментации зоны Z4: обычно менее 20 крупных пятен, превышающих диаметр глаза, у взрослых особей *C. saniae* и обычно не менее 20 мелких пятен, меньше диаметра глаза, – у *C. faridpaki*.

Однако в плане настоящего исследования динамики структуры видового разнообразия щиповок Закавказья представляет интерес возможность дифференцировать *C. saniae* от других генетически обособленных видов щиповок, известных в настоящее время из водоёмов Кавказа и бассейна Запад-

ного Каспия. Как показывают результаты настоящей работы, *C. saniae* хорошо отличается от описанной из бассейна Малого Кызылагачского залива по сборам 1930-х гг. хвалынской щиповки *C. amphilekta*: 1) по форме чешуи: с очень маленькой фокальной зоной (~ 1/10 диаметра чешуи у взрослых особей), сильно смещённой к краю чешуи у *C. saniae*, и с центральным положением большой фокальной зоны ($\geq 1/3$ диаметра чешуи) у *C. amphilekta*; 2) по форме пятна в верхней части основания хвостового плавника: яркое чёрное почти округлое или полулунное пятно у *C. saniae* и слабо заметное очень маленькое и узкое пятно у *C. amphilekta*; 3) по форме органа Канестрини: пластинка органа у крупных самцов достигает конца 3-го членика прикреплённого луча и далее у *C. saniae* и обычно не достигает конца 3-го членика у *C. amphilekta*. На основе этих различий можно продолжить попытки поиска *C. amphilekta* в водоёмах современного Азербайджана и в случае находки дать оценку генетических различий этих видов.

От описанного нами из бассейна Куры нового вида *C. derzhavini* *C. saniae* отличается по совокупности следующих характеристик: 1) характеру пигментации основания хвостового плавника: у *C. derzhavini* отсутствует характерное для *C. saniae* яркое чёрное округлое или полулунное пятно кожного слоя в верхней части основания хвостового плавника; вместо этого у основания хвостового плавника в каждом слое два нечётких пятна, образованных редкими крапинками, на уровне которых просвечивают из подкожного слоя два сливающихся тёмных пятна в виде круглых скобок; 2) по форме органа Канестрини: пластинка органа у *C. derzhavini* не достигает $\frac{3}{4}$ 3-го сегмента прикреплённого луча; 3) по размеру пятен зоны пигментации Z4: обычно крупные, превышающие горизонтальный диаметр глаза у *C. saniae* и обычно мелкие, по размеру равные или меньше горизонтального диаметра глаза у *C. derzhavini*. На основе совокупности этих характеристик возможна идентификация особей двух видов в зоне их симпатрии, к настоящему времени обнаруженной нами в р. Акстафа и подтверждённой молекулярно-генетической дивергенцией (Vasil'eva et al., 2020).

Населяющая бассейн северо-западной части Каспия сибирская щиповка *C. melanoleuca* отличается от *C. saniae* по форме чешуи (продолговатая с центральной большой фокальной зоной), наличию двух узких скобкообразных пятен у основания хвостового плавника, часто сливающихся, и по форме органа Канестрини (узкий, бутылкообразный). В водоёмах Закавказья этот вид не обнаружен. Не обнаружена здесь и обыкновенная щиповка *C. taenia*, широко распространённая в бассейне Волги. От *C. saniae* этот вид хорошо дифференцируется по форме чешуи, которая у него

округлая с большой центральной фокальной зоной и диаметр которой составляет ~ 1/3 диаметра чешуи.

В то же время такой важный компонент структуры видового разнообразия щиповок рода *Cobitis* закавказского региона, как *C. satunini*, остаётся практически не изученным. Прежнее включение в состав одного вида (подвида) популяций щиповок Грузии, Азербайджана и Ирана размыло его и без того очень нечёткие морфологические и экологические характеристики. В результате в настоящий момент он гораздо лучше исследован на молекулярно-генетическом уровне, чем на классическом таксономическом. В частности, в неоднократно цитируемом обзоре щиповок Ближнего Востока в видовом диагнозе указано только, что он отличается от *C. saniae* узким прикреплением пластинки органа Канестрини к прикреплённому лучу и тем, что пятно зоны Z4 перед спинным плавником у него округлой или неправильной квадратной формы (Freyhof et al., 2018. P. 29). Оба эти признака, как следует из полученных нами данных, варьируют в пределах вида *C. saniae*. Поэтому вряд ли следует рассчитывать на их стабильность у *C. satunini*. В этой связи актуальность изучения морфологической изменчивости *C. satunini* и выявления его диагностических характеристик не вызывает сомнений, тем более что в отличие от ситуаций с аллопатричными видами к настоящему времени уже выявлены случаи обнаружения *C. saniae* в водоёмах Черноморского бассейна (Perdices et al., 2018), где предположительно должен был обитать лишь вид *C. satunini*.

В этой связи в следующем нашем сообщении будет представлен анализ изменчивости морфологических характеристик и окраски в разных популяциях *C. satunini* на основе коллекций ЗММУ и переописание этого вида с учётом современных представлений по таксономии рода *Cobitis*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся в рамках государственной темы АААА-А16-116021660077-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 407 с.
- Барач Г.П. 1941. Фауна Грузии. Т. 1. Рыбы пресных вод. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 281 с.
- Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, *Cobitidae*), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.
- Васильева Е.Д. 1988. Переописание, морфо-экологическая характеристика и распространение *Cobitis granoiei*

- (Teleostei, Cobitidae) // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1025–1036.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 604–614.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2012. *Cobitis amphilekta* sp. nova – новый вид щиповки (Cobitidae, Cypriniformes) из бассейна Каспийского моря // Там же. Т. 52. № 2. С. 177–183.
- Васильева Е.Д., Осинев А.Г., Васильев В.П. 1989. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). I. Диплоидные виды // Там же. Т. 29. Вып. 5. С. 705–717.
- Казанчев Е.Н. 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 168 с.
- Касымов А.Г. 1965. Гидрофауна нижней Куры и Мингечаурского водохранилища. Баку: Изд-во АН АзССР, 372 с.
- Эландзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 319 с.
- Chen Y.-X., Chen H., He D.-K., Chen Y.-F. 2018. Two new species of the genus *Cobitis* (Cypriniformes: Cobitidae) from South China // Zool. Systematics. V. 43. № 2. P. 156–168.
- Eagderi S., Jouladeh-Roudbar A., Jalili P. et al. 2017a. Taxonomic status of the genus *Cobitis* Linnaeus, 1758 (Teleostei: Cobitidae) in the southern Caspian Sea basin, Iran with description of a new species // FishTaxa. V. 2. № 1. P. 48–61.
- Eagderi S., Jouladeh-Roudbar A., Nasri M., Sayyadzadeh G., Esmaeili H.R. 2017b. Taxonomic status of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae) in the Namak Lake basin, Iran // Iranian J. Ichthyol. V. 4. № 2. P. 131–139.
- Erk'akan F., Özdemir F., Özeren S.C. 2017. Two new species of the genus *Cobitis* Linnaeus (Teleostei: Cobitidae) from Turkey // FishTaxa. V. 2. № 2. P. 82–89.
- Freyhof J., Bayçelebi E., Geiger M. 2018. Review of the genus *Cobitis* in the Middle East, with the description of eight new species (Teleostei: Cobitidae) // Zootaxa. V. 4535. № 1. P. 001–075.
- Gambetta L. 1934. Sulla variabilità del cobite fluviale (*Cobitis taenia*) e sul rapporto numerico dei sessi // Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino. V. 44. P. 297–324.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Mousavi-Sabet H., Vasil'eva E.D., Vatandoust S., Vasil'ev V.P. 2011. *Cobitis faridpaki* sp. nova – a new spined loach species (Cobitidae) from the southern Caspian Sea basin (Iran) // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 925–931. .
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100055>
- Nakajima J. 2016. *Cobitis takenoi* sp. n. (Cypriniformes, Cobitidae): a new spined loach from Honshu Island, Japan // ZooKeys. V. 568. P. 119–128.
- Naseka A.M. 2010. Zoogeographical freshwater divisions of the Caucasus as a part of the West Asian Transitional Region // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 314. № 4. P. 469–492.
- Ninua N.Sh., Japoshvili B.O. 2008. Check list of fishes of Georgia // Proc. Inst. Zool. Tbilisi. V. 23. P. 163–176.
- Özdemir F. 2019. *Cobitis fusunae*, a new spined loach species (Teleostei: Cobitidae) from the Sultan Marsh, (Kayseri, Turkey) // Hacettepe J. Biol. Chem. V. 46. № 4. P. 593–599.
<https://doi.org/10.15671/HJBC.2018.265>
- Perdices A., Ozeren C.S., Erkakan F., Freyhof J. 2018. Diversity of spined loaches from Asia Minor in a phylogenetic context (Teleostei: Cobitidae) // PLoS ONE. V. 13. № 10. Article e0205678.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205678>
- Saitoh K., Aizawa H. 1987. Local differentiation within the striated spined loach (the striata type of *Cobitis taenia* complex) // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 3. P. 334–345.
- Vasilev V.P., Vasil'eva E.D. 1994. The karyological diversity in spined loaches from genera *Cobitis* and *Sabanejewia* // VIII Congr. Europ. Ichthyol. "Fishes and their environment". Oviedo, Spain. P. 67.
- Vasil'eva E.D., Kim D., Vasil'ev V.P. et al. 2016. *Cobitis nalbanti*, a new species of spined loach from South Korea, and redescription of *Cobitis lutheri* (Teleostei: Cobitidae) // Zootaxa. V. 4208. № 6. P. 577–591.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4208.6.5>
- Vasil'eva E.D., Solovyeva E.N., Levin B.A., Vasil'ev V.P. 2020. *Cobitis derzhavini* sp. nova – a new spined loach species (Teleostei: Cobitidae) discovered in the Transcaucasia // J. Ichthyol. V. 60. № 2. P. 135–153.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220020198>
- Vasilyeva E.D., Solovyeva E.N., Levin B.A., Vasil'ev V.P. 2019. Taxonomic diversity of spined loaches (Cobitidae: *Cobitis*) in the Caucasus // Abstr. Front. Mar. Sci. Conference XVI Europ. Congress Ichthyol. Lausanne, Switzerland. P. 242–246.

УДК 597.593.7.574.52.591.5

ВОЗДЕЙСТВИЕ МОЧЕВИНЫ И ТИОМОЧЕВИНЫ НА МИГРАЦИОННУЮ АКТИВНОСТЬ АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS*

© 2020 г. Е. Д. Павлов¹ *, Д. С. Павлов¹, Е. В. Ганжа¹, М. А. Ручьёв², Чан Дык Зьен^{3,4}

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

²Карельский научный центр РАН – КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

³Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

⁴Высший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Ханой, Вьетнам

*E-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 22.06.2020 г.

После доработки 29.06.2020 г.

Принята к публикации 29.06.2020 г.

Исследовано влияние мочевины и тиомочевины на динамику миграционной активности анабаса *Anabas testudineus*. Содержание анабаса в 0.05%-ных растворах этих веществ приводит к модификации миграционной активности: изменяется динамика перемещений в потоке, снижается частота прыжков. Мочевина и тиомочевина сходным образом влияют на характер реореакции анабаса – снижают долю рыб,двигающихся по течению, но различаются по времени начала влияния на миграционную активность – соответственно на 2-е и 5-е сут экспозиции. Оба вещества модифицируют групповое поведение анабаса, снижая число перемещений рыб в группах на 10%.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, миграции, реореакция, мочевина, тиомочевина.

DOI: 10.31857/S0042875220060053

Пресноводные тропические экосистемы Вьетнама характеризуются высокой продуктивностью, сложностью организации и функционирования. В последние десятилетия они начали испытывать нарастающий пресс антропогенного воздействия, в том числе связанный с интенсивным развитием сельского хозяйства. Загрязнение водоёмов и водотоков целым рядом химических веществ, производными используемых при выращивании сельскохозяйственных культур удобрений, изменяет среду существования гидробионтов, нарушает пути их миграции и в итоге ведёт к деградации биоценозов (Зворыкин и др., 2014).

Важным элементом жизненного цикла рыб являются миграции, направленные на сохранение и повышение численности популяций и расселение их представителей. Динамика миграционной активности рыб отражает их физиологическое состояние, адаптационные возможности и изменения среды обитания. Ранее (Павлов и др., 2018, 2019) мы установили, что растворённая в воде тиомочевина уже на 5-е сут экспозиции модифицирует миграционную активность анабаса *Anabas testudineus*: на 27% усиливает движение против течения, изменяет частоту прыжков из воды. Такая модификация выявлена у вида, который может обитать в воде с высоким уровнем загрязнения, в

том числе токсического (пестициды) (Nordin et al., 2015), что позволяет использовать анабаса в качестве биоиндикатора состояния экосистем (Binoy et al., 2004; Nordin et al., 2015; Velmurugan et al., 2018). Анабас – один из немногих видов рыб, которые совершают миграции не только в водной среде, но и по суше (Das, 1927; Smith, 1945; Davenport, Matin, 1990).

Мочевина – вещество сходного с тиомочевинной химического действия – одно из часто используемых удобрений в сельском хозяйстве Вьетнама для широкого спектра выращиваемых культур. В естественные водоёмы вещество может попадать с дождевыми стоками, при выращивании риса попадает в ирригационные каналы, имеющие непосредственное соединение с речными системами. Вещество токсично (Перечень ..., 1999; Ziegler-Skylakakis et al., 2003) и при этом хорошо растворимо в воде, что повышает риски для гидробионтов. Данных о влиянии мочевины на миграционную активность рыб в доступной литературе не обнаружено, но поскольку она химически близка к тиомочевине, вполне возможно, что мочевина обладает аналогичным эффектом на рыб. При этом именно мочевины в связи с её широким применением стоит рассматривать в каче-

стве потенциально опасной при реализации особями миграций, в том числе нерестовых.

Цель работы – сравнить влияние тиомочевина и мочевины на проявление миграционной активности у анабаса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в феврале–марте 2020 г. в Приморском отделении Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (СРВ, провинция Кханьхоа, г. Нячанг). Особей анабаса (средняя длина 71 ± 1.9 мм, масса 12 ± 1.2 г) отлавливали в прудах, входящих в систему рисовых полей, около г. Ниньхоа ($12^{\circ}30'34.0''$ с.ш. $109^{\circ}09'40.0''$ в.д., провинция Кханьхоа). Средняя глубина прудов составляла 70 см, средняя температура воды – 24°C , прозрачность воды – 20–30 см. Течение в прудах отсутствовало. Рыб отлавливали при помощи традиционных искусственных укрытий-ловушек – подводных горизонтальных земляных нор: анабас самостоятельно заходил в такие норы, после чего его оттуда извлекали. Отловленных рыб перевозили в лабораторию и содержали при температуре воды $25\text{--}26^{\circ}\text{C}$ в четырёх аквариумах объёмом 100 л по 25 экз. в каждом. Аквариумы заполняли водой наполовину (50 л) и накрывали стеклянными крышками (с небольшим зазором для доступа воздуха), чтобы исключить выпрыгивание рыб. Смену воды осуществляли два раза в сутки. После акклимации (3 сут) и на протяжении всего периода наблюдений полную смену воды в аквариумах осуществляли один раз в сутки. Рыб кормили ежедневно сухим гранулированным кормом Nupru Head (“Yi Hu Fish Farm Trading”, Сингапур) с диаметром гранул ~3 мм и средней массой 10 мг из расчёта 15% средней массы тела особи. Большая часть рыб переходит на гранулированный корм в течение первых 3 сут (Павлов и др., 2019).

Миграционную активность рыб оценивали по их поведению в потоке воды. Реореакция – одна из компонент миграционного поведения, имеющая врождённый характер. Направленное перемещение рыб относительно течения трактуется как проявление их миграционного поведения в водной среде (Pavlov et al., 2010). Для анализа реореакции рыб применяли гидродинамическую установку “рыбоход” (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2018). Установка представляет собой лоток (196×50 см), разделённый на 11 отсеков (50×16 см каждый) перегородками высотой 15 см; ширина прохода между отсеками – 10 см. Во избежание выпрыгивания анабаса за пределы установки высота её стенок достигала 60 см. В установке с помощью погружного насоса создавали постоянный проток воды, скорость течения в проходах между отсеками составляла 20 см/с (флоутрекер “Global Water FP211”). Уровень воды

в установке от 1-го отсека к 11-му варьировал от 6 до 8 см, а угол наклона установки был 2° . Подсветку “рыбохода” осуществляли при помощи двух пар светодиодных лент, установленных на высоте 1 м от водной поверхности, средняя освещённость в отсеках установки во время проведения эксперимента составляла 180 лк (люксметр “Amtast LX1330B”). Над “рыбоходом” на высоте 1.5 м от водной поверхности устанавливали на штативе видеокамеру GoPro Hero 7 Black, регистрирующую перемещения рыб по отсекам установки. Чтобы избежать реакции рыб на оператора, наблюдение в реальном времени и управление видеозаписью осуществляли удалённо с помощью планшета с установленным ПО GoPro App 6.9.1.

Рыб (по 10 экз.) помещали в средний (стартовый) отсек № 6, закрытый с обеих сторон решётками. После 20-минутной акклимации особей к условиям эксперимента открывали решётки стартового отсека и в течение последующих 20 мин осуществляли видеозапись перемещений рыб. По видеозаписям регистрировали положение каждой особи через каждую минуту (как показали предварительные наблюдения, такого интервала достаточно для оценки перемещения анабаса).

Для оценки степени мотивации рыб к миграции в определённом направлении рассчитывали индекс контранатантности (I_k), который показывает, в каком направлении относительно течения в среднем сместились рыбы за время эксперимента. Индекс может варьировать от 1 (все рыбы переместились из стартового отсека в верхний по течению отсек № 1) до -1 (все рыбы переместились в нижний отсек № 11). Рассчитывали индекс по формуле: $I_k = \sum(n_i(N_s - i)) / (N_s - 1) \sum n_i$, где n_i – число рыб в i -том отсеке установки, экз.; N_s и i – номер стартового и i -того отсека установки. Индекс рассчитывали для каждого интервала времени – минуты опыта.

Эксперимент был условно разделён на два этапа. На первом этапе в течение дня определяли соотношение типов реореакции анабаса до добавления тиомочевины и мочевины в воду. По результатам 11 контрольных опытов рассчитывали общую динамику перемещений анабаса в “рыбоходе”, выражённую в усреднённых значениях I_k за каждую единицу времени (1 мин). На втором этапе рыб в случайном порядке рассадили в те же четыре аквариума по 25 экз. и затем в два случайно выбранных аквариума добавляли тиомочевину, а в два оставшихся – мочевины. Содержание обоих веществ в воде составляло 0.05%; при каждой смене воды (1 раз/сут) в аквариумы добавляли расчётное количество вещества в объёме, достаточном для создания этой концентрации. Вещества предварительно растворяли в 1.6 л воды, затем полученный раствор добавляли в аквариум.

Соотношение типов реореакции определяли на 2-е, 5-е, 8-е и 12-е сут после помещения рыб в растворы тиомочевина и мочевины (перерыв в 2–3 сут необходим для снижения манипуляционного стресса у особей). Выполнено 49 опытов (11 – контроль, по 19 мочевины и тиомочевины). Анабасов в установке использовали повторно. Ранее проведённые опыты (Павлов и др., 2020) показали, что при многократном (6 раз в течение 13 сут) тестировании рыб в гидродинамической установке их реореакция не изменяется.

Для решения методической задачи – оценки роли течения в распределении анабаса по установке – отдельно провели пять опытов при наличии течения в “рыбоходе” и пять опытов при его отсутствии.

Для оценки группового поведения анабаса в “рыбоходе” определяли число рыб, находящихся за единицу времени (минуту) в каждом отсеке установки. В качестве группы рассматривали три и более особей, находящихся в одном отсеке.

Статистическую обработку материала проводили с использованием непараметрического дисперсионного анализа: H -критерия Краскела–Уоллиса, t -критерия Стьюдента, критерия Стьюдента для долей, U -критерия Манна–Уитни, критерия χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведение анабаса в аквариумах и “рыбоходе”. В первые сутки после помещения в аквариумы анабасы часто совершали попытки выпрыгнуть, в последующие дни число прыжков заметно снижалось.

В “рыбоходе” рыбы не избегали течения и предпочитали участки с быстрым течением (рядом с проходами между отсеками), при открытии заградительных решёток обычно держались группами от трёх особей. Соответственно и по установке анабасы перемещались тоже группами: движение одной особи против течения инициировало подобную реакцию других рыб. При наличии какого-либо фактора стресса (виден оператор) моментальная реакция особей сводилась к пассивному (чаще) или активному (реже) скату группы из верхних отсеков установки в нижние – к движению по течению.

Оценка роли течения в распределении анабаса по “рыбоходу”. При отсутствии течения (в стоячей воде) в “рыбоходе” в период акклимации большинство рыб выпрыгивали из стартового отсека установки в сторону отсека № 1 (50%) и меньшая часть – в сторону отсека № 11 (24%); четверть особей (26%) оставались в стартовом отсеке. При наличии течения большинство рыб выпрыгивали в сторону нижнего по течению отсека № 11 (51%), а меньшая их доля (10%) – в сторону отсека № 1 – против течения. Полученные различия по доле

выпрыгнувших рыб при наличии течения и его отсутствии достоверны (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.05$).

К окончанию опыта распределение рыб по отсекам “рыбохода” различается (критерий χ^2 : $p \ll \ll 0.001$) при наличии течения и без него (рис. 1). В то время как у рыб на течении превалирует скат (наибольшая доля рыб в отсеках № 10 и 11), особи в стоячей воде практически равномерно распределяются по отсекам “рыбохода”, чаще смещаясь в верхние отсеки. Анабасы, находящиеся на течении, чаще (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.01$), чем особи в стоячей воде, двигались в группе (77.8 против 59.3%). Таким образом, поведение рыб в потоке воды в установке отражает влияние именно течения, а не каких-либо других факторов, что свидетельствует о корректности использованной методики.

Миграционная активность контрольных и опытных рыб. В период акклимации в “рыбоходе” часть рыб как в контрольной, так и в опытных группах из стартового отсека перепрыгивали в соседние. Рыбы во всех проведённых опытах преимущественно выпрыгивали по течению. Контрольные особи чаще (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.05$), чем опытные, перепрыгивали заградительные решётки, о чём свидетельствует доля оставшихся рыб в стартовой камере периода акклимации – 17.9% (контроль), 38.4% (мочевина), 47.9% (тиомочевина) (рис. 2). На это указывает и больший I_k у опытных рыб по сравнению с контрольными перед непосредственным снятием решёток стартового отсека (нулевая минута) (рис. 3).

На протяжении всего периода регистрации (20 мин) анабасы контрольной группы перемещались в разных направлениях (рис. 3). На начальном этапе (до 8–9-й мин) контрольные особи преимущественно двигались по течению, как правило, они достигали и некоторое время находились в нижнем отсеке установки (№ 11). Затем они начинали перемещаться против течения. С 15-й по 20-ю мин передвижения анабасов против и по течению были примерно одинаковыми. Индекс контранатантности контрольных рыб достоверно зависит от периода регистрации (H -критерий: $p < 0.01$). Это подтверждается и заметным различием значений I_k контрольных рыб в конце (20-я мин) и начале опыта: от 0-й (t -критерий Стьюдента: $p < 0.05$) и 1-й мин (U -критерий: $p < 0.05$).

Непараметрический дисперсионный анализ (здесь и далее H -критерий) показал, что перемещение анабаса в “рыбоходе” связано ($p < 0.01$) с его принадлежностью к опытным (содержание в мочевины и тиомочевины) или контрольной группам. Опытные рыбы чаще, чем контрольные, двигались против течения: среднее значение I_k за

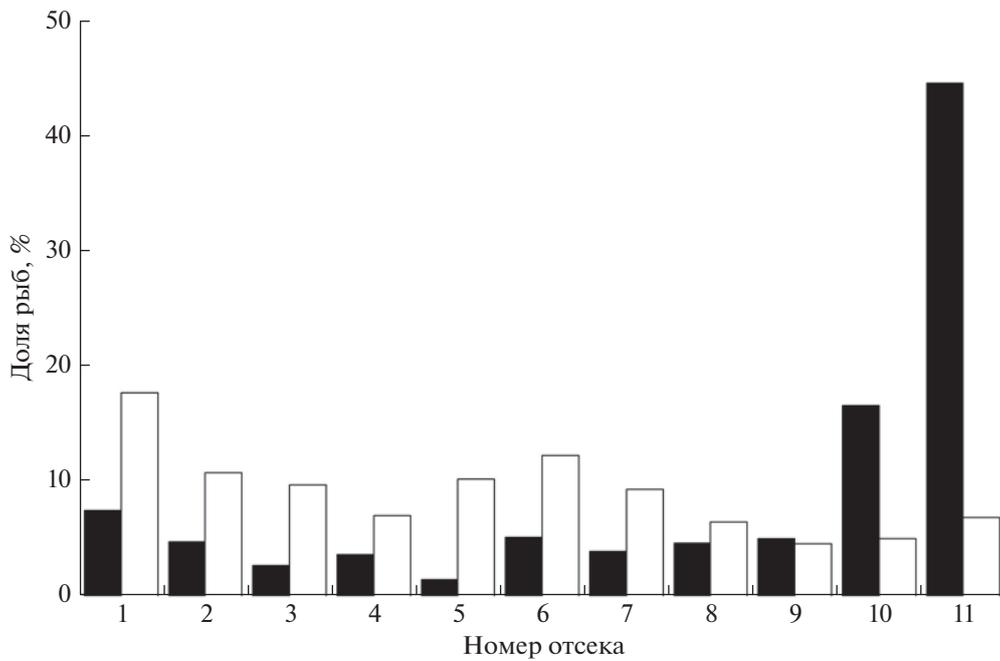


Рис. 1. Распределение анабаса *Anabas testudineus* в отсеках установки при наличии течения (■) и без него (□).

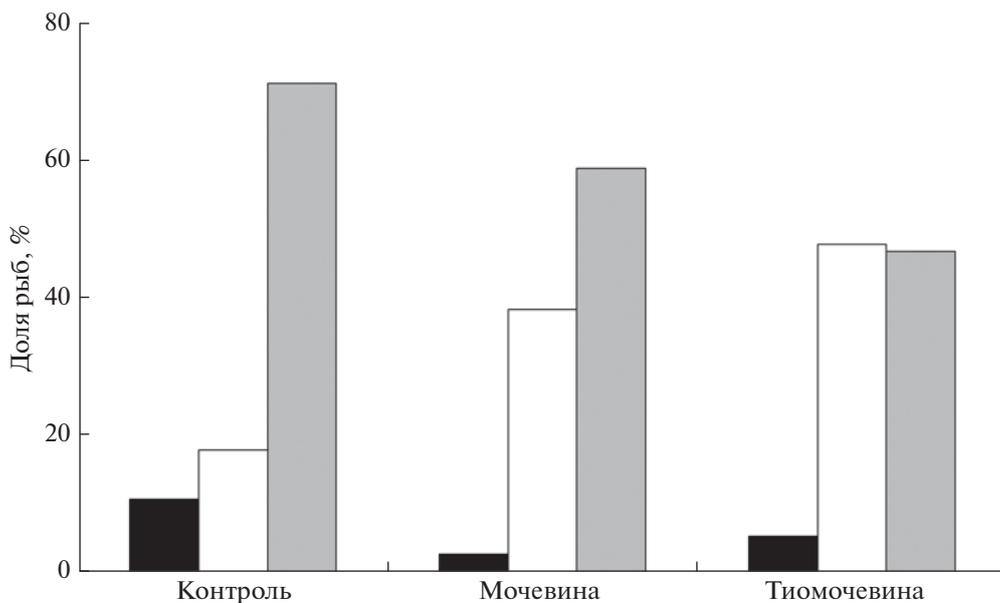


Рис. 2. Распределение (средние величины) анабаса *Anabas testudineus* относительно направления течения в “рыбоходе” к 20-й мин акклимации: (■) – выпрыгнули против течения (отсеки № 1–5), (□) – остались в стартовой камере № 6, (▒) – выпрыгнули по течению (отсеки № 6–11).

весь период регистрации при содержании в растворах мочевины и тиомочевины по сравнению с контролем выше (соответственно -0.40 и -0.45 против -0.56). В течение всего периода регистрации не обнаружено значимых различий ($p > 0.05$) по поминутным значениям I_k между анабасами, содержащимися в тиомочевине и мочевины. В от-

личие от контроля в обеих группах опытных рыб не выявлена ($p > 0.05$) динамика изменений I_k с течением времени (20 мин).

Индекс контрагентности у анабаса, содержащегося в мочевины, начинает отличаться (U -критерий: $p < 0.01$) от контрольных особей уже на

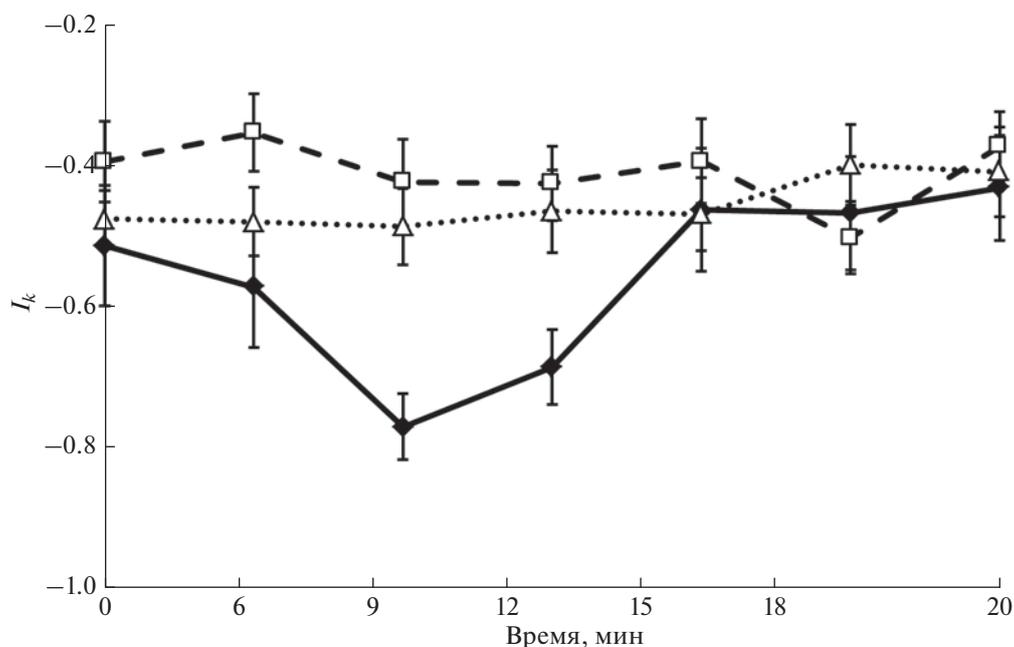


Рис. 3. Динамика индекса контрактантности (I_k) у анабаса *Anabas testudineus* контрольной группы (—), при содержании в мочеvine (- - -) и тиомочеvine (.....); (|) — ошибка средней.

2-е сут экспозиции. У рыб, содержащихся в тиомочеvine, различия проявляются только на 5-е сут экспозиции ($p < 0.01$). Максимальных значений I_k при содержании рыб в мочеvine достигает на 8-е сут (-0.34), а в тиомочеvine — на 12-е (-0.42).

Коэффициент вариации (CV) индекса контрактантности у опытных групп анабаса, содержащихся в растворах мочеvine и тиомочеvine, по сравнению с контрольной выше (соответственно 37 и 65 против 27%). У контрольных особей CV укладывается в однородную совокупность (<33%) значений I_k , в то время как у опытных особей он указывает на неоднородную совокупность величин (>33%). Максимальных значений CV достигает на 12-е сут экспозиции как в мочеvine (65%), так и в тиомочеvine (58%).

Анабасы контрольной группы чаще (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.05$), чем особи, содержащиеся в мочеvine и тиомочеvine, перемещаются в “рыбоходе” в группе (85.1 против соответственно 71.8 и 73.9%). В опытных группах несколько выше по сравнению с контрольной доля одиночных рыб (13.2 и 12.9 против 9.4%).

ОБСУЖДЕНИЕ

При влиянии мочеvine и тиомочеvine на миграционную активность анабаса прослеживаются как разные, так и общие черты. Различия касаются сроков проявления действия веществ на реакцию анабасов. Влияние мочеvine отмечено уже на 2-е сут экспозиции, в то время как тиомо-

чеvine — только на 5-е сут, что согласуется с данными по тиомочеvine, полученными нами ранее (Павлов и др., 2019). В воде мочеvine обладает меньшей химической устойчивостью, чем тиомочеvine. Полученные результаты указывают, что меньший период активности мочеvine компенсируется её более быстрым воздействием на организм.

Одной из общих черт влияния исследованных веществ является характер динамики реакции анабаса на течение — отсутствуют различия (H -критерий: $p > 0.05$) в перемещении рыб в отсеках установки. Анабасы под действием как мочеvine, так и тиомочеvine двигались преимущественно вниз по течению, что в абсолютных значениях приводило к отсутствию заметной динамики I_k на протяжении 20-минутных наблюдений. У контрольных рыб, напротив, I_k был связан (H -критерий: $p < 0.01$) с периодом опыта: скат по течению, преобладающий до середины опыта, затем становился менее выраженным, и особи перемещались в средние и верхние отсеки “рыбохода”. Изменение характера перемещений у анабаса под воздействием мочеvine и тиомочеvine может иметь важное значение в естественной среде — при ориентации рыб, их миграции и распределении в водоёмах и водотоках.

Второй общей чертой воздействия мочеvine и тиомочеvine является снижение частоты (>10%) группового перемещения анабаса в “рыбоходе”. Для анабаса характерен групповой образ жизни (Vinoy, Thomas, 2004; Зворыкин, 2018), что и демонстрируют контрольные рыбы, перемещаясь в

установке группами от трёх и более особей. Под влиянием веществ групповая направленная реорекция рыб сменяется на индивидуальную разнонаправленную, что, вероятно, и приводит к искажению общего характера динамики перемещений рыб в “рыбоходе”.

Как было показано ранее (Павлов и др., 2018, 2019), прыжки анабаса помимо неспецифической поведенческой реакции могут являться составной частью его реакции на течение и отражают миграционную активность. В данной работе об этом также свидетельствует достоверное различие в направлении прыжков в стоячей воде и при наличии течения в “рыбоходе”. Однако ранее мы получили противоречивые данные по влиянию тиомочевина на число прыжков: в одной экспериментальной работе (Павлов и др., 2018) отмечено снижение их числа, тогда как в следующей (Павлов и др., 2019), напротив, увеличение частоты прыжков на 31% у опытных рыб по сравнению с контрольными. В настоящей работе у рыб под действием как тиомочевина, так и мочевины число прыжков достоверно снижалось (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.05$). При этом второй показатель миграционной активности — I_k — во всех трёх экспериментальных работах (считая данную) сходным образом отражал влияние тиомочевина — его значения достоверно повышались. Мы полагаем, что I_k корректнее, чем число прыжков, отражает характер миграционной активности рыб.

При наличии течения анабас совершает прыжки в том же направлении, в котором двигается поток воды. Вероятно, это обусловлено тем, что такой прыжок анабасам легче реализовать за счёт сопряжённого вектора движения воды и особи. Мы рассматриваем прыжки анабаса в установке как вынужденные. По всей видимости, являясь одной из компонент, помогающих анабасу реализовать миграцию по суше, в естественной среде обитания прыжки необходимы и для преодоления препятствий, которые особь не в состоянии преодолеть по воде или не в состоянии переползти.

Таким образом, мочевина и тиомочевина модифицируют миграционное поведение рыб, что в естественных условиях может негативно отразиться на их распределении и воспроизводстве. Учитывая предыдущие данные по влиянию тиомочевина, можно с уверенностью сказать о необходимости мониторинга исследованных веществ, в том числе при комплексном химическом загрязнении внутренних водоёмов Вьетнама.

ВЫВОДЫ

1. Содержание анабаса в мочевины и тиомочевине приводит к модификации миграционной

активности: изменяется динамика перемещений в потоке, снижается частота прыжков.

2. Мочевина и тиомочевина сходным образом влияют на характер реорекции анабаса — снижают долю рыб,двигающихся по течению; но различаются по времени начала воздействия — соответственно на 2-е и 5-е сут экспозиции.

3. Оба реагента влияют на групповое поведение анабаса в потоке воды, заметно меняя групповую направленную реорекцию рыб на индивидуальную разнонаправленную.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в сборе материала; А.О. Касумяну (МГУ), В.В. Костину и Д.Д. Зворыкину (ИПЭЭ РАН) — за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор материала проведён при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа Эколан 3.2); анализ материала осуществлён при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зворыкин Д.Д. 2018. Освоение нового корма анабасом *Anabas testudineus* при одиночном и групповом содержании // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 235–239. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020133>
- Зворыкин Д.Д., Динь Тхи Хай Йен, Во Тхи Ха. 2014. Состав и основные особенности ихтиофауны пресных и солоноватых вод региона // Экология внутренних вод Вьетнама / Под. ред. Павлова Д.С., Зворыкина Д.Д. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 225–240.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Павлов Е.Д., Кравченко А.А. 2020. Влияние изменения рациона на реорекцию молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 364–367. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030157>
- Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др. 2018. Влияние тиомочевина на поведение анабаса *Anabas testudineus* в потоке воды // Там же. Т. 58. № 5. С. 584–588. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050181>
- Павлов Е.Д., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2019. Воздействие тиомочевина на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* и потребление им корма // Там же. Т. 59. № 5. С. 606–611. <https://doi.org/10.1134/S0042875219050163>
- Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно безопасные уровни воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. 1999. М.: Изд-во ВНИРО, 304 с.

- Binoy V.V., Thomas K.J.* 2004. The climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch), a freshwater fish, prefers larger unfamiliar shoals to smaller familiar shoals // *Current Sci.* V. 86. № 1. P. 207–211.
- Binoy V.V., Job N., Thomas K.J.* 2004. Influence of dicofol on the behaviour of the climbing perch, *Anabas testudineus* // *Indian J. Fish.* V. 51. № 3. P. 345–351.
- Das B.K.* 1927. The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of the development of their air-breathing organs // *Phil. Transactions.* V. 216. P. 183–216.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1928.0003>
- Davenport J., Matin A.K.M.A.* 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidea, Pisces) // *J. Fish Biol.* V. 37. P. 175–184.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x>
- Nordin I.L., Ibrahim N., Hamidin N. et al.* 2015. Acute toxicity of endosulfan to *Anabas testudineus* // *Adv. Environ. Biol.* V. 9. № 27. P. 341–345.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu.* 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 977–984.
<https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>
- Smith H.M.* 1945. The freshwater fishes of Siam, or Thailand // *Bull. US Natl. Mus.* V. 188. 622 p.
<https://doi.org/10.5479/si.03629236.188.1>
- Velmurugan B., Cengiz E.I., Yolcu M. et al.* 2018. Cytological and histological effects of pesticide chlorpyrifos in the gills of *Anabas testudineus* // *Drug. Chem. Toxicol.* P. 1–6.
<https://doi.org/10.1080/01480545.2018.1497052>
- Ziegler-Skylakakis K., Kielhorn J., Könnicker G. et al.* 2003. Concise international chemical assessment document 49. Thiourea. Geneva: WHO, 43 p.

УДК 597.56.591.134

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ВОЗРАСТЕ И РОСТЕ МЕЛКОЧЕШУЙНОЙ АНТИМОРЫ *ANTIMORA MICROLEPIS* (MORIDAE) ИЗ ВОД ПОДВОДНОГО ИМПЕРАТОРСКОГО ХРЕБТА (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ПАЦИФИКА)

© 2020 г. Н. Б. Коростелев^{1,2}, А. А. Байгалюк³, И. В. Мальцев³, А. М. Орлов^{1,4,5,6,7,*}

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

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

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

⁴Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

⁵Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁶Томский государственный университет, Томск, Россия

⁷Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 09.04.20 г.

После доработки 14.04.20 г.

Принята к публикации 15.04.20 г.

Представлены результаты изучения возраста и роста мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* из вод подводного Императорского хребта (открытые воды северо-западной части Тихого океана). В ярусных уловах отмечены рыбы длиной 43.5–84.0 см и массой 550–5640 г в возрасте 18–46 лет с преобладанием особей в возрасте 24–33 года (68.8%). Возраст самок варьирует в пределах 18–46 (в среднем 30) лет, самцов – 19–36 (27) лет. В сравнении с особями из прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана и Северо-Восточной Пацифики рыбы из вод Императорского хребта характеризуются более медленным темпом роста.

Ключевые слова: мелкочешуйная антимора *Antimora microlepis*, отолиты, возраст, рост, размеры, Императорский хребет.

DOI: 10.31857/S0042875220060028

Род *Antimora* (Moridae, Gadiformes) включает в себя два вида антимор – мелкочешуйную *A. microlepis* и клюворыльную *A. rostrata* (Small, 1981; Cohen et al., 1990; Орлов и др., 2018a). Мелкочешуйная антимора обитает в Северной Пацифике и распространена от северной части Берингова моря к югу от м. Наварин на севере до Тайваня, Гавайских о-вов и южной оконечности Калифорнийского п-ова на юге (Yeh, Drazen, 2009; Iwamoto, 2010; Yu, Ho, 2012). В открытых водах она наиболее часто встречается на подводных горах Императорского и Гавайского хребтов, изредка – на подводных возвышенностях зал. Аляска, на подводных хребтах Хуан-де-Фука и Бауэрс, а также в районах некоторых океанических разломов северо-восточной части океана (Orlov et al., 2020). *A. microlepis* регулярно встречается в прилове на глубоководном траловом, ярусном и ловушечном промысле и в отдельных районах может встречаться в заметных количествах (Fitch, Lavenberg, 1968; Eschmeyer et al., 1983; Cohen et al., 1990). Ранее счи-

талось, что мелкочешуйная антимора не имеет промыслового значения (Orlov, Abramov, 2001; Орлов, Абрамов, 2002), но недавние исследования (Давлетшина и др., 2019) показали, что она может служить источником получения диетического рыбного сырья и использоваться для производства продукции как массового, так и специального назначения. Несмотря на довольно высокую встречаемость в уловах, рост и возраст мелкочешуйной антиморы исследован лишь в водах северных Курильских о-вов, Юго-Восточной Камчатки (Orlov, Abramov, 2001; Орлов, Абрамов, 2002) и западного побережья США (Freu et al., 2017).

Цель работы – представить данные по возрасту и росту мелкочешуйной антиморы из вод подводного Императорского хребта (открытые воды северо-западной части Тихого океана) на основании анализа отолитов (сагитт) и сравнить полученные результаты с ранее опубликованными данными.

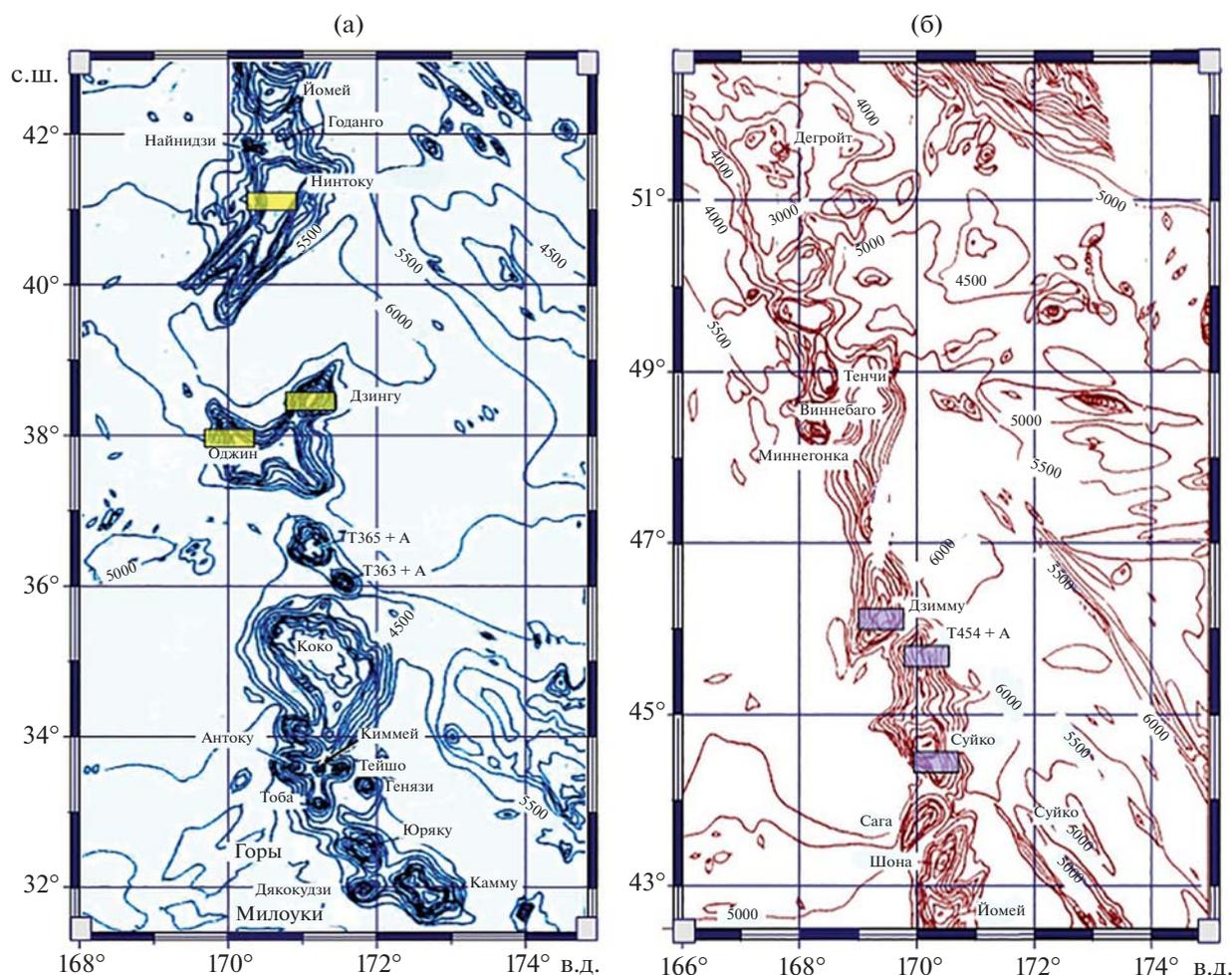


Рис. 1. Места отбора проб (■) мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* в районе подводного Императорского хребта: а – центральная часть хребта, 2014–2017 гг.; б – северная часть хребта, 2018 г.; (—) – изобаты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собирали в период с апреля по август в водах подводного Императорского (Северо-Западного) хребта на глубинах от 585 до 2417 м: в 2014–2017 гг. – в центральной (подводные горы Нинтоку, Дзингу и Оджин) (рис. 1а), в 2018 г. – в северной (подводные горы Дзимму, Суйко и “Т454+А”) частях (рис. 1б). Пробы отбирали на судах рыболовных компаний ООО “Южный крест” (СЯМ “Палмер”) и АО/РК “Восток-1” (ЯМС “Восток-7”), оснащённых однотипными ярусно-крючковыми линиями с автоматическим наживлением (Autoline Deep Sea System) “MUSTAD”.

Всего проанализировали 149 особей мелкочешуйной антиморы. Полный биологический анализ проводили по стандартным методикам (Laevastu, 1965; Правдин, 1966); измеряли общую длину (TL) и массу тела, определяли пол и стадию зрелости гонад. Отолиты (сагитты) извлекали из свежепойманной рыбы в процессе проведения

биологического анализа на борту судна. Измерение, взвешивание отолитов и определение возраста проводили в лабораторных условиях. Длину отолита (L_o) измеряли электронным штангенциркулем (“Kraftool GmbH”, Германия) с точностью до 0.01 мм; массу (W_o) – на электронных весах (“Sartorius GmbH”, Германия) с точностью до 0.001 г.

С начала 1980-х гг. при определении возраста рыб широкое применение нашёл способ подсчёта годовых колец по обожжённым сломам (спилам) отолитов, который хорошо зарекомендовал себя для донных (в том числе глубоководных) рыб западного побережья США и Канады (Beamish, McFarlane, 1987). Мелкочешуйная антимора, как и многие глубоководные рыбы, относится к долгоживущим видам (Orlov, Abramov, 2001; Орлов, Абрамов, 2002; Frey et al., 2017), поэтому её возраст определяли в соответствии с методиками, разработанными специально для некоторых долгоживущих глубоководных видов рыб (Beamish, Chilton, 1982; Rodríguez Mendoza, 2006). Отолиты

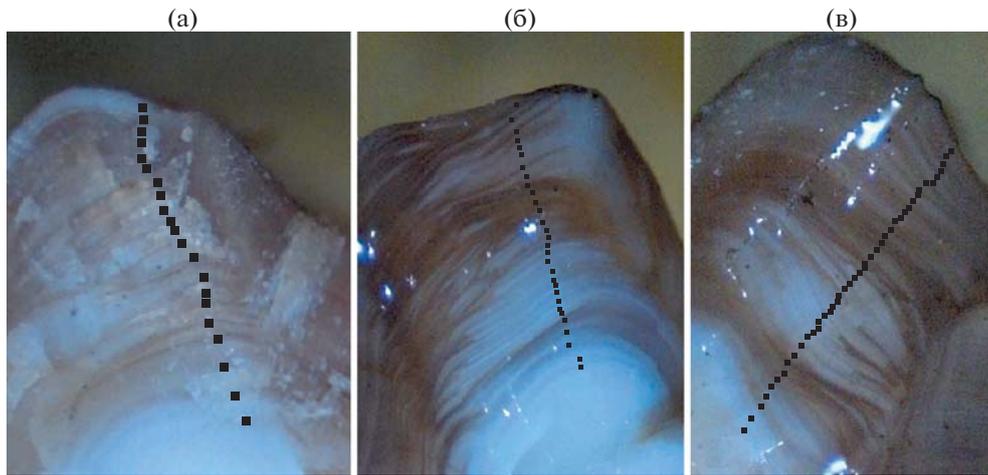


Рис. 2. Сломы отоликов мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* из Императорского хребта: а – TL 45 см, возраст 21 год; б – TL 64 см, возраст 30 лет; в – TL 80 см, возраст 44 года; (■) – годовые зоны роста.

разламывали в центральной части и прокаливали в пламени спиртовой горелки, при необходимости шлифовали. Для шлифовки отоликов использовали абразивные диски с алюминий-оксидным или силикон-карбидным покрытием зернистостью 0.1–0.9 мкм (“Buehler”, США). Возраст определяли путём подсчёта годовых колец на фотографиях (рис. 2) сломов отоликов в программе Adobe Photoshop CS6, ver. 13.0x64 software (“Adobe System Inc.”, США). Сломы фотографировали в глицерине под увеличением в отражённом свете с помощью встроенной камеры микроскопа Zeiss Stemi 305 (Германия). По результатам анализа сломов отоликов только у 141 особи отолики оказались пригодны для определения возраста, отолики восьми рыб оказались очень хрупкими и рассыпались в момент изготовления сломы или имели трудно различимые годовые приросты.

Рост антиморы описывали уравнением Бергаланфи, которое широко используется для описания роста представителей рода *Antimora* (Magnússon, 2001; Orlov, Abramov, 2001; Орлов, Абрамов, 2002; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Frey et al., 2017; Орлов и др., 2018б; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2019). Величину коэффициента детерминации (R^2) определяли методом наименьших квадратов, приведя зависимость к линейному виду (Frey et al., 2017). Среднюю удельную скорость линейного роста оценивали по формуле (Мина, Клевезаль, 1976; Алимов, 1989):

$$C = \frac{\ln L_{n+1} - \ln L_n}{t_{n+1} - t_n},$$

где L_{n+1} и L_n – средняя длина рыб в возрасте соответственно t_{n+1} и t_n . Статистическую обработку результатов проводили в программе MS Excel®, коэффициенты уравнения роста Бергаланфи рас-

считывали с помощью компьютерной программы PAST ver. 3.14 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемой выборке ввиду селективности орудия лова мелкочешуйная антимора была представлена только крупными особями TL 435–840 мм и массой 550–5640 г. При этом более 40% в улове пришлось на размерную группу 500–600 мм (рис. 3а); более 30% улова составили особи массой 1001–1500 г (рис. 3б). Доля самцов в уловах составила 21.5%, самок – 78.5%, при этом ювенильные особи в уловах отсутствовали. Самки по сравнению с самцами характеризовались большими размерами. Длина тела самцов варьировала в пределах 450–690 (560 ± 64) мм, а масса тела – 570–2360 (1304 ± 425) г, длина и масса самок – соответственно 435–840 (614 ± 81) мм и 550–5640 (2104 ± 1044) г. При TL 450–550 мм самцы и самки имели одинаковую массу тела, при $TL > 550$ мм самцы были легче самок (рис. 4).

Зависимость между длиной (L_o , мм) и массой отоликов (W_o , г) описывается степенной функцией: $W_o = 0.0002L_o^{2.7085}$, $R^2 = 0.7682$ (рис. 5).

Результаты определения возраста мелкочешуйной антиморы показали, что в улове преобладали особи в возрасте 24–33 лет (68.9%), при этом наиболее многочисленны были рыбы в возрасте 32 года (10.6%) (рис. 6).

Возрастной состав самцов и самок различался. Минимальный возраст 18 лет отмечен у самки TL 460 мм и массой 660 г. Минимальный возраст самцов (19 лет) отмечен у особи TL 485 мм и массой 680 г. Максимальный возраст (46 лет) зарегистрирован у самки TL 840 мм и массой 5260 г. Самый старый самец в исследованной выборке имел

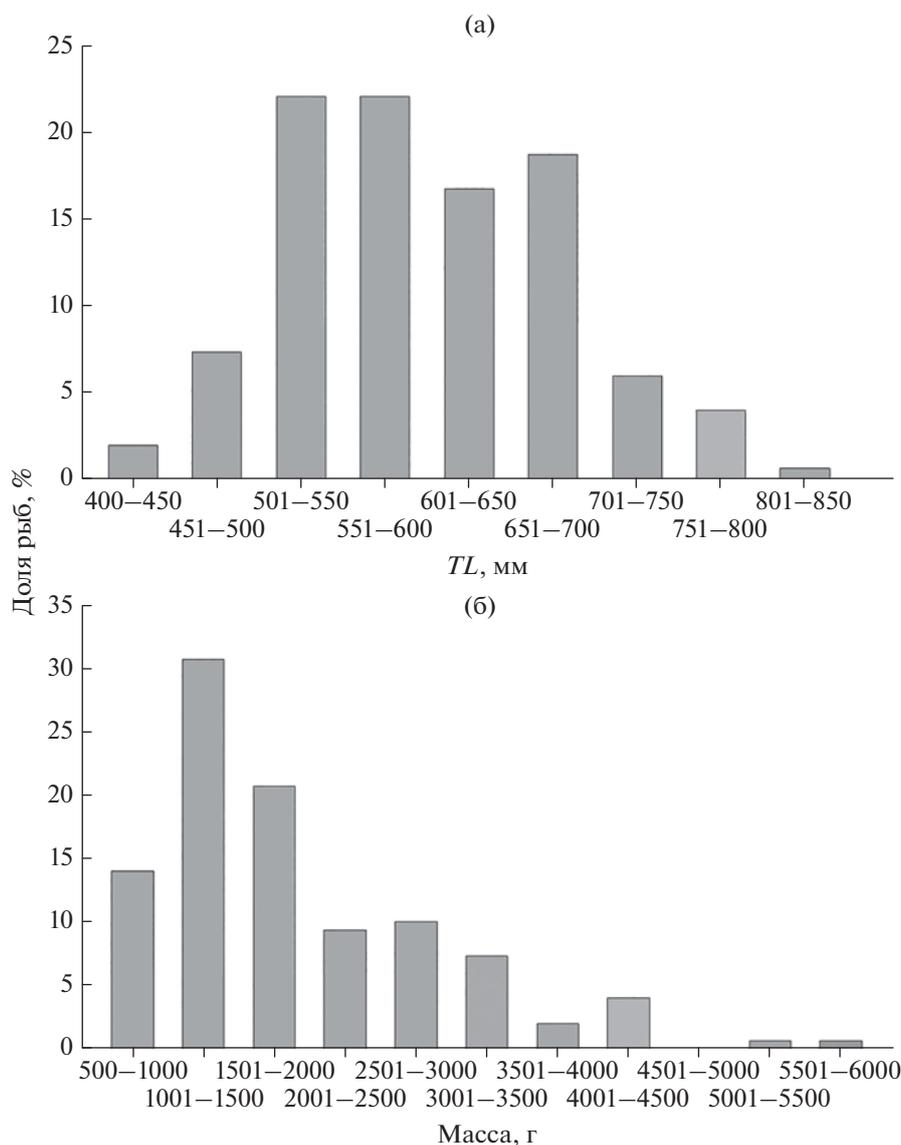


Рис. 3. Размерный состав мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* в ярусных уловах из вод Императорского хребта: а – длина (TL), б – масса.

возраст 36 лет при длине 690 мм и массе тела 1800 г (рис. 7). Средний возраст самок составил 30.4 ± 5.7 , самцов – 26.5 ± 4.2 года.

Уравнение Бергаланфи, описывающее рост самцов, имеет параметры $L_{\infty} = 556.28$, $k = 0.0025$, $t_0 = 0.96$ ($R^2 = 0.66$); самок – $L_{\infty} = 118.55$, $k = 0.0220$, $t_0 = 0.93$ ($R^2 = 0.69$). Значения коэффициента детерминации для уравнения связи между возрастом и длиной самцов несколько ниже, чем для самок, что наряду с сильно завышенным значением L_{∞} у самцов можно объяснить их небольшим числом в выборке. Самцы и самки имеют сходный темп роста (рис. 7). До 23 лет особи обоих полов растут с одинаковой скоростью, затем самки начинают незначительно опережать самцов: средняя длина

самцов в возрасте 25 лет составляет 55.5 см, а самок – 57.3 см, в 30 лет самцы имеют TL 60.0 см, самки – 62.8 см. Самцы старше 30 лет встречаются единично и максимального возраста и длины для вида достигают только самки.

Зависимость между массой отолита (W_o , г) и возрастом (t , годы) лучше всего описывается полиномиальной функцией: $W_o = 0.0002t^2 - 0.0004t + 0.1254$, $R^2 = 0.59$ (рис. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-весовой состав мелкочешуйной антиморы в уловах сильно зависит от типа орудий лова. Так, средняя длина особей в траловых уло-

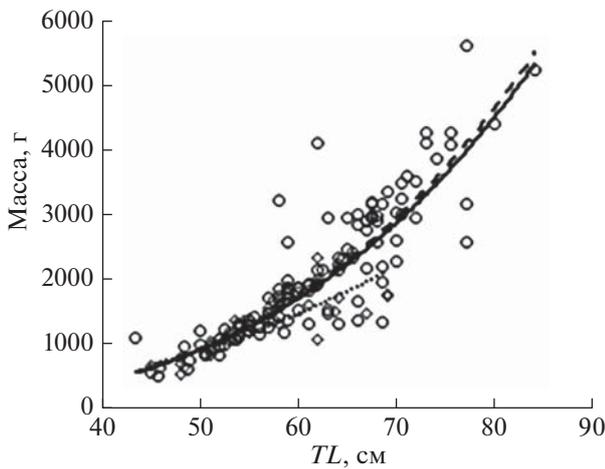


Рис. 4. Зависимость между длиной (TL) и массой тела мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* из вод Императорского хребта; (◆◇◆◇) — самцы, (○ ○ ○ ○) — самки, (—) — оба пола.

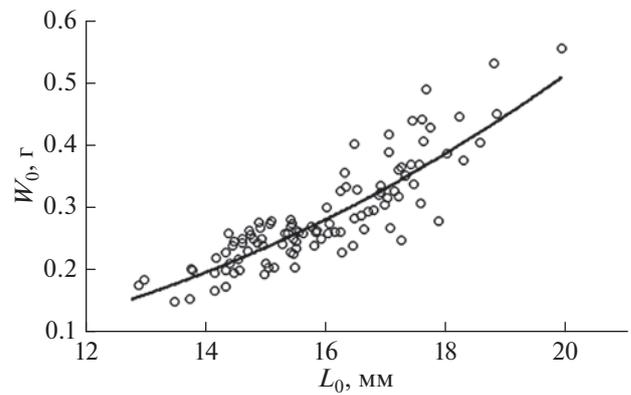


Рис. 5. Зависимость между длиной (L_0) и массой (W_0) отолита мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* из вод Императорского хребта.

вах всегда меньше 450 мм (Орлов, Абрамов, 2002; Frey et al., 2017), в то время как в ярусных уловах — ~ 600 мм, что необходимо учитывать при сравнении результатов исследований, основанных на уловах разными типами орудий лова. По нашим данным, в ярусных уловах в водах Императорского хребта самки мелкочешуйной антиморы крупнее самцов, тогда как в траловых уловах в прикамчатских и прикурильских водах Тихого океана средняя длина и масса самцов больше, чем самок (Орлов, Абрамов, 2002).

Несмотря на разный размерный состав траловых и ярусных уловов, кривые зависимости длина—масса у мелкочешуйной антиморы из разных районов Северной Пацифики очень схожи (рис. 9) и описываются уравнениями с очень близкими параметрами: для рыб из прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана — $W = 0.0029 TL^{3.2048}$, $R^2 = 0.934$ (наши данные); из Северо-Восточной Пацифики — $W = 0.0015 TL^{3.4018}$, $R^2 = 0.954$ (Frey et al., 2017); из вод Императорского хребта — $W = 0.0016 TL^{3.395}$, $R^2 = 0.807$ (настоящая работа).

Уравнения, описывающие связь между длиной и массой отолитов антимор из вод Императорского хребта и из прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана (наши данные), различаются только значениями линейного коэффициента (0.0002 против 0.0001) при равных показателях степени (2.7085). Вместе с тем полученные нами зависимости массы отолита от возраста заметно отличаются от параметров аналогичных уравнений, рассчитанных для мелкочешуйной антиморы из других районов: $W_0 = -0.00011t^2 + 0.017t + 0.032$ ($R^2 = 0.84$) — Северо-Восточная Пацифика (Frey et al., 2017); $W_0 = 0.00016t^2 + 0.058t + 0.0587$ ($R^2 =$

$= 0.82$) — прикурильские и прикамчатские воды Тихого океана (наши данные). Эти различия, возможно, обусловлены разным размерно-возрастным составом исследованных выборок.

В Северо-Восточной Пацифике отмечены существенные межгодовые колебания соотношения полов мелкочешуйной антиморы в уловах: например, в 2013 г. доля самок составляла 40%, а в 2015 г. — 25% (Frey et al., 2017). В наших же уловах преобладали самки (78.5%). Объяснить данный факт можно тем, что особи рассматриваемого вида по мере роста опускаются на большие глубины (Frey et al., 2017). Поскольку среди молодых особей соотношение полов близко к 1 : 1, а в старших возрастных группах преобладают самки, траловые уловы, получаемые на относительно небольших глубинах, представлены равным соотношением полов (рис. 10а), а в ярусных, осуществляемых на больших глубинах, преобладают самки (рис. 10б). Ранее некоторые авторы (Cohen et al., 1990) высказывали предположение о разделённости мест обитания самцов и самок мелкочешуйной антиморы, что не подтверждается нашими данными.

Несмотря на сильно различающиеся параметры уравнения Бератланфи для описания роста самцов и самок мелкочешуйной антиморы из вод Императорского хребта, расчёты удельной скорости роста показали, что с 21-го по 32-й год жизни темпы роста особей обоих полов довольно схожи (рис. 11). Впоследствии самки постепенно замедляют рост, а самцы перестают встречаться в ярусных уловах. В литературе имеются указания на соответствие параметров роста обоих полов антиморы уравнению Бератланфи (Fossen, Bergstad, 2006; Орлов и др., 2018б, Vedishcheva et al., 2019), которое считается применимым ко многим долгоживущим и медленно растущим рыбам (Morales-Nin, 1990; Allain, Lorange, 2000). Однако в

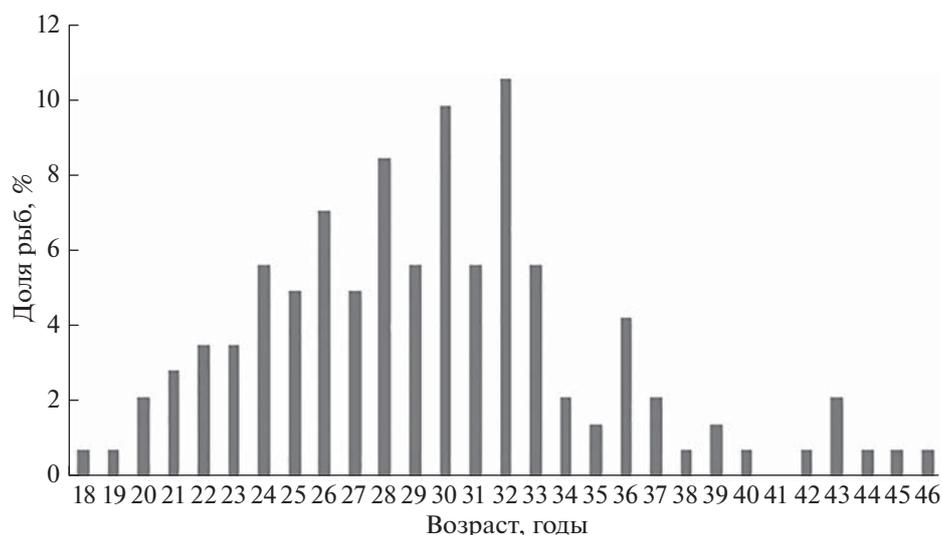


Рис. 6. Возрастной состав мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* в ярусных уловах из вод Императорского хребта.

нашем случае значения параметров этого уравнения для самцов, видимо, не отражают закономерности их роста ввиду небольшой по объёму и с коротким размерным рядом выборки.

В некоторых работах по изучению возраста клюворылой антиморы (Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Орлов и др., 2018б) указывалось на трудности как при приготовлении сломов отолитов, так и при интерпретации полученных данных. В нашей выборке подсчёт годовых колец оказался невозможен в 5% случаев.

Поскольку уловы при ярусном промысле состоят преимущественно из рыб крупного размера, наша выборка была представлена коротким размерным рядом. Именно этим можно объяснить невысокие значения коэффициента детерминации для зависимостей длина тела—возраст и масса отолита—возраст мелкочешуйной антиморы.

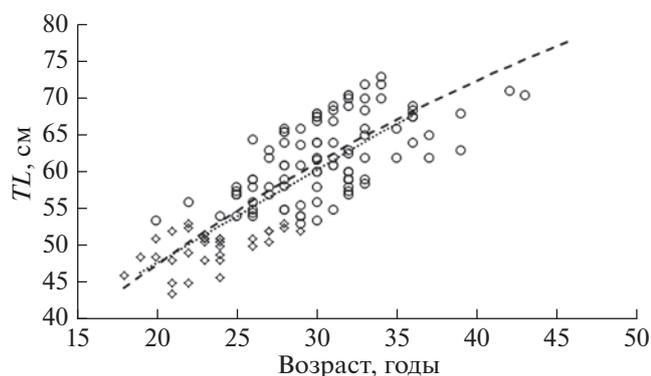


Рис. 7. Темп роста самцов (◆◆◆) и самок (○ ○ ○) мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* в водах Императорского хребта.

Подтверждением этому может служить пример из вод Юго-Западной Гренландии (Орлов и др., 2018б), когда величина R^2 для ювенильных особей клюворылой антиморы TL 18–42 см была равна 0.58, в то время для самок с более длинным размерным рядом (21–70 см) она уже составляла 0.95.

Параметры уравнения роста Бергаланфи, полученные на основании выборки из вод Императорского хребта, значительно отличаются от таковых из других районов Северной Пацифики (таблица), что можно объяснить различиями размерно-возрастного состава выборок, а также разными методиками, поскольку при определении возраста антимор из прикамчатских и прикурильских вод Тихого океана (Orlov, Abramov, 2001; Орлов, Абрамов, 2002) отолиты не прокаливали. Вы-

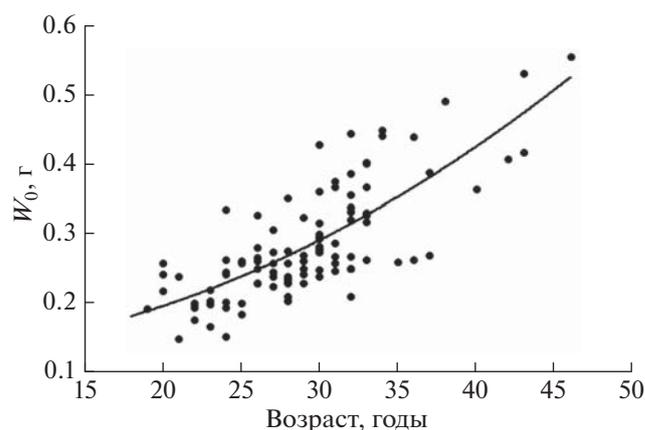


Рис. 8. Зависимость между массой отолита (W_0) и возрастом мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* в водах Императорского хребта.

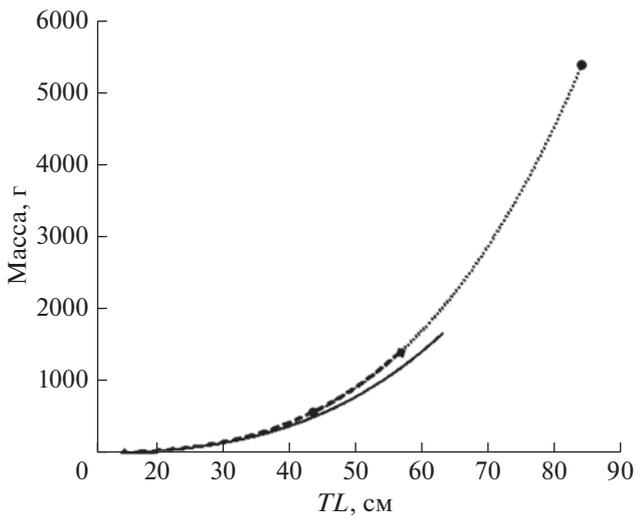


Рис. 9. Зависимость между длиной (TL) и массой тела мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* из разных районов Северной Пацифики: (···●···) – воды Императорского хребта (наши данные), (—) – прикурильские и прикамчатские воды Тихого океана (наши данные), (-◆-) – Северо-Восточная Пацифика (Frey et al., 2017).

Юго-Восточной Камчатки (Орлов, Абрамов, 2002), где $L_{\infty} = 125.9$ см ($n = 109$), и водах Гренландии (Fossen, Bergstad, 2006), где $L_{\infty} = 2332.0$ см ($n = 68$). Значение коэффициента k , который характеризует скорость достижения предельной длины, в выборке из вод Императорского хребта, состоящей из крупных рыб, заметно ниже, чем в уловах из Северо-Восточной Пацифики (Frey et al., 2017) и прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана (Орлов, Абрамов, 2002), что может быть связано с замедлением скорости роста по мере старения особей.

Несмотря на растущее число исследований возраста глубоководных рыб, включая антимор, определение возраста по сломам отолитов нуждается в валидации другими методами. С этой целью была предпринята попытка сравнения определения возраста *A. microlepis* по позвонкам и отолитам (Korostelev et al., 2020), результаты которой показали практически одинаковое число колец на отолитах и позвонках. Поскольку антиморы ведут глубоководный образ жизни, более надёжные определения её возраста возможны радиометрическим методом, например, с использованием пары изотопов Pb-210/Ra-226 (Smith et al., 1991; Cailliet et al., 2001; Буслев, 2009). Недавние исследования микро- и ультрамикроэлементного состава отолитов двух видов антимор (Коростелев, Орлов, 2020) показали наличие в них концентраций свинца, достаточных для определения возраста радиометрическим методом. Современные способы лова и глубины обитания антимор не позволяют поймать достаточное число их ли-

шнее значение предельной длины (L_{∞}), скорее всего, обусловлено значительной долей крупных и отсутствием мелких особей в нашей выборке. Подобные завышения отмечаются и в других исследованиях возраста антимор, например, в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и

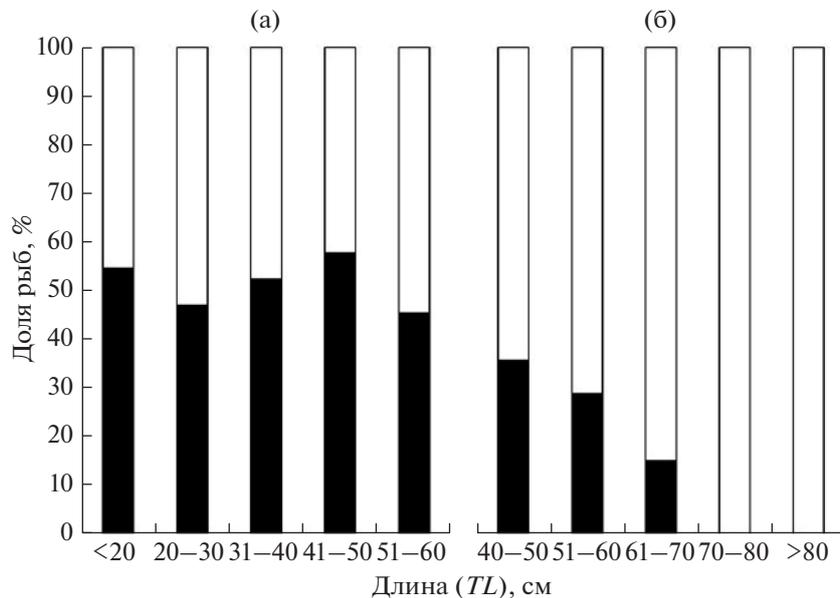


Рис. 10. Соотношение самок (□) и самцов (■) в разных размерных группах мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis*: а – траловые уловы, прикурильские и прикамчатские воды Тихого океана (наши данные); б – ярусные уловы, воды Императорского хребта.

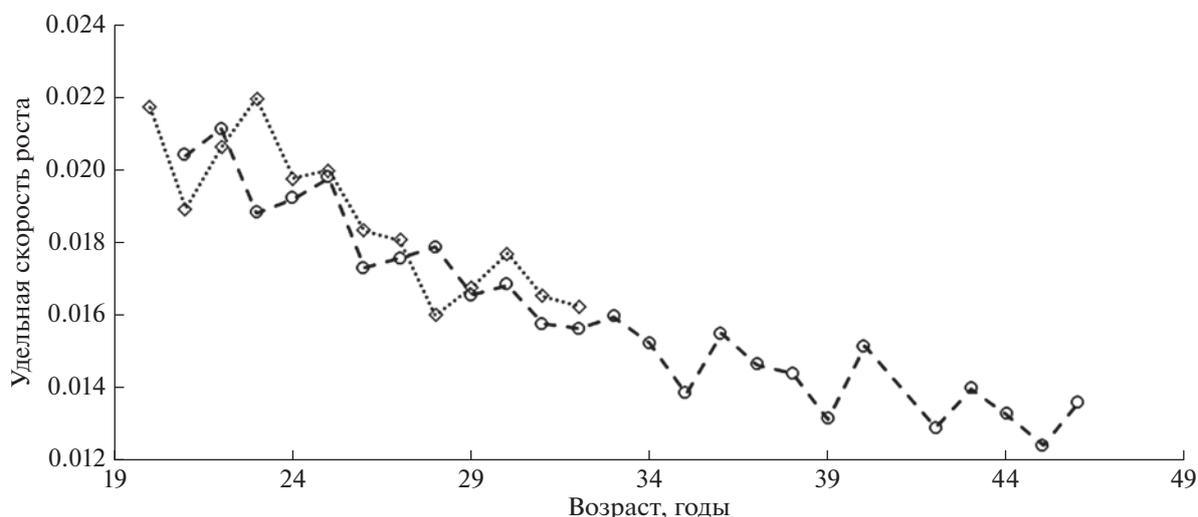


Рис. 11. Удельная скорость роста самцов (---◇---) и самок (---○---) мелкочешуйной антимоны *Antimora microlepis* в водах Императорского хребта.

Параметры уравнения роста Берталанфи мелкочешуйной антимоны *Antimora microlepis* в разных частях ареала

Район	Параметры уравнения роста				n, экз.	Источник информации
	L_{∞} (TL)	k	t_0	R^2		
Прикурильские и прикамчатские воды Тихого океана	125.9	0.031	0.91	—	109	Орлов, Абрамов, 2002
Северо-Восточная Пацифика	61.2	0.100	-2.69	0.78	247	Frey et al., 2017
Воды Императорского хребта	138.1	0.016	0.90	0.70	141	Наши данные

Примечание. L_{∞} (TL, см) — асимптотическая общая длина тела рыбы; k — константа, характеризующая скорость достижения асимптотической длины; t_0 — условное значение возраста, при котором длина рыбы равна нулю; R^2 — коэффициент детерминации, n — число изученных особей.

чинок и ранней молоди, поэтому полученные ранее сведения по возрасту и росту могут быть скорректированы по мере получения новых данных об антимомах в первые годы жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 152 с.
- Буслов А.В. 2009. Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 14. С. 32–46.
- Давлетшина Т.А., Шульгина Л.В., Павел К.Г., Мальцев И.В. 2019. Технохимическая характеристика глубоководного объекта антимоны мелкочешуйной *Antimora microlepis* // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 230–238. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-230-238>
- Коростелев Н.Б., Орлов А.М. 2020. Содержание микро- и ультрамикрорезлементов в отолитах клюворылой *Antimora rostrata* и мелкочешуйной *A. microlepis* антимоны (Moridae, Teleostei) // Океанология. Т. 60. № 6. С. 910–914.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Орлов А.М., Абрамов А.А. 2002. Новые данные о мелкочешуйной антимоны *Antimora microlepis* (Moridae) из северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 70–78.
- Орлов А.М., Григоров И.В., Лазарева Н.И. 2018а. Сравнительный морфологический анализ антимоны (*Antimora* spp., Moridae, Gadiformes) на основании ихтиологических коллекций // Зоол. исследования. № 20. С. 98–111.
- Орлов А.М., Ведищева Е.В., Трофимова А.О., Орлова С.Ю. 2018б. Возраст и рост клюворылой антимоны *Antimora rostrata* (Moridae) в водах юго-западной Гренландии // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 192–200. <https://doi.org/10.7868/S004287521802008X>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 373 с.

- Allain V., Lorance P. 2000. Age estimation and growth of some deep-sea fish from the northeast Atlantic Ocean // *Cybiuim*. V. 24. P. 7–16.
- Beamish R.J., Chilton D.E. 1982. Preliminary evaluation of a method to determine the age of sablefish (*Anoplopoma fimbria*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. P. 277–287.
- Beamish R.J., McFarlane G.A. 1987. Current trends in age determination methodology // *Age and growth of fish*. Ames: Iowa State Univ. Press. P. 15–42.
- Cailliet G.M., Andrews A.H., Burton E.J. et al. 2001. Age determination and validation studies of marine fishes: do deep-dwellers live longer? // *Exp. Gerontol.* V. 36. P. 739–764.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. 1990. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes) // An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. V. 10. FAO Fish. Synopsis. № 125. FAO: Rome, 442 p.
- Eschmeyer W.N., Herald E.S., Hamman H. 1983. A field guide to Pacific coast. Boston: Houghton Mifflin Co., 336 p.
- Fitch J.E., Lavenberg R.J. 1968. Deep-water fishes of California. Berkley: Univ. Calif. Press, 155 p.
- Frey P.H., Keller A.A., Simon V. 2017. Dynamic population trends observed in the deep-living Pacific flatnose, *Antimora microlepis*, on the US West Coast // *Deep-Sea Res. Pt. I*. V. 122. P. 105–112.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.006>
- Fossen I., Bergstad O.A. 2006. Distribution and biology of blue hake *Antimora rostrata* (Pisces: Moridae), along the mid-Atlantic Ridge and off Greenland // *Fish. Res.* V. 82. № 1–3. P. 19–29.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.023>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* V. 4. P. 9.
- Horn P.L., Sutton C.P. 2015. An assessment of age and growth of violet cod (*Antimora rostrata*) in the Ross Sea, Antarctica // *Polar Biol.* V. 38. № 9. P. 1553–1558.
<https://doi.org/10.1007/s00300-015-1702-3>
- Iwamoto T. 2010. *Antimora microlepis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010. Article e.T155287A4766841. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T155287A4766841.en>
- Korostelev N.B., Vedishcheva E.V., Orlov A.M. 2019. Age and growth of *Antimora rostrata* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) from the Kerguelen and Crozet Islands in the southern Indian Ocean // *Polar Rec.* V. 55. № 6. P. 452–459.
<https://doi.org/10.1017/S0032247420000157>
- Korostelev N.B., Frey P.H., Orlov A.M. 2020. Using different hard structures to estimate the age of deep-sea fishes; a case study of the Pacific flatnose, *Antimora microlepis* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) // *Fish. Res.* V. 232. Article 105731. 4 p.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105731>
- Laevastu T. 1965. Manual of methods in fisheries biology. FAO: Rome, 51 p.
- Magnússon J.V. 2001. Distribution and some other biological parameters of two morid species *Lepidion eques* (Günther, 1887) and *Antimora rostrata* (Günther, 1878) in Icelandic waters // *Fish. Res.* V. 51. № 2–3. P. 267–281.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00251-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00251-X)
- Morales-Nin B. 1990. A first attempt at determining growth patterns of some Mediterranean deep-sea fishes // *Sci. Mar.* V. 54. P. 241–248.
- Orlov A.M., Abramov A.A. 2001. New data on Pacific flatnose, *Antimora microlepis* (Moridae) from the northwestern Pacific Ocean // *Oceans, 2001. MTS/IEEE Conference and Exhibition*. V. 2. P. 833–841.
<https://doi.org/10.1109/OCEANS.2001.968227>
- Orlov A.M., Bannikov A.F., Orlova S.Yu. 2020. Hypothesis of *Antimora* spp. (Moridae) dispersion in the world oceans based on data on modern distribution, genetic analysis, and ancient records // *J. Ichthyol.* V. 60. № 3. P. 399–410.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220030108>
- Rodríguez Mendoza R.P. 2006. Otoliths and their applications in fishery science // *Ribarstvo*. V. 64. № 3. P. 89–102.
- Small G.J. 1981. A review of the bathyal fish genus *Antimora* (Moridae: Gadiformes) // *Proc. Calif. Acad. Sci.* V. 42. № 13. P. 341–348.
- Smith J.N., Nelson R., Campana S.E. 1991. The use of Pb-210/Ra-226 434 and Th-228/Ra-228 disequilibria in the ageing of otoliths of marine fish // *Radionuclides in the study of marine processes*. N.Y.: Elsevier. P. 350–359.
- Vedishcheva E.V., Korostelev N.B., Gordeev I.I., Orlov A.M. 2019. A first attempt to evaluate the age and growth of blue hake *Antimora rostrata* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) from the Lazarev and Weddell seas (Antarctic) // *Polar Rec.* V. 55. № 1. P. 25–31.
<https://doi.org/10.1017/S0032247419000147>
- Yeh J., Drazen J.C. 2009. Depth zonation and bathymetric trends of deep-sea megafaunal scavengers of the Hawaiian Islands // *Deep-Sea Res. Pt. I*. V. 56. № 2. P. 251–266.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.08.005>
- Yu Y., Ho H.-C. 2012. Review of codfish family Moridae (Teleostei: Gadiformes) from Taiwan // *Platax*. V. 9. P. 33–59.

УДК 597.5 Zoarcidae

МЕЛАНОСТИГМА БЕЛЛИНСТАУЗЕНА *MELANOSTIGMA BELLINGSHAUSENI* SP. N. (ZOARCIDAE) – НОВЫЙ ВИД ПЕЛАГИЧЕСКОЙ БЕЛЬДЮГИ С БОЛЬШИХ ГЛУБИН ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КЕРГЕЛЕНСКОГО ПЛАТО (ЮЖНЫЙ ОКЕАН)

© 2020 г. М. В. Орловская*, А. В. Балужкин

Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: Maria.Orlovskaya@zin.ru

Поступила в редакцию 22.04.2020 г.

После доработки 27.04.2020 г.

Принята к публикации 27.04.2020 г.

Описан новый вид *Melanostigma bellingshauseni* sp. n. с больших глубин (1000–1010 м) центральной части плато Кергелен (индоокеанский сектор Южного океана). Новый вид отличается от других видов меланостигм общей светлой окраской тела и головы (светлые рыло, челюсти, трубки ноздрей, светло-коричневая ротовая полость, включая дыхательные перепонки), оригинальной комбинацией ряда счётных признаков скелета позвоночника, плавников и строением каналов боковой линии головы. Выдвинута гипотеза о том, что меланостигмы – не пелагические, а преимущественно донные животные, обитающие в вырытых ими норах, которые используются как для охотничьих засад, так и для защиты от хищников. Обсуждаются морфологические адаптации для такого образа жизни.

Ключевые слова: *Melanostigma bellingshauseni* sp. n., пелагические бельдюги, таксономия, Кергеленское плато, Южный океан.

DOI: 10.31857/S0042875220060041

К настоящему времени род *Melanostigma* Günther, 1881 включал 14 видов, обитающих во всех океанах планеты, кроме Северного Ледовитого: североатлантическая меланостигма *M. atlanticum* Koefoed, 1952 (Северная Атлантика, на западе от Ньюфаундленда на юг до м. Хаттерас (Гаттерас), на востоке от Шотландии до западной Сахары и западной части Средиземного моря), глубоководная меланостигма *M. bathium* Bussing, 1965 (тихоокеанское побережье Южной Америки от юга Чили до Галапагосских о-вов), вялая меланостигма *M. flaccidum* Waite, 1914 (восточное побережье Новой Зеландии), желатиновая меланостигма *M. gelatinosum* Günther, 1881 (тихоокеанское побережье Южной Америки, Магелланов пролив), нежданная меланостигма *M. inexpectatum* Parin, 1977 (Западная экваториальная Пацифика, Большой Барьерный риф), меланостигма Харина *M. kharini* Balushkin et Moganova, 2018 (хребет Геракл, Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие), японская меланостигма *M. japonicum* Balushkin, 2019 (тихоокеанское побережье юга Японии), меланостигма Лазарева *M. lazarevi* Orlovskaya et Balushkin, 2020 (море Дюрвила, Южный океан), тёмноголовая меланостигма *M. meteori* Balushkin et Orlovskaya, 2019 (подводная гора Метеор, Юго-Восточная Атлантика), меланостигма Ольги *M. olgae* Balushkin et Moganova,

2017 (Южные Сандвичевы о-ва, Западная Антарктика), *M. orientale* Tominaga, 1971 (тихоокеанское побережье центральной Японии), чёрная меланостигма *M. pammelas* Gilbert, 1896 (Северо-Восточная Пацифика), талассная меланостигма *M. thalassium* Orlovskaya et Balushkin, 2019 (Китовый хребет, Юго-Восточная Атлантика), меланостигма Витязя *M. vitiazi* Parin, 1979 (море Банда, Индо-Вест-Пацифика).

Настоящая статья посвящена описанию нового вида, экземпляры которого были обнаружены в 1972 г. в морской экспедиции АзЧерНИРО (ныне Керченский филиал (“ЮгНИРО”) Азово-Черноморского филиала (“АзНИИРХ”) ФГБНУ “ВНИРО”) на научно-промысловом судне “Фюлент”, проводившем поисковые траления на больших глубинах центральной части Кергеленского плато.

Андерсон (Anderson, 1988, 1990) в ревизии рода *Melanostigma* Южного полушария относит меланостигм Кергеленского плато к виду *M. gelatinosum* (sensu lato), занимающему, по его мнению, огромный циркумглобальный ареал от берегов Антарктиды на юге до ~ 30° ю.ш. на севере. Вместе с тем наши исследования последних лет (Балужкин, Моганова, 2017, 2018; Балужкин, 2019;

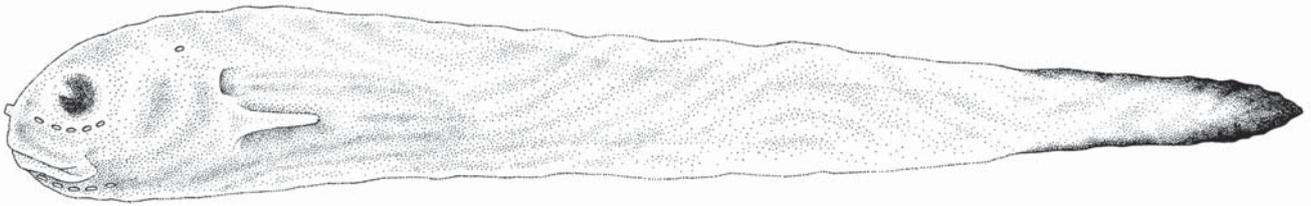


Рис. 1. Меланостигма Беллинсгаузена *Melanostigma bellingshausenii* Orlovskaya et Balushkin sp. n.: голотип ЗИН № 56518 – *TL* 193.9 мм, *SL* 180.2 мм, Кергеленское плато, 51°10'6" ю.ш. 71°24'8" в.д., глубина 1000–1010 м.

Балушкин, Орловская, 2019; Орловская, Балушкин, 2019) показали, что *M. gelatinosum* (non Günther, 1881) Anderson, 1988 представляет собой сборный таксон, состоящий из целого ряда узкокопальных видов, занимающих ограниченные ареалы. Таких видов к настоящему времени выявлено не менее пяти (*M. flaccidum*, *M. lazarevi*, *M. meteori*, *M. olgae* и *M. thalassium*). Как это будет показано ниже, новый вид надёжно отличается от *M. gelatinosum* Günther, 1881, обитающего, по нашим представлениям, исключительно в водах юга Южной Америки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Подробные данные о материалах фондовой коллекции меланостигм лаборатории ихтиологии ЗИН РАН, которые были использованы в сравнительных целях, изложены в наших предыдущих публикациях (Balushkin et al., 2011; Балушкин и др., 2012; Балушкин, Моганова, 2017, 2018; Балушкин, 2019; Балушкин, Орловская, 2019; Орловская, Балушкин, 2019). Коллекции лаборатории содержат экземпляры большинства видов рода, за исключением *M. orientale* и *M. bathium* (в распоряжении авторов находятся только рентгенограммы 2 экз. этих видов). При описании нового вида мы следовали схеме, применявшейся в наших упомянутых выше публикациях. Число лучей в хвостовом плавнике подсчитывали по снимкам, полученным на рентгенографической установке ПРДУ-02. Измерения позвонков выполняли по четырём передним туловищным позвонкам (с 5-го по 8-й). Жаберные тычинки и лучи в грудном плавнике подсчитывали только с правой стороны тела. Рисунки выполнены первым автором. В описании первая цифра относится к голотипу, цифры в скобках – к паратипам. Под центральной частью Кергеленского плато мы понимаем область, обозначенную в недавней геолого-географической классификации плато как Центральная провинция (сектор) (Шайхуллина и др., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Melanostigma bellingshausenii Orlovskaya et Balushkin sp. n. – меланостигма Беллинсгаузена

(рис. 1)

Голотип: ЗИН № 56518 – *TL* 193.9 мм, *SL* 180.2 мм, БМРТ “Фиолент”, рейс № 2, трал № 150, Кергеленское плато, 51°10'6" ю.ш. 71°24'8" в.д., глубина 1000–1010 м, 06.12.1972 г., коллектор И.С. Чечун.

Паратипы: ЗИН № 56519 – 9 экз., *TL* 55.1–193.9 мм, *SL* 50.4–180.2 мм, пойманы вместе с голотипом.

Диагноз. Супратемпоральная комиссура законченная (полная), без разрывов и потерь сегментов; нет корональной комиссуры; есть пора в темпоральном канале; боковая линия включает три серии невромастов (преддорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную); жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге 27 (23–27), из них в наружном ряду 13 (10–13), во внутреннем – 14 (13–16); в грудном плавнике 8 (8) лучей; позвонков 87 (86–91), из них туловищных 21 (21–23), хвостовых 66 (68–71); длина верхней челюсти 7.4 (6.5–7.8)% *SL*; верхняя губа срастается с рылом; передние туловищные позвонки слабо асимметричные, длина передней части центра позвонков (от 5-го до 8-го) составляет 70–92% длины его задней части; светлое тело и голова, включая кончик рыла, трубки ноздрей и ротовую полость; хвост с тёмной полосой на концах лучей спинного, анального и хвостового плавников.

Основные счётные признаки (таблица). *D* 83 (80–85), *A* 67 (65–69), *P* 8 (8), *C* 9 (9–10), *vert.* 21 + 66 = 87 (21–23 + 64–68 = 86–91), до трёх рядов мелких конических зубов у симфиза челюстей.

Тело низкое, сильно удлинённое и утончённое к концу, его максимальная высота располагается в районе задней части головы и составляет 11.7 (10.7–12.9)% *SL*. Хвостовой плавник утончён к концу. Кожа нежная полупрозрачная подвижная, с тонким развитым желеобразным слоем, без чешуи. Голова небольшая, содержится 6.7 (5.7–6.9) раза в *TL*, рыльный подъём очень крутой. Рот конечный, разрез рта слегка косой, у голотипа при

взгляде снизу видны зубы на *praemaxillare*. Задний край верхней челюсти заходит снизу за вертикаль переднего края зрачка. Одна пара крупных ноздрей с неокрашенными светлыми трубками, их продольный диаметр примерно в три раза больше такового 1-й поры (*pio₁*) надглазничного канала боковой линии. Жаберное отверстие небольшое, расположено выше верхнего края грудного плавника примерно на расстояние своего вертикального диаметра. Жаберных лучей 6. Жаберные тычинки одновершинные, широкие и длинные.

Челюстные зубы конические подвижные, их размеры уменьшаются кзади; на *praemaxillare* в два—три ряда у симфиза челюстей, далее в два ряда. Есть зубы на сошнике (15 зубов в три ряда у голотипа) и на нёбных костях.

Рентгенограмма. Позвонок до 1-го птеригофора *D* 2 (2–3), впереди 1-го хвостового позвонка 3 (2–3) птеригофора, поддерживающих первые лучи анального плавника. Позвонки амфицельные, с высокими невральными дугами, снабжёнными крупными сочленовными отростками (*zygapophyses*). Презигапофизы позвонка налегают сверху на постзигапофизы предшествующего позвонка. Парапофизы видны обычно с 4-го (3-го или 4-го) позвонка. Верхние и нижние рёбра (*epipleuralia* и *pleuralia*) доходят назад не далее 7-го (6–10-го) туловищного позвонка.

У паратипа *SL* 115.9 мм составляющие уростилярный позвонок два центра (*pu1* и *u1*) не срастаются друг другом (редчайшая мутация среди высших групп костистых рыб), у остальных типовых экземпляров эти центры слиты и к ним прикреплены две гипуральные пластинки (эпаксиальная и гипаксиальная), несущие по 3 (3–4) луча *C*. У паратипа *SL* 104.2 мм сложный предуростилярный позвонок, составленный из слившихся центров *pu2* и *pu3*. *Erigale* одно, слабо окостеневающее, кость нависает над задней частью предуростилярного позвонка. *Erigale* поддерживает два верхних луча *C*, которые в отличие от остальных лучей хвостового плавника значительно смещены вперёд примерно до вертикали середины уростиля. Нет верхнего остистого (неврального) отростка на предуростилярном позвонке.

Сейсмосенсорная система головы состоит из парных супраорбитального (*CSO*), инфраорбитального (*CIO*), темпорального (*CT*) и преоперкуло-мандибулярного (*CPM*) каналов и непарной супратемпоральной комиссуры (*CST*). Первые три канала соединяются между собой позади глаза. Преоперкуло-мандибулярные каналы обособлены, не имеют связи ни между собой, ни с темпоральными каналами; супраорбитальные каналы не связаны друг с другом (корональная комиссура отсутствует). Супратемпоральная комиссура полная. В *CPM* и в *CIO* по пять (5) пор с каждой стороны, в обоих каналах поры от-

носительно небольшие. Не имеет пор *CST*. В *CSO* и *CT* по одной поре — первая назальная (*psol*), расположенная впереди и немного медиальнее ноздри.

Структурные элементы каналов, изученные у паратипов № 56519 (4-й и 7-й экз.) (рис. 2): в *CSO* четыре сенса (*SOI* (= *nasale*), *SOII*, *SOIII* и *SOIV*); в *CIO* девять сенсов, из них три в *lacrimale* (*IOI–IOIII*) и шесть сенсов, соответствующих инфраорбитальным костям (*infraorbitale 2–infraorbitale 6*). В *CT* два сенса: *CTI* в *ptericum* и *CTII* (*tabulare temporale*), от места сочленения последних отходит *CST*. В *CPM* шесть сенсов (*PMI–PMVI*). В *CST* по два сенса с каждой стороны головы — латеральный *tabulare parietale* (*STI*) и медиальный *tabularia supraoccipitale* (*STII*), обе кости не срастаются с костями черепа.

Боковая линия туловища включает три серии поверхностных невромастов: предорсальную (*PDLL*), дорсолатеральную (*DLL*) и медиолатеральную (*MLL*). Невромасты во всех сериях слабо заметны, что не позволяет их точно подсчитать во всех сериях.

Измерения, в % с: ширина головы 48.8 (38.2–52.9), высота головы 65.7 (53.5–70.6), длина верхней челюсти 46.4 (35.5–45.4), длина рыла 27.3 (21.5–32.9), ширина межглазничного расстояния 36.7 (27.6–44.7), продольный диаметр орбиты 26.0 (28.8–40.0). Измерения типовых экземпляров в % *SL* приведены в таблице.

О к р а с к а. Тело светло-серое с голубым отливом вдоль боков, на верху головы и туловища. Сквозь полупрозрачный, хорошо развитый железистый слой просвечивается срединная (мышечная) часть туловища. Ростральный конец головы и трубочки ноздрей светлые. Хвостовая часть тела с узкой тёмной каймой, образованной кончиками лучей спинного, анального и хвостового плавников. Хвостовой плавник светло-коричневый, темнеющий к концу. Грудные плавники светлые. Ротовая полость светло-коричневая, включая дыхательные перепонки; жаберная полость более тёмная; жаберные лепестки белые, жаберные тычинки наружного и внутреннего рядов разделены высокой кожной перепонкой коричневого цвета. Перитонеум чёрный. Чёрное окаймление у ануса.

Э т и м о л о г и я. Вид назван именем выдающегося российского мореплавателя Фаддея Фаддеевича Беллинсгаузена (1778–1852). Он руководил русской кругосветной военно-морской экспедицией 1819–1821 гг., в которой 200 лет назад 16 января (по старому стилю) 1820 г. на южной широте 69°21'28" и западной долготы 2°14'50" была открыта Антарктида (Беллинсгаузен, 1831. С. 172).

Р а с п р о с т р а н е н и е, б и о л о г и я. Новый вид известен только по типовой серии, пойманной в центральной части Кергеленского плато на

Морфометрические признаки типовой серии <i>Melanostigma bellingshauseni</i> sp. n.		Парагипы № 56519 – 9 экз.																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9										
Признак	Голотип № 56518																			
<i>TL</i> , мм	193.9	149.8	129.7	120.2	129.7	115.6	116.8	113.2	85.6	55.1										
<i>SL</i> , мм	180.2	141.8	124.9	115.9	118.9	107.7	107.6	104.2	78.4	50.4										
B % SL																				
<i>h</i>	10.7	9.3	7.4	7.9	12.4	10.9	9.9	10.0	9.1	11.3										
<i>aA</i>	35.7	37.8	39.6	38.1	37.4	37.9	36.7	37.6	37.1	39.3										
<i>pA</i>	73.5	68.3	69.6	68.6	693.9	67.1	73.4	12.7	72.8	73.6										
<i>IBrA</i>	19.9	21.5	23.1	20.9	20.4	20.2	20.4	19.5	18.0	19.4										
<i>IP</i>	7.0	7.4	6.8	7.1	7.0	7.3	7.5	8.1	7.1	6.3										
<i>BrP</i>	1.6	1.1	0.8	1.3	1.4	0.7	1.0	1.3	1.0	0.6										
<i>dBr</i>	0.5	0.6	0.6	0.6	0.8	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6										
<i>H</i>	11.7	12.1	10.7	11.4	12.3	12.2	11.9	12.0	12.5	12.9										
<i>c</i>	16.0	15.4	18.3	16.5	17.2	17.1	16.8	18.1	18.8	16.9										
<i>wc</i>	7.8	6.8	7.0	7.2	8.2	8.1	7.7	8.3	8.3	8.9										
<i>ch</i>	10.5	10.6	9.8	9.7	11.3	10.8	10.3	10.8	11.6	11.9										
<i>Imx</i>	7.4	7.0	6.5	6.6	7.7	6.9	7.1	7.8	7.3	6.3										
<i>ao</i>	4.4	4.4	4.3	3.5	4.6	4.5	4.9	4.0	4.7	5.6										
<i>io</i>	5.9	5.3	5.0	4.9	6.1	5.8	6.6	6.4	6.9	7.5										
<i>o</i>	4.2	4.4	5.3	4.7	5.0	5.2	5.4	5.7	6.1	6.7										
Счётные признаки																				
<i>D</i>	83	85	85	85	84	85	83	80	80	–										
<i>A</i>	67	68	69	67	68	68	67	65	65	–										
<i>P</i>	8	8	8	8	8	8	8	8	8	–										
<i>C</i>	2 + 4 + 3 = 9	2 + 4 + 3 = 9	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 3 = 9	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	–										
<i>sp. br. ant.</i>	12 + 1 = 13	10 + 1 = 11	10 + 0 = 10	10 + 1 = 11	12 + 1 = 13	12 + 1 = 13	12 + 0 = 12	10 + 1 = 11	–	–										

Окончание таблицы		Парагипы № 56519 – 9 экз.												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9				
Признак	Голотип № 56518													
<i>sp. br. post.</i>	13 + 1 = 14	13 + 1 = 14	12 + 1 = 13	14 + 2 = 16	13 + 1 = 14	13 + 1 = 14	13 + 1 = 14	13 + 1 = 14	12 + 2 = 14	–	–	–	–	–
<i>CIO</i>	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	–
<i>CPM</i>	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	–
<i>CSO</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	–
<i>CT</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	–
<i>CST</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–
<i>vert.</i>	21 + 66 = 87	23 + 65 = 88	23 + 68 = 91	22 + 67 = 89	22 + 67 = 89	22 + 67 = 89	22 + 68 = 90	21 + 67 = 88	22 + 64 = 86	22 + 64 = 86	22 + 64 = 86	22 + 67 = 89	22 + 67 = 89	–
Индексы														
<i>TL/c</i>	6.7	6.9	5.7	6.3	6.4	6.3	6.4	6.3	6.5	6.0	5.8	6.5	6.5	6.5
<i>TL/hc</i>	10.2	9.9	10.6	10.7	9.7	10.0	9.7	10.0	10.5	10.0	9.4	9.2	9.2	9.2
<i>TL/h</i>	10.0	11.3	14.1	13.2	8.8	9.9	8.8	9.9	10.9	10.9	12.1	9.7	9.7	9.7
<i>TL/aA</i>	3.0	2.8	2.6	2.7	2.9	2.8	2.9	2.8	3.0	2.9	2.9	2.8	2.8	2.8
<i>TL/IP</i>	15.4	14.3	15.3	14.7	15.6	14.6	15.6	14.6	14.4	13.5	15.3	17.2	17.2	17.2
<i>TL/IBrA</i>	5.4	4.9	4.5	5.0	5.4	5.3	5.4	5.3	5.3	5.6	6.1	5.6	5.6	5.6
<i>c/IP</i>	2.3	2.1	2.7	2.3	2.5	2.3	2.5	2.3	2.2	2.3	2.6	2.7	2.7	2.7
<i>c/o</i>	3.9	3.5	3.5	3.5	3.5	3.3	3.5	3.3	3.1	3.2	3.1	2.5	2.5	2.5
<i>IBrA/c</i>	1.2	1.4	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.0	1.2	1.2	1.2

Примечание. *TL* – абсолютная длина, *SL* – стандартная длина, *h* – высота тела у начала анального плавника (включая спинной плавник), *aA* – антеанальное расстояние, *rA* – постанальное расстояние (до конца лучей *C*), *IBrA* – расстояние от заднего края жаберного отверстия до середины анауса, *IP* – длина грудного плавника, *BrP* – расстояние от нижнего края жаберного отверстия до основания 1-го луча грудного плавника, *dBr* – горизонтальный диаметр жаберного отверстия, *H* – максимальная высота тела на вертикали задней части головы; *c*, *ис* – длина и ширина головы, *ch* – высота головы через середину глаза, *lhx* – длина верхней челюсти, *ao* – длина рыла, *io* – ширина межглазничного расстояния, *o* – продольный диаметр орбиты; *D*, *A*, *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном плавниках, *C* – число лучей в хвостовом плавнике (лучи на ериале + лучи на общей типуральной пластинке), *sp. br. ant.* – число жаберных тычинок во внешнем (наружном) ряду 1-й жаберной дуги, *sp. br. post.* – то же во внутреннем ряду; *CIO*, *CPM*, *CSO*, *CT*, *CST* – число сейсмосенсорных пор соответственно в подглазничном, предкрышечно-нижнечелюстном, надглазничном, височном каналах и надвисочной комиссуре; *vert.* – общее число позвонков (туловищные + хвостовые).

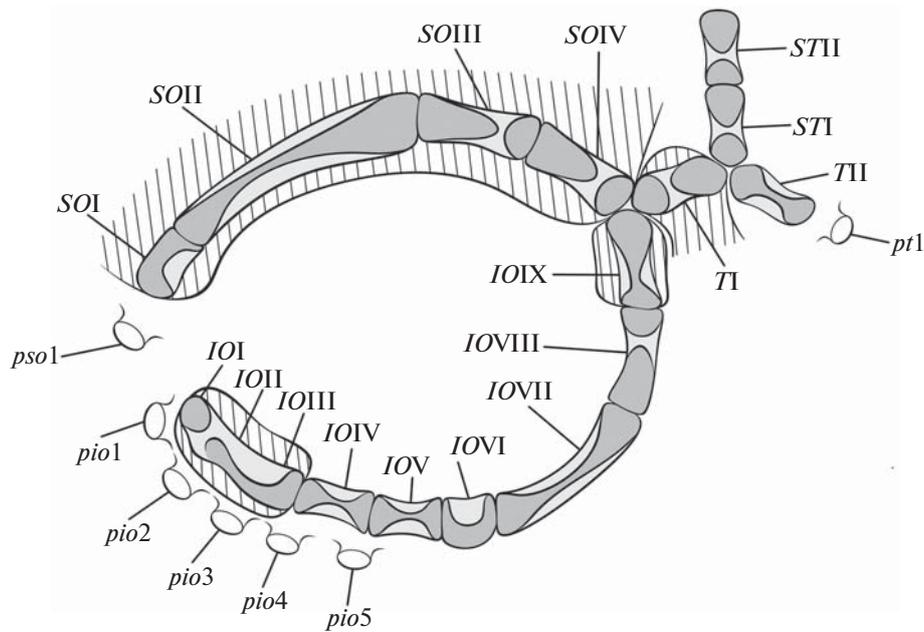


Рис. 2. Схема расположения сейсмочувствительных каналов верхней части головы у *Melanostigma bellingshausenii* (паратипы ЗИН № 56519 – TL 129.7 и 113.2 мм): *psol*, *SOI*–*SOIV* – первая пора и сенсы супраорбитального канала (*CSO*); *pio1*–*pio5*, *IOI*–*IOIX* – первые пять пор и сенсы инфраорбитального канала (*CIO*); *pt1*, *TI*–*TII* – первая пора и сенсы темпорального канала (*CT*); *STI*–*STII* – сенсы супратемпоральной комиссуры (*CST*).

глубинах 1000–1010 м. Представители этого глубоководного вида без сомнения будут обнаружены в будущем и в других районах плато. Согласно аннотированному списку видового состава рыб индоокеанского сектора Антарктики (Мейснер и др., 1977), в котором были обобщены результаты научно-поисковых работ Югпромразведки за 1967–1974 гг., меланостигмы встречались на плато Кергелен повсеместно на глубинах > 600 м. Кроме того, в этих экспедициях рыбы были обнаружены на плато Крозе и предварительно идентифицированы как *M. gelatinosum*. Это было подтверждено Андерсоном (Anderson, 1988), который установил присутствие в этом районе другого вида – *M. vitiazii*. Позднее Дюамель (Duhamel, 1997) включил *M. vitiazii* в видовые списки рыб плато Кергелен и плато Крозе. Хотя мы и сомневаемся в правильности идентификации видов меланостигм в обоих регионах, сам факт их совместного обитания заслуживает внимания. Подобные пары симпатрических видов известны у тихоокеанских берегов юга Южной Америки (*M. gelatinosum* и *M. bathium*) и у тихоокеанских берегов Японии (*M. orientale* и *M. japonicum*) (Bussing, 1965; Баллушкин, 2019). Несколько видов рода отмечены в водах Новой Зеландии (Møller, Anderson, 2015). По данным ряда авторов (Мейснер и др., 1977; Anderson, 1988), меланостигмы отсутствуют на подводной банке Обь, а также у архипелага Принс-Эдуард – другой группы островов, входящей в зоогеографический округ Принс-Эдуард–

Крозе. Согласно разработанной Андрияшевым (1986) схеме зоогеографического районирования Антарктики, этот округ входит в состав Индоокеанской зоогеографической провинции Кергеленской подобласти. Вместе с тем нельзя исключать обитание глубоководного *M. bellingshausenii* – представителя (и пока эндемичного) зоогеографического округа Кергелен–Хёрд той же провинции – на ряде подводных возвышенностей (горы Фиолент и Аэлита, банка Керчь), которые входят в протянувшийся от банки Лена до Кергелена океанический вал, получивший название вал АзчерНИРО (Дубинец, Трофимов, 1977).

Все типовые экземпляры нового вида – неполовозрелые особи. Пока с уверенностью можно говорить лишь о том, что *M. bellingshausenii* не относится к большой группе карликовых видов рода, поскольку общая длина голотипа (TL 193.9 мм) намного превышает максимальную длину карликовых меланостигм (обычно $TL < 150$ мм). Сроки нереста и размеры половозрелых рыб нового вида остаются пока неизвестными.

Сильверберг с соавторами (Silverberg et al., 1987) обнаружили у североатлантической меланостигмы *M. atlanticum* необычный способ нереста, проходивший в норах, которые вырывали рыбы в достаточно плотном грунте. Такой выбор нерестового субстрата позволил нам в своё время отнести этот вид к особой экологической группе инфернофильных рыб (от лат. “infernus” – находящийся в подземном царстве, подземный) (Ба-

лушкин, Моганова, 2017). Вместе с тем вполне можно предположить, что способность к рытью нор может предоставлять меланостигмам более широкие возможности. Все виды рода имеют удлинённое и утончённое тело и слабо развитый хвостовой плавник, что не позволяет отнести их к хорошим пловцам. Поэтому вырытые рыбами норы также могут служить им надёжными убежищами от более крупных и проворных хищников и удобными засадами для ловли добычи. Как было показано (Балушкин, Моганова, 2017, 2018), некоторые виды меланостигм (*M. olgae*, *M. kharini*) — хищники, о чём свидетельствуют обнаруженные в их желудках фрагменты позвоночников других рыб. Атаки из засад, без сомнения, повышают эффективность охоты у хищников, не способных к преследованию добычи. В качестве морфологических преадаптаций у меланостигм к долгому нахождению в норах можно рассматривать мощное усиление в развитии передних участков сейсмочувствительной системы головы (подробнее об этом ниже) и существенное зарастание (до крохотной поры) жаберного отверстия. Миниатюрные размеры отверстия позволяют предохранить проникновение в жаберную полость и осаднение на жабрах частичек грунта, ухудшающих процессы газообмена, в особенности диффузии кислорода. Необходимо отметить, что в описанную нами жизненную стратегию меланостигм пока не укладываются нередкие случаи их находок в пелагиали, вдали от дна. Причины их миграций в толщу воды объяснить пока трудно.

Сравнительные замечания. Наличие или отсутствие темпоральной (посторбитальной) поры относится к одному из наиболее стабильных признаков, который широко используется в видовой диагностике меланостигм. В этом легко убедиться, обратив внимание на опубликованные для пелагических бельдюг (*Zoarcoidea*) определительные таблицы (Bussing, 1965; Andersen, 1988, 1990; Балушкин, 2019; Орловская, Балушкин, 2019). Поскольку у нового вида темпоральная пора имеется, то из сравнения с ним можно сразу исключить 2/3 видов рода, у которых эта пора отсутствует. Часть из них обитают только в Северном полушарии (*M. atlanticum*, *M. japonicum*, *M. orientale* и *M. pammelas*), вдали от Кергеленского плато. Помимо *M. bellingshauseni* темпоральную пору имеют только *M. vitiazi*, *M. meteori*, *M. gelatinosum* и с большой долей вероятности *M. flaccidum*. От всех этих видов новый отличает светлорылая окраска ротовой полости, включая дыхательные перепонки и светлые трубки ноздрей (эти места чёрного цвета у перечисленных видов). Светлая голова *M. bellingshauseni* отличает этот вид от *M. gelatinosum*, *M. flaccidum* и *M. meteori* (у первых двух видов есть тёмные пятна на вершине головы, а у последнего голова полностью тёмная). У *M. flaccidum*, *M. vitiazi* и *M. bellingshauseni* различна

форма хвостовой части тела: у нового вида хвост низкий и заострённый к концу, а у первых двух видов хвостовой стебель высокий с округлым на конце хвостовым плавником. *M. gelatinosum* отличается от *M. bellingshauseni* низким числом позвонков (vert. 82–85: McAllister, Rees, 1964; Bussing, 1965; Nakamura, 1986; Балушкин, Орловская, 2019) и наличие корональной комиссуры (она отсутствует у нового вида). По-видимому, корональная комиссура есть и у *M. flaccidum*, поскольку такой важный признак должны были учесть авторы (Anderson, 1988; Møller, Anderson, 2015), сводившие *M. flaccidum* в синонимию к *M. gelatinosum*. К сожалению, в нашем распоряжении нет экземпляров *M. flaccidum*, чтобы подтвердить у этого вида наличие корональной комиссуры. *M. meteori* хорошо отличается от *M. bellingshauseni* присутствием в боковой линии тела вентральной серии поверхностных невромастов — аутопоморфии, неизвестной у других видов *Melanostigma*.

Парин (1979), учитывая большую несхожесть *M. vitiazi* с другими выявленными к тому времени видами меланостигм, обособлял его в ранге особого подрода *Bandichthys*. Различия этого вида с *M. bellingshauseni* также велики. Помимо указанных выше особенностей у *M. vitiazi* плотная непрозрачная и неподвижная кожа на теле, многочисленные позвонки (у голотипа 23 + 71 = 94), более отодвинутый от головы спинной плавник (1-й птеригофор *D* входит между остистыми отростками 4-го и 5-го позвонков), полунижний рот, небольшая длина головы (TL/c 7.2 против 5.8–6.9 у нового вида). Меланостигму Витязя выделяет среди других видов рода наличие крупных поверхностных невромастов на рыле и у симфиза нижней челюсти. Мы считаем, что скопление крупных невромастов на рыле у этого вида представляет собой нечто иное, как интерназальный орган, который был ранее описан у нототениевидных рыб (многие виды бородач рода *Pogonophryne* из семейства *Artedidraconidae* (Notothenioidei) (Balushkin, 2000)). Показано (Балушкин, Сподарева, 2015), что интерназальный орган — рудимент предглазничной комиссуры (по терминологии Третьякова, 1944), а его появление может быть объяснено частичным воскрешением древней траектории онтогенетического развития боковой линии головы, приводившей к формированию перемычки между инфраорбитальными каналами обеих сторон головы. В свою очередь у нас есть все основания рассматривать крупные невромасты у симфиза челюстей *M. vitiazi* как атавистическую реанимацию другой древней канальной структуры — мандибулярной комиссуры, которая снизу соединяла оба преоперкуло-мандибулярных канала. Роды *Melanostigma* и *Pogonophryne* относятся к специализированным ветвям своих подотрядов *Zoarcoidei* и *Notothenioidei*, в ходе эволюции утративших предглазничную и манди-

булярную комиссуры. У нототениевидных лишь у примитивных представителей семейств Pseudaprhritidae и Bovichtidae сохраняется мандибулярная комиссура, причём у отдельных родов этих семейств можно даже проследить последовательные стадии редукции этого канала (Балушкин, 2016). Мандибулярная комиссура сохраняется также у многих видов скорпенообразных рыб (Scorpaeniformes) (Мандрица, 2001). Предглазничная комиссура остаётся ещё хорошо развитой у некоторых видов филогенетически близкого к Notothenioidei подотряда Trachinoidei (Balushkin, 2000). Например, она имеется у морских дракончиков *Trachinus draco* (Балушкин, Сподарева, 2015).

В чём же причина частичного восстановления, казалось бы, утраченных в эволюции элементов сейсмодаточной системы? Нам представляется, что это вызвано необходимостью усиления функции этой системы при освоении видами *Melanostigma* и *Pogonophryne* больших океанических глубин, где в отсутствие видимого солнечного света зрение рыб теряет своё решающее значение для ориентации и обнаружения пищевых объектов на расстоянии. Как мы отмечали ранее (Балушкин, Моганова, 2018), у меланостигм прогрессивное развитие испытывают именно передние участки сейсмодаточной системы головы, с помощью которых происходит сканирование пространства впереди рыбы, т.е. тех мест, где может находиться потенциальная жертва. Это проявляется не только в развитии крупных невромастов в передних чувствующих линиях, гомологичных предглазничной и мандибулярной комиссурам предковых форм, но и в формировании сейсмодаточных пор только на передних участках головных каналов (на других участках каналов может открываться только темпоральная пора, причём лишь у небольшого числа видов). Интерназальный орган у нототениевидных рыб по сравнению с меланостигмами несколько усложнён формированием между ноздрями неглубоких кожных складок. Это говорит только о том, что закономерное (конвергентное) восстановление примитивной структуры у наследственно разнородных таксонов вполне допускает проявление у них некоторых специфических черт. Выше мы предположили, что меланостигмы — хищники-засадчики, которые охотятся за добычей из вырываемых ими в грунте нор. Такую же стратегию охоты используют и бородачки рода *Pogonophryne* — глубоководные обитатели дна окраинных морей Антарктического материка и близлежащих островов. При поимке добычи им помогает выполняющий роль удочки подбородочный усик, на конце которого формируется приманка — своеобразное (и видоспецифичное) кожное утолщение с вторичными отростками разной формы, имитирующее форму и движение организмов, которыми питаются потенциальные жертвы бородачек. Подстройка сейсмодаточной

системы под такое пищевое поведение у бородачек сходна с тем, что мы видели у меланостигм: усиление в развитии роstralных участков (появление интерназального органа) и недоразвитие каудальных (утрача последний сегмента в преоперкуло-мандибулярном канале и медиальных сегментов в супратемпоральной комиссуре).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллектору И.С. Чечуну за сбор и передачу в лабораторию ихтиологии ЗИН РАН большой коллекции антарктических рыб, собранной в индоокеанском секторе Южного океана, включая типовую серию нового вида. Авторы признательны С.А. Евсенько (ИО РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственной темы № АААА-А19-119020790033-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А. П. 1986. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 153. Морфология и распространение рыб Южного океана. С. 9–44.
- Балушкин А.В. 2016. Систематика антарктических щекорогов рода *Bovichtus* (Perciformes: Bovichtidae) подводных возвышенностей Новозеландской котловины // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 499–507. <https://doi.org/10.7868/S0042875216050015>
- Балушкин А.В. 2019. Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma japonicum* sp. nova (Zoarcidae) от тихоокеанского побережья юга Японии с ключом для определения видов рода из Тихого океана и сопредельных акваторий Индийского и Южного океанов // Там же. Т. 59. № 3. С. 251–256. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030019>
- Балушкин А.В., Моганова М.В. 2017. Новый вид пелагической бельдюги рода *Melanostigma* (Zoarcidae) из Западной Антарктики // Там же. Т. 57. № 2. С. 131–136. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020011>
- Балушкин А.В., Моганова М.В. 2018. *Melanostigma kharni* sp. nov. (Zoarcidae) — новый вид пелагической бельдюги с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 58. № 2. С. 139–143. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020029>
- Балушкин А.В., Орловская М.В. 2019. *Melanostigma meteor* sp. n. (Zoarcidae) — новый вид пелагической бельдюги с банки Метеор (Юго-Восточная Атлантика) с замечаниями о полимеризации боковых линий тела у бельдюговых рыб // Там же. Т. 59. № 2. С. 127–136. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020036>
- Балушкин А.В., Сподарева В.В. 2015. Морфологическая характеристика длиннопёрой бородачки Долло *Dolloidraco longedorsalis* (Arteidraconidae, Notothenioidei) из окраинных морей Антарктиды // Там же. Т. 55. № 5. С. 499–508. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050045>

- Балушкин А.В., Шейко Б.А., Природина В.П. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei, семейства: Bathymasteridae, Zoarcidae, Сгуртасантоиды (Ptilichthyidae) и Заргориды (Zargoridae). Подотряд Icosteioidei, семейство Icosteidae // Исследования фауны морей. Т. 71 (79). СПб: Изд-во ЗИН РАН, 195 с.
- Беллинсгаузен Ф.Ф. 1831. Двукратные изыскания в Южном Ледовитом океане и плавание вокруг света в продолжении 1819, 20 и 21 годов, совершенные на шлюпах Восток и Мирном под начальством капитана Беллинсгаузена, командира Шлюпа Востока. Шлюпом Мирным начальствовал лейтенант Лазарев: изданы по высочайшему повелению. Ч. 1. СПб.: Тип. И. Глазунова, 397 с.
- Дубинец Г.А., Трофимов М.Н. 1977. Некоторые черты морфологии плато и подводных гор западной части индийского сектора Южного океана // Тр. ВНИРО. Т. 70а. С. 31–38.
- Мандрица С.А. 2001. Сейсмодатированная система и классификация скорпеновидных рыб (Scorpaeniformes: Scorpaenoidei). Пермь: Изд-во ПГУ, 394 с.
- Мейснер Э.Э., Краткий В.Е., Том В.С. 1977. Видовой состав морской ихтиофауны приостровных шельфов индоокеанского сектора Антарктики // Тр. ВНИРО. Т. 70а. С. 55–62.
- Орловская М.В., Балушкин А.В. 2019. Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma thalassium* sp. nova (Zoarcidae) с Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика) и ключ для определения видов рода из Атлантического океана // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 499–506.
<https://doi.org/10.1134/S004287521905014X>
- Парин Н.В. 1979. *Melanostigma (Bandichthys) vitiazii* – новая глубоководная рыба (Melanostigmatidae, Osteichthyes) из моря Банда // Там же. Т. 19. Вып. 1 (114). С. 167–170.
- Третьяков Д.К. 1944. Очерки по филогении рыб. Киев: Изд-во АН УССР, 177 с.
- Шайхуллина А.А., Дубинин Е.П., Булычев А.А., Гилод Д.А. 2018. Тектоносфера плато Кергелен по геофизическим данным // Вестн. КРАУНЦ. Науки о земле. № 1. Вып. 37. С. 43–50.
- Anderson M.E. 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere. I. The Antarctic and subantarctic regions // *Antarct. Res. Ser.* V. 47. P. 59–113.
- Anderson M.E. 1990. Zoarcidae // *Fishes of the Southern Ocean* / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown: J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. P. 257–276.
- Balushkin A.V. 2000. Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes) // *J. Ichthyol.* V. 40. Suppl. 1. P. S74–S109.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (Bony fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae // *Ibid.* V. 51. P. 950–1034.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100031>
- Bussing W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru–Chile Trench // *Antarct. Res. Ser.* V. 5. P. 219–222.
- Duhamel G. 1997. L'ichtyofaune des îles australes françaises de l'océan Indien // *Cybium.* V. 21. № 1. P. 147–168.
- McAllister D.E., Ress E.J.S. 1964. A revision of the eelpout genus *Melanostigma* with a new genus and with comments on *Maynea* // *Bull. Nat. Mus. Can.* V. 199. P. 85–110.
- Møller P.R., Anderson M.E. 2015. 204 Family Zoarcidae // *The fishes of New Zealand. V. 4. Systematic accounts* / Eds. Roberts C.D. et al. Wellington: Papa Press. P. 1424–1432.
- Nakamura I. 1986. Zoarcidae // *Important fishes trawled off Patagonia* / Eds. Nakamura I. et al. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 238–243.
- Silverberg N., Edenborn H.M., Ouellet G., Béland P. 1987. Direct evidence of a mesopelagic fish, *Melanostigma atlanticum* (Zoarcidae) spawning within bottom sediments // *Environ. Biol. Fish.* V. 20. № 3. P. 195–202.

УДК 597.553.2.575.8

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДВУХ ФОРМ МУКСУНА *COREGONUS MUKSUN* (SALMONIDAE) БАССЕЙНА РЕКИ ХАТАНГА КАК КЛЮЧ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МУКСУНА И СИГА *C. LAVARETUS*

© 2020 г. Е. А. Боровикова^{1, 2, *}, Ю. В. Будин^{3, 4}

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

²Институт биофизики Сибирского отделения РАН – ИБФ, Красноярск, Россия

³Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – НИИЭРВ, Красноярск, Россия

⁴Красноярский государственный аграрный университет, Красноярск, Россия

*E-mail: elena.ibiw@gmail.com

Поступила в редакцию 26.12.2019 г.

После доработки 06.02.2020 г.

Принята к публикации 06.02.2020 г.

Морфологический анализ муксуна *Coregonus muksun* бассейна р. Хатанга показал, что наряду с типичной многотычинковой его формой в этом регионе обитают и особи малотычинковой формы. Анализ генетического полиморфизма трёх маркерных участков митохондриальной (фрагменты *ND1* и *COI*) и ядерной (*ITS1*) ДНК свидетельствует о полифилетичном происхождении этих форм. Выявленный низкий уровень генетической дифференциации муксуна и сига *C. lavaretus* наряду с имеющимися данными об отсутствии чётких диагностических видовых признаков позволяет говорить о принадлежности их к одному биологическому виду *C. lavaretus*.

Ключевые слова: муксун *Coregonus muksun*, малотычинковая форма, многотычинковая форма, морфология, митохондриальная ДНК, *ITS1*, филогения, р. Хатанга.

DOI: 10.31857/S0042875220060016

Муксун *Coregonus muksun* – многочисленный и широко распространённый в Сибири вид подсемейства *Coregoninae* (*Salmonidae*). Морфология, экология и популяционная структура муксуна как основного компонента ихтиоценов практически во всех водоёмах Севера изучены довольно подробно (Берг, 1948; Кириллов, 1972; Решетников, 1980). Ряд ихтиологов отмечают существование в северных водоёмах многочисленных форм муксуна – малотычинковой, многотычинковой, большеротой и других (Александрова, Кузнецов, 1968, 1972; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974; Романов, 1999). Морфологическая разнокачественность этого вида может свидетельствовать о высокой степени его адаптации к условиям среды обитания, что проявляется по-разному: в продолжительности жизни, времени полового созревания, размерном и половом составе популяций, плодовитости, питании.

Несмотря на значительную степень изученности биологии муксуна во многих крупных водоёмах Севера и их системах, данные для этого вида из бассейна Хатангского залива весьма скудны. В

редких публикациях муксун этого региона рассматривался лишь как основной объект промысла и никогда не был предметом специального изучения особенностей его морфологии и экологии (Михин, 1941; Подлесный, 1947; Берг, 1948; Лукьянчиков, 1967). Важно отметить, что во всех источниках литературы муксун бассейна р. Хатанга упоминается как популяция, представленная единой, широко распространённой формой с большим числом жаберных тычинок. В течение последних 50 лет целенаправленных ихтиологических исследований в районе р. Хатанга не проводили. Редкие публикации мало информативны и ограничиваются лишь описанием условий обитания муксуна, некоторых показателей структуры его популяций, а также характеристик промысла в Хатангском бассейне (Богданов, Богданова, 1999, 2003, 2006).

Цель данной работы – изучить особенности морфологии *C. muksun* бассейна р. Хатанга и оценить уровень морфологического разнообразия его популяции. Кроме того, впервые для муксуна данного региона проведён анализ генетического

Таблица 1. Объём выборок муксуна *Coregonus muksun* р. Хатанга, проанализированных с помощью разных методов молекулярно-генетического анализа

Форма муксуна	ПЦР–ПДРФ-анализ	Секвенирование		
		<i>ND1</i>	<i>COI</i>	<i>ITS1</i>
Малотычинковая	18	11	10	7
Многотычинковая	45	15	12	7
Всего	63	26	22	14

Примечание. ПЦР–ПДРФ-анализ – полимеразная цепная реакция–полиморфизм длин рестрикционных фрагментов.

полиморфизма с использованием разных молекулярно-генетических маркеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хатанга – средняя полноводная река в восточной части п-ова Таймыр, длина которой составляет 227 км. Образована она слиянием двух рек – Хета (604 км) и Котуй (1409 км). В системе р. Хатанга различают речной участок, дельту, губу и залив. Река протекает по Северо-Сибирской низменности в широкой долине, имеет множество рукавов, а в её русле находится большое число островов. Высота правого берега реки достигает 40 м, в то время как левый берег преимущественно низменный; лишь ближе к Хатангской губе он становится более выраженным (Ресурсы ..., 1964).

Материалом для анализа морфологии муксуна послужили сборы 2013–2014 гг., которые проведены на участке р. Хатанга, расположенном в 20–25 км от её истока, в период нерестового хода (рис. 1). Рыб отлавливали ставными жаберными сетями длиной от 25 до 85 м, высотой 3 и 6 м и ячей 50–65 мм. Сети устанавливали вдоль обоих берегов реки на глубине от 5 до 25 м. Проверку сетей проводили один раз в сутки в дневное время.

Объём выборки для морфологического анализа составил 42 особи, в том числе 17 самцов и 25 самок. Изучали изменчивость девяти меристических и 30 пластических признаков (Правдин, 1966; Романов и др., 2012). В работе используются следующие обозначения: *FL* – длина по Смитту; *D*, *A*, *P*, *V* – число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии, *sp.br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков без уrostилия. Математическую и статистическую обработку материала проводили общепринятыми методами (Майр и др., 1956; Правдин, 1966; Лакин, 1980). Достоверность различий значений морфологических признаков у разных форм муксуна оценивали с использованием *t*-критерия Стьюдента при $p \leq 0.05$.

Для генетического анализа использованы фиксированные 96%-ным этанолом пробы белых мышц 63 особей (соотношение ткани и

спирта 1 : 5), отловленных в р. Хатанга в 2016–2017 гг. на том же участке, что и для исследования морфологии. Выборка включает представителей малотычинковой (18 экз.) и многотычинковой (45 экз.) форм. Для сравнения в анализ включена выборка муксуна (13 экз.) из р. Пясины, собранная в 2017 г.

Тотальную геномную ДНК выделяли набором ДНК-Экстран-2 (“Синтол”, Россия). Первоначально генетический полиморфизм выборки муксуна р. Хатанга оценивали методом ПЦР–ПДРФ-анализа (полимеразная цепная реакция–полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) участка митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной 2052 пары нуклеотидов (п. н.), включающего ген 1-й субъединицы НАДН-дегидрогеназного комплекса (*ND1*-фрагмент). Методика проведения этого анализа подробно описана ранее (Боровикова, Малина, 2018). Значимость различий мало- и многотычинковой форм муксуна по частотам комплексных гаплотипов, определённых с помощью ПЦР–ПДРФ-анализа, оценивали с применением критерия χ^2 Пирсона (Ивантер, Коросов, 2003). Затем проводили секвенирование двух участков мтДНК – *ND1*-фрагмента и фрагмента гена 1-й субъединицы цитохромоксидазы (*COI*), являющегося инструментом штрихкодирования видов. Кроме того, был исследован полиморфизм маркера ядерной ДНК (ядДНК) – 1-го внутреннего транскрибируемого спейсера рДНК (*ITS1*). Пробы для секвенирования отбирали с учётом результатов ПЦР–ПДРФ-анализа: обязательно брали образцы с комплексными гаплотипами, выявленными у обеих форм, и образцы с уникальными для каждой формы гаплотипами. Объём материала, проанализированного с помощью разных методов молекулярно-генетического анализа и с использованием разных маркеров, приведён в табл. 1.

Для определения нуклеотидной последовательности *ND1*-фрагмента мтДНК ПЦР-продукты синтезировали с использованием четырёх пар праймеров, как описано в работе Бочкарева с соавторами (Bockharev et al., 2011). Однако в ряде случаев получить качественный ПЦР-продукт с использованием предложенных этими авторами



Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Хатанга: (■) – место отлова муксуна *Coregonus muksun*. Масштаб: 50 км.

праймеров не удавалось. Поэтому синтез проводили с праймеров, сконструированных нами специально для выполнения данной работы. Так, вместо праймера ND1pr3Rv 5'-GCG TAT TTA TGA GGA GAT GTT-3' использовали праймер ND1-3rv-whf 5'-GCG TAT TTA TGA GGA GGA TGT T-3', а вместо праймера ND1pr4Fr 5'-ACT AGT CTC TGG GTT TAA TGT AGA A-3' – прай-

мер ND1-4fw-whf 5'-GAA CTA GTC TCT GGT TTT AAT GTA G-3'. Амплификацию участка гена *COI* осуществляли с использованием праймеров Fish-F1 и Fish-R1 (Ward et al., 2005), как описано ранее (Боровикова и др., 2016).

Для синтеза фрагмента *ITS1* рДНК использовали праймеры MD-1 (прямой), 5'-CTT GAC TAT

СТА GAG GAA GT-3' и 28S (обратный) 5'-ATA TGC TTA AAT TCA GCG GG-3' (Sajdak, Phillips, 1997). Реакционная смесь объемом 20 мкл содержала: 2 мкл 10-кратного буфера для амплификации (НПО "СибЭнзим", Россия); 0.6 мкл 50 mM MgCl₂ (конечная концентрация в смеси 1.7 mM), по 200 нмоль каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов, по 0.5 mM каждого праймера, 0.75 единиц активности *Taq*-ДНК полимеразы (НПО "СибЭнзим", Россия) и 100–300 нг тотальной клеточной ДНК. Сверху для предотвращения испарения в ходе ПЦР на смесь наслаивали минеральное масло. Программа амплификации включала следующие этапы: первоначальная денатурация 94°C – 5 мин; 36 циклов: 94°C – 1 мин 30 с, 50°C – 2 мин, 72°C – 3 мин; заключительный этап достройки цепей 72°C – 10 мин (Sajdak, Phillips, 1997, с модификацией). Полученный ПЦР-продукт использовали для секвенирования с праймеров KP2 (прямой) 5'-AAA AAG CTT CCG TAG GTG AAC CTG CG-3' и 5,8S (обратный) 5'-AGC TTG GTG CGT TCT TCA TCG A-3' (Sajdak, Phillips, 1997). Во всех случаях перед секвенированием ПЦР-продукт очищали методом прямого переосаждения смесью этанола с ацетатом аммония (http://www.genome-centre.ru/downloads/NH4Ac_EtOH.pdf).

Секвенирование проводили на базе ИБВВ РАН с использованием набора BigDye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit («Applied Biosystems», США) на автоматическом анализаторе ABI 3500 («Applied Biosystems», США/«Hitachi», Япония) согласно рекомендациям производителя.

Анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей осуществляли в программах MEGA6 (Tamura et al., 2013) и DnaSP v. 5 (Librado, Rozas, 2009). Поскольку длины полученных в ходе секвенирования последовательностей варьировали в связи с разным качеством образцов ДНК, для программной обработки и анализа полученных результатов использовали лишь ту часть последовательностей, которая была представлена у всех образцов. Так, для *ND1*-фрагмента длина анализируемого участка составила 1863 п. н. В полноразмерном митохондриальном геноме сига *C. lavaretus* (номер NCBI AV034824) анализируемый нами фрагмент расположен на участке 2063–3925 п. н. Длина фрагмента гена *COI*, который использовали для анализа полиморфизма, равна 494 п. н.; локализован фрагмент между 5651 и 6144 п. н. генома *C. lavaretus* (номер NCBI AV034824). Длина *ITS1*-участка, рассматриваемого нами после выравнивания последовательностей, составила соответственно 568 и 634 п. н. для вариантов без инсерции и с ней.

Кроме последовательностей, полученных нами в результате данной работы, дополнительно в ходе анализа полиморфизма *ND1*-фрагмента были использованы последовательности сига из

GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>. Version 10/2019) под номерами KM013424, KP123652, KP123653, KP123658, KP123662, KX010455, MG251330, MG251341, MN047157; муксуна – KX151797, KX151801, KX151803; сибирской ряпушки *C. sardinella* – KT267306; омуля *C. autumnalis* – KJ767526, KJ767527; нельмы *Stenodus leucichthys* – KX151784. С целью сравнения последовательности из GenBank также брали и при оценке уровня полиморфизма *COI*: для сига из разных водоёмов Европы и Сибири – AV034824, JQ661382–JQ661397, JQ661419–JQ661481, JX960897 и MN047157; для ряпушки Сибири – KT267305. В анализ полиморфизма *ITS1*-фрагмента были включены последовательности сига под номерами AJ417728, AJ417729, KJ742924, KJ742925, KP184423 и KR376138. Кроме того, при построении сетей гаплотипов мы использовали последовательности сига ряда водоёмов Сибири и Европы и муксуна из искусственно поддерживаемых популяций, имеющиеся в нашей базе данных, но не депонированные в NCBI.

Для оценки степени дифференциации гаплотипов, их групп, внутри- и межпопуляционной, а также межвидовой дифференциации рассчитывали *p*-дистанцию (среднее число нуклеотидных замен на сайт) в программе MEGA6. Стандартную ошибку для *p*-дистанции вычисляли с использованием бутстреп-процедуры (500 повторов). При расчётах *p*-дистанции как в случае *ND1*-фрагмента, так и *COI* моделью нуклеотидных замен являлась двухпараметрическая модель Кимуры (Kimura, 1980), которую определяли в этой же программе.

Для построения медианных сетей гаплотипов *ND1*-фрагмента и *COI* использовали программу Network 5.0.1.0 со следующими настройками: $\epsilon = 0$, уровень значимости для всех замен использовали равный 10, соотношение транзиций и трансверсий 1 : 1, вставки и делеции в исследованных фрагментах отсутствовали (Vandelt et al., 1999). В некоторых случаях для определения и уточнения комплексных гаплотипов *ND1*-фрагмента мтДНК секвенированных нами последовательностей проводили их виртуальную рестрикцию с использованием онлайн-ресурса RestrictionMapper, version 3 (<http://www.restrictionmapper.org>. Version 11/2019).

Выявленные нами в ходе работы варианты последовательностей муксуна рек Хатанга и Пясины депонированы в базу данных NCBI под номерами: для *ND1*-фрагмента – MN689096–MN689110, MN701618, MN701619, MN722637–MN722639; для *COI* – MN689111; для *ITS1* – MN661339, MN661340.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологические особенности мало- и многотычинковой форм муксуна

Исследование полученных материалов свидетельствует о наличии в бассейне р. Хатанга двух форм муксуна: много- и малотычинковой.

Многотычинковая форма: *D* III–IV 10–13 (в среднем 11.6), *A* III–IV 10–13 (11.7), *P* 13–16 (14.5), *V* 9–12 (10.1), *sp.br.* 55–70 (60.4), *ll* 86–100 (94.2), *vert.* 60–62 (61.1). Рот нижний, рыло тупое и вытянутое. Череп спереди сужается, большая верхняя челюсть заметно выдаётся над нижней. Рыло широкое, ширина рыльной площадки в два раза больше её высоты. Голова длинная (20.4–27.8% *FL*), низкая. Спина тёмно-серая, бока серебристо-белые, брюшко светлое, чешуя крупная, прочно сидящая.

Малотычинковая форма: *D* III–IV 10–13 (11.4), *A* III–IV 10–12 (11.5), *P* 13–15 (14.3), *V* 10–11 (10.1), *sp.br.* 30–48 (42.9), *ll* 83–98 (90.0), *vert.* 64–65 (64.4). От многотычинковой малотычинковая форма отличается укороченным и более высоким телом, короткой нижней челюстью и более высокой рыльной площадкой. Голова короткая, высокая, позади головы хорошо заметен горб. Бока и брюшко золотисто-желтоватые.

В целом чётко выраженные различия внешней морфологии двух форм муксуна отсутствуют. При сравнении средних показателей девяти меристических признаков для статистически значимых выборок мало- и многотычинкового муксуна выявлена достоверная дифференциация по трём признакам (табл. 2). У многотычинковой формы по сравнению с малотычинковой больше значение *ll* ($t = 3.77$) и *sp.br.* ($t = 13.3$), но меньше *vert.* ($t = 14.2$). Из 30 пластических признаков различия отмечены по 11 признакам. Наиболее существенная дифференциация выявлена в пропорциях головы и размерах плавников: многотычинковый муксун характеризуется длинной и низкой головой, меньшей высотой тела и короткими парными плавниками.

Генетический полиморфизм муксуна

ПЦР–ПДРФ-анализ *NDI*-фрагмента мтДНК выявил в выборке муксуна р. Хатанга 10 комплексных гаплотипов, три из них (P3, Nat1 и Nat2) являются общими для много- и малотычинковой форм (табл. 3). Отметим, что комплексный гаплотип P3 широко распространён не только у муксуна, но и у сига Сибири (Politov et al., 2000, 2004; Балдина и др., 2008).

Уникальными, обнаруженными только у малотычинкового муксуна, являются два гаплотипа (SM18 и SM34), в то время как у многотычинкового — пять (SM11, SM13, SM16, SM22 и SM24). Выборки много- и малотычинкового муксуна значимо различаются ($p \leq 0.05$) по частотам встречаемости комплексных гаплотипов (табл. 3): у ма-

лотычинкового муксуна комплексный гаплотип Nat2 имеет более высокую частоту встречаемости, в то время как гаплотип Nat1 встречается чаще у представителей многотычинковой формы. При этом частоты уникальных гаплотипов и общего гаплотипа P3 у много- и малотычинкового муксуна отличаются незначимо. Гаплотипическое разнообразие (*H*) у обеих форм примерно одинаковое: 0.68 у многотычинковой формы и 0.71 — у малотычинковой. Для сравнения: в выборке муксуна из р. Пясины по частоте встречаемости преобладает вариант P3; гаплотипическое разнообразие в этой выборке низкое ($H = 0.16$).

Учитывая данные ПЦР–ПДРФ-анализа, для секвенирования *NDI*-фрагмента мтДНК среди мало- и многотычинковой форм были отобраны носители общих комплексных гаплотипов P3, Nat1 и Nat2. Кроме того, в анализ были включены и носители уникальных гаплотипов. По итогам секвенирования у представителей обеих форм выявлены 17 вариантов последовательностей, информация о которых депонирована в базу данных NCBI (номера см. в табл. 3). Длины полученных сиквентов *NDI*-фрагмента варьируют в пределах 1961–2051 п. н. Результаты секвенирования подтвердили отмеченную ранее ограниченность получаемой информации о генетическом разнообразии популяции при использовании ПЦР–ПДРФ-анализа (Боровикова, Махров, 2009а). Так, внутри комплексного гаплотипа P3 у муксуна рек Хатанга и Пясины методом секвенирования выявлены восемь вариантов последовательностей (P3-1–P3-8); две последовательности описаны для комплексного гаплотипа SM18 (SM18-1 и SM18-2) (табл. 3).

Поскольку ряд комплексных гаплотипов, обнаруженных методом ПЦР–ПДРФ-анализа, включает в себя несколько вариантов последовательностей, в дальнейшем мы будем называть их гаплогруппами, а варианты последовательностей, определённые с помощью секвенирования, — гаплотипами. Таким образом, для мало- и многотычинковой форм муксуна выявлены 10 гаплогрупп (равно числу комплексных гаплотипов), в составе каждой из которых число гаплотипов разное. Так, гаплогруппа P3 включает в себя, как было указано выше, восемь гаплотипов, гаплогруппа SM18 — два. Остальные гаплогруппы (Nat1, Nat2, SM11, SM13, SM16, SM22, SM24 и SM34) образованы всего лишь одним вариантом последовательности, или гаплотипом.

Важно отметить, что, несмотря на низкую информативность, данные ПЦР–ПДРФ-анализа о наличии одинаковых гаплотипов для двух форм муксуна верны, о чём свидетельствуют и результаты секвенирования: общие варианты последовательностей присутствуют внутри гаплогрупп P3, Nat1 и Nat2, хотя у обеих форм есть и уникальные варианты (табл. 3).

Для получения представления об уровне различий гаплогрупп и гаплотипов муксуна р. Хатанга предпринята оценка генетической дифферен-

Таблица 2. Морфологические признаки двух форм муксуна *Coregonus muksun* бассейна р. Хатанга

Признак	Многотычинковая форма				Малотычинковая форма				<i>t</i>
	lim	$M \pm m$	σ	<i>n</i>	lim	$M \pm m$	σ	<i>n</i>	
<i>FL</i> , мм	430–563	512 ± 6.97		20	392–523	466 ± 7.76		22	
<i>SL</i> , мм	410–534	487 ± 6.60		20	370–496	438 ± 7.34		22	
<i>W</i> , г	929–1980	1430 ± 66.10		20	650–1906	1243 ± 77.40		22	
<i>D</i> ₁	3–4	3.75 ± 0.10	0.10	20	3–4	3.7 ± 0.10	0.46	22	0.16
<i>D</i> ₂	10–13	11.6 ± 0.18	0.82	20	10–13	11.4 ± 0.15	0.73	22	0.98
<i>P</i>	13–16	14.5 ± 0.15	0.69	20	13–15	14.3 ± 0.12	0.57	22	0.93
<i>V</i>	9–12	10.1 ± 0.12	0.55	20	10–11	10.1 ± 0.07	0.35	22	0.25
<i>A</i> ₁	3–4	3.25 ± 0.10	0.44	20	3–4	3.2 ± 0.08	0.39	22	0.52
<i>A</i> ₂	10–13	11.7 ± 0.16	0.73	20	10–12	11.5 ± 0.14	0.67	22	0.92
<i>ll</i>	86–100	94.2 ± 0.77	3.42	20	83–98	90.0 ± 0.81	3.79	22	3.77
<i>sp.br.</i>	55–70	60.4 ± 0.77	3.45	90	30–48	42.9 ± 1.07	5.02	90	13.30
<i>vert.</i>	60–62	61.1 ± 0.20	0.91	20	64–65	64.4 ± 0.10	0.49	22	14.20
В % <i>FL</i>									
<i>H</i>	18.5–24.3	21.6 ± 0.38	1.72	20	18.4–26.5	23.2 ± 0.40	1.89	22	2.83
<i>h</i>	6.1–6.7	6.37 ± 0.05	0.20	20	5.94–7.45	6.9 ± 0.08	0.38	22	5.18
<i>aD</i>	40.4–44.1	42.3 ± 0.23	0.85	14	36.0–43.6	41.7 ± 0.45	1.81	16	1.20
<i>aV</i>	46.1–49.4	47.9 ± 0.23	0.86	14	39.8–48.6	46.5 ± 0.48	1.91	16	2.66
<i>aA</i>	69.2–74.3	71.9 ± 0.33	1.23	14	49.2–73.2	69.6 ± 1.51	6.03	16	1.50
<i>pD</i>	40.4–46.1	43.7 ± 0.41	1.52	14	39.2–47.0	44.4 ± 0.49	1.98	16	1.14
<i>P–A</i>	11.5–14.8	13.3 ± 0.20	0.81	16	12.3–14.9	13.4 ± 0.15	0.68	20	0.56
<i>P–V</i>	25.8–30.8	27.9 ± 0.30	1.32	20	23.1–30.8	28.0 ± 0.33	1.56	22	0.32
<i>V–A</i>	24.0–49.4	38.2 ± 2.51	11.2	20	24.0–48.6	38.0 ± 2.15	10.10	22	0.07
<i>ID</i>	10.5–13.3	12.0 ± 0.18	0.79	20	10.1–13.2	11.6 ± 0.18	0.83	22	1.31
<i>hD</i>	12.7–16.4	14.2 ± 0.18	0.79	20	12.7–16.7	14.7 ± 0.22	1.02	22	1.85
<i>IA</i>	8.74–12.1	10.4 ± 0.18	0.83	20	8.50–11.9	10.1 ± 0.15	0.70	22	1.53
<i>hA</i>	9.26–11.7	10.4 ± 0.16	0.73	20	10.2–13.1	11.2 ± 0.14	0.68	22	3.58
<i>IP</i>	12.8–15.6	14.0 ± 0.17	0.75	20	12.3–16.9	14.8 ± 0.22	1.04	22	2.74
<i>IV</i>	12.5–15.2	13.4 ± 0.15	0.68	20	10.6–15.7	14.4 ± 0.26	1.22	22	3.26
<i>c</i>	20.4–27.8	22.0 ± 0.36	1.59	20	17.5–22.2	20.3 ± 0.21	1.00	22	4.12
<i>l</i>	71.7–76.6	74.9 ± 0.31	1.37	20	66.7–80.1	75.6 ± 0.59	2.75	22	1.04
В % <i>c</i>									
<i>ao</i>	24.6–35.5	31.5 ± 0.51	2.30	20	26.0–37.2	30.4 ± 0.51	2.40	22	1.53
<i>o</i>	12.4–34.6	16.3 ± 1.01	4.51	20	15.4–17.9	16.6 ± 0.15	0.69	22	0.33
<i>po</i>	46.1–58.5	55.3 ± 0.59	2.66	20	48.3–68.5	56.3 ± 0.77	3.63	22	1.03
<i>lmx</i>	25.1–34.4	30.6 ± 0.46	2.05	20	16.9–35.8	30.7 ± 0.77	3.59	22	0.09
<i>lmd</i>	31.5–47.5	43.1 ± 0.90	4.04	20	36.3–43.6	39.2 ± 0.42	1.98	22	3.91
<i>hmx</i>	7.80–13.6	10.2 ± 0.27	1.22	20	9.8–13.5	11.4 ± 0.19	0.91	22	3.48
<i>e</i>	16.0–23.5	20.6 ± 0.41	1.83	20	16.2–23.0	20.2 ± 0.41	1.90	22	0.59
<i>f</i>	7.60–11.4	8.95 ± 0.22	1.00	20	9.5–13.3	10.9 ± 0.23	1.07	22	6.18
<i>io</i>	18.7–36.1	25.0 ± 0.69	3.06	20	23.6–28.8	26.2 ± 0.28	1.30	22	1.63
<i>cH</i>	46.9–68.9	60.5 ± 1.09	4.88	20	49.9–71.3	64.5 ± 0.98	4.57	22	2.72

Примечание. *FL* – длина по Смитту, *SL* – стандартная длина, *W* – масса тела; *D*₁, *D*₂ – число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике; *P*, *V* – число ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках; *A*₁, *A*₂ – число неветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике; *ll* – число чешуй в боковой линии, *sp.br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков без уростыля; *H*, *h* – наибольшая и наименьшая высота тела; *aD*, *aV*, *aA*, *pD*, *P–A*, *P–V*, *V–A* – антедорсальное, антевентральное, антеанальное, постдорсальное, пектроанальное, пектровентральное и вентроанальное расстояния; *ID*, *hD* – длина основания и высота спинного плавника; *IA*, *hA* – то же анального плавника; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавников; *c* – длина головы, *l* – длина туловища (от конца головы до конца чешуйного покрова), *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *po* – заглазничный отдел головы; *lmx*, *lmd* – длина верхней и нижней челюстей, *hmx* – ширина верхней челюсти; *e*, *f* – ширина и высота рыльной площадки, *io* – ширина лба, *cH* – высота головы на уровне затылка; lim – пределы варьирования признака, $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, σ – стандартное отклонение, *n* – число особей, экз., *t* – критерий Стьюдента; полужирным шрифтом выделены показатели достоверной дифференциации при $p \leq 0.05$.

Таблица 3. Частоты гаплогрупп и информация о разнообразии внутри них у разных форм муксуна *Coregonus muksun* р. Хатанга и муксуна р. Пясины

Комплексный гаплотип (ПЦР–ПДРФ) или гаплогруппа	Гаплотип*	Номер NCBI	Частота гаплогруппы, %		
			р. Хатанга		р. Пясины
			малотычинковый	многотычинковый	
P3	P3-1	MN689097	50.0	42.3	92.3
		MN722637	+		+
	P3-2	MN689096	+		
	P3-3	MN689100	+		
	P3-4	MN689105		+	
	P3-5	MN689106		+	
	P3-6	MN689107	+	+	
	P3-7	MN689109	+	+	
	P3-8	MN722639			+
Hat1	Hat1	MN689108	11.1	37.8	
Hat2	Hat2	MN689110	22.2	2.2	
CM18			11.1		
	CM18-1	MN689098	+		
	CM18-2	MN689101	+		
CM34	CM34	MN689099	5.6		
CM11	CM11	MN689102		2.2	
CM13	CM13	MN689103		8.9	
CM16	CM16	MN689104		2.2	
CM22	CM22	MN701618		2.2	
CM24	CM24	MN701619		2.2	
СМР117	СМР117	MN722638			7.7

Примечание. *Вариант последовательности *ND1*-фрагмента мтДНК, определённый по результатам секвенирования; “+” – вариант последовательности в выборке отмечен.

циации между ними. Оказалось, что значительно большее всего дифференцированы от остальных гаплогруппы CM18 и CM22, а также CM11. Между вариантами CM11 и CM22 многотычинковой формы муксуна отмечены максимальные значения *p*-дистанции, равные 0.7% (табл. 4). Дифференциация гаплотипов малотычинковой формы варьирует от 0.1 до 0.5%. Внутри гаплогрупп последовательности различаются незначительно: разница составляет один–четыре нуклеотида (*p*-дистанция = 0.1%). Отметим, что подобные значения *p*-дистанций между гаплотипами выявлены и для муксуна р. Пясины.

Если рассматривать уровень генетического разнообразия внутри форм, то генетические дистанции между гаплотипами малотычинковой формы несколько выше, чем многотычинковой, – соответственно 0.3 и 0.2% (табл. 5). Для муксуна р. Пясины этот показатель составил 0.1%.

Дифференциация между формами равна 0.3%, в то время как дистанция обеих форм от муксуна р. Пясины – 0.2%. С сигом уровень дифференци-

ации варьирует в пределах 0.2–0.5%, в то время как с такими видами, как ряпушка, омуль, нельма, – 1.9–2.9%.

Анализ сети вариантов последовательностей *ND1*-фрагмента муксуна р. Хатанга выявил, во-первых, наличие у его малотычинковой формы общего с сигом гаплотипа P3-1 (рис. 2). Вариант последовательности, определённый нами, идентичен последовательности сига Балтийского моря (NCBI KP123658). Отметим, что и муксун р. Пясины характеризуется преобладанием в выборке носителей именно этого гаплотипа (табл. 3). Важным также является тот факт, что четыре варианта последовательностей муксуна р. Хатанга из 17 оказались общими для обеих его форм (P3-6, P3-7, Hat1, Hat2). Специфичными для малотычинковой формы оказались шесть вариантов (P3-1, P3-2, P3-3, CM18-1, CM18-2, CM34), а для многотычинковой – семь (P3-4, P3-5, CM11, CM13, CM16, CM22, CM24).

Таблица 4. Уровень дифференциации последовательностей внутри гаплогрупп муксуна *Coregonus tuksin* рек Хатанга и Пясины и между гаплогруппами (*p*-дистанция, %)

Гаплогруппа	Гаплогруппа												
	P3 Khat	P3 Pjas	Hat1	Hat2	CM11	CM13	CM16	CM18	CM22	CM24	CM34	CMPI17	
P3 Khat	0.1 ± 0.05												
P3 Pjas	0.1 ± 0.06	0.1 ± 0.05											
Hat1	0.1 ± 0.06	0.1 ± 0.08	—										
Hat2	0.2 ± 0.10	0.2 ± 0.11	0.2 ± 0.11	0									
CM11	0.3 ± 0.12	0.3 ± 0.11	0.3 ± 0.13	0.4 ± 0.15	—								
CM13	0.2 ± 0.09	0.2 ± 0.08	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.13	0.1 ± 0.07	—							
CM16	0.1 ± 0.06	0.1 ± 0.08	0.1 ± 0.07	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.13	0.2 ± 0.11	—						
CM18	0.4 ± 0.14	0.4 ± 0.15	0.4 ± 0.15	0.4 ± 0.14	0.6 ± 0.17	0.5 ± 0.16	0.4 ± 0.15	0.1 ± 0.06					
CM22	0.5 ± 0.15	0.5 ± 0.16	0.1 ± 0.16	0.6 ± 0.18	0.7 ± 0.19	0.6 ± 0.17	0.5 ± 0.16	0.5 ± 0.16	—				
CM24	0.2 ± 0.10	0.2 ± 0.08	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.14	0.2 ± 0.11	0.1 ± 0.08	0.2 ± 0.11	0.5 ± 0.17	0.6 ± 0.17	—			
CM34	0.2 ± 0.10	0.2 ± 0.11	0.2 ± 0.11	0.3 ± 0.14	0.4 ± 0.15	0.3 ± 0.13	0.2 ± 0.11	0.5 ± 0.17	0.6 ± 0.18	0.3 ± 0.14	—		
CMPI17	0.5 ± 0.16	0.5 ± 0.17	0.5 ± 0.17	0.5 ± 0.17	0.7 ± 0.20	0.6 ± 0.17	0.5 ± 0.17	0.3 ± 0.13	0.5 ± 0.17	0.6 ± 0.19	0.5 ± 0.16	—	

Примечание. Khat — подгруппа гаплогруппы P3 муксуна из р. Хатанга, Pjas — то же из р. Пясины; по диагонали — средние значения и их ошибки для гаплогрупп; под диагональю — между гаплогруппами; “—” — значение не может быть рассчитано, поскольку группа образована одной последовательностью.

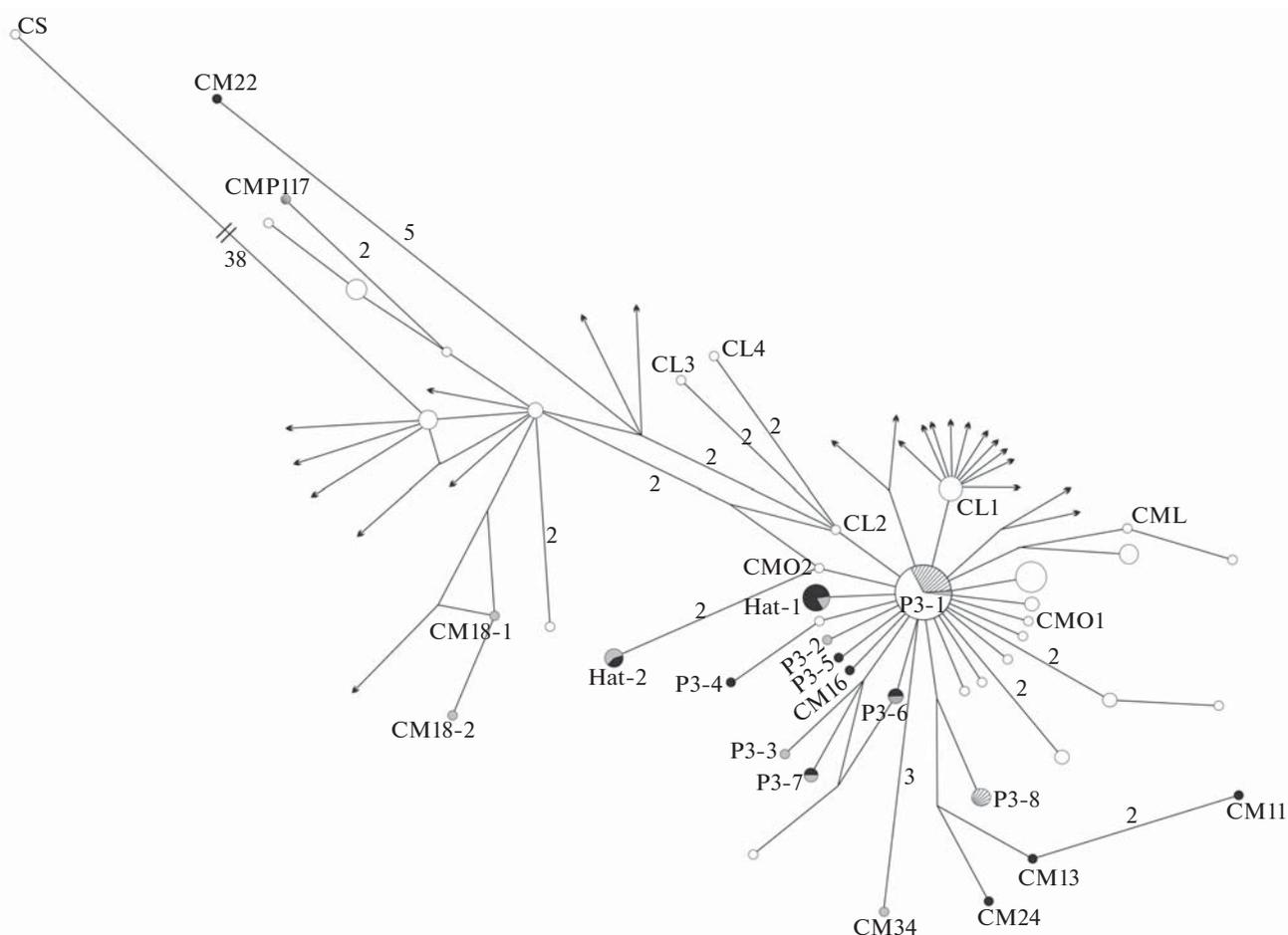


Рис. 2. Сеть гаплотипов *NDI*-фрагмента митохондриальной ДНК муксуна *Coregonus muksun*: (■) — многотычинковая форма р. Хатанга, (▧) — малотычинковая форма р. Хатанга, (▨) — р. Пясины, (▩) — муксун и сиг *C. lavaretus* водоёмов Европы и Сибири. При построении сети использованы последовательности из GenBank и не депонированные в NCBI последовательности нашей базы данных. P3-1—P3-8, Hat-1, Hat-2, CM11, CM13, CM16, CM18-1, CM18-2, CM22, CM24, CM34, CMP117 — гаплотипы муксуна рек Хатанга и Пясины; CML — муксун р. Лена (номер NCBI KX151797), CMO1 и CMO2 — муксун р. Обь (соответственно KX151801 и KX151803), CL1 — сиг Балтийского моря (KP123662), оз. Ладожское (KX010455 и MG251341), оз. Чудское (MG251330); CL2 и CL3 — сиг Балтийского моря (соответственно KP123652 и KP123653), CL4 — сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* бассейна р. Лена (KM013424), CS — сибирская ряпушка *C. sardinella* (KT267306). К варианту P3-1 относится последовательность сига Балтийского моря KP123658. Диаметр круга соответствует частоте варианта. Число нуклеотидных замен между вариантами указано рядом с отрезками, их соединяющими; если число не указано, то расстояние между вариантами равно одной нуклеотидной замене; (→) — продолжение сети к гаплотипам сига Сибири и Европы, которые в рамках данной работы не рассматриваются.

На рис. 2 хорошо видно, что большинство вариантов *NDI*-последовательностей как мало-, так и многотычинковой форм муксуна происходят от общего с сигом варианта P3-1. Учитывая это, можно выделить три группы гаплотипов. Первая объединяет варианты, незначительно дифференцированные от гаплотипа P3-1, от которого они происходят и который по отношению к ним можно назвать предковым (P3-2, P3-3, P3-4, P3-5, P3-6, P3-7, Hat1). Эти варианты отличаются от P3-1 одной—двумя нуклеотидными заменами. Вторая группа образована вариантами, дифференциация которых от гаплотипа P3-1 несколько больше (Hat2, CM11, CM13, CM24, CM34). Третья группа включает значительно дифференцированные от вари-

анта P3-1 гаплотипы, принадлежащие к другим филогенетическим линиям (CM18-1, CM18-2, CM22). Как уже отмечалось выше, дифференциация их с вариантом P3-1 достигает 0.5%. Для муксуна р. Пясины характерна подобная ситуация: вариант SMP117 значительно дифференцирован от остальных, обнаруженных в этой выборке.

Для последовательности *COI* мтДНК муксуна р. Хатанга полиморфизм не выявлен: все особи являются носителями одного распространённого у муксуна других водоёмов, а также у сига Европы и Сибири гаплотипа. Так, например, к этому гаплотипу принадлежат последовательности *COI* сига из водоёмов Дании (JQ661390—JQ661397, JQ661423, JQ661424, JQ661432, JQ661433, JQ661435, JQ661438,

Таблица 6. Пределы варьирования числа прободённых чешуй в боковой линии (*ll*) и жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (*sp. br.*) у муксуна *Coregonus mukhsun* бассейнов рек Хатанга, Пясины и Таймыра

Водоём, форма	<i>ll</i>			<i>sp. br.</i>			Источник информации
	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	
Р. Хатанга:	78–104	90.0	187	39–72	55.0	187	Лукьянчиков, 1962, 1967
– малотычинковая	83–98	90.0	22	30–48	42.9	90	Наши данные
– многотычинковая	86–100	94.2	22	55–70	60.4	90	То же
Р. Пясины:							
– типичная	88–107	93.5	28	44–65	56.4	28	Остроумов, 1937
– озёрная	82–98	92.0	28	45–72	59.5	28	То же
Оз. Мелкое	83–100	91.7	47	45–78	64.4	47	Логашев, 1940
Оз. Лама	86–99	92.0	–	41–73	59.5	–	Белых, 1940
	84–96	89.2	15	37–49	43.0	15	Романов, 1999
Оз. Таймырское	79–98	87.1	58	60–70	63.5	58	Михин, 1955
	82–94	87.6	56	(53)59–75	63.9	55	Романов, 1999
Р. Верхняя Таймыра	82–94	88.8	17	59–68	62.3	7	То же

Примечание. lim – пределы варьирования признака, *M* – среднее значение, *n* – объём выборки, экз.; “–” – нет информации.

JQ661439, JQ661442, JQ661444–JQ661449, JQ661451, JQ661453, JQ661457, JQ661460, JQ661468, JQ661472, JQ661474, JQ661479, JQ661480), Балтийского моря (JQ661382–JQ661389) и Сибири (JX960897).

Анализ полиморфизма ***ITS1*-фрагмента яДНК** выявил у муксуна р. Хатанга вариацию длины этого участка. В исследованной выборке обнаружена особь с *ITS1*-фрагментом 634 п. н., тогда как длина остальных 13 секвенированных последовательностей составила 568 п. н. Увеличение размера фрагмента произошло за счёт вставки длиной 66 п. н. на участке после 241-го нуклеотида последовательности сига р. Абакан (KJ742925). Отметим, что по длине и нуклеотидной последовательности вариант *ITS1* со вставкой муксуна р. Хатанга идентичен указанной последовательности из GenBank. Важно также, что особь с длинным вариантом *ITS1*-фрагмента является носителем общего с сигом гаплотипа P3-1 *ND1*-фрагмента. Эти результаты можно рассматривать как ещё одно подтверждение значительного генетического сходства и филогенетической близости муксуна и сига.

В последовательности нуклеотидов *ITS1*-фрагмента муксуна р. Хатанга полиморфизм отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ

Число тычинок, типичное для муксуна, варьирует в пределах 42–65 (Атлас..., 2003); лишь в норильских озёрах достигает 78. Однако целый ряд авторов указывают на более широкий размах изменчивости этого признака (табл. 6). Так, у муксуна р. Хатанга *sp. br.* варьирует в пределах 39–72 (Лукьянчиков, 1967), у муксуна из оз. Лама (бассейн р. Пясины) – 41–73 (Белых, 1940). Столь значительный диапазон изменчивости числа жабер-

ных тычинок в популяциях муксуна позволил предположить неоднородность последних. Начиная с 1970-х гг. ряд исследователей отмечают существование малотычинковой и многотычинковой форм муксуна, которые могут обитать симпатрично; у малотычинковой формы *sp. br.* в среднем составляет 36–43 (Александрова, Кузнецов, 1972; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974; Романов, 1999; Костицин, 2011; Будин, Заделёнов, 2019).

Широкий разброс значений числа жаберных тычинок хатангского муксуна (30–70) позволил нам предположить существование двух его форм и в р. Хатанга. Анализ комплекса меристических и пластических признаков, действительно, показал неоднородность стада муксуна, идущего на нерест в реку. Были выделены две группы с чётким хиатусом по *sp. br.*: малотычинковая форма – 30–48 и многотычинковая – 55–70 (табл. 2). Выявлены для двух форм и другие отличительные особенности морфологии: отмечена статистически значимая дифференциация в числе позвонков, прободённых чешуй в боковой линии, размерах плавников, головы, высоты тела. Различимы представители двух форм и по внешнему виду: малотычинковый муксун имеет выраженный горб, а многотычинковый – более широкое рыло и специфичную окраску тела.

Очевидно, что различия форм касаются не только их морфологии, но и экологии. Так, многотычинковая и малотычинковая формы различаются местами нагула. Местом нагула и зимовки многотычинкового муксуна являются солоноватые воды губы и залива, в то время как особи малотычинковой формы предпочитают быстрые речные воды. Вероятно, стабилизации высокого тела малотычинкового муксуна в толще речных вод способ-

ствуют более длинные грудные и брюшные плавники, выполняющие функции рулей, балансиров, тормозов и несущих плоскостей (Алеев, 1963). Кроме того, формы различаются временем начала нерестовой миграции и протяжённостью нерестового пути.

Таким образом, приведённые выше факты подтверждают существование двух симпатричных форм муксуна в бассейне р. Хатанга. Следует отметить, однако, что не все исследователи придерживаются мнения о существовании двух его форм. Так, Решетников (1980. С. 164) скептически относится к выделению малотычинковой формы (“... если среди вида *C. muksun* (Pallas) действительно существуют малотычинковые формы, то практически исчезают различия между *C. lavaretus sensu lato* и *C. muksun*”) и указывает на необходимость проведения ревизии имеющегося по двум формам материала (Атлас..., 2003).

Прояснить филогенетические отношения много- и малотычинкового муксуна р. Хатанга друг с другом, а также с другими представителями рода *Coregonus* и уточнить происхождение форм в бассейне этой реки позволил молекулярно-генетический анализ. Оказалось, что степень генетической дифференциации (*p*-дистанция) между формами низка (0.3%) и не превышает внутривидовой уровень (табл. 5).

Важным является тот факт, что внутривидовая дифференциация муксуна сравнима с уровнем различий его с сигом — соответственно 0.2–0.3 и 0.2–0.5%. Отметим, что уровень дифференциации, равный 0.5%, характерен и для разных популяций сига (табл. 5). О филогенетической близости сига и муксуна свидетельствует наличие идентичных, общих вариантов последовательностей для всех трёх маркеров генетического полиморфизма, использованных в работе (*ND1*-фрагмента, *COI* и *ITS1*).

Следует сказать, что до сих пор не найдены ни морфологические признаки, ни маркеры генетического полиморфизма, позволяющие уверенно идентифицировать виды *C. lavaretus* и *C. muksun* (Heinonen, 1988; Ермоленко, 1991; Politov et al., 2000, 2002, 2004; Боровикова, Махров, 2009б). Более того, выявленные пластичность и аллометрия краниологических признаков сига Беломорского бассейна (наши данные) ставят под сомнение валидность вида *C. muksun*, поскольку морфологически этот вид отличается от обыкновенного сига лишь формой черепа (Решетников, 1980). Нет чётких различий между сигом и муксуном и на уровне хромосомных наборов: диапазон изменчивости кариотипа сига включает ряд вариантов хромосомных наборов муксуна (Атлас..., 2003). Очевидно, не применим для различения видов и географический критерий, поскольку ряд авторов считают, что муксун обитает не только в Сибири, но и в Европе (Китаев, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007; Боровикова, Махров, 2013). Совокупность наших результатов и данных литературы об отсутствии

чётких морфоэкологических, генетических, кариологических, географических диагностических признаков позволяет с точки зрения биологической концепции вида говорить о конспецифичности муксуна и сига. В свете приведённых фактов предположение Решетникова (1980) о стирации границ между этими видами подтверждается.

В связи с низким уровнем генетической дифференциации *C. lavaretus* и *C. muksun* Балдина с соавторами (2008) рассматривают разные гипотезы происхождения последнего. Однако точка зрения, согласно которой сиг и муксун конспецифичны, ставит под сомнение некоторые из них. В частности, если рассматривать сига и муксуна принадлежащими к одному виду, предположение этих авторов о спонтанной периодически происходящей гибридизации двух «видов» как о причине появления общих вариантов последовательностей разных маркерных участков ДНК у этих групп, на наш взгляд, неправомерно: общие варианты в этом случае можно объяснить общностью происхождения. Ещё более сомнительным представляется сценарий, согласно которому муксун является результатом гибридизации пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (или близкой формы) и представителя комплекса ряпушек и пеляди *C. peled*. Возможность его авторы обосновывают фактом обнаружения в выборке муксуна комплексных гаплотипов ряпушки для *ND1*-фрагмента мтДНК. Мы не выявили общих с ряпушкой вариантов последовательностей ни для одного из использованных нами маркеров. Дифференциация гаплотипов муксуна с ближайшим вариантом последовательности *ND1*-фрагмента сибирской ряпушки составила 2.0% (табл. 5), а для *COI* — 1.8%. Возможно, полученные авторами (Балдина и др., 2008) данные обусловлены ошибкой идентификации видов во время сбора материала.

Рассмотрение истории формирования популяции муксуна р. Хатанга может быть важным для понимания происхождения муксуна как группы сиговых рыб в целом. Так, анализ генетической изменчивости хатангского муксуна свидетельствует о полифилетичном его происхождении (табл. 4, рис. 2). Несмотря на небольшой объём проанализированного материала, подобное заключение справедливо и для муксуна р. Пясины. Действительно, в обеих популяциях можно отметить гаплотипы, принадлежащие разным филогенетическим линиям, причём в пределах даже одной формы, которые возникли, очевидно, в разных географических районах. Например, это варианты SM22 и SM11 многотычинкового муксуна р. Хатанга; гаплотипы SMP117 и P3-8 пясинского муксуна (рис. 2). В то же время часть гаплотипов обеих форм хатангского муксуна произошла в пределах Таймырского п-ова (варианты гаплогрупп P3, Hat1 и Hat2) от одного предкового варианта (P3-1). Важно отметить, что от этого же варианта происходят гаплотипы, фиксируемые в настоящее время у сига р. Енисей, оз. Собачье (плато Путорана), муксуна рек Обь и Лена. Вари-

анты, производные от P3-1, встречаются даже в популяциях сига Европейского Севера — в бассейнах Белого и Балтийского морей (рис. 2). Вероятно, предковая форма-носитель гаплотипа P3-1 была широко распространена в водоёмах Ледовитоморского бассейна. Однако мы не утверждаем, что только эта филогенетическая линия была предковой для всех сигов (включая муксуна) этого региона: анализ сети гаплотипов позволяет предполагать наличие нескольких крупных филогенетических линий мтДНК.

Следует отметить, что симпатричное обитание и полифилетичность происхождения мало- и многотычинковой форм муксуна не позволяют относить их к разным таксонам и поднимать их статус даже до уровня подвидов, что для малотычинковой формы предлагал Кириллов (1972). Очевидно, для муксуна характерно независимое формообразование в разных водных системах, как и в случае сигов европейских водоёмов (Ostbye et al., 2005).

Таким образом, согласно данным морфологического анализа, в водоёмах бассейна р. Хатанга обитают две формы муксуна — типичная многотычинковая и малотычинковая. Выявленный низкий уровень генетической дифференциации муксуна и сига наряду с имеющимися литературными данными свидетельствует о принадлежности их к одному виду — *C. lavaretus*. В свете полученных данных представляется, что муксун является формой *C. lavaretus* с наибольшим числом жаберных тычинок среди группы сигов с нижним ртом (подрод *Coregonus* s. str.), распространённой в Сибири, морфологическое разнообразие и генетический полиморфизм которой обусловлен полифилетичным её происхождением в разных речных бассейнах. Наличие общих гаплотипов, с одной стороны, свидетельствует о дивергенции их от общего предка в пределах рассматриваемого региона; с другой — в состав каждой формы входят представители филогенетических линий, произошедших за его пределами. Отметим, что на возможность независимого происхождения муксуна разных регионов указывают и Балдина с соавторами (2008), а в работе Костицина (2011) рассматриваются палеогеографические факторы, которые могли привести к частичной изоляции и диверсификации популяций в разных бассейнах. Последующее вселение представителей разных филогенетических линий в один бассейн и даже водоём, как в случае ряпушки оз. Плещеево (Боровикова, 2017; Borovikova, Artamonova, 2018), хорошо известно для сиговых (Hudson et al., 2007).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны за помощь в сборе материала В.В. Сытину (ООО “Энергия”, пос. Хатанга), В.Д. Петрусову (Объединенная дирекция заповедников Таймыра, Норильск), М.П. Поборскому (Пожарно-спасательная часть № 136, пос. Хатанга), Л.А. Глушенко

(Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, Красноярск) и В.П. Прокаеву (Норильск); за обсуждение рукописи и ценные замечания — А.А. Махрову (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 16-14-10001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 248 с.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. 1968. О внутривидовых формах ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вестн. МГУ. № 1. С. 28–37.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. 1972. Дифференциация муксуна р. Лены. 1. Морфометрическая характеристика четырех форм муксуна // Там же. № 4. С. 8–15.
- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Решетникова Ю.С. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. 2008. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика. Т. 44. № 7. С. 896–905.
- Белых Ф.И. 1940. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 11. Рыбохозяйственное значение норильских озёр. С. 72–100.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. 1999. Структура нерестовых стад ряпушки реки Хатанги // Матер. науч.-практ. конф. “Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири”. Красноярск: Изд-во КГПУ. С. 26–30.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. 2003. Запасы и промысел рыб в бассейне реки Хатанга // Проблемы использования и охраны природных ресурсов. Вып. 4. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС. С. 271–274.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. 2006. Промысел рыбы в бассейне реки Хатанга // Рыб. хоз-во. № 5. С. 61–64.
- Боровикова Е.А. 2017. Особенности генетической структуры и происхождения популяции ряпушки *Coregonus albula* озера Плещеево // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 228–233.
- Боровикова Е.А., Малина Ю.И. 2018. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России // Сиб. экол. журн. Т. 25. № 3. С. 311–324.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20180304>
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2009а. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 95–99.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2009б. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 1. С. 58–66.

- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2013. Систематическое положение и происхождение сигов Европы: морфо-экологический подход // Тр. КарНЦ РАН. Сер. экол. исследования. № 6. С. 105–115.
- Боровикова Е.А., Романов В.И., Никулина Ю.С. 2016. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae: Coregonus* sp.) озера Собачье (плато Путорана) // Экол. генетика. Т. 14. № 3. С. 47–55.
- Будин Ю.В., Заделёнов В.А. 2019. Морфологическая разнокачественность муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в бассейне р. Хатанга // Матер. V Междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Новосибирск: Изд-во НГАУ. С. 15–19.
- Дормидонтов А.С. 1974. Муксун р. Лены — комплекс родственных форм // Тез. докл. VI симп. “Биологические проблемы Севера”. Вып. 2. Якутск: Изд-во Якут. филиала СО АН СССР. С. 51–55.
- Ермоленко Л.Н. 1991. Генетическая дивергенция сигов рода *Coregonus* // Генетика. Т. 27. № 3. С. 515–522.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 304 с.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Китаев С.П. 2004. О сходстве морфологии, экологии, кариотипов и явления параллелизма, дивергенции и конвергенции у сиговых и голецов. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 60 с.
- Костицин В.Г. 2011. Популяционная структура муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) в пространстве меристических признаков // Вопр. рыболовства. Т. 12. № 2 (46). С. 306–318.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 293 с.
- Логашев М.В. 1940. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 11. Рыбохозяйственное значение норильских озёр. С. 7–71.
- Лукьянчиков Ф.В. 1962. Морфолого-биологическая характеристика сиговых рыб р. Хатанги // Изв. ВСО географ. о-ва СССР. Т. 60. С. 81–87.
- Лукьянчиков Ф.В. 1967. Рыбы системы реки Хатанги // Тр. Краснояр. отд. СибНИРХ. Т. 9. Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. С. 11–93.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 352 с.
- Михин В.С. 1941. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 16. Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисея, в реке Хатанге и в Анадырском лимане. С. 37–72.
- Михин В.С. 1955. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ. Т. 35. С. 35–43.
- Остроумов Н.А. 1937. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Поляр. комиссии АН СССР. Т. 30. С. 7–114.
- Подлесный А.В. 1947. Рыбные ресурсы р. Хатанги и их использование // Рыб. хоз-во. № 7. С. 31–34.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1964. Т. 16. Вып. 1. Л.: Гидрометеиздат, 826 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Романов В.И. 1999. К вопросу о популяционной структуре муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) водоемов Таймыра // Вестн. ТГУ. № 7 (16). С. 38–43.
- Романов В.И., Петлина А.П., Бабкина И.Б. 2012. Методы исследования пресноводных рыб Сибири. Томск: Изд-во ТомГУ, 256 с.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. 2011. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. V. 25. № 3. P. 557–572.
<https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
- Borovikova E.A., Artamonova V.S. 2018. Morphological specificities of vendace (Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) population in Lake Pleshcheyevo (the Volga River basin): relationships of two phylogenetic lineages in a new zone of secondary contact // Org. Diver. Evol. V. 18. № 3. P. 355–366.
<https://doi.org/10.1007/s13127-018-0375-5>
- Heinonen M. 1988. Taxonomy and genetic variation of whitefish (*Coregonus* spp.) in Lake Saimaa // Finn. Fish. Res. V. 9. P. 39–47.
- Hudson A.G., Vonlanthen P., Müller R. et al. 2007. Review: the geography of speciation and adaptive radiation in coregonines // Adv. Limnol. V. 60. Spec. Iss. P. 111–146.
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. № 2. P. 111–120.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publ. Kottelat, Cornol, Freyhof, 646 p.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T. F. et al. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. V. 14. P. 4371–4387.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02737.x>
- Politov D.V., Gordon N.Yu., Afanasiev K.I. et al. 2000. Identification of palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish Biol. V. 57. Suppl. A. P. 51–71.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02244.x>
- Politov D.V., Gordon N.Yu., Makhrov A.A. 2002. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian species of *Coregonus* // Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Advanc. Limnol. V. 57. P. 21–34.
- Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C. 2004. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. V. 41. № 1. P. 13–23.
- Sajdak S.L., Phillips R.B. 1997. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 4. P. 1494–1503.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis, version 6.0 // Mol. Biol. Evol. V. 30. P. 2725–2729.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al. 2005. DNA barcoding Australia's fish species // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Biol. Sci. V. 360B. № 1462. P. 1847–1857.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>

УДК 597.586.2.591.5

НОВЫЕ ДАННЫЕ О БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ БОРОДАТОГО ЛИКОДА *HADROPOGONICHTHYS LINDBERGI* (ZOARCIDAE)

© 2020 г. Ю. К. Курбанов*

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

*E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.

После доработки 23.09.2019 г.

Принята к публикации 25.09.2019 г.

Представлены новые данные о биологии и экологии редкого вида — бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi* (Zoarcidae) — в тихоокеанских водах средних Курильских о-вов. Приводится список видов сообщества, в составе которого обнаружен бородатый ликод. Поимки *H. lindbergi* зарегистрированы в диапазоне глубин 290–440 м при температуре 2.2–3.0°C. Уточнены максимальная длина и масса — 43 см и 180 г. Индивидуальная плодовитость составляет 96–117 икринок. Приводится описание стадий зрелости половых желёз самцов и самок. Половое созревание наступает при достижении длины 37–38 см. Предполагается, что размножение бородатого ликода проходит осенью.

Ключевые слова: бородатый ликод *Hadropogonichthys lindbergi*, Zoarcidae, стадии зрелости гонад, Курильские о-ва.

DOI: 10.31857/S0042875220050021

Семейство бельдюговых (Zoarcidae) — одна из наиболее разнообразных в систематическом отношении групп рыб в северной части Тихого океана. Его представители обитают как в верхней части континентального шельфа от прибрежного мелководья, так и в нижних районах материкового склона до абиссальных глубин (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1955а, 1955б, 1958; Федоров, 1976; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994, 1995; Чернова, 2000; Hatooka, 2002; Mecklenburg et al., 2002; Anderson et al., 2009). Бельдюговые являются типовым компонентом донной ихтиофауны дальневосточных морей, но не относятся к доминирующим видам. Информация об экологии и биологии даже массовых видов семейства отрывочна (Земнухов, Баланов, 1999; Токранов, Орлов, 2002, 2005; Баланов и др., 2006; Савельев и др., 2012, 2014). Бородатый ликод *Hadropogonichthys lindbergi*, описанный относительно недавно (Федоров, 1982), не стал исключением. Единственная публикация (Токранов и др., 2004), где приводятся сведения о находениях и размерно-весовых показателях вида в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов, основана на поимках всего 8 экз. в 1993–2002 гг.

Главной особенностью бородатого ликода является наличие многочисленных кожистых уси-

ковидных придатков вокруг ротового отверстия (рис. 1). Вследствие этого его выделяли в отдельный род *Hadropogonichthys*, который считали монотипичным (Федоров, 1982; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994). Но недавно был описан второй вид — *H. leptopus*, обитающий у тихоокеанского побережья о-ва Хонсю на глубинах 1119–1948 м, который отличается удлинёнными лучами брюшных плавников, большим числом позвонков, лучей в плавниках и жаберных тычинок (Machida et al., 2004). Оба эти вида являются редкими, их поимки единичны (Шейко, Фёдоров, 2000; Токранов и др., 2004; Shinohara et al., 2009).

Цель работы — пополнить новыми данными уже известные сведения о жизненном цикле бородатого ликода и обсудить некоторые особенности биологии этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на судне РТМ (рыболовном траулере морозильном) “Камлайн”, которое вело промысел на скоплениях северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monoptyerygius* и командорского кальмара *Berrytheutis magister* у северных и средних Курильских о-вов в мае–июле 2018 г.

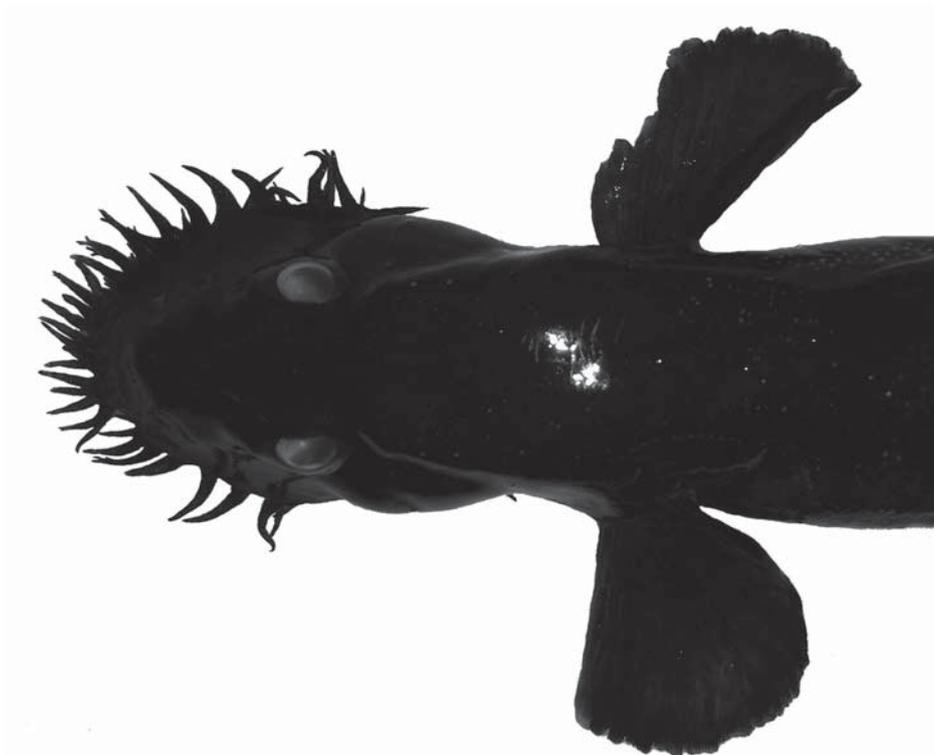


Рис. 1. Усиковидные придатки вокруг ротового отверстия бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi*.

Всего было выполнено 91 донное траление на глубинах 70–470 м. Орудием лова служил донный трал Selstad 810 msk Streamline (вертикальное раскрытие – 12 м, горизонтальное – 45 м; размер ячеи в кутцевой части – 110 мм). Скорость траления изменялась от 2.8 до 4.6 узла.

Всего было собрано 34 экз. *H. lindbergi*. При выполнении биологического анализа измеряли абсолютную длину (*TL*), массу (общую и без внутренностей), массу и длину гонад, определяли пол особей. Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей. При оценке стадий зрелости гонад ориентировались на шкалу, разработанную для ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Бадаев, Баланов, 2006). Размер ооцитов измеряли в полевых условиях. Индивидуальную плодовитость определяли путём тотального подсчёта числа икринок в яичнике.

Частоту встречаемости оценивали числом результативных тралений, в уловах которых наблюдался вид (% общего числа тралений). Предоставить информацию по максимальным уловам и наибольшей плотности скоплений бородатого ликода не представляется возможным, так как расчёт того или иного вида в прилове при промысле целевого

объекта неточен и может быть как ниже, так и выше действительных значений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение и встречаемость. Бородатый ликод является эндемиком западной части Северной Пацифики, область его распространения простирается от северных Курильских о-вов на юг до зал. Сагами у тихоокеанского побережья Японии (Toyoshima, 1985; Борец, 2000; Anderson, Federov, 2004) и, предположительно, по значительной части Охотского моря (Anderson, 1994; Møller, 2010). В период проведения наших исследований бородатый ликод был отмечен в пределах известного ареала: в средней части Курильской островной дуги с тихоокеанской стороны о-вов Симушир и Кетой на участке, ограниченном координатами 46°99'–47°27' с.ш. и 152°29'–152°81' в.д. (рис. 2).

Рассматриваемый вид характеризуется как представитель мезобентального ихтиоценоза, отмеченный в верхних и нижних отделах материкового склона на глубинах 200–1400 м (Федоров, 1982; Шейко, Федоров, 2000; Токранов и др., 2004). Наши поимки *H. lindbergi* зарегистрированы в батиметрическом диапазоне 290–440 м.

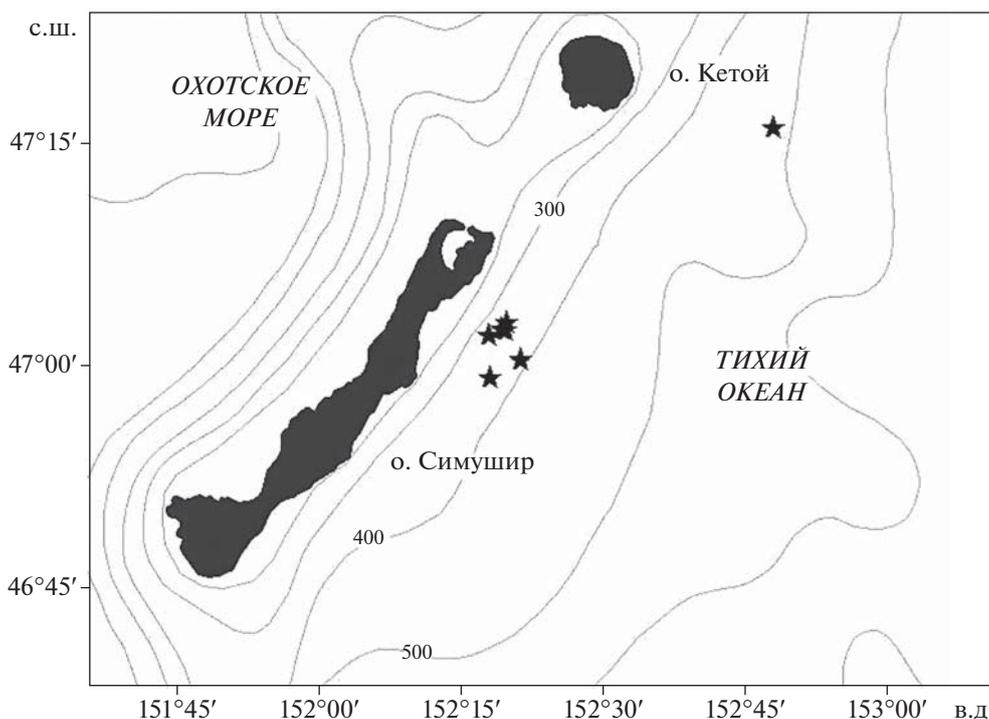


Рис. 2. Места поимок (★) бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi* у средних Курильских о-вов в июне–июле 2018 г.; (—) — изобаты.

Частота встречаемости бородатого ликода составила 7.7% общего числа тралений. Относительно низкое значение свидетельствует не только о малой численности рассматриваемого вида. Вероятно, причиной этого могут быть угревидная форма тела бородатого ликода и его небольшие размеры, благодаря чему он может проскальзывать сквозь ячейку орудия лова.

Сопутствующие виды в уловах у Средних Курил, в которых был отмечен бородатый ликод, приведены в таблице. По частоте встречаемости видов наши уловы в рассматриваемом районе несколько отличаются от указанных для северных Курильских о-вов (Токранов и др., 2004), где наиболее обычными были пятнистый скат *Bathyraja maculata*, тонкохвостая лисичка *Sarritor frenatus*, короткопёрый элассодиск *Elassodiscus tremebundus*, длиннопёрый шипошк *Sebastolobus macrochir*, белолинейный ликод *Lycodes albolineatus* и мягкий бычок *Malacocottus zonurus*. В наших же уловах эти виды были менее обычны. Пятнистый скат, тонкохвостая лисичка и белолинейный ликод имели наименьшие значения встречаемости в уловах (14.3%) среди других представителей своих семейств. Короткопёрый элассодиск в районе Средних Курил был отмечен в 42.9% случаев, в то время как у се-

верного участка островной дуги он наблюдался во всех уловах, в которых присутствовал бородатый ликод. Заметим, что поимки камчатского крючкорога *Arteidiellus camchaticus* и бурополосого ликода *L. brunneofasciatus* в районе северных Курильских о-вов не зафиксированы (Токранов и др., 2004), а на исследуемой акватории эти виды по частоте встречаемости доминировали над другими (100%).

Наряду с бороватым ликодом в уловах были зарегистрированы и другие редкие представители глубоководной ихтиофауны: безногий лиценхел *Lycenchelys fedorovi* (Zoarcidae), атлантическая барракудина *Magnisudis atlantica* (Paralepididae), спинношип Хемница *Notacanthus chemnitzii* (Notacanthidae), курносый карепрок *Careproctus simus* (Liparidae), луковидный онейрод *Oneirodes bulbosus* и онейрод Томпсона *O. thompsoni* (Oneirodidae).

Температурный диапазон. Ранее поимки бородатого ликода регистрировали в диапазоне температуры 2.7–4.0°C (Токранов и др., 2004; Møller, 2010). В период наших исследований он был отмечен в уловах при температуре 2.2–3.0°C. Столь узкий температурный диапазон указывает, что данный вид является stenotherмным. Этот фактор подтверждается батиметрическим распределени-

Таблица 1. Частота встречаемости видов рыб, сопутствующих бородатому ликоду *Hadropogonichthys lindbergi* в уловах у средних Курильских о-вов в июне–июле 2018 г.

Вид	Частота встречаемости, %
<i>Albatrossia pectoralis</i>	14.3
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	14.3
<i>Arctoscopus japonicus</i>	14.3
<i>Artediellichthys nigripinnis</i>	14.3
<i>Artediellus camchaticus</i>	100.0
<i>Atheresthes evermanni</i>	42.9
<i>A. stomias</i>	14.3
<i>Bathyraja aleutica</i>	14.3
<i>B. maculata</i>	14.3
<i>B. matsubarae</i>	28.6
<i>B. parmifera</i>	28.6
<i>B. violacea</i>	42.9
<i>Bathyraja</i> sp.	14.3
<i>Careproctus rastrinus</i>	42.9
<i>C. simus</i>	57.1
<i>Careproctus</i> sp.	14.3
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	42.9
<i>Gymnacanthus galeatus</i>	28.6
<i>Hemilepidotus zapus</i>	28.6
<i>Icelus canaliculatus</i>	28.6
<i>Liparis ochotensis</i>	14.3
<i>Lycenchelys fedorovi</i>	42.9
<i>Lycodes albolineatus</i>	14.3
<i>L. brunneofasciatus</i>	100.0
<i>L. concolor</i>	14.3
<i>Lycodes</i> sp.	14.3
<i>Magnisudis atlantica</i>	28.6
<i>Malacocottus zonurus</i>	100.0
<i>Notacanthus chemnitzii</i>	28.6
<i>Oneirodes bulbosus</i>	14.3
<i>O. thompsoni</i>	28.6
<i>Oneirodes</i> sp.	14.3
<i>Percis japonica</i>	28.6
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	14.3
<i>Polypera simushirae</i>	14.3
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	14.3
<i>Sarritor frenatus</i>	14.3
<i>Sebastes alutus</i>	85.7
<i>S. borealis</i>	14.3
<i>S. melanostictus</i>	14.3
<i>Sebastolobus macrochir</i>	57.1
<i>Theragra chalcogramma</i>	85.7

ем бородатого ликода, который не встречается в прибрежных районах на глубинах <200 м, где водная среда подвержена резким сезонным колебаниям температуры. Отметим, что другие глубоководные рыбы из семейства бельдюговых также являются stenothermными, например, некоторые виды рода *Lycenchelys* (Андрияшев, 1954; Anderson, Balanov, 2000; Токранов, Орлов, 2008).

Биологические показатели. Ранее было известно, что бородатый ликод достигает TL 37 см и массы 100 г (Тупоногов, Кодолов, 2014; Froese, Pauly, 2019). В наших уловах отмечены особи TL 30–43 (в среднем 37.2) см (рис. 3а), массой 60–180 (117.9) г (рис. 3б); преобладали особи TL 36–39 см (64.7%). Таким образом, бородатый ликод несколько крупнее, чем предполагалось ранее.

Зависимость между длиной (TL , см) и массой (W , г) описывается уравнением: $W = 0.0009 \times TL^{3.2464}$, $R^2 = 0.8823$. Линия регрессии хорошо отражает эмпирические данные (рис. 4).

У самок бельдюговых рыб половые железы непарные (развит только один яичник), тогда как семенники у самцов парные (Anderson, 1984). Самки бородатого ликода также имеют непарную гонаду. Ниже приводится описание яичников и семенников разных стадий зрелости.

Среди самок III стадия зрелости гонад (рис. 5а) отмечена у восьми особей TL 33–38 см. Яичник небольшой, его длина 6.6–8.1% TL . Он имеет прозрачную оболочку и крепко прикреплен к верхней стенке брюшной полости. Ооциты белого цвета, диаметром 1.0–1.5 мм. Значения ГСИ составляют 1.0–1.2%.

Стадия зрелости III–IV (рис. 5б) выявлена у одной самки TL 39 см. Гонада содержит икринки двух размерных групп, т. е. наблюдается четкая дифференциация ооцитов текущей генерации (жёлтого цвета, диаметром 2.5–3.0 мм) и резервного фонда (белого цвета, 1.0–1.5 мм). Размер яичника составляет 9.0% TL , ГСИ – 1.6%.

Стадия зрелости IV (рис. 5в) зарегистрирована у пяти самок TL 37–41 см. Яичник занимает значительную часть брюшной полости. Икринки текущей генерации ярко-жёлтые, диаметром 3.5–5.5 мм; различия ооцитов по диаметру обусловлены разной степенью их наполнения желтком. Икринки резервного фонда белые, их диаметр не более 1.0 мм. Размеры яичников варьируют в пределах 10.8–12.7% TL , масса – 3–10 г, ГСИ – 2.6–9.7%. Число икринок текущей генерации составляет 96–117 шт., т.е. бородатый ликод имеет низкую индивидуальную плодовитость, как и некоторые другие представители семейства бельдюговых (Андрияшев, 1954; Макушок, 1971; Anderson, Balanov, 2000).

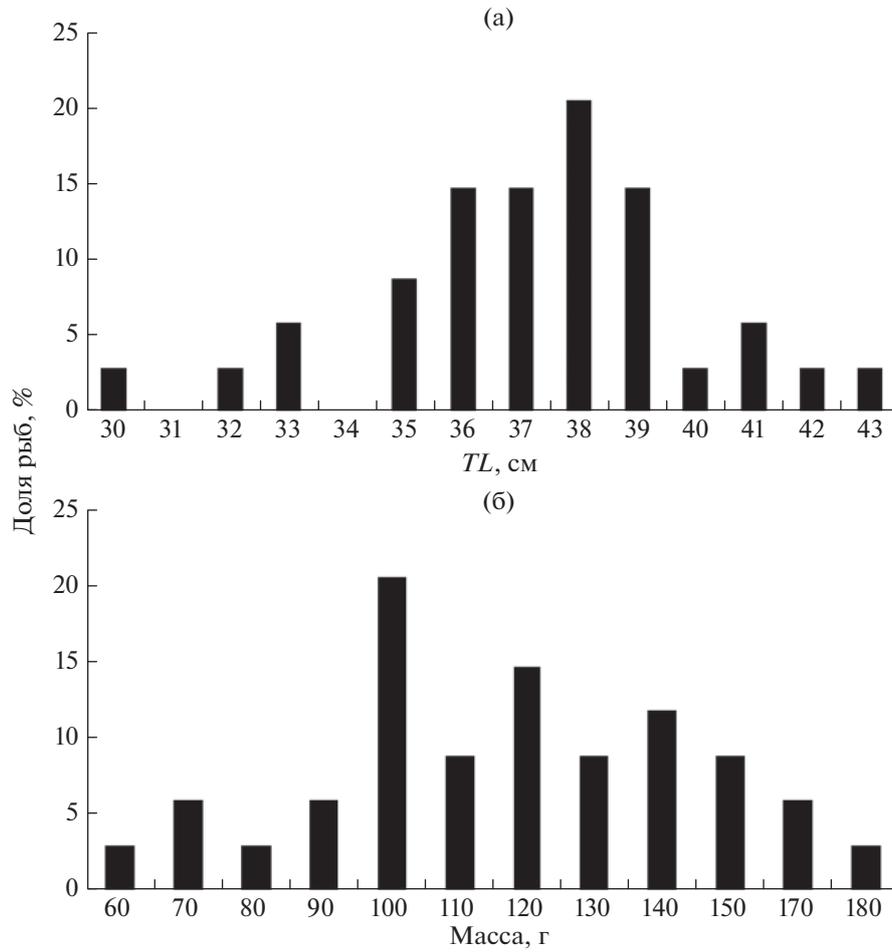


Рис. 3. Размерный состав бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi* в уловах у средних Курильских о-вов в июне–июле 2018 г. (34 экз.): а – длина (*TL*), б – масса.

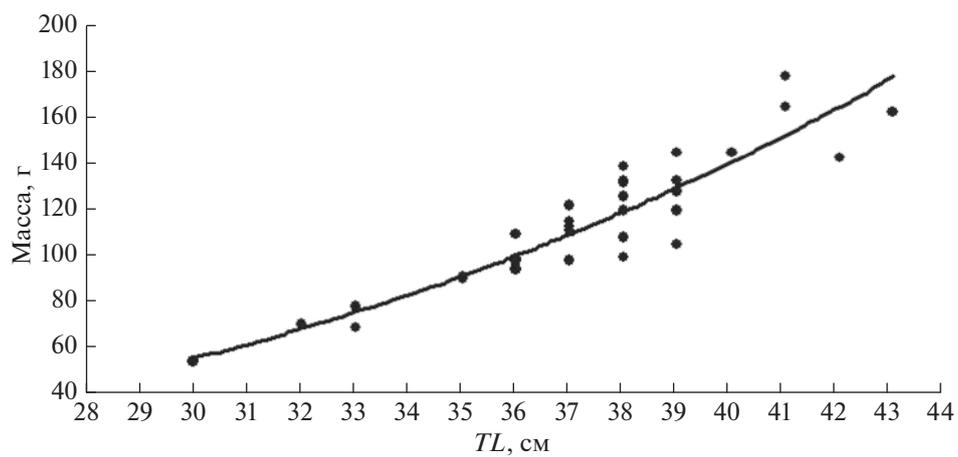


Рис. 4. Зависимость между длиной (*TL*) и массой тела бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi* в прикурильских водах, июнь–июль 2018 г.

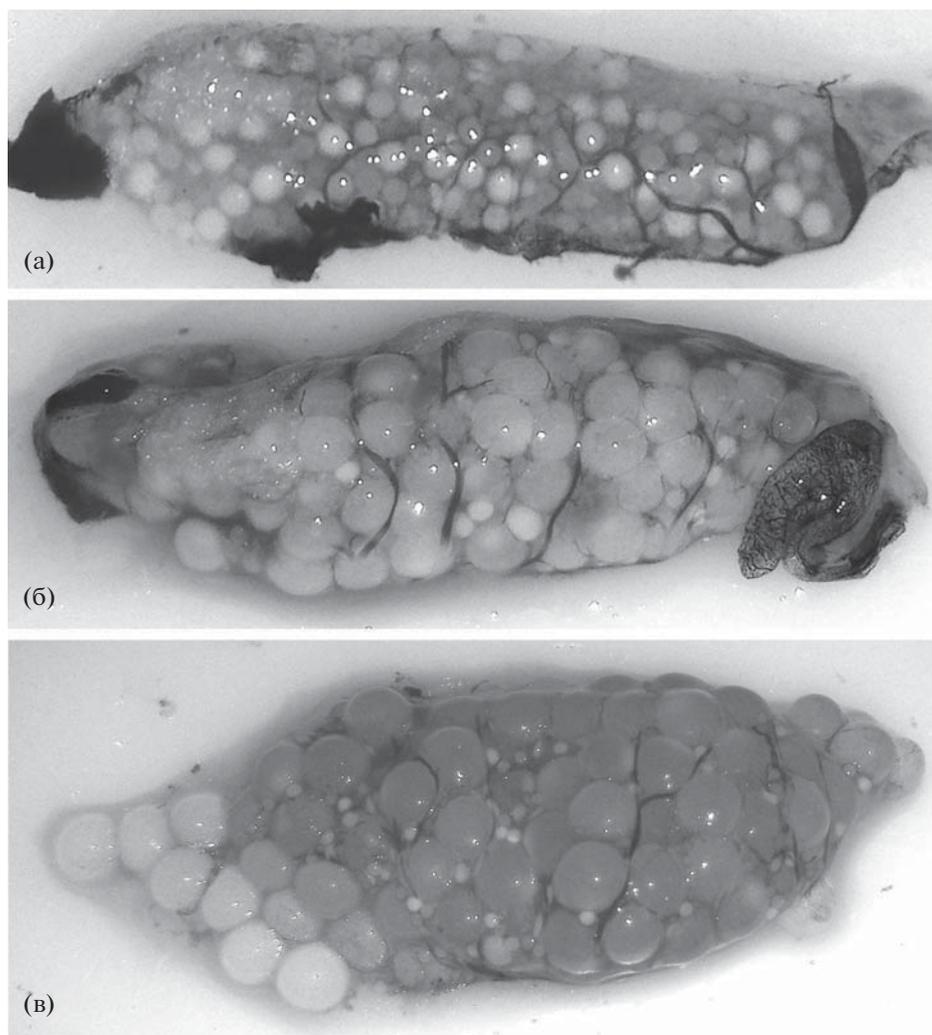


Рис. 5. Гонады III (а, 270 мм), III–IV (б, 350 мм) и IV (в, 420 мм) стадий зрелости самок бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi*.

Среди самцов гонады II–III стадии зрелости (рис. 6а) имели девять особей TL 30–37 см. Семенники в виде вытянутых утолщённых тяжей кремового или бледно-розового цвета длиной 3.9–6.1% TL ; толщина одной доли семенников 1–3 мм. Кровеносные сосуды и главная артерия не видны.

Стадия III (рис. 6б) отмечена у восьми самцов TL 38–43 см. Размеры семенников увеличены до 5.3–6.4% TL , толщина достигает 6 мм. Семенники на ощупь плотные, при их детальном рассмотрении можно обнаружить мелкие кровеносные сосуды.

Стадия III–IV (рис. 6в) отмечена у трёх самцов TL 37–41 см. Семенники увеличены в объёме, по-

лупрозрачные. Их длина составляет 8.0–9.7% TL , толщина одной доли – до 7 мм.

Наши данные показывают, что половое созревание бородатого ликода наступает по достижении TL около 37–38 см. Учитывая время поимок (конец июня–июль) и долю самок с гонадами IV стадии зрелости (35.7%), можно предположить, что размножение у исследуемого вида проходит осенью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен членам экипажа РТМ “Камлайн”, оказывавшим всяческую помощь при сборе первичного материала; рецензенту – за важные

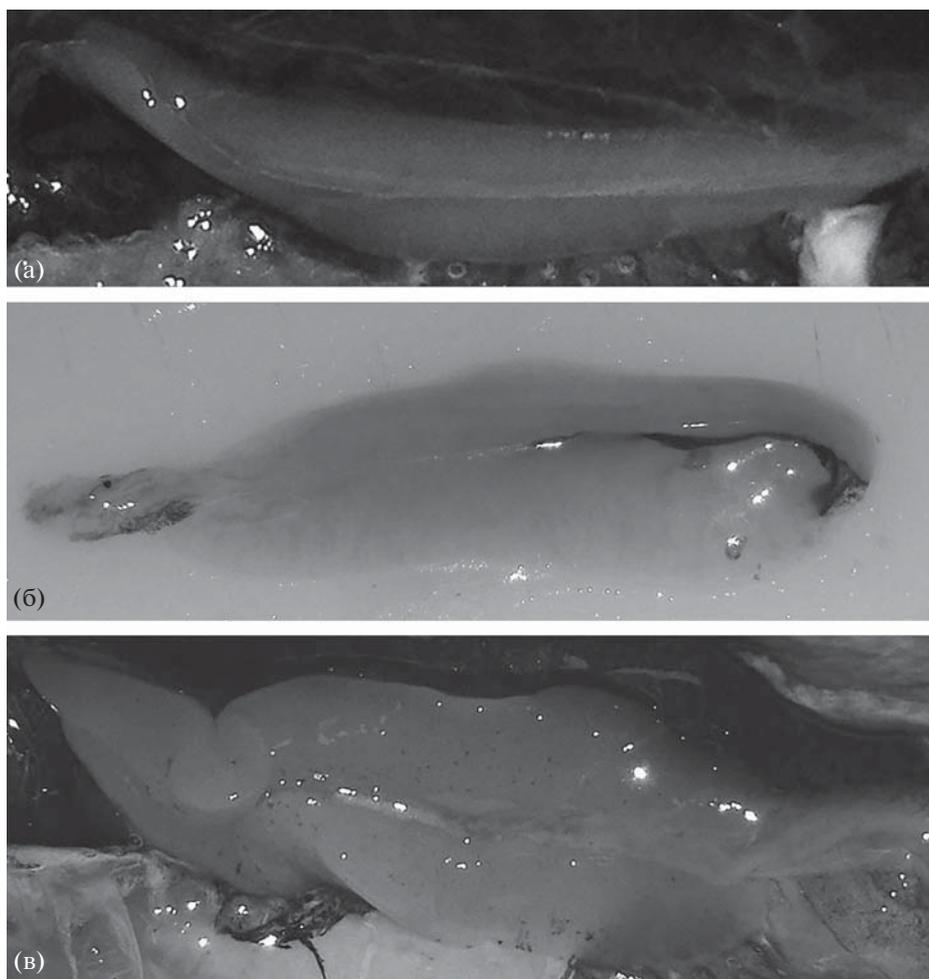


Рис. 6. Гонады II–III (а, 220 мм), III (б, 250 мм) и III–IV (в, 340 мм) стадий зрелости самцов бородатого ликода *Hadropogonichthys lindbergi*.

критические замечания, сделанные при прочтении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андряшев А.П. 1955а. Новые и редкие виды рыб семейства бельдюговых (Pisces: Zoarcidae) с юго-восточного побережья Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 21. С. 393–400.
- Андряшев А.П. 1955б. Обзор угревидных ликодов [*Lycenchelys* Gill (Pisces, Zoarcidae) и близкие формы] морей СССР и сопредельных вод // Там же. Т. 18. С. 349–384.
- Андряшев А.П. 1958. Добавление к обзору угревидных ликодов (*Lycenchelys* Gill.) с описанием трех новых видов из Курило-Камчатской впадины // Вопр. ихтиологии. Вып. 11. С. 171–180.
- Бадаев О.З., Баланов А.А. 2006. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 122–135.
- Баланов А.А., Бадаев О.З., Напасаков В.В., Чучукало В.И. 2006. Распределение и некоторые черты биологии редкозубого ликода *Lycodes raridens* (Zoarcidae) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 211–218.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 192 с.
- Земнухов В.В., Баланов А.А. 1999. Распределение бельдюговой рыбы *Lycodes soldatovi* в Охотском море // Биология моря. Т. 25. № 2. С. 83–98.
- Макушок В.И. 1971. Подотряд: Бельдюговидные (Zoarcidae) // Жизнь животных. Т. 4. Рыбы / Под ред. Расса Т.С. М.: Просвещение. С. 518–521.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2005. Особенности распределения и некоторые черты биологии слизеголовов *Bothrocarichthys microcephalus*, *Lycogrammoides nigrocaudatus* и *L. schmidtii* (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 618–624.

- Савельев П.А., Баланов А.А., Соломатов С.Ф. 2012. Распределение и некоторые черты биологии бельдюговой рыбы *Lycodes tanakae* (Perciformes: Zoarcidae) в водах Татарского пролива (Японское море) // Биология моря. Т. 38. № 3. С. 281–286.
- Савельев П.А., Баланов А.А., Калчугин П.В. и др. 2014. Пространственное распределение и термический режим обитания двух представителей рода *Lycodes* (Perciformes, Zoarcidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 32–42. <https://doi.org/10.7868/S0042875214010111>
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликоидов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Там же. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2008. Особенности распределения и экологии безногого лиценхела *Lycenchelus fedorovi* (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Там же. Т. 48. № 6. С. 802–809.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Бирюков И.А. 2004. Распределение и размерно-весовой состав некоторых редких видов рыб в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Там же. Т. 44. № 2. С. 176–185.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский остров, 336 с.
- Федоров В.В. 1976. Новые данные об угревидных ликоидах (Pisces, Zoarcidae) северо-западной части Тихого океана и Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 100. С. 3–18.
- Федоров В.В. 1982. Новая бельдюговая рыба *Hadropogonichthys lindbegri* Fedorov, gen. et sp. nov. (Zoarcidae) с батимальных глубин Четвёртого Курильского пролива // Вопр. ихтиологии. Т. 22. № 5. С. 722–729.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holoscephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Чернова Н.В. 2000. Четыре новых вида *Gymnelus* (семейство Zoarcidae) из дальневосточных морей с диагнозом рода и определительной таблицей видов // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 5–16.
- Anderson M.E. 1984. Zoarcidae: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1. Lawrence: Allen Press. P. 578–582.
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 60. 120 p.
- Anderson M.E. 1995. The eelpout genera *Lycenchelys* Gill and *Taranetzella* Andriashev (Teleostei: Zoarcidae) in the eastern Pacific, with description of nine new species // Proc. Calif. Acad. Sci. V. 49. № 2. P. 55–113.
- Anderson M.E., Balanov A.A. 2000. *Lycenchelys fedorovi*: a new species of eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from the northwestern Pacific ocean // Copeia. № 4. P. 1056–1061.
- Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson, 1839 — eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. V. 34. P. 1–58.
- Anderson M.E., Stevenson D.E., Shinohara G. 2009. Systematic review of the genus *Bothrocara* Bean 1890 (Teleostei: Zoarcidae) // Ichthyol. Res. V. 56. P. 172–194. <https://doi.org/10.1007/s10228-008-0086-6>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 04/2019)
- Hatooka K. 2002. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species / Ed. Nakabo T. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1028–1044, 1581–1583.
- Machida Y., Shinohara G., Ohta S. 2004. A new deep-sea eelpout, *Hadropogonichthys leptopus* (Osteichthyes: Perciformes: Zoarcidae), from the Pacific Ocean off Japan // Spec. Div. V. 9. P. 193–200.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Møller P.R. 2010. *Hadropogonichthys lindbergi* // The IUCN Red List of Threatened Species 2010. Article e.T155241A115290488. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T155241A4755473.en>.
- Shinohara G., Narimatsu Y., Hattori T., Ito M. et al. 2009. Annotated checklist of deep-sea fishes from the Pacific coast off Tohoku District, Japan // Deep-sea fauna and pollutants off Pacific coast of northern Japan / Ed. Fujita T. Nat. Mus. Nat. Sci. Monograph. V. 39. P. 683–735.
- Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.

УДК 597.553.1.591.5

АЗОВСКАЯ ХАМСА *ENGRAULIS ENCRASICOLUS MAEOTICUS* (ENGRAULIDAE) В ПЕРИОД ОСОЛОНЕНИЯ АЗОВСКОГО МОРЯ В 2014–2018 гг.

© 2020 г. Т. В. Юнева^{1, *}, В. Н. Никольский¹, Л. И. Булли²

¹Институт биологии южных морей РАН – ИнБИУМ РАН, Севастополь, Россия

²Керченский государственный морской технологический университет, Республика Крым, Керчь, Россия

*E-mail: tatjana.yuneva@gmail.com

Поступила в редакцию 07.11.2019 г.

После доработки 20.11.2019 г.

Принята к публикации 29.11.2019 г.

Рассматривается влияние осолонения Азовского моря на обеспеченность пищевой хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2014–2018 гг., когда солёность увеличилась с 12,7 до 14,0‰. В 2014 г. обеспеченность хамсы пищей резко ухудшилась по сравнению с начальным периодом осолонения (2006–2013 гг.). В популяции преобладали мелкие особи с экстремально низким содержанием липидов, что, вероятно, привело к сокращению воспроизводства и, как следствие, к сокращению запасов в последующие годы. В результате уменьшения численности обеспеченность пищевой улучшилась: содержание липидов в теле хамсы в 2015–2018 гг. увеличилось на 40–50%. В популяции стали преобладать рыбы старших возрастных групп, что косвенно свидетельствует о сокращении пополнения и старении популяции. Обсуждается, как изменение кормовой базы рыб на протяжении текущего периода осолонения Азовского моря (2006–2018 гг.) отразилось на обеспеченности пищевой хамсы.

Ключевые слова: азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus*, обеспеченность пищевой, липиды, размерно-весовые характеристики, межгодовая изменчивость, солёность, Азовское море.

DOI: 10.31857/S0042875220050136

Азовское море – солоноватый водоём площадью 39,1 тыс. км² и средней глубиной 7,4 м – сообщается с Чёрным морем через Керченский пролив (Добровольский, Залогин, 1982). Объём Азовского моря в многоводные годы лишь в восемь раз превышает величину стока впадающих в него крупных рек – Дона и Кубани. Солёность Азовского моря определяется балансом между величинами пресного стока и поступающих через Керченский пролив черноморских вод. До 1950-х гг. экосистема Азовского моря была достаточно устойчивой, средняя солёность редко превышала 11–12‰, после зарегулирования рек в 1950–1970-е гг. она увеличилась и в 1976 г. достигла 13,8‰. В 1980-е гг. начался период опреснения моря, что связывают с изменением направленности атмосферных циркуляций в регионе и увеличением стока рек (Гаргопа, 2002; Косенко и др., 2017). К 2006 г. солёность постепенно снизилась до 9,3‰. С 2007 г. началось новое сокращение речного стока. Если в 2005 г. поступление в Азовское море пресной и черноморской воды было примерно одинаковым (соответственно 27 и 25 км³), то в 2015 г. черноморской воды поступало в три–четыре раза больше, чем пресной (41 и

11–13 км³) (Матишов и др., 2017). Повышение температуры воздуха и воды в регионе в летние месяцы, увеличение испарения, сокращение атмосферных осадков, преобладание ветров южного направления явились дополнительными факторами, которые усилили адвекцию черноморских вод (Жукова и др., 2015; Матишов и др., 2017; Кочергин, 2018; Бердников и др., 2019). К 2015–2016 гг. средняя солёность Азовского моря превзошла максимальную величину 1976 г. и составила 14‰. Согласно расчётам, при сохранении тенденции маловодности рек к 2020 г. солёность превысит 15‰ (Косенко и др., 2017).

Осолонение Азовского моря сопровождалось изменениями всех компонентов экосистемы. На смену аборигенным видам фито-, зоо-, ихтиопланктона и бентоса пришли менее продуктивные виды черноморского происхождения, сократилось биоразнообразие, изменился видовой состав и сезонная динамика циклов развития массовых форм, уменьшилась концентрация кислорода в воде, участились заморы (Студеникина и др., 2012; Александрова, Баскакова, 2013; Свистунова, 2013; Селифонова, 2013; Матишов и др., 2015; Мирзоян и др. 2015, 2019; Надолинский В., Надолинский Р., 2018).

Изменения абиотических параметров и трансформация трофических цепей не могли не отразиться на состоянии азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, которая в весенне-летние месяцы нерестится, растёт и нагуливается в Азовском море. Действительно, по мере увеличения солёности Азовского моря сначала наблюдался беспрецедентный рост, а затем резкое сокращение запасов азовской хамсы. В предыдущей публикации (Юнева и др., 2019) мы проанализировали динамику обеспеченности пищей хамсы в Азовском море в начальный период осолонения с 2006 по 2013 гг., когда солёность увеличилась с 9.4 до 12.6‰. Было показано, что в 2010–2012 гг. при солёности моря 11–12‰, когда запасы азовской хамсы были самыми высокими, содержание липидов и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот морского происхождения в теле рыб было также максимално высоко по сравнению с периодом начала осолонения, что указывало на хорошую обеспеченность рыб пищей. Возрос уровень воспроизводства: в популяции доминировали рыбы младших размерно-возрастных групп. В годы высокой численности хамса стала основным потребителем планктона в Азовском море, значительно опережая трофических конкурентов – аборигенную тюльку *Clupeonella delicatula delicatula* и сезонного вселенца гребневика мнемипсиса *Mnemiopsis leidyi*.

Цель настоящей работы – проанализировать динамику размерно-весовых показателей и содержания липидов в теле рыб в конце нагула в 2014–2018 гг., когда солёность Азовского моря увеличилась с 12.7 до 14.0‰, а запасы хамсы сократились в пять–шесть раз по сравнению с максимальной величиной 2011 г., а также выяснить, как трансформировалась кормовая база рыб в период осолонения Азовского моря и как это отразилось на популяции хамсы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хамсу отбирали с октября по ноябрь 2014–2018 гг. из промысловых уловов в Азовском море и Керченском проливе, принимая, что в эти годы хамса была представлена азовским подвигом¹ (Шляхов и др., 2018). Из каждого улова отбирали по 200 экз., измеряли длину по Смитту (*FL*). Выборку разделяли на размерные группы с интервалом 5 мм. Для анализа использовали рыб трёх доминирующих групп, общая численность которых обычно составляла более 70% выборки. Определяли среднюю массу рыб в группах. Рыб каждой группы измельчали в блендере целиком; пробы

¹ В Азово-Черноморском бассейне европейский анчоус представлен черноморской хамсой *E. encrasicolus ponticus*, жизненный цикл которой проходит в Чёрном море, и азовской хамсой *E. encrasicolus maeoticus*, которая весенне-летние месяцы проводит в Азовском море. Оба подвида зимуют в Чёрном море (Световидов, 1964).

фарша использовали для определения содержания суммарных липидов (% сырой массы) по методу Фолча (Кейтс, 1975), как подробно описано ранее (Юнева и др., 2016). Рассчитывали средние значения размеров, массы тела и содержания липидов в теле рыб для каждого улова.

Статистическую обработку полученных данных (описательная статистика, проверка на нормальность распределений, проверка однородности дисперсий, однофакторный дисперсионный анализ – ANOVA) выполняли с применением программы PAST версии 3.19 (Hammer et al., 2001). Следует отметить, что в отличие от показателя средней массы рыб вариации содержания липидов у хамсы в разные годы существенно различались, т. е. не соблюдалось одно из основных допущений дисперсионного анализа, что при небольших выборках может приводить к неверным результатам. Поэтому для этого показателя дополнительно использовали критерий Уэлча для данных с разными групповыми дисперсиями. Затем достоверность различий при попарном сравнении за разные годы выполняли по *t*-критерию Беренса–Фишера для выборок с разными дисперсиями (Zar, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2014–2018 гг. средние длина и масса хамсы в выборках варьировали в пределах 87.1–111.6 мм и 5.1–10.8 г, содержание липидов – 5.1–20.4% сырой массы (табл. 1). Все показатели синхронно возрастали с 2014 до 2017 гг. и несколько уменьшились в 2018 г. Экстремально низкое содержание липидов в теле хамсы² в 2014 г. указывает на плохую обеспеченность рыб пищей в период нагула. Таким образом, осенью 2014 г. в Чёрное море мигрировали мелкие рыбы с низким уровнем энергетических резервов, что могло увеличить естественную смертность на зимовке (Попова, 1954), а в дальнейшем привести к сокращению численности пополнения (Parrish et al., 1986; Millán, 1999). Согласно данным Тараненко (1964) и Шульмана (1972), полученным в 1950–1960 гг., для азовской хамсы установлена положительная связь между содержанием жира у рыб родительского стада осенью и урожаем молоди на следующий год. Летом 2014 г. условия не только нагула, но и нереста хамсы были неблагоприятными (Матишов и др., 2015). При низкой численности икры и личинок в сетных ловах до 90% из них имели аномалии в развитии, что, вероятно, явилось причиной сокращения воспроизводства и последующей убыли запасов в 2015–2016 гг. (рис. 1).

² Почти за 30-летний период наблюдений столь низкое содержание липидов при завершении нагула азовской хамсы отмечалось лишь дважды – в 1996 и 2002 гг. (Rogov et al., 2004).

Таблица 1. Длина, масса и содержание суммарных липидов в теле азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2014–2018 гг.

Год	Число проб	Длина (FL), мм		Масса, г		Суммарные липиды, % сырой массы	
		min–max	$M \pm SD$	min–max	$M \pm SD$	min–max	$M \pm SD$
2014	18	87.1–93.5	90.7 ± 2.5	5.1–6.9	6.0 ± 0.7	5.1–14.7	11.5 ± 3.5
2015	15	91.9–96.6	93.9 ± 1.9	6.6–7.7	7.2 ± 0.4	12.5–17.5	15.2 ± 1.8
2016	24	97.1–103.0	99.8 ± 2.5	7.2–10.4	8.6 ± 1.2	11.0–19.8	15.5 ± 2.9
2017	15	102.4–107.3	104.5 ± 2.5	8.6–10.8	9.5 ± 0.9	13.8–20.4	16.7 ± 2.6
2018	20	94.1–111.6	98.1 ± 5.6	6.6–9.4	7.5 ± 0.9	8.4–19.1	15.2 ± 3.5

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, $M \pm SD$ – среднее значение и среднее квадратичное отклонение.

Плохая обеспеченность хамсы пищей в 2014 г. при возросшей почти до 13‰ солёности Азовского моря, по всей вероятности, обусловлена значительными изменениями кормовой базы рыб. По данным зоопланктонных съёмок, в пелагиали моря уже практически не встречались высокопродуктивные представители солоноватоводного комплекса – *Eurytemora* sp. и *Calanipeda* sp. Их окончательно вытеснили большая и малая формы *Acartia clausi* и *A. tonsa* (Матишов и др., 2015; Мирзоян и др., 2015; Афанасьев и др., 2019). Из временных черноморских вселенцев интенсивно развивалась мелкая *Oithona davisae*³, не образующая, однако, большой биомассы (Свистунова, 2013; Селифонова, 2013). Замещение аборигенного зоопланктона черноморскими видами совпало с изменением состава и сокращением ареалов обитания бентосных организмов из-за заморозов, усилившихся в период осолонения (Александрова, Баскакова, 2013; Мирзоян и др., 2015). Сократилась биомасса меропланктона, который преобладает в рационе хамсы при нехватке рачкового планктона (Корнилова, 1955; Михман, Романович, 1977). В 2014 г. впервые с конца 1970-х гг. в Азовском море появились медузы *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita*, которые наряду с гребневиком мнемипсисом являются трофическими конкурентами личинок, молоди и взрослой хамсы (Воего, 2013). При дальнейшем повышении солёности в 2015–2017 гг. медузы широко распространялись по всему морю с весны до конца лета (Мирзоян и др., 2019). Таким образом, пресс желетелых хищников на кормовую базу рыб возрос. В 2014 г. средняя вегетационная биомасса кормовых ресурсов в Азовском море сократилась по сравнению с начальным периодом осолонения в два–три раза (Мирзоян и др., 2015).

В 2015–2018 гг. на фоне продолжающегося сокращения запасов средние размеры и масса хам-

сы в уловах заметно увеличились (табл. 1). Произошло старение популяции, что, вероятно, связано с низким уровнем воспроизводства в эти годы. Сокращение общей численности, а также преобладание в популяции крупных рыб, способных находить места нагула с высокими концентрациями корма и имеющих более широкие спектры питания по сравнению с мелкими особями (Бокова, 1955; Rogov et al., 2004), привели к улучшению обеспеченности хамсы пищей. Содержание липидов в теле хамсы при завершении нагула в 2015–2018 гг. увеличилось по сравнению с 2014 г. на 40–50%.

Чтобы оценить, как трансформация экосистемы Азовского моря повлияла на состояние популяции азовской хамсы, рассмотрим межгодовую динамику средней массы тела и содержания липидов в теле рыб на протяжении всего периода современного осолонения с 2006 по 2018 гг. Как видно из данных рис. 2, в эти годы оба показателя значительно изменяются. Результаты дисперсионного анализа позволяют заключить, что межгодовые различия по обоим показателям не были случайными (табл. 2). При попарном их сравнении за разные годы по *t*-критерию достоверно ($p < 0.05$) из общего временного ряда выделяются очень низкие значения средней массы рыб в 2010 и 2014 гг. и высокие величины – в 2016–2018 гг., а также самое низкое содержание липидов в 2014 г. и самое высокое – в 2010 г.

В 2006–2013 гг. (начальный период современного осолонения) средняя солёность Азовского моря увеличилась с 9.4 до 12.6‰. По мере увеличения солёности в 2006–2011 гг. запасы хамсы возрастали с 50 до 650 тыс. т (рис. 1); также постепенно повышалось среднее содержание липидов в теле хамсы с 15.5 до 18.3% сырой массы (рис. 2б). Высокое содержание липидов в теле рыб при малой изменчивости показателя (коэффициент вариации (CV) – 2–10%) наряду с высокими биомассами летнего зоопланктона в разных районах моря (Студеникина и др., 2012) свидетельствуют о благоприятных условиях нагула и относительной

³ В Чёрном моря *O. davisae* появилась в начале 2000-х гг. (Серегин, Попова, 2015), в Азовском море впервые отмечена в 2010 г. (Свистунова, 2013).

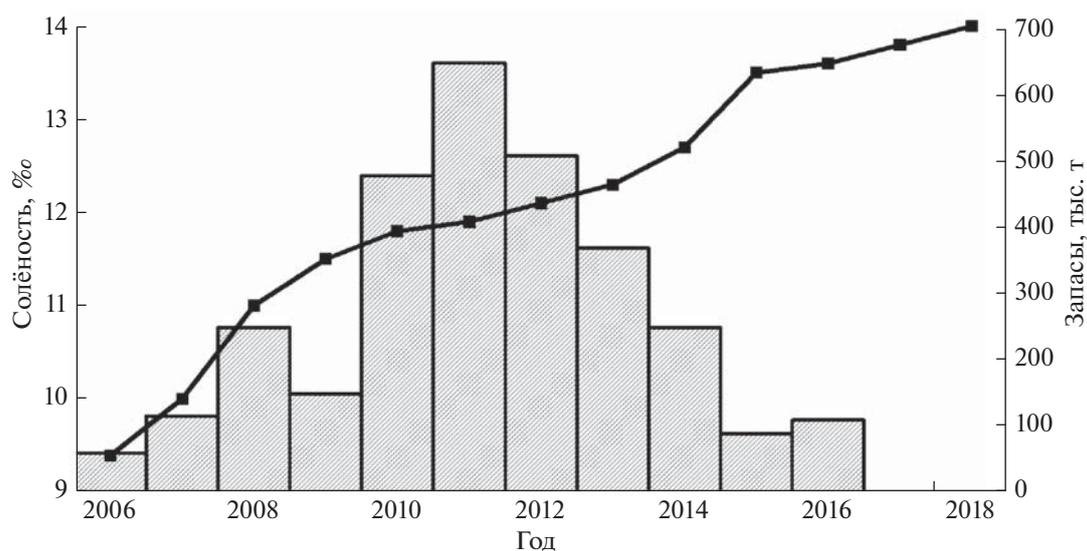


Рис. 1. Динамика солёности (—■—) Азовского моря (Косенко и др., 2017) и запасов (■) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* по данным лампарных съёмов (Chashchin et al., 2015; Шляхов, 2017).

однородности в распределении кормовых ресурсов. В 2010–2013 гг. благоприятными были не только условия нагула, но и нереста. Эвригалинная азовская хамса способна размножаться при

солёности 10–17‰ (Дементьева, 1958), однако оптимум для развития икры и личинок находится в пределах 11–12‰ (Бокова, 1955). Именно при такой солёности в 2010 г. наблюдалась очень высокая численность икры и личинок хамсы (рис. 3), выживанию и росту которых в середине лета способствовало массовое развитие мелкой копеподы *A. tonsa* (Селифонова, 2013). Появление высокоурожайного пополнения в 2010 г. и среднеурожайных в последующие два года привело к омоложению популяции: средняя масса рыб в уловах существенно сократилась (рис. 2а) (Юнева и др., 2019).

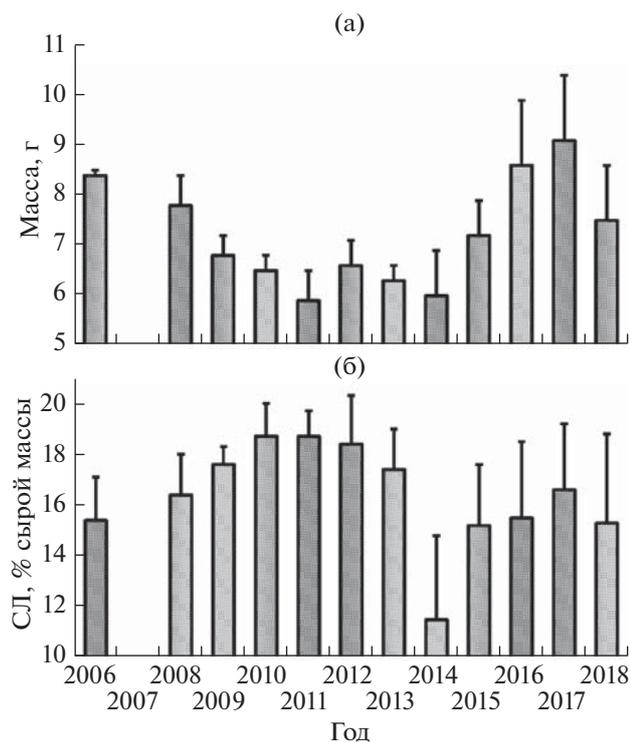


Рис. 2. Динамика средней массы (а) и содержания липидов (СЛ) (б) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2006–2018 гг.: (■) — среднее значение, (I) — среднеквадратичное отклонение.

В 2014–2018 гг. (период продолжающегося осолонения) средняя солёность Азовского моря увеличилась с 12.7 до 14.0‰. В 2014 г. произошли кардинальные изменения в экосистеме, которые определили дальнейшее состояние азовской хамсы. Резко ухудшились условия нагула. В популяции преобладали очень мелкие рыбы с чрезвычайно низким содержанием липидов (рис. 2) и, следовательно, плохим репродуктивным потенциалом. При сокращении запасов в 2015–2018 гг. обеспеченность пищей рыб улучшилась: содержание липидов увеличилось до среднего уровня. Значительная изменчивость содержания липидов (CV 12–30%), указывает на неравномерность в распределении кормовых ресурсов. Можно предположить, что именно увеличение солёности моря до 13–14‰ явилось причиной сокращения воспроизводства хамсы. Действительно, по мере осолонения моря неуклонно сокращаются зоны с солёностью 11–12‰ (Косенко и др., 2017), благоприятные для выживания икры и личинок. При солёности больше 13‰ в Азовском море широко

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа межгодовой изменчивости средних массы и содержания липидов в теле хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006–2018 гг.

Показатель	Оценка дисперсии (среднеквадратичное отклонение)		F	p	Критерий
	межгодовая	внутригодовая			
Средняя масса	6.13	0.54	11.4	<0.001	Фишера
Содержание липидов	24.1	5.6	4.3	<0.001	Уэлча

Примечание. Для уровня значимости $\alpha = 0.001$ и степеней свободы $df_1 = 11$ и $df_2 = 51$ критическое значение $F = 3.53$.

распространились медузы, усиливая пресс на кормовую базу личинок и молоди (Мирзоян и др., 2019). Сокращение воспроизводства хамсы привело к старению популяции – средняя масса рыб в уловах увеличилась.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Период 2006–2018 гг. можно рассматривать в качестве природного эксперимента, который позволил проследить, как сокращение речного стока и осолонение Азовского моря повлияли на трофическую цепь пелагиали, важнейшим компонентом которой является азовская хамса. Динамика запасов азовской хамсы в этот период зависела от многих факторов, совокупное влияние которых отразилось на обеспеченности рыб пищей и формировании урожайных поколений. Наиболее благоприятной для хамсы оказалось состояние экосистемы при солёности моря 11–12‰.

На вопросы, каким образом будет развиваться экосистема Азовского моря в дальнейшем и как при этом изменится состояние популяции азовской хамсы, трудно ответить однозначно. По не-

которым прогнозам, к 2020 г. средняя солёность моря повысится до 15‰ (Косенко и др., 2017). Можно предположить, что при таком сценарии продуктивность Азовского моря продолжит снижаться. Обеспеченность азовской хамсы пищей в период нереста и нагула ухудшится, в том числе из-за усиления прессы желетелых хищников на кормовую базу рыб. В поисках благоприятных для размножения зон хамса в большей степени будет проникать в опреснённый Таганрогский залив, являющийся акваторией размножения тюльки. При низком уровне воспроизводства запасы азовской хамсы ещё больше сократятся. При усилении адвекции черноморских вод в Азовское море возрастёт вероятность проникновения черноморского подвида, который в отдельные годы может составлять значительную часть общей численности хамсы в водоёме (Данилевский, 1960).

Альтернативой приведённому сценарию может быть опреснение Азовского моря, которое, учитывая тенденции повышения температуры в регионе и маловодности рек, представляется менее вероятным. Динамика солёности Азовского моря характеризуется квазипериодичностью и зависит от совпадения природной (климатической) и антропогенной маловодности/многоводности рек (Matishov et al., 2006). В середине 1970-х гг. уже наблюдалось осолонение Азовского моря, которое тогда казалось катастрофическим. Однако уже с начала 1980-х гг. начался период опреснения моря, сменившийся современным осолонением. Состояние кормовой базы рыб в Азовском море в следующий возможный период опреснения не будет идентичным предыдущему. Экосистема Азовского моря подвержена в настоящее время ещё более значительному антропогенному прессу, находится в ещё более уязвимом состоянии по отношению к внешним воздействиям, будь то строительство гидросооружений или вселение чужеродных видов. Например, в конце 1980-х гг. при относительно благоприятной для воспроизводства хамсы солёности в Азовское море проник хищный гребневик мнемипсис, вспышка численности которого привела к катастрофическому сокращению запасов азовской хамсы (Chashchin et al., 2015). Мониторинговые исследования покажут, как отразится на обеспеченности пищей азовской хамсы неизбеж-

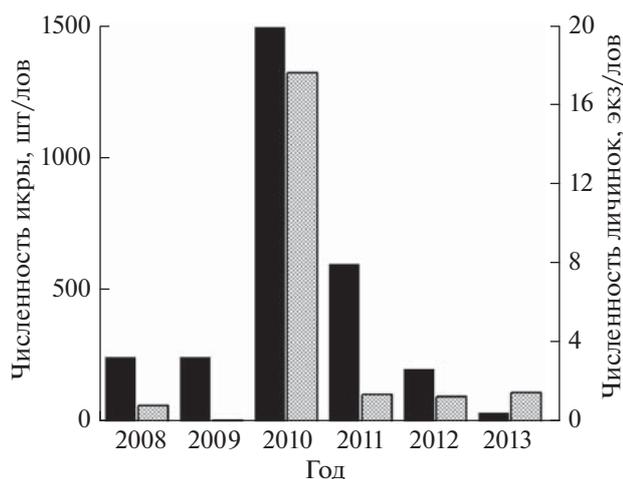


Рис. 3. Численность икры (■) и личинок (▨) хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в годы высоких запасов (по: Александрова и др., 2016).

ная в случае опреснения моря перестройка трофической структуры пелагиали Азовского моря.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № АААА А18-118021490093-4 и поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 18-44-920022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова З.В., Баскакова Т.Е.* 2013. Гипоксия и ее некоторые экологические последствия в Азовском море // *Вопр. рыболовства*. Т. 14. № 4. С. 599–616.
- Александрова У.Н., Игнатенко А.С., Перевалов О.А. и др.* 2016. Состояние сырьевой базы в Азово-Черноморском бассейне в 2013 г. и ее использование промыслом // *Тр. ВНИРО*. Т. 160. С. 12–25.
- Афанасьев Д.Ф., Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л. и др.* 2019. Раннелетний зоопланктон Азовского моря в период осолонения // *Биология внутр. вод*. № 2–2. С. 51–60. <https://doi.org/10.1134/S0320965219030033>
- Бердников С.В., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В.* 2019. Климатические условия и гидрологический режим Азовского моря в XX – начале XXI вв. // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 2. № 2. С. 7–19.
- Бокова Е.Н.* 1955. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития // *Тр. ВНИРО*. Т. 31. С. 356–367.
- Гаргона Ю.М.* 2002. Современное распреснение Азовского моря и его связь с многолетними колебаниями атмосферной циркуляции // *Вод. ресурсы*. Т. 29. № 6. С. 747–754.
- Данилевский Н.Н.* 1960. О проникновении черноморской хамсы в Азовское море и сопутствующих условиях среды // *Тр. АзЧерНИРО*. Вып. 18. С. 118–129.
- Дементьева Т.Ф.* 1958. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы // *Тр. ВНИРО*. Т. 34. С. 30–62.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С.* 1982. *Моря СССР*. М.: Изд-во МГУ, 192 с.
- Жукова С.В., Шишкин В.М., Куропаткин А.П. и др.* 2015. Закономерности формирования режима солености Азовского моря в современный период // *Матер. Междунар. науч. конф. “Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов”*. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 128–136.
- Кейтс М.* 1975. *Техника липидологии*. М.: Мир, 222 с.
- Корнилова В.П.* 1955. Питание азовской хамсы // *Тр. ВНИРО*. Т. 31. С. 368–376.
- Косенко Ю.В., Барабашин Т.О., Баскакова Т.Е.* 2017. Динамика гидрохимических характеристик Азовского моря в современный период осолонения // *Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Сер. естеств. науки*. № 3–1. С. 76–82.
- Кочергин А.Т.* 2018. Межгодовая изменчивость температуры воды Азовского моря и его районов в летний период 1992–2016 гг. // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 1. № 2. С. 12–17.
- Матишов Г.Г., Игнатьев С.М., Загородняя Ю.А. и др.* 2015. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // *Вестн. ЮНЦ РАН*. Т. 11. № 3. С. 81–91.
- Матишов Г.Г., Григоренко К.С., Московец А.Ю.* 2017. Механизмы осолонения Таганрогского залива в условиях экстремально низкого стока Дона // *Наука юга России*. Т. 13. № 1. С. 35–43.
- Мирзоян З.А., Сафронова Л.М., Афанасьев Д.Ф. и др.* 2015. Особенности развития биологических сообществ и кормовой базы планктоноядных и бентосоядных рыб в условиях осолонения Азовского моря (2007–2014) // *Матер. Междунар. науч. конф. “Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов”*. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 237–243.
- Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л., Хренкин Д.В. и др.* 2019. Развитие популяций сцифоидных медуз *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita* в Азовском море // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 2. № 2. С. 27–35.
- Михман А.С., Романович Л.В.* 1977. О питании азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov // *Вопр. ихтиологии*. Т. 17. Вып. 2. С. 270–274.
- Надолинский В.П., Надолинский Р.В.* 2018. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Черного моря за период 2006–2017 гг. под воздействием природных и антропогенных факторов // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 1. № 1. С. 51–66.
- Попова В.П.* 1954. Черноморский период жизни азовской хамсы // *Тр. ВНИРО*. Т. 28. С. 65–74.
- Световидов А.Н.* 1964. *Рыбы Черного моря*. М.: Наука, 550 с.
- Свиштунова Л.Д.* 2013. Новый вселенец в зоопланктоне Азовского моря // *Вестн. ЮНЦ РАН*. Т. 9. № 4. С. 104–107.
- Селифонова Ж.П.* 2013. Состояние таксоценоа веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // *Вестн. зоологии*. Т. 47. № 5. С. 421–430.
- Серегин С.А., Попова Е.В.* 2015. Многолетняя динамика численности копеподы-вселенца, *Oithona davisae*, в прибрежных водах Черного моря // *Рос. журн. биол. инвазий*. № 3. С. 90–100.
- Студеникина Е.И., Мирзоян З.А., Сафронова Л.М. и др.* 2012. Характеристика биологических сообществ Азовского моря по результатам исследований 2010–2011 гг. // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна*. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 253–271.
- Тараненко Н.Ф.* 1964. Уровень жировых запасов в теле азовской хамсы как показатель воспроизводительных свойств стада и сроков миграции // *Тр. АзЧерНИРО*. Вып. 22. С. 137–147.
- Шляхов В.А.* 2017. Анализ и сопоставление динамики запасов азовской и черноморской хамсы в 2005–2016 гг. (<http://azniirh.ru/novosti/analiz-i-sopostavlenie-dinamiki-zapasov-azovskoy-i-chernomorskoy-hamsyi-v-2005-2016-gg/>)

- Шляхов В. А., Шляхова О. В., Надолинский В. П., Перевалов О. А. 2018. Промыслово-биологические показатели рыболовства для важнейших распределенных запасов водных биоресурсов Черного моря как основа их регионального оценивания // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 86–103.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Юнева Т.В., Забелинский С.А., Дацык Н.А. и др. 2016. Влияние качественного состава пищи на содержание липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 304–313. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030218>
- Юнева Т.В., Никольский В.Н., Забелинский С.А. и др. 2019. Межгодовая изменчивость содержания липидов и жирных кислот у азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) в период современного осолонения Азовского моря // Там же. Т. 59. № 1. С. 94–102. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010181>
- Boero F. 2013. Review of jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea // GFCM Stud. Rev. № 92. Rome: FAO, 53 p.
- Chashchin A., Shlyakhov V.A., Dubovik V.E., Negoda S. 2015. Stock assessment of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Northern Black Sea and the Sea of Azov // Progressive engineering practices in marine resource management / Eds. Zlateva I. et al. Hershey, USA: IGI Global. P. 209–243.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electr. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Matishov G., Matishov D., Gargopa Y. et al. 2006. Climatic Atlas of the Sea of Azov 2006 // NOAA Atlas NESDIS / Eds. Matishov G., Levitus S. V. 59. Washington: US Government Printing Office, 103 p. (<https://www.nodc.noaa.gov/OC5/AZOV2006/start.html>)
- Millán M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain) // Fish. Res. V. 41. P. 73–86.
- Parrish R.H., Mallicoate D.L., Klingbeil R.A. 1986. Age dependent fecundity, number of pawns per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax* // Fish. Bull. V. 84. P. 503–517.
- Rogov S.F., Lutz G.I., Volovik S.P. 2004. Biology and adaptation of anchovy and tyulka vis-à-vis the intrusion of ctenophore // Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: its biology and consequences of its intrusion / Ed. Volovik S.P. Istanbul: Turkish Mar. Res. Foundation. P. 218–278.
- Zar J.H. 2010. Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 944 p.

НОВЫЙ ВИД ЗЕЛЕНОГЛАЗКОВЫХ РЫБ (CHLOROPHTHALMIDAE) ИЗ ВОД ВЬЕТНАМА

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 08.05.2020 г.

После доработки 22.06.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

Описывается новый вид *Chlorophthalmus basiniger*, отличающийся от других представителей рода специфической пигментацией спинного плавника, структурой наружных зубных площадок симфиза *dentalia*, отсутствием зубов на языке при наличии их в средней части сошника, коротким относительно глаза рылом и относительно короткими грудными плавниками. Уточнён видовой состав зеленоглазковых фауны Вьетнама; помимо описываемого вида для акватории страны отмечены *C. acutifrons*, *C. nigromarginatus* и *C. cf. pectoralis*, составлена таблица для их определения.

Ключевые слова: зеленоглазковые, систематика, Южно-Китайское море.

DOI: 10.31857/S0042875220060065

Зеленоглазки рода *Chlorophthalmus* Bonaparte, 1840 представлены в мировой фауне 18 видами, широко распространёнными в тропических и субтропических водах всех океанов на глубинах менее 1000 м. Три вида известны из Атлантического океана от берегов Западной Европы и США на юг до Бразилии и Анголы (*C. agassizi* Bonaparte, 1840 (включая *C. chalybeius* (Goode, 1881)), *C. atlanticus* Poll, 1953 и *C. brasiliensis* Mead, 1958); четыре вида обитают в водах Южной Африки и в западной части Индийского океана (*C. corniger* Alcock, 1894, *C. mascarensis* Kobylansky, 2013, *C. punctatus* Gilchrist, 1904 и *C. vityazi* Kobylansky, 2013); восемь видов известны из западной и центральной части Тихого океана от Японии и Австралии до Гавайских о-вов и Фиджи (*C. acutifrons* Niyama, 1940, *C. albatrossis* Jordan et Starks, 1904, *C. borealis* Kuronuma et Yamaguchi, 1941, *C. imperator* Fujiwara, Wada et Motomura, 2019, *C. nigromarginatus* Kamohara, 1953, *C. pectoralis* Okamura et Doi, 1984, *C. productus* Günther, 1887 и *C. proridens* Gilbert et Cramer, 1896) и три вида (*C. ichthyandri* Kotlyar et Parin, 1986, *C. mento* Garman, 1899 и *C. zvezdae* Kotlyar et Parin, 1986) свойственны восточной части Тихого океана (Kamohara, 1956; Mead, 1966; Котляр, Парин, 1986; Nakabo, 2002; Кобылянский, 2013; Vineesh et al., 2014; Fujiwara et al., 2019). Кроме того, имеются указания на существование в составе рода нескольких неописанных видов (Щербачев, 1981; Nakabo, 2002; Gomon et al., 2014).

Для вод Вьетнама ранее был указан единственный вид, приводившийся под названием *C. agassizi* (Nguyen H., Nguyen N., 1994), которое применимо только для рыб из Атлантического океана. По моим данным, основанным на изучении собственных сборов с шельфа и верхнего склона юга Центрального Вьетнама в 2005–2013 гг. и сборов научно-промыслового судна (НПС) “Одиссей” в водах Вьетнама в 1984 г., в акватории этой страны встречаются четыре вида рода *Chlorophthalmus*: *C. acutifrons*, *C. nigromarginatus*, *C. cf. pectoralis* и новый для науки вид, описание которого составляет предмет настоящей статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сведения о типовом материале приведены при описании вида; первыми приводятся меристические и пластические признаки голотипа, за ними в скобках – паратипа. Методика изучения стандартная (Hubbs, Lagler, 1958), но вершиной рыла считается крайняя точка симфиза *dentalia*, за суборбитальную высоту принимается промежуток между нижним краем глаза и нижнечелюстным суставом. В тексте использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники. Для сравнения были непосредственно исследованы экземпляры видов *C. acutifrons*, *C. agassizi*, *C. albatrossis*, *C. atlanticus*, *C. corniger*, *C. ichthyandri*, *C. mascarensis*, *C. mento*,

C. nigromarginatus, *C. cf. pectoralis*, *C. punctatus* и *C. vituazi* из коллекции Института океанологии (ИО) РАН, сведения о других видах рода взяты из литературных источников (Günther, 1887; Kamohara, 1953, 1956; Mead, 1966; Котляр, Парин, 1986; Nakabo, 2002; Fujiwara et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Chlorophthalmus basiniger Prokofiev, sp. nov.

(рисунок)

Материал. ИО РАН № 3556, голотип *SL* 112 мм, Вьетнам, ~ 10–15° с.ш. ~ 110° в.д., НПС “Одиссей”, рейс 1/84, трал № 70. ИО РАН № 3557, паратип *SL* 117 мм, пойман вместе с голотипом.

Диагноз. Вид рода *Chlorophthalmus* с наружными зубными площадками, переходящими на боковую поверхность *dentale*, без шиповидных гипертрофированных направленных вперёд наружных зубов; с поперечным рядом из очень мелких зубов в средней части сошника; без зубов на языке; с интенсивно-чёрной пигментацией базальной части *D*; относительно короткими *P*, далеко не достигающими вертикали конца прижатого к брюху *V*; с рылом, укладывающимся 1.2–1.3 раза в диаметре глаза; с 53–54 прободёнными чешуями в боковой линии и 19–20 жаберными тычинками на первой дуге.

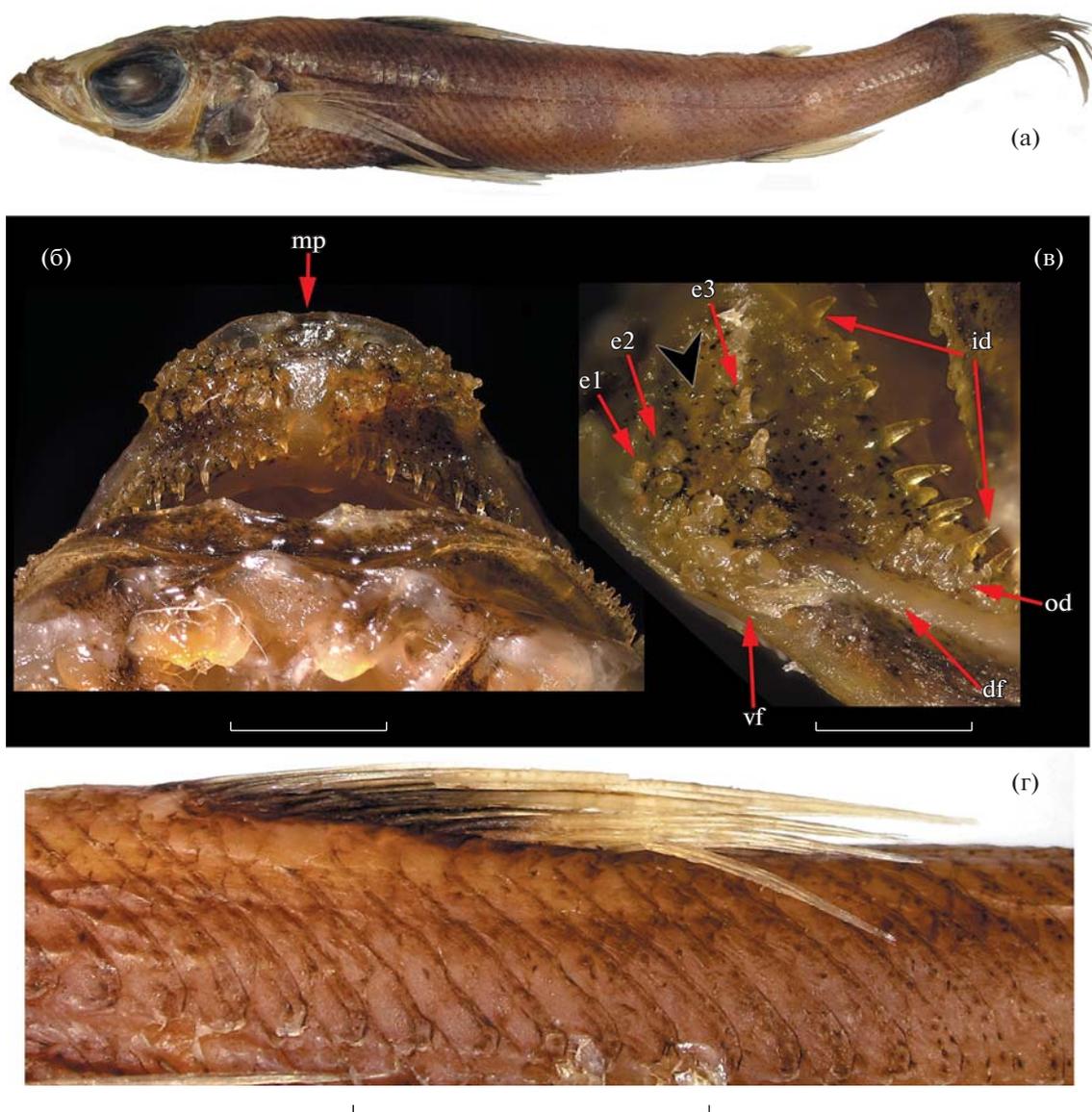
Описание (рисунок, а). *D* 12 (13), *A* 10 (10), *P* 15 (15), *V* 9 (9). Число чешуй: в боковой линии 53 (54), предорсальных 16 (15), между концом основания *V* и анальным отверстием 2 (2), между анальным отверстием и началом *A* 20 (18), между началами *D*, *V*, *A* и боковой линией соответственно 6½ (5½), 9 (9) и 7 (6). Число жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге 2 + 1 + 17 = 20 (2 + 1 + 16 = 19), во внутреннем – 0; жаберных лучей 8 (8); лепестков ложножабры 13 (15).

Тело низкое, его максимальная высота, приходящаяся на начало *D*, 6.4 (5.9) раза содержится в *SL*, в передней половине почти цилиндрическое, но сжатое с боков к хвостовому стеблю; минимальная высота тела в 2.2 раза меньше максимальной. Голова умеренно крупная, 3.4 (3.8) раза в *SL*; дорсальный контур рыла слабоогнутый; глаз очень большой, 2.7 (2.4) раза в длине головы; длина рыла в 3.3 (3.1) раза меньше длины головы; промежуток между нижним краем глаза и нижнечелюстным суставом 1.7 (1.5) раза укладывается в длину рыла. Верхняя челюсть оканчивается на вертикали переднего края зрачка; пластинка *maxilla* расширена кзади, ее верхнезадний угол обособлен и заострён, нижнезадний – широко закруглён. На *praemaxilla*е мелкие конические зубы узкой полоской шириной в четыре ряда у симфиза, переходящие в два ряда в задней половине кости, и однорядные в самом конце её озублен-

ной части. Нижняя челюсть сильно выступает вперёд, её симфиз образует треугольную площадку, длина которой 8.8 (8.0) раза содержится в заглазничной ширине головы. Наружные зубные скопления симфизной площадки нижней челюсти латерально переходят на её боковую поверхность, достигая края вентрального перегиба *dentale*; зубы в них организованы в три ряда, из которых первый примерно на треть короче последующих, два передних ряда несколько изогнуты относительно заднего так, что между вторым и третьим рядами имеется отчётливый промежуток (рисунок, б, в). Зубы в наружных зубных скоплениях утолщены в основаниях, примерно одинаковой величины и формы; нет увеличенных, шиповидных, направленных вперёд зубов переднего ряда. Зубы орального края *dentalia* небольшие (немногим крупнее зубов наружных скоплений и премаксиллярных зубов), острые, конические, наклонены назад, у симфиза в один ряд, позади уровня заднего конца наружного зубного скопления – в два ряда, зубы в наружном ряду заметно мельче, чем во внутреннем. На сошнике два латеральных зубных скопления с довольно крупными зубами (соизмеримыми с присимфизными на нижней челюсти), расположенными в один ряд на отчётливом возвышении, которые соединены поперечным рядом из крошечных зубов. На нёбных костях зубы в начальной части в два, далее назад в один ряд, самые передние зубы во внутреннем ряду заметно увеличены. На языке зубов нет. Симфизный конец *dentalia* широко закруглён, без выступов, но на его вентральной поверхности имеются небольшие парные подбородочные гребни. Жаберные тычинки длинные и тонкие, вооружены зубчиками; лепестки ложножабры длинные.

D расположен в передней половине тела, предорсальное расстояние только в 1.2 (1.1) раза превышает величину промежутка между концом основания *D* и началом жирового плавника. Конец прижатого назад *P* достигает вертикали конца основания *D* и далеко не достигает конца прижатого назад *V*. *V* прикрепляются на вертикали основания третьего (четвёртого) луча *D*; второй и третий лучи *V* самые длинные, наружные три луча несколько утолщены дистально, восьмой и особенно девятый луч расширены в основании; вершина *V* заострена. Начало хорошо развитого жирового плавника расположено над передней третью основания *A*. *S* выемчатый, его лопасти заострены, равной длины. Анус открывается посередине длины прижатого к брюху *V*, в 1.1 раза ближе к началу *A*, чем к вершине истмуса.

Чешуя тонкая, циклоидная, чешуйные карманы образуют чётко отграниченные косые продольные ряды (рисунок, г), границы между отдельными карманами в ряду плохо различимы; на истмусе направление рядов чешуйных карманов инвертировано. Последняя прободённая чешуй-



Chlorophthalmus basiniger sp. nov., голотип *SL* 112 мм: а – общий вид, б – симфизная площадка dentalia и её озубление, в – наружное зубное пятно с боковой стороны dentale, г – спинной плавник и ряды чешуйных карманов на участке тела под ним. (➤) – промежуток между вторым и третьим рядами зубов наружных зубных пятен dentalia; df, vf – дорсальный и вентральный шельфы dentale; e1–e3 – ряды наружных зубных пятен dentalia; id, od – зубы соответственно внутреннего и наружного ряда орального края dentale; mp – подбородочный выступ. Масштаб, мм: б – 2, в – 1, г – 10.

ка боковой линии расположена на основании лучей *C*.

Измерения, в % *SL*: длина и заглазничная ширина головы соответственно 29.5 (26.5) и 13.8 (13.7), максимальная и минимальная высота тела соответственно 15.6 (17.1) и 7.1 (7.7), длина хвостового стебля 17.9 (17.1); преддорсальное, превентральное и преанальное расстояния соответственно 36.6 (35.0), 38.4 (39.3) и 77.7 (74.4); расстояние от вершины нижней челюсти и от конца основания *D* до начала жирового плавника соответственно 76.3 (77.8) и 29.5 (31.6); расстояние от истмуса до ануса, от интервентральной линии до ануса и от ануса до

начала *A* соответственно 32.1 (31.6), 8.5 (8.6) и 28.6 (27.8); высота *D* и *A* соответственно 19.6 (21.4) и 13.4 (13.7); длина оснований *D* и *A* соответственно 12.5 (12.8) и 7.1 (7.3); длина *P*, *V* и *C* соответственно 22.3 (23.1), 17.9 (18.0) и 18.8 (19.7); длина жирового плавника 5.4 (5.1), длина рыла до вершины верхней и нижней челюсти соответственно 7.1 (6.0) и 8.9 (8.6), длина симфизной площадки dentalia 1.6 (1.7), горизонтальный диаметр орбиты 10.0 (11.1), ширина костного межглазничного промежутка 3.0 (3.4), длина верхней и нижней челюсти соответственно 11.5 (11.1) и 14.3 (14.5), суборбитальная высота 5.4 (5.6).

Окраска фиксированных рыб светлая, края чешуйных карманов коричневые, область вокруг оснований *V* и ануса отчетливо затемнена. Пигментация чешуйных карманов слитная в передней трети тела, на боковых чешуях начинает распадаться на отдельные точки и позади уровня концов прижатых к телу *V* становится повсеместно точечной. На боках тела до девяти плохо различимых неправильной формы темных пятен, лучше выраженных в задней половине туловища. В основании *C* отчетливо выражена вертикальная темная полоска. Основание *D* и внутренние края *V* интенсивно чёрные, лопасти *C* в довольно густой точечной меланофорной пигментации, в остальном плавники светлые. Жировой плавник, кроме самого основания, не пигментирован. На верху головы имеется мелкий редкий чёрный крап, подглазничная область в многочисленных крупных звездчатых меланофорах; вершина рыла, область *nasale* и *lacrimale* и боковые стороны нижней челюсти затемнены. Ротовая полость и язык светлые, жаберная полость и выстилка жаберных дуг темная.

Этимология. Видовой эпитет образован от латинских слов “basis” (основание) и “niger” (чёрный) и отражает характерный признак вида — интенсивно чёрную пигментацию базальной четверти *D*; прилагательное.

Замечания. Новый вид, по всей видимости, конспецифичен *Chlorophthalmus* sp. 1 sensu Nakabo (2002) с хребта Кюсю-Палау. Безусловному отождествлению препятствует несколько меньше число лучей *D* и *A* (соответственно 10–12 и 8–9 против 12–13 и 10), указываемое для японских рыб. Скорее всего, эти различия отражают лишь внутривидовую изменчивость. На присутствие в водах Вьетнама видов, ранее считавшихся эндемиками залива Тоса и хребта Кюсю-Палау, ранее уже обращалось внимание (Prokofiev, 2014).

Сравнение. Согласно обзору Фудживары с соавторами (Fujiwara et al., 2019), виды рода *Chlorophthalmus* по особенностям озубления симфизной площадки *dentalia* могут быть разделены на три группы. К первой относятся виды *C. ichthyandri*, *C. imperator*, *C. mascarensis* и *C. proridens*, характеризующиеся наличием направленных вперёд гипертрофированных шиповидных зубов переднего ряда наружных зубных скоплений. Ко второй группе принадлежат виды *C. albatrossis*, *C. borealis*, *C. pectoralis* и *C. punctatus*, у которых внешние зубы не увеличены, но наружные зубные скопления продолжают латерально на боковую поверхность *dentale*, достигая его вентрального шельфа. Все остальные виды рода принадлежат к третьей группе, у них зубы в наружных скоплениях мелкие и не заходят за внешний край *dentale*. Не вполне ясно лишь положение *C. productus*, для которого указывается “отсутствие увеличенных зубов на периферии *dentale*” (Fujiwara et al., 2019).

P. 404) (т.е. этот вид определённо не принадлежит к первой группе), но о расположении наружных зубных пятен ничего не известно. Хотя отличия между перечисленными группами скорее количественные, нежели качественные, и, по меньшей мере, третья группа вряд ли представляет собой естественное объединение видов, для практических целей такое деление является весьма удобным. Новый вид по строению наружных зубных пятен (рисунок, б, в) следует отнести ко второй группе, от всех представителей которой, как и от всех видов рода вообще, он может быть легко отличим по специфической окраске *D*, базальная четверть которого имеет сплошную интенсивно-чёрную пигментацию (рисунок, г). У всех остальных видов рода *D* либо совершенно не окрашен, либо пигментирована только его вершинная часть, у *C. vityazi* пигментирован передний край и дистальный конец *D*, и только у *C. mento* наблюдается темная пигментация в основании *D*, но у этого вида также пигментирована его вершина.

Помимо характерной окраски *D* новый вид может быть отличим от других видов со сходным строением наружных зубных пятен симфизной площадки *dentalia* отсутствием зубов на языке и расположением рядов зубов в наружных зубных пятнах. У нового вида два наружных ряда зубов изогнуты относительно прямого третьего ряда так, что между вторым и третьим рядами в средней части имеется отчетливый промежуток (рисунок, б, в), в то время как у других видов все ряды параллельны друг другу и одинаково сближены (Fujiwara et al., 2019. Figs. 5H, 5J). Помимо этого от *C. albatrossis* новый вид отличается меньшим числом тычинок на *epibranchiale* первой дуги (2 против 3). Вид *C. borealis*, возможно, является не более чем северной формой *C. albatrossis*, отличающейся от последнего в среднем меньшей величиной головы и глаза (соответственно 25.0–27.9 и 9.7–10.9 против 26.2–29.7 и 10.7–13.0% *SL*) и несколько большим разбросом в числе жаберных тычинок на первой дуге и продольных рядов чешуй на теле (Nakabo, 2002; Fujiwara et al., 2019). Новый вид по этим показателям занимает промежуточное положение, однако по окраске и расположению зубов на симфизе *dentalia* и на языке *C. borealis* соответствует *C. albatrossis* и хорошо отличается от *C. basiniger* sp. nov. Кроме того, *C. borealis* ограничен в своем распространении водами Японии к северу от широты зал. Сагами, далеко за пределами Южно-Китайского моря.

От *C. pectoralis* (включая конформные экземпляры из Южно-Китайского моря) новый вид легко отличается также более короткими *P*, концы которых далеко не достигают назад концов прижатых к брюху *V* (достигают у *C. pectoralis*), и формой подбородочного выступа, который у нового вида широко закруглён, а у *C. pectoralis* состоит из трёх долей. В отличие от *C. punctatus* у нового

вида точечная пигментация чешуйных карманов сконцентрирована вдоль их краёв, а не рассеяна по всей поверхности. Кроме того, в отличие от нового вида у *C. punctatus* при $SL > 100$ мм наружные зубные скопления занимают всю поверхность симфизной площадки *dentalia*.

От плохо известного *C. productus*, описанного по двум экземплярам от о-вов Фиджи, новый вид отличается меньшим числом чешуй в боковой линии (53–54 против 58) и большим числом жаберных тычинок (2 + 17–18 против 2 + 15). Для *C. productus* указаны однотонная окраска, наличие зубов на языке и более длинное рыло (почти равное диаметру глаза) (Günther, 1887).

Сочетание окраски *D*, строения наружных зубных площадок симфиза *dentalia*, отсутствия зубов на языке при наличии их в средней части сошника, короткое относительно глаза рыло и соотношение положения концов *P* и *V* отличают новый вид от всех известных представителей рода.

Для определения видов *Chlorophthalmus* фауны Вьетнама можно предложить следующую определительную таблицу.

1(2) Рыло не короче горизонтального диаметра глаза; зубы на языке и в средней части сошника отсутствуют; вершина *D* с чёрным пятном (иногда может быть плохо выражено у *C. acutifrons*); наружные зубные площадки симфиза *dentalia* с двумя–четырьмя рядами мелких зубов, не достигающих наружного края *dentale* **3**

2(1) Рыло короче горизонтального диаметра глаза; зубы на языке имеются или отсутствуют, в средней части сошника присутствует поперечный ряд зубов; вершина *D* без чёрного пятна; наружные зубные площадки симфиза *dentalia* с тремя рядами утолщённых в основании зубов, переходящих на боковую поверхность *dentale* **5**

3(4) Зубы наружных скоплений на симфизе *dentalia* расположены в два ряда; концы лопастей *C* не пигментированы ***C. acutifrons***

4(3) Зубы наружных скоплений на симфизе *dentalia* расположены в три или четыре ряда; концы лопастей *C* интенсивно-чёрные ***C. nigromarginatus***

5(6) Концы прижатых к телу *P* и *V* оканчиваются на одной вертикали; *D* не пигментирован; подбородочный выступ состоит из трёх лопастей ***C. cf. pectoralis***

6(5) Концы *P* далеко не достигают вертикали концов прижатых к телу *V*; основание *D* интенсивно-чёрное; подбородочный выступ широко закруглён ***C. basiniger sp. nov.***

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама осуществляется в рамках темы государственного задания № 0109-2018-0076, изучение морфологии и систематики рыб Мирового океана – темы государственного задания № 0149-2018-0009. Описание нового вида поддержано Российским научным фондом, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кобылянский С.Г. 2013. Два новых вида зеленоглазковых рыб рода *Chlorophthalmus* (Chlorophthalmidae, Aulopiformes) с континентального склона и подводных поднятий западной тропической части Индийского океана // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 4 С. 381–388.

Котляр А.Н., Парин Н.В. 1986. Два новых вида зеленоглазок (Osteichthyes, Mucrophiliformes, Chlorophthalmidae) с подводных хребтов юго-восточной части Тихого океана // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 3. С. 369–377.

Щербачев Ю.Н. 1981. Предварительный обзор индоокеанских видов семейства Chlorophthalmidae (Mucrophiliformes, Osteichthyes) // Рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 47–67.

Bineesh K.K., Akhilesh K.V., Gomon M.F. et al. 2014. Redescription of *Chlorophthalmus corniger*, a senior synonym of *Chlorophthalmus bicornis* (family: Chlorophthalmidae) // J. Fish Biol. V. 84. № 2. P. 513–522.

Fujiwara K., Wada H., Motomura H. 2019. A new species of the greeneye genus *Chlorophthalmus* (Teleostei: Chlorophthalmidae) from the central North Pacific // Zootaxa. V. 4555. № 3. P. 396–406.

Gomon M.F., Ward R.D., Chapple S., Hale J.M. 2014. The use of DNA barcode evidence for inferring species of *Chlorophthalmus* (Aulopiformes, Chlorophthalmidae) in the Indo-West Pacific // Mar. Freshwater Res. V. 65. № 11. P. 1027–1034.

Günther A. 1887. Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76 // Rept. Sci. Res. Voy. Challenger. V. 22. № 57. 268p. + 66 pls.

Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. № 26. 213 p.

Kamohara T. 1953. A review of the fishes of the family Chlorophthalmidae found in the waters of Japan // Jpn. J. Ichthyol. V 3. № 1. P. 1–6.

Kamohara T. 1956. On the fishes of the family Chlorophthalmidae // Res. Rept. Kochi. Univ. V. 5. P. 1–8.

Mead G.W. 1966. Family Chlorophthalmidae // Mem. Sears Found. Mar. Res. № 1. Fishes of the Western North Atlantic. P. 162–189.

Nakabo T. 2002. 111. Chlorophthalmidae greeneyes // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 362–363.

Ngueyn H.P., Nguyen N.T. 1994. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. II. Hanoi: Sci. Tech. Publ. House. 269 p.

Prokofiev A.M. 2014. *Erythrocles microceps* (Emmelichthyidae) in the waters of Vietnam // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 781–785.

**PROEUMICROTREMUS GEN. NOV. – НОВЫЙ РОД ДЛЯ КРУГЛОПЁРА
СОЛДАТОВА *EUMICROTREMUS SOLDATOVI* (CYCLOPTERIDAE)**

© 2020 г. О. С. Воскобойникова^{1, *}, А. М. Орлов^{2, 3, 4, 5, 6}

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

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

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁴Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁵Томский государственный университет, Томск, Россия

⁶Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР РАН, Махачкала, Россия

*E-mail: vosk@zin.ru

Поступила в редакцию 26.12.2019 г.

После доработки 24.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Установлен новый род *Proeumicrotremus* gen. nov. для круглопёра Солдатова *Eumicrotremus soldatovi*. Новый род отличается от *Eumicrotremus* рядом плезиоморфий в строении и расположении наружно-вооружения, а также пропорциями тела и большей максимальной длиной. В системе семейства *Proeumicrotremus* занимает промежуточное положение между генерализованными родами и *Eumicrotremus*.

Ключевые слова: круглопёрые Cyclopteridae, новый род, *Proeumicrotremus soldatovi*.

DOI: 10.31857/S0042875220060120

Eumicrotremus soldatovi Попов, 1930 относится к семейству круглоперых рыб Cyclopteridae (Солдатов, Линдберг, 1930), которое в настоящее время насчитывает 24 вида рыб, распространённых в арктических и дальневосточных водах (Voskoboinikova et al., 2020). Как правило, его представители ведут придонный образ жизни. Среди них лишь немногие виды (*Cyclopterus lumpus* L., 1758, *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769), *E. soldatovi* и *E. asperrius* Tanaka, 1912) в той или иной мере осуществляют переход в пелагиаль во время нагульного периода, подходя к прибрежным мелководьям лишь для нереста (Орлов, 1993; Мельников, 1995; Кудрявцева, 2008; Орлов, Токранов, 2008; Антоненко и др., 2009; Solomatov, Orlov, 2018). Этому в немалой мере содействуют частичная редукция скелета, наличие обширной подкожной студенистой ткани и мышц низкой плотности (Кудрявцева, 2008), а также способность сильно раздувать желудок и наполнять его водой или воздухом. При изучении морфологии *E. soldatovi* мы предполагали, что именно придонно-пелагическим образом жизни (Мельников, 1995) определяются выделяющие его из остальных круглопёров особенности строения. Однако как морфологическая, так и молекулярная реконструкция родственных отношений круглопёрых выявили не только обособ-

ленность *E. soldatovi* от других видов рода *Eumicrotremus*, но и его промежуточное положение между ними и родами генерализованных круглопёрых (Voskoboinikova et al., 2020). Целый ряд морфологических отличий *E. soldatovi* от остальных представителей рода *Eumicrotremus* и его обособленное положение в морфологической и молекулярных кладограммах указывают на возможность установления для *E. soldatovi* самостоятельного родового статуса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на материале фондовой коллекции ЗИН РАН.

ЗИН № 22003 – голотип, Охотское море, 57°28' с.ш. 148°5' в.д., 27.06.1914 г., глубина 90 м, коллектор Гидрографическая экспедиция Восточного океана; ЗИН № 22031 – 1 экз., крейсер “Капитан Беринг”, Охотское море, у о-ва Ионы, 27.08.1908 г., коллектор Б.Д. Гейнеман; ЗИН № 25231 – 1 экз., “Пластун”, Охотское море, 13.08.1932 г., коллектор И.А. Полутов; ЗИН № 25233 – 6 экз., рыболовный траулер “Аскольд”, Охотское море, 57°02' с.ш. 141°40' в.д., 05.09.1932 г., глубина 147 м, коллектор М.Н. Кривобок; ЗИН № 49017 – 7 экз., “Новодруцк”,

Охотское море, 55°58'5"—55°52'6" с.ш. 140°04'5"—140°05' в.д., глубина 145–140 м, разноглубинный трал РТ 118/620, 13.10.1987 г., коллектор В.В. Федоров; ЗИН № 49018 — 1 экз., “Новодруцк”, Охотское море, 59°59'4"—59°59'2" с.ш. 140°04'5"—140°05' в.д., глубина 200–0 м, косой лов, трал 329, разноглубинный трал РТ 118/620, 28.09.1987 г., коллектор В.В. Федоров; ЗИН № 53838 — 1 экз., НИС “Зодиак”, Охотское море, 58°32' с.ш. 148°19' в.д., глубина 128 м, трал 14 м, 18.08.2001 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 53839 — 1 экз., НИС “Зодиак”, Охотское море, 59°11' с.ш. 148°03' в.д., глубина 71 м, трал 16 м ДТ, 18.08.2001 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 53840 — 1 экз., НИС “Зодиак”, Охотское море, 58°31' с.ш. 149°49' в.д., глубина 122 м, трал 20 м, ДТ, 19.08.2001 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 53841 — 1 экз., НИС “Зодиак”, Охотское море, 58°30' с.ш. 150°15' в.д., глубина 123 м, трал 21 м, ДТ, 19.08.2001 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 54357 — 3 экз., Охотское море, 57°53' с.ш. 152°08' в.д., глубина 203–214 м, трал 27, 26.07.2006 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 54370 — 1 экз., СРТ “Капитан Меламуд”, Охотское море, 57°54' с.ш. 152°09' в.д., глубина 206–215 м, креветочный трал, трал 409, 08.10.2006 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 54753 — 1 экз., СРТ “Капитан Меламуд”, Охотское море, Притауйский район, 57°57' с.ш. 151°45' в.д., глубина 216 м, трал 56, 31.07.2006 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 54754 — 1 экз., СРТ “Капитан Меламуд”, Охотское море, Притауйский район, 57°57' с.ш. 151°33' в.д., глубина 222–224 м, донный трал, трал 100, 07.08.2006 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 55983 — 1 экз., СРТ “Капитан Меламуд”, Охотское море, Притауйский район, 57°52' с.ш. 152°04' в.д., глубина 223–226 м, 11.07.2006 г., коллектор М.В. Назаркин; ЗИН № 56265 — 1 экз., НИС “ТИНРО”, Охотское море, зал. Шелехова, 59°6' с.ш. 158°5' в.д., глубина 147–145 м, трал 159, 30.04.2014 г., коллектор О.А. Мазникова; ЗИН № 56266 — 6 экз., НИС “ТИНРО”, Охотское море, 56° с.ш. 139° в.д., глубина 115 м, трал 284, 22.05.2014 г., коллектор О.А. Мазникова; ЗИН № 56267 — 1 экз., НИС “ТИНРО”, Охотское море, Северо-Восточный Сахалин, 52° с.ш. 143°8' в.д., глубина 53–50 м, трал 313, 27.05.2014 г., коллектор О.А. Мазникова; ЗИН № 56361 — 1 экз., НИС “ТИНРО”, Северный Сахалин, 52° с.ш. 143°8' в.д., глубина 53–50 м, трал 313, 27.05.2014 г., коллектор О.А. Мазникова.

Морфометрическую обработку проводили по стандартной методике, использованной нами ранее (Воскобойникова, Назаркин, 2015). Строение осевого скелета и число лучей в непарных плавниках изучали по рентгенограммам. Схема сейсмодатчикной системы приведена в соответствии с работой Мандрицы (2001). В морфологической терминологии мы в основном следуем предыдущим

авторам (Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970). В тексте используются следующие обозначения: *SL* — стандартная длина тела; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; каналы сейсмодатчикной системы: *CSO* — надглазничный, *CIO* — окологлазничный, *CT* — височный, *CPM* — предкрышечно-нижнечелюстной.

Proeumicrotremus gen. nov.

Типовой вид *Eumicrotremus soldatovi*.

Грамматический род — мужской.

Этимология. Родовое название образовано латинизированными греческими словами *pro* (первый, впереди) и *Eumicrotremus* (*eu* — собственный, *mikros* — маленький, *trema* — присоска).

Состав. Один вид *Proeumicrotremus soldatovi* (рис. 1).

Диагноз. Тело невысокое, его высота у донерестовых рыб не превышает 46% *SL*. Длина головы небольшая ~ 33% *SL*. *D1* высокий, треугольный. Длина основания *D1* укладывается два и более раз в расстоянии между *D1* и *D2*. Задние концы *D2* и *A* далеко не достигают основания *C*. Три–четыре костные бляшки и пять свободных птеригофоров между *D1* и *D2*. На голове в межглазничном пространстве между надглазничными рядами две–пять очень мелких уплощённых костных бляшек. Окологрудной ряд состоит из семи–восьми костных бляшек, три–шесть из которых близко расположены друг к другу в горизонтальном ряду над грудным плавником, а остальные одна–две снизу отделены заметным промежутком. На брюшной поверхности два горизонтальных ряда (верхний и нижний) из нескольких (три–пять) близко расположенных друг к другу костных бляшек. Все костные бляшки радиально исчерчены. Шипики на них слабо развиты, за исключением центрального, как правило, каудально изогнутого. В *CIO* пять пор. Поры *CPM* расположены прямо на поверхности кожи или на вершине очень коротких кожных трубочек, высота которых в несколько раз меньше диаметра поры.

Сравнительные замечания. *Proeumicrotremus* имеет ряд общих признаков с *Eumicrotremus*: план строения наружного вооружения туловища (среди видов *Eumicrotremus* его нет лишь у карликовых видов *E. jindoensis* и *E. uenoi* (Lee et al., 2017)), расположение каналов сейсмодатчикной системы на голове, присутствие пор боковой линии на туловище. Вместе с тем *Proeumicrotremus* отличается от *Eumicrotremus* отсутствием рядов костных бляшек в межглазничном пространстве между надглазничными рядами, большим числом костных бляшек между *D1* и *D2* (3–4 против 0–1–2), горизонтальным расположением верхней части окологрудного ряда и верхнего брюш-

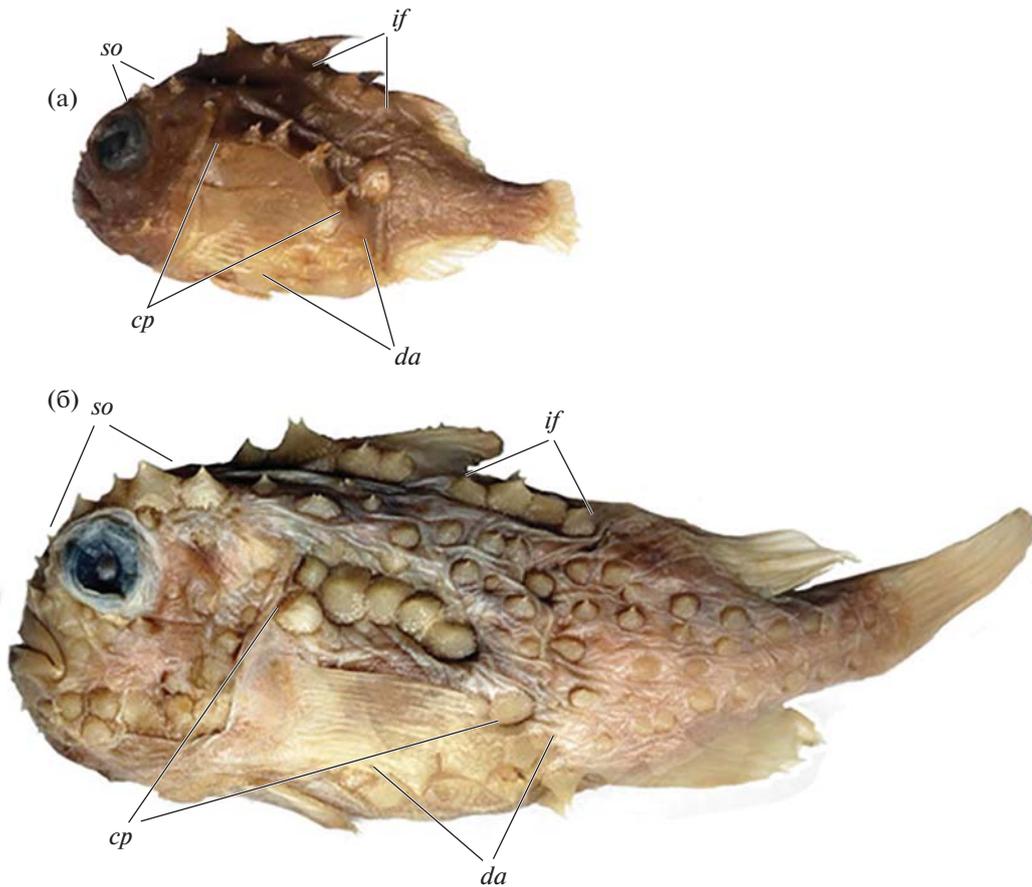


Рис. 1. *Proeumicrotremus soldatovi*: а – ЗИН № 22003, голотип juv. SL 28 мм; б – ЗИН № 55983, взрослая особь SL 113 мм; обозначения рядов бляшек: cp – окологрудной, if – межплавниковый, so – надглазничный, da – нижний.

ного ряда костных бляшек, а также изогнутой назад формой костных бляшек (у видов *Eumicrotremus* – вертикальная) (рис. 2). В *CIO* у *Proeumicrotremus* пять пор против одной–двух у видов *Eumicrotremus* (рис. 3). От видов *Eumicrotremus* новый род обособляется также значительной максимальной длиной тела (SL 26 см (Мельников, 1995) против наибольшей в роде *Eumicrotremus* – 18 см у *E. orbis* (Voskoboinikova et al., 2020)), меньшей высотой тела (38–46 против 42–70% SL) и длиной головы (33 против 35–50% SL), а также далеко не достигающими основания лучей C задними концами лучей D2 и A, широко разделёнными спинными плавниками, относительно коротким основанием и треугольной формой D1 (Попов, 1931; Линдберг, Легеза, 1955). Скорее всего, эти признаки связаны с придонно-пелагическим образом жизни *Proeumicrotremus* и способствуют повышению скорости его передвижения. Орлов (1993) отмечает, что, несмотря на свою кажущуюся неповоротливость, особь этого вида очень быстро удалялась от подводного аппарата. В сравнении с другими Cyclopteridae *Proeumicrotremus* сходен с наиболее генерализованным представителем круглופёрых *Cyclopterus* горизонтально рас-

положенными рядами костных бляшек на боках тела (верхней части окологрудного ряда и верхнего брюшного ряда), которые по местоположению и форме гомологичны среднему и брюшному ряду у *C. lumpus* (Ueno, 1970; Voskoboinikova и др., 2016; Voskoboinikova et al., 2020); изогнутыми назад верхними концами костных бляшек (Попов, 1931); наличием пяти пор в окологлазничном канале сейсмодатчика системы; слабым развитием или отсутствием кожных трубочек пор предкрышечно-нижнечелюстного канала (хорошо выражены у видов *Eumicrotremus*) (Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970). От других генерализованных родов круглופёрых, к которым относятся *Apotocyclus*, *Cyclopsis* и *Lethotremus*, новый род в первую очередь отличается наличием наружного вооружения головы и туловища, а также особенностями расположения непарных плавников и птеригофоров дорсального ряда: далеко расположенными D1 и D2, наличием пяти свободных птеригофоров между этими плавниками, удалёнными от основания C задними концами D2 и A. Подводя итоги анализа особенностей *Proeumicrotremus*, можно сделать вывод о том, что в системе семейства он занимает промежуточное поло-



Рис. 2. Первая костная бляшка заглазничного ряда *Proeumicrotremus soldatovi*.

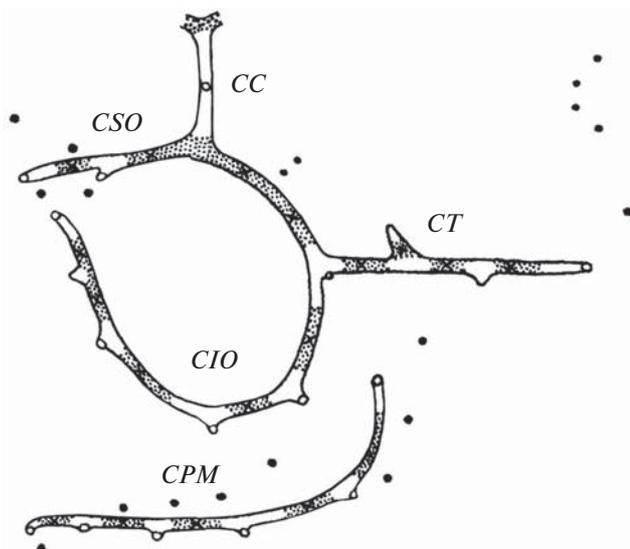


Рис. 3. Сейсмочувствительная система головы *Proeumicrotremus soldatovi* ЗИН № 55983; каналы: CSO – надглазничный, CIO – окологлазничный, CT – височный, CPM – предкрышечно-нижнечелюстной, CC – корональная комиссура; (●) – свободные невромасты, (×) – внутриканальные невромасты.

жение между генерализованными родами круглопёрых и *Eumicrotremus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы сердечно благодарят О.А. Мазникову (ВНИРО) за собранный ею ценный материал, переданный в коллекцию ЗИН РАН. Выражаем искреннюю признательность М.В. Назаркину (ЗИН РАН) за критическое прочтение и обсуждение рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания № АААА-А17-117030310197-7 и поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 16-04-00456).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Пущина О.И., Соломатов С.Ф. 2009. Сезонное распределение и некоторые черты биологии многошипого круглопера *Eumicrotremus asperrimus* (Cyclopteridae, Scorpaeniformes) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 693–700.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. 2015. Переописание колючего круглопера Андрияшева *Eumicrotremus andriashevi* с выделением нового подвида *Eumicrotremus andriashevi aculeatus* ssp. nov. (Cyclopteridae) // Там же. Т. 55. № 2. С. 139–145. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020216>
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Кудрявцева О.Ю., Чернова Н.В. 2016. Родственные отношения круглопёрых рыб семейства Cyclopteridae // Матер. XVII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский. С. 137–140.
- Кудрявцева О.Ю. 2008. Пинагор Баренцева моря и сопредельных вод. М.: Наука, 164 с.
- Линдберг Г.У., Легеза М.И. 1955. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 389–458.
- Мандрица С.А. 2001. Сейсмочувствительная система и классификация скорпеновидных рыб (Scorpaeniformes, Scorpaenoidei). Пермь: Изд-во ПермГУ, 392 с.
- Мельников И.В. 1995. Распределение и некоторые черты биологии круглопера Солдатова *Eumicrotremus soldatovi* в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 433–439.
- Орлов А.М. 1993. Некоторые особенности распределения и биологического состояния *Eumicrotremus soldatovi* (Cyclopteridae) в северо-восточной части Охотского моря в весенний период // Там же. Т. 33. Вып. 5. С. 720–723.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2008. Особенности распределения, некоторые черты биологии и динамика уловов рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* (Cyclopteridae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Там же. Т. 48. № 1. С. 86–101.
- Попов А.М. 1931. Cyclopteridae (Pisces) по сборам гидрографической экспедиции Восточного океана // Изв. АН СССР. Отд. математики и естеств. наук. Т. 7. № 1. С. 85–99.
- Солматов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Lee S.J., Kim J.-K., Kai Y. et al. 2017. Taxonomic review of dwarf species of *Eumicrotremus* (Actinopterygii: Cottoidei: Cyclopteridae) with descriptions of two new species from the western North Pacific // Zootaxa. V. 4282. № 2. P. 337–349. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4282.2.7>
- Solomatov S.F., Orlov A.M. 2018. Smooth lumpsucker *Aptocyclus ventricosus* in the northwestern Sea of Japan: distribution and some life history traits // Fish. Aquat. Life. V. 26. № 1. P. 5–20. <https://doi.org/10.2478/aopf-2018-0002>
- Ueno T. 1970. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Tokyo: Acad. Press Jpn., 233 p.
- Voskoboinikova O.S., Kudryavtzeva O.Yu., Orlov A.M. et al. 2020. Relationships and evolution of the lumpfishes (Cyclopteridae, Cottoidei) // J. Ichthyol. V. 60. № 2. P. 154–181.