Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 63 № 6 2023 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.О. Касумян (заместитель главного редактора),
М.В. Мина (заместитель главного редактора),
А.М. Орлов (заместитель главного редактора)

Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов,
А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),
М.Р. Кларк (Новая Зеландия), Б. Коллетт (США),
А.Н. Котляр, К.В. Кузищин, Е.В. Микодина,
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек,
С.А. Мурзина, Н.Н. Немова, Д.А. Павлов,
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов,
Й.Ш. Христиансен (Норвегия), 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

Статьи журнала “*Вопросы ихтиологии*” аннотируются и реферируются в РИНЦ, Реферативном журнале ВИНИТИ и Russian Science Citation Index.

Москва
ООО «Объединённая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2023
© Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2023
© Редколлегия журнала “Вопросы ихтиологии” (составитель), 2023

Подписано к печати 20.02.2023 г. Дата выхода в свет 15.03.2023 г. Формат 60 × 88 1/8 Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5
Тираж 21 экз. Зак. 5980 Бесплатно

Учредители: Российская академия наук, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ №ФС77-80520
от 23 марта 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по контракту № 4У-ЭА-130-22 ООО «Объединённая редакция»,
109028, г. Москва, Подкопаевский пер., д. 5, каб. 6
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 63, Номер 6, 2023

Glyptothorax siangensis – новый вид багариевых сомов (Sisoridae) из бассейна Брахмапутры, Аруначал-Прадеш, Индия

П. Сингх, Л. Косыгин, С. Ратх, С. Д. Гурумаюм 623

Переописание обычной, но слабо изученной карликовой пираньи *Serrasalmus hollandi* (Serrasalmidae) из верхнего течения реки Мадейра

Ф. Гайо-Кардосо, М. Кареага, Ф. М. Карвахаль-Вайехо 624

Морфометрический анализ обыкновенной центрины *Oxynotus centrina* (Oxynotidae) с заметками о биологии особей из Мраморного моря

Х. Кабасакал, У. Узер, О. Гёнюлал, О. Акъюз, Ф. С. Каракулак 625

Некоторые данные о морфологии двурогого бычка *Enophrys diceraus* (Cottidae) из Тауйской губы Охотского моря

Е. А. Поезжалова-Чегодаева 626

Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* (Cobitidae) Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. II. Морфокариологическая изменчивость, таксономический статус и диагностические признаки щиповок Аджарии

Е. Д. Васильева, В. П. Васильев 634

Новые морфологические и молекулярные данные о малой южной колюшке *Pungitius platygaster* (Gasterosteidae) из южной части бассейна Каспийского моря

Х. Р. Эсмаэйли, Г. Сайядзаде, К. Аббаси 651

Морфологическая идентификация и ДНК-штрихкодирование подтверждают обнаружение *Ambassis dussumieri* (Ambassidae) в Персидском заливе

М. Афранд, И. Суринеджад 652

Речная минога *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) Псковского поозерья: современное состояние изолированных популяций

А. О. Звездин, А. В. Кучерявый, А. В. Колотей, Н. В. Полякова, Д. С. Павлов 653

Распределение, экология и размерный состав пятнистого ската *Bathyraja maculata* (Arhynchobatidae) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета

Ю. К. Курбанов, А. В. Виноградская 665

Особенности раннего онтогенеза карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр Токко и большое Леприндо (Забайкалье). 1. Чистые формы

М. Ю. Пичугин, Н. Б. Коростелёв, С. С. Алексеев 675

О расширении зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* – кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (Salmonidae) – в реках Камчатского полуострова

К. В. Кузищин, М. А. Груздева, А. В. Семенова 704

Генетическая оценка программы спасения исчезающего вида *Cyprinodon eremus* (Cyprinodontidae) в Мексике

Р. Родригес-Рамирес, А. А. Эчель, А. Варела-Ромеро, Х. М. Грихалва-Чонк, М. А. Лопес-Торрез 723

Личинки трематод *Diplostomum pseudospathaceum* (Diplostomidae), проникая в сеголеток *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae), манипулируют их поведением

В. Н. Михеев 724

Роль тиреоидных гормонов в адаптации гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) к вулканическому загрязнению местообитаний

Е. В. Есин, Е. В. Шульгина, Н. С. Павлова, Д. В. Зленко 731

Вызванные голоданием хронические изменения биохимических показателей и гипоталамо-гипофизарно-тестикулярной оси у мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae)

М. Гоуда, С. Б. Ганеш 740

Влияние гипотиреоидизма на изменчивость каротиноидной окраски у самок *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae)

Д. В. Праздников 741

Морфологическая характеристика регенерации спинного мозга у взрослой пустынной афании *Aphanius hormuzensis* (Aphaniidae)

М. Мотамеди, А. Р. Золтани, А. Теймори 748

Морфологические аномалии у скатов-хвостоколов (Dasyatidae) острова Рамесварам, Южная Индия

М. Ёсува, Д. Джеяпрагаш, А. Тибуртиус, Р. Джеябаскаран, Н. Раджендран 749

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новые данные о биологии сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Nemacheilidae) реки Лангери (Сахалин)

Е. А. Кириллова, П. И. Кириллов 750

О гермафродитизме у балтийской сельди (салаки) *Clupea harengus membras* (Clupeidae) в Финском заливе

А. Ф. Кузнецов 754

УДК 597.08

GLYPTOTHORAX SIANGENSIS – НОВЫЙ ВИД БАГАРИЕВЫХ СОМОВ (SISORIDAE) ИЗ БАССЕЙНА БРАХМАПУТРЫ, АРУНАЧАЛ-ПРАДЕШ, ИНДИЯ[#]

© 2023 г. П. Сингх[1], Л. Косыгин[1, *], С. Ратх[1], С. Д. Гурумаюм[2]

[1]*Отдел пресноводных рыб Зоологической службы Индии, Калькутта, Индия*

[2]*Региональный центр Аруначал-Прадеш Зоологической службы Индии, Итанагар, Индия*

**E-mail: lkzsi5@yahoo.com*

Поступила в редакцию 18.05.2023 г.
После доработки 15.06.2023 г.
Принята к публикации 15.06.2023 г.

Новый вид *Glyptothorax siangensis* описан из реки Сианг в штате Аруначал-Прадеш, Индия. Новый вид можно отличить от близкородственных видов бассейна рек Ганг–Брахмапутра и соседних водосборов по следующему сочетанию признаков: торакальный адгезивный аппарат с кожными гребнями, присутствующими почти по всему аппарату, включая мечеобразное срединное углубление, которое узко открывается кзади; удлинённая спинная колючка, заметно увеличенная в размерах, длиннее высоты тела у её основания, зазубренная сзади, с 11–17 зазубринами; затылочная пластинка седловидная с W-образными отростками; небольшая высота тела; длинный носовой усик, почти достигающий переднего края глаза; непрерывная продольная чёрная полоса поперек дистальной половины спинного плавника; вершины нервных отростков в виде ряда гребней между основанием спинного плавника и началом краевых лучей хвостового плавника. Это 19-й вид рода *Glyptothorax*, представители которого известны в бассейне Ганга–Брахмапутры.

Ключевые слова: Glyptothorax, новый вид, бассейн Брахмапутры, Индия.

DOI: 10.31857/S0042875223060243, **EDN:** AOMAUS

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ПЕРЕОПИСАНИЕ ОБЫЧНОЙ, НО СЛАБО ИЗУЧЕННОЙ КАРЛИКОВОЙ ПИРАНЬИ *SERRASALMUS HOLLANDI* (SERRASALMIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ МАДЕЙРА[#]

© 2023 г. Ф. Гайо-Кардосо[1, *], М. Кареага[1, 2], Ф. М. Карвахаль-Вайехо[1]

[1]*Университет майора Сан-Симона, Кочабамба, Боливия*

[2]*Музей естественной истории Альсида д'Орбиньи, Кочабамба, Боливия*

**E-mail: flagallocar1@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.02.2023 г.
После доработки 31.05.2023 г.
Принята к публикации 02.06.2023 г.

Карликовая пиранья *Serrasalmus hollandi* была описана в 1915 г. Эйгенманом на основе единственного экземпляра из бассейна верхней части реки Мадейра на юго-западе Амазонки, голотип был позже утерян. Поскольку в описании отсутствовали вариации морфологических признаков, идентификация вида была несколько затруднена. Ошибочное отождествление этого вида с другим малоизученным, но морфологически сходным *S. eigenmanni*, возможно, было обычным явлением в ихтиологических сводках. Последний из двух упоминаемых видов был описан Норманом в 1929 г. на основе единственного экземпляра из реки Эссекибо, нижнее течение которого находится в Гвианском нагорье к северо-востоку от бассейна Амазонки. В настоящем сообщении на основе морфологических данных и генетической информации (локус *COI* митохондриальной ДНК) приводится переописание *S. hollandi* – вида, широко известного в бассейне реки Итенес в Боливии. Неотип был выделен по экземпляру из реки Парагуа, притока реки Итенес, недалеко от типового местообитания. Представлен диагноз для дифференциации *S. hollandi*, *S. eigenmanni* и видов, зарегистрированных в Боливии в бассейнах Амазонки и Ла-Платы.

Ключевые слова: боливийская Амазонка, река Итенес, Гуапоре, река Парагуа, неотип, *Serrasalmus eigenmanni*.

DOI: 10.31857/S0042875223060073, **EDN:** ARIEXA

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОБЫКНОВЕННОЙ ЦЕНТРИНЫ *OXYNOTUS CENTRINA* (OXYNOTIDAE) С ЗАМЕТКАМИ О БИОЛОГИИ ОСОБЕЙ ИЗ МРАМОРНОГО МОРЯ#

© 2023 г. Х. Кабасакал[1], *, У. Узер[2], О. Гёнюлал[2], О. Акъюз[2], Ф. С. Каракулак[2]

[1]*Стамбульский университет, Институт науки, рыбохозяйственных технологий и программы управления, Стамбул, Турция*

[2]*Стамбульский университет, Стамбул, Турция*

**E-mail: kabasakal.hakan@gmail.com*

Поступила в редакцию 31.03.2023 г.
После доработки 24.06.2023 г.
Принята к публикации 24.06.2023 г.

Сообщение основано на измерении морфометрических признаков в процентах от общей длины шести экземпляров обыкновенной центрины *Oxynotus centrina* (Linnaeus, 1758), пойманных в Мраморном море. Все проанализированные признаки показывают аллометрию. И, хотя морфометрические признаки экземпляров *O. centrina* из Мраморного моря незначительно отличаются от таковых у особей из нескольких географических подрайонов Средиземного моря, эти различия можно считать следствием аллопатрии. В признаке “соотношение длины головы и ширины рта” к общей длине выявлена отрицательная аллометрия, указывающая на то, что *O. centrina* характеризуется маленьким ртом, увеличение размера которого отстаёт от такового тела. В содержимом желудка одного экземпляра, пойманного в Мраморном море, обнаружен частично переваренный эмбрион акулы и субстанция, похожая на желток, что подтверждает хищничество у *O. centrina* по отношению к яйцам хрящевых рыб в дикой природе. Вид обладает пищевой специализацией, потребляя исключительно полихет и яйцевые капсулы хрящевых рыб. Уникальная морфология рта и пищевая специализация могут иметь эколого-морфологически важное значение для выживания *O. centrina* в морских регионах, где наблюдают ухудшение состояния окружающей среды в придонных горизонтах.

Ключевые слова: центрина, специализация, морфология, бентос, питание.

DOI: 10.31857/S0042875223060127, **EDN:** AQILOB

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 626–633

УДК 597.58.591.4

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ ДВУРОГОГО БЫЧКА *ENOPHRYS DICERAUS* (COTTIDAE) ИЗ ТАУЙСКОЙ ГУБЫ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2023 г. Е. А. Поезжалова-Чегодаева*

Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН – ИБПС ДВО РАН, Магадан, Россия

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

Поступила в редакцию 09.12.2022 г.
После доработки 24.03.2023 г.
Принята к публикации 03.04.2023 г.

Рассмотрены пластические и меристические признаки, особенности расположения зубов на челюстях и окраска двурогого бычка *Enophrys diceraus* из Тауйской губы Охотского моря. Впервые приведены данные об аллометрической изменчивости пластических признаков вида. Установлено, что бóльшая часть рассмотренных признаков двурогого бычка подвержена положительной аллометрической изменчивости (пропорции головы, размеры плавников), отрицательная аллометрия наблюдается лишь по нескольким признакам (длина головы, длина верхнего предкрышечного шипа, наибольшая высота затылочного гребня). Выявлен ряд признаков, не подверженных аллометрии – диаметр орбиты, расстояние от заднего края орбиты до края затылочного гребня, предорсальное расстояние, длина основания грудного плавника, длина хвостового стебля. Выделены таксономически значимые признаки – длина верхнего предкрышечного шипа, межглазничное расстояние, форма и положение выростов lacrimale.

Ключевые слова: двурогий бычок *Enophrys diceraus*, морфология, пластические признаки, аллометрическая изменчивость, Тауйская губа, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875223050090, **EDN:** DGQBLU

Одним из обычных и относительно массовых представителей ихтиофауны элиторальной зоны Охотского моря является двурогий бычок *Enophrys diceraus* (Pallas, 1787), широко распространённый также в Чукотском, Беринговом и Японском морях, по тихоокеанскому прибрежью Курильских, Алеутских о-вов и п-ова Камчатка, у берегов Северной Америки – в заливе Аляска, на юг до порта Макнейл Британской Колумбии (Таранец, 1937; Андрияшев, 1954; Sandercock, Wilimovsky, 1968; Неелов, 1979; Линдберг, Красюкова, 1987; Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Черешнев и др., 2001; Mecklenburg et al., 2002, 2011, 2016; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014).

Двурогие бычки – рыбы среднего размера, общей длиной (*TL*) до 38 см в Японском море (Панченко и др., 2016), до 28 см в северной части (Черешнев и др., 2001, 2005) и до 24 см в прикамчатских водах (Токранов, 2013) Охотского моря, отличительным признаком которых является наличие очень длинных предкрышечных шипов, имеющих острые зубовидные отростки. Несмотря на широкое распространение, данные о морфологии двурогих бычков крайне ограничены (Jordan, Starks, 1904; Солдатов, Линдберг, 1930; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Sandercock, Wilimovsky, 1968; Неелов, 1979; Линдберг, Красюкова, 1987; Nakabo, 2002; Mecklenburg et al., 2016; Назаркин, 2017). В работе Назаркина (2017) в сравнительном плане приведено краткое описание нескольких особей из северной части Охотского моря, однако целенаправленные исследования двурогих бычков рассматриваемой акватории отсутствуют. Также в работах, посвящённых изучению морфологии этого вида, отмечено, что у него, как и у большинства представителей семейства рогатковых (Cottidae), многие признаки весьма вариабельны и в значительной степени подвержены половой, размерной и географической изменчивости, что затрудняет использование этих характеристик в таксономии и идентификации (Неелов, 1979).

В настоящей работе приведены пластические и меристические признаки, описаны особенности окраски и строение зубов на челюстях двурогого бычка из Тауйской губы Охотского моря. Кроме того, рассмотрены особенности аллометрической изменчивости некоторых признаков. Выделены при-

знаки, наиболее подходящие для идентификации вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы, собранные сотрудниками лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН с 1997 по 2017 гг. в нескольких районах Тауйской губы (северная часть Охотского моря): бух. Шестакова, зал. Уты, о. Недоразумения и бух. Гертнера. Рыб фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, затем после вымачивания в воде переводили в 70%-ный этиловый спирт. Пластические признаки 45 экз. (35 самцов и 10 самок) *SL* 79.8–186.6 (в среднем 129.8) мм измеряли штангенциркулем на левой стороне тела с точностью до 0.1 мм. Измерения проводили по системе Талиева (1955), разработанной специально для коттоидных рыб. В связи с тем что у большинства представителей семейства Cottidae наблюдается половой диморфизм (Неелов, 1979), для изучения аллометрической изменчивости использовали только самцов трёх размерных групп: 90.1–115.0, 115.1–140.0 и 140.1–165.0 мм, каждая из которых насчитывала соответственно 9, 12 и 10 особей. К первой группе были отнесены неполовозрелые особи *SL* < 115.1 (*TL* < 142.5) мм, поскольку, по нашим наблюдениям, при достижении самцами двурогого бычка этих размеров у них наступает половая зрелость.

Для подсчёта числа позвонков, лучей в плавниках, изучения зубов на челюстях и некоторых особенностей скелета были изготовлены ализариновые препараты 15 экз. *SL* 124.2–178.6 (в среднем 155.2) мм по методике Якубовского (1970). В число позвонков включён уростилярный.

В качестве основного промера применяли стандартную длину тела (*SL*) – от конца рыла до основания средних лучей хвостового плавника. В работе также использованы следующие обозначения: *D*1, *D*2, *A*, *P* и *V* – число лучей в первом и втором спинных, анальном, грудном и брюшном плавниках; *C* – хвостовой плавник; *L.l.* – число пластинок боковой линии; *r.br.* – число жаберных лучей, *vert.* – число позвонков. Длину верхнего предкрышечного шипа измеряли по методике Сандеркок и Вилимовски (Sandercock, Wilimovsky, 1968). Результаты обработаны статистически с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 10.0. Достоверность различий пластических признаков у рыб разных размерных групп оценивали с применением непараметрического *U*-критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Двурогий бычок из Тауйской губы Охотского моря характеризуется следующими признаками *D*1 VII–VIII (7.7 ± 0.09), *D*2 13–15 (14.0 ± 0.10), *A* 12–13 (12.1 ± 0.05), *P* 16–17 (16.7 ± 0.08), *V* I 3, *L.l.* 34–37 (35.6 ± 1.21), *r.br.* 6, позвонков 33–34 (33.7 ± ± 0.11). Согласно данным предыдущих исследователей, значения этих признаков равны: *D*1 VII–IX, *D*2 12–15, *A* 10–13, *P* 16–19, *V* I 3, *L.l.* 32–38, *r.br.* 6, позвонков 31–34 (Солдатов, Линдберг, 1930; Sandercock, Wilimovsky, 1968; Неелов, 1979; Mecklenburg et al., 2002; Nakabo, 2002; Назаркин, 2017).

Морфометрические признаки двурогого бычка исследованного района представлены в табл. 1. В результате проведённого исследования расширены пределы изменчивости по большинству рассмотренных признаков.

Длина головы укладывается 2.6 раза в *SL*, передний её край тупой, высота головы на уровне затылочного гребня немного больше длины основания *D*1. Заглазничных бугров нет, лишь у двух неполовозрелых самцов *SL* 100.1 и 113.0 мм отмечены костные выступы на заднем крае глазницы, длина которых составила 15.4% длины глаза. Хорошо развитые затылочные гребни имеют приподнятый задний край, высота которого примерно в три–четыре раза меньше диаметра глаза. У 20% всех исследованных особей перед затылочными гребнями имеется небольшой костный выступ. Lacrimale с двумя хорошо развитыми отростками, отходящими от одного основания, направленными слегка вниз и вперёд и не прилегающими своими передними концами к верхней губе. Расстояние между передними краями отростков каждой кости примерно в два раза больше длины отростков. Задний край верхней челюсти у 70% экземпляров достигает вертикали середины глаза, у оставшихся 30% лишь слегка заходит за вертикаль переднего края глаза. Верхняя челюсть выдаётся вперёд относительно нижней челюсти. Верхний шип предкрышечной кости направлен вверх и слегка наклонен назад. Длина шипа всегда больше расстояния от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня и примерно равна длине *V*, которая укладывается пять раз в *SL*. Четвёртый шип предкрышечной кости как правило направлен вниз. Жаберная щель почти в два раза больше межжаберного промежутка. Передние ноздри имеют форму коротких и расширенных кверху трубочек, задние имеют вид пор.

На сошнике 10–12 зубов крючковидной формы, идущих в один ряд (два ряда обнаружены только у 3 экз. из 15) вдоль переднего края кости. На нёбной кости зубы отсутствуют. На обеих челюстях зубы расположены в три–четыре неправильных ряда с одиночными зубами между ними. На верхней челюсти наиболее крупные зубы расположены во внешнем ряду и у симфизиса, во внутреннем ряду они значительно мельче. На нижней челюсти зубы также крупнее у симфизиса и во внутреннем ряду. Все зубы наклонены внутрь

Таблица 1. Пластические признаки двурогого бычка *Enophrys diceraus* из Тауйской губы Охотского моря по данным автора и опубликованным ранее сведениям, в % *SL*

Признак	Данные автора (n = 45*)	Назаркин, 2017	Sandercock, Wilimovsky, 1968
Длина головы	32.9–42.3 (37.2)	35.5–43.3 (38.8)	37.8–45.6 (40.8)
Диаметр орбиты	7.6–10.5 (9.1)	6.9–12.2 (9.5)	9.5–12.7 (10.8)
Длина рыла	8.4–13.0 (10.0)		9.7–11.7 (10.7)
Длина верхней челюсти	14.2–18.1 (15.8)		15.5–19.5 (17.5)
Межглазничное расстояние	5.4–9.3 (7.0)		5.8–8.8 (7.1)
Длина верхнего предкрышечного шипа	15.0–26.3 (20.1)	11.7–25.5 (20.0)	13.9–23.4 (19.6)
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	13.2–20.9 (18.0)	16.7–21.8 (18.6)	17.2–21.1 (18.9)
Предорсальное расстояние	33.5–42.0 (38.0)	36.0–43.9 (39.1)	37.9–44.5 (41.4)
Длина основания *D*1	15.9–24.7 (20.9)	12.6–18.1 (16.1)	18.7–23.9 (21.5)
Длина основания *D*2	22.0–33.4 (29.3)	23.7–28.5 (25.9)	27.1–33.9 (30.1)
Длина основания *A*	19.1–27.4 (23.5)	19.3–23.3 (21.8)	19.8–29.6 (25.0)
Наибольшая высота *D*1	10.7–21.3 (15.4)	11.8–17.7 (14.1)	11.8–19.2 (14.6)
Наибольшая высота *D*2	10.6–21.2 (15.8)		15.3–21.0 (17.8)
Наибольшая высота *A*	11.3–27.6 (18.5)		12.9–26.9 (17.3)
Длина *P*	27.1–39.2 (32.7)		27.9–38.3 (33.5)
Длина *V*	14.1–23.3 (19.0)		12.8–21.9 (16.9)
Длина основания *P*	15.7–20.6 (18.2)		16.8–24.2 (20.1)
Длина *C*	17.4–23.8 (20.6)		
Высота тела у начала *A*	13.3–19.8 (15.8)		
Длина хвостового стебля	14.7–22.8 (18.8)		15.3–19.7 (17.4)
Длина папиллы у самцов	8.2–20.1 (15.4)		13.3–17.9 (15.0)
Наибольшая высота затылочного гребня	1.3–3.7 (2.5)		2.6–3.2 (2.9)

Примечание. Приведены пределы варьирования значений признака, в скобках – среднее значение. * 35 самцов и 10 самок. Здесь и в табл. 2: *SL* – стандартная длина тела; *D*1, *D*2, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно первый и второй спинные, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; *n* – число рыб, экз.

челюсти; на нижней челюсти они мельче и более изогнутые. Верхняя губа толстая, мясистая, в два раза толще нижней.

Высота тела в начале основания *D*1 содержится 4.3 раза в *SL*; длина хвостового стебля содержится 5.3 раза в *SL*, высота в 2.3 раза меньше его длины. Размер кожных выростов на голове и теле сильно варьирует; наиболее крупные расположены по краю рта и под рядом костных пластинок, идущих вдоль боковой линии. Длина урогенитальной папиллы самцов увеличивается с размером особей, в среднем она укладывается в *SL* около 6.5 раза.

*D*1 начинается на вертикали первой или второй (крайне редко) боковой костной пластинки; его передний край прямой, задний закруглён, длина основания укладывается 4.8 раза в *SL*. *D*2 начинается на вертикали 10–11-й пластинки боковой линии, длина его основания содержится 3.4 раза в *SL*, первый и последний лучи *D*2 более короткие, высота всех остальных лучей примерно равная. Спинные плавники разделены небольшим промежутком, вдвое меньшим, чем межглазничное расстояние. Первый луч анального плавника расположен на вертикали третьего луча *D*2; задний луч *A* расположен на вертикали предпоследнего луча *D*2. Значения высоты *D*1, *D*2 и *A* варьируют в широких пределах и зависят от пола и размера исследованных особей. В среднем высота *D*1 содержится 6.4 раза в *SL*; высота *D*2 немного больше – около 6.2 раза в *SL*, высота *A* содержится 5.4 раза в *SL*. У самок задние лучи *A* едва достигают середины длины хвостового стебля, у большинства самцов они значительно заходят за вертикаль основания хвостового плавника и лишь у двух не доходят до него (у мелких особей *SL* ≤ 110 мм).

Брюшные плавники относительно узкие и длинные, у всех самок и у 50% самцов их кончики не достигают анального отверстия: у самок – на расстояние равное диаметру орбиты, у самцов – на расстояние примерно в два раза меньше диа-

метра орбиты. У оставшихся 50% самцов брюшные плавники достигают анального отверстия. Грудные плавники длинные, примерно в три раза меньше *SL*. У самок и у 25% самцов они не достигают начала *A*, у оставшихся самцов дистальным краем достигают четвёртого луча *D*2.

Осевой скелет. Число позвонков 33–34, из них 11–12 туловищные, 22–23 хвостовые. Туловищные позвонки, как правило, более высокие; хвостовые приобретают субквадратную форму, с заметной перетяжкой. Остистые отростки позвонков высокие, с направленными назад вершинами. Отростки передних двух–пяти туловищных позвонков отличаются от остальных, они более широкие, длинные, имеют меньший наклон к телу позвонка и более широкое основание. Два первых луча *D*1 сближены и крепятся к одному переднему птеригиофору, более крупному, чем следующий. Несколько последних позвонков хвостового стебля имеют расширенные остистые отростки. Спинной плавник начинается на уровне третьего позвонка. В хвостовом плавнике три крупные epuralia, плотно прилегающие друг к другу, последнее (третье) крупнее и шире двух первых.

Окраска фиксированных экземпляров. В связи с тем, что исследованные экземпляры долгое время хранили в спирте, основные тона окраски были утеряны, однако характер рисунка все же сохранился. При жизни самцы имеют яркую, пёструю окраску (рисунок). У фиксированных экземпляров обоих полов на теле четыре тёмные вертикальные полосы, разделённые светлыми промежутками. Первая, самая широкая, полоса приходится на часть тела под *D*1, далее по направлению к хвостовому плавнику ширина тёмных полос становится меньше, примерно в 1.5–2.0 раза у́же светлых промежутков. У самцов эти полосы видны значительно чётче, у самок они размыты. Верхняя часть туловища покрыта крупными крапинами, более заметными у самок. У самцов над *A* имеются округлые светлые пятна, расположенные в несколько горизонтальных рядов. Низ головы и брюхо у всех особей светлые. У самцов *D*1 окрашен очень ярко – со светлыми и тёмными участками; на перепонке, между четвёртым–пятым или чаще пятым–седьмым лучами имеются одно–два чёрных овальных пятна, второе пятно часто размыто. У самцов, выловленных в июне–июле, верхний край *D*1 с тёмной каймой. У самок *D*1 светлый, полупрозрачный, с мелкими тёмными крапинами, расположенными хаотично. На *D*2, *C*, *P* у самцов имеются светлые полосы на более тёмном фоне. У самок на *D*2 на тёмном фоне имеются крупные пятна, также сгруппированные в полосы. У обоих полов пятна и полосы на этом плавнике наклонены вниз и назад. На хвостовом и грудных плавниках у всех рыб светлые полосы идут вертикально. У самцов анальный плавник окрашен характерно: общий фон светлый, с тёмными округлыми пятнами, находящимися как на лучах, так и на перепонках между ними; каждое из пятен окружено кольцом из более мелких пятнышек. У крупных самок ($TL \geq 165$ мм) также на светлом фоне тёмные пятна, идущие как вдоль лучей, так и на складках, но в отличие от самцов пятна расположены значительно менее плотно друг к другу, особенно между лучами; у самых мелких особей обоих полов рисунок имеется только на лучах. Брюшные плавники у самцов и крупных самок, как правило, тёмные, с поперечными светлыми полосами; у мелких самок *V* светлые.

Аллометрическая изменчивость. Сравнение пластических характеристик самцов из рассматриваемых размерных групп выявило достоверные различия по 17 из 22 исследованных признаков (табл. 2), по большинству из них наблюдалась положительная аллометрия. Последовательное увеличение показателя обнаружено лишь у одного признака – высота *D*1*:* различия по данному признаку достоверны между всеми сравниваемыми размерными группами. Также с ростом самцов увеличивались показатели пропорций головы (длина рыла, верхней челюсти, межглазничное расстояние), параметры плавников (дли́ны оснований *D*1, *D*2, *A* и наибольшая высота *D*2, дли́ны *V, C*), однако достоверными эти различия были только при сравнении первых двух групп – неполовозрелых и достигших половой зрелости рыб. Отрицательная аллометрия наблюдалась по следующим признакам: длина головы, длина верхнего предкрышечного шипа и наибольшая высота затылочного гребня. Рост, близкий к изометрическому, был свойствен только нескольким признакам – диаметру орбиты, расстоянию от заднего края орбиты до края затылочного гребня, длинам хвостового стебля и основания грудного плавника, предорсальному расстоянию.

Наиболее резкие трансформации пластических признаков у самцов двурогого бычка отмечены между размерными классами 1 и 2, т.е. между неполовозрелыми и половозрелыми особями. Вероятно, эти изменения связаны с процессами полового созревания (Черешнев и др., 2001; Панченко, 2005). В этот период у самцов исследуемого вида происходят изменения относительных величин целого ряда морфометрических признаков: меняются пропорции головы – увеличиваются длины рыла и верхней челюсти, межглазничное расстояние; возрастают размеры плавников, значительно увеличивается размер папиллы. В целом при сравнении половозрелых и неполовозрелых самцов обнаружены различия по 13 из 22 признаков. В диапазоне *SL* 140.1–165.0 мм происходит стабилизация роста частей тела и, хотя относительные показатели некоторых признаков уменьшаются, эти изменения недостоверны (табл. 2).

Двурогий бычок *Enophrys diceraus*, самец *TL* 190.4 мм, о. Талан, Тайская губа, северная часть Охотского моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе Неелова (1979) отмечено, что большáя часть морфологических признаков двурогого бычка подвержена значительной индивидуальной, возрастной и географической изменчивости. Согласно его данным, ширина межглазничного пространства у этих рыб сильно увеличивается с возрастом, а его вогнутость наоборот уменьшается, изменяются также высоты затылочных бугров и гребней, характер грануляции костей головы, степень развития гребня на боковых пластинках, высота уступа от межглазничного пространства к затылку, степень развития и характер зубовидных отростков lacrimale, длина верхнего предкрышечного шипа, число и форма зубовидных отростков на нём. Также значительно изменяются число и размеры усиковидных придатков на голове и туловище. У самцов изменяется относительный размер урогенитальной папиллы.

Анализ самцов двурогого бычка из Тауйской губы Охотского моря показал, что особи разного размера отличаются друг от друга по большинству признаков, отмеченных ранее Нееловым (1979). С ростом особей степень выраженности грануляции костей головы, высота гребня на боковых пластинках, наибольшая высота затылочного гребня, длина верхнего предкрышечного шипа уменьшаются (табл. 2), а высота уступа от межглазничного пространства к затылку и межглазничное расстояние, наоборот, увеличиваются. Число зубовидных отростков на верхнем предкрышечном шипе в трёх выбранных размерных группах в среднем увеличивалось в следующем порядке: 4.2–6.5–7.4. Степень выраженности отростков lacrimale также варьировала, отростки различались по размеру, форме и расстоянию между ними, однако какой-либо зависимости этих характеристик от пола или размера особей не обнаружено.

По данным некоторых авторов (Sandercock, Wilimovsky, 1968; Mecklenburg et al., 2011; Mecklenburg, 2016; Назаркин, 2017), двурогий бычок от ближайшего вида *E. lucasi* (Jordan et Gilbert, 1898) (Назаркин, 2017; Морева и др., 2017) отличается следующей комбинацией признаков: бóльшим числом лучей *D*2 (12–15 против 10–14) и *A* (10–13 против 9–11); более длинным предкрышечным шипом, длина которого равна или больше расстояния от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня (у *E. lucasi* длина шипа значительно меньше этого расстояния); бóльшим межглазничным расстоянием (в среднем 5.7 против 7.6 раза в длине головы) и числом поперечных отростков на предкрышечном шипе (1–9 против 1–4); длинными, значительно выраженными пальцевидными отростками lacrimale, выступающими над верхней челюстью (против незначительно развитых округлых выростов, слабо выступающих над верхней челюстью); расположением пятен на анальном плавнике как вдоль лучей, так и

Таблица 2. Пластические признаки самцов двурогого бычка *Enophrys diceraus* трёх размерных групп из Тауйской губы Охотского моря и наличие (+) между группами достоверных различий по *U*-критерию Манна–Уитни при $p < 0.05$

Признак	Группа № (*SL*, мм)						Пары сравнений		
	1 (90.1–115.0) $n = 9$		2 (115.1–140.0) $n = 12$		3 (140.1–165.0) $n = 10$				
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	1–2	2–3	1–3
SL, мм	90.1–103.8	94.3 ± 2.18	123.0–137.0	130.0 ± 1.39	143.0–165.0	153.0 ± 2.42			
	В % *SL*								
Длина головы	36.8–38.8	37.7 ± 0.36	34.8–42.3	37.4 ± 0.62	34.7–39.5	36.2 ± 0.45			+
Диаметр орбиты	8.1–10.5	9.1 ± 0.46	7.7–10.1	9.2 ± 0.20	7.9–10.5	8.7 ± 0.27			
Длина рыла	8.4–10.9	9.6 ± 0.46	9.6–13.0	10.9 ± 0.27	9.7–11.3	10.3 ± 0.16	+		+
Длина верхней челюсти	14.4–15.6	15.1 ± 0.15	14.1–18.1	16.3 ± 0.33	15.7–18.0	16.7 ± 0.56	+		+
Межглазничное расстояние	5.4–7.0	6.2 ± 0.33	5.7–9.3	7.3 ± 0.30	5.8–8.7	7.3 ± 0.26	+		+
Длина верхнего предкрышечного шипа	20.5–22.7	21.6 ± 0.41	17.7–23.2	19.7 ± 0.43	15.0–19.9	18.7 ± 0.57		+	+
Расстояние от заднего края орбиты до края гребня	17.4–18.8	18.0 ± 0.38	16.6–20.4	17.9 ± 0.31	13.2–19.3	17.2 ± 0.52			
Предорсальное расстояние	38.5–39.0	38.7 ± 0.07	33.5–41.0	37.5 ± 0.57	33.7–41.0	37.5 ± 0.74			
Длина основания *D*1	18.2–22.0	19.7 ± 0.75	19.9–24.3	21.7 ± 0.36	19.4–24.7	21.9 ± 0.60	+		+
Длина основания *D*2	25.6–29.8	27.9 ± 0.67	28.3–32.6	30.0 ± 0.36	28.5–33.4	30.1 ± 0.42	+		+
Длина основания *A*	19.1–23.3	22.0 ± 0.59	21.4–27.4	24.5 ± 0.59	20.5–25.9	24.4 ± 0.51	+		+
Наибольшая высота *D*1	11.1–14.9	12.8 ± 0.72	12.2–19.6	15.8 ± 0.65	15.1–21.3	18.3 ± 0.70	+	+	+
Наибольшая высота *D*2	13.0–13.5	13.4 ± 0.03	12.7–21.0	15.8 ± 0.30	14.1–21.2	17.2 ± 0.59	+		+
Наибольшая высота *A*	14.0–24.3	20.1 ± 1.30	16.4–27.6	22.0 ± 1.23	17.4–26.9	22.3 ± 0.87			+
Длина *P*	28.8–34.6	31.3 ± 0.97	27.1–39.2	33.3 ± 1.02	30.2–35.6	33.2 ± 0.58			+
Длина *V*	14.1–19.1	17.1 ± 0.75	17.6–23.3	20.2 ± 0.47	16.7–22.3	19.3 ± 0.62	+		+
Длина основания *P*	17.2–19.1	18.0 ± 0.22	17.8–20.4	18.7 ± 0.19	16.9–19.8	18.4 ± 0.31			
Длина *C*	18.4–21.8	19.8 ± 0.33	18.5–23.8	21.2 ± 0.43	17.4–22.6	21.1 ± 0.55	+		
Высота тела у начала *A*	14.4–15.8	15.1 ± 0.23	15.0–19.8	16.0 ± 0.38	15.0–18.6	16.6 ± 0.31	+		+
Длина хвостового стебля	17.3–21.1	18.6 ± 0.36	15.1–19.5	17.6 ± 0.40	16.1–18.8	17.6 ± 0.86			
Длина папиллы	8.2–14.7	9.9 ± 0.70	11.6–20.1	15.3 ± 0.64	14.0–18.3	15.9 ± 0.43	+		+
Наибольшая высота затылочного гребня	2.3–3.7	3.0 ± 0.21	1.7–3.1	2.4 ± 0.11	1.3–3.7	2.2 ± 0.22	+		+

Примечание. lim – пределы варьирования значений признака; *M*, *m* – среднее значение и его ошибка.

на перепонках между ними (у *E. lucasi* пятна расположены только вдоль лучей *A*).

Изученные экземпляры двурогого бычка из Тауйской губы Охотского моря обладают всеми характерными отличительными признаками, описанными выше. Однако в результате проведённого морфологического исследования обнаружена высокая степень варьирования как ранее отмеченных, так и ряда других пластических признаков. Такие признаки как число поперечных отростков на предкрышечном шипе и окраска анального плавника, в силу значительной возрастной и индивидуальной изменчивости не всегда могут служить в диагностических целях. Так, у исследованных особей *SL* 79.8–105.1 (в среднем 87.4) мм число отростков на предкрышечном шипе варьировало в пределах 1–4 (в среднем 3) и, хотя исследование показало, что их число возрастает с размером рыб, 3 экз. *SL* 145.1–150.5 мм также имели на шипе всего 3–4 отростка. Характерное расположение пятен на анальном плавнике наблюдалось лишь у самцов и крупных самок, у мелких особей обоих полов пятна располагались только вдоль лучей этого плавника.

Сравнение же меристических признаков показало отсутствие различий с опубликованными ранее данными (Солдатов, Линдберг, 1930; Андрияшев, 1954; Sandercock, Wilimovsky, 1968; Неелов, 1979; Назаркин, 2017), что в целом указывает на высокую стабильность вида по данным характеристикам.

Таким образом, наиболее надёжными признаками, позволяющими идентифицировать двурогого бычка, являются следующие: длинный предкрышечный шип, относительная длина которого с ростом рыбы уменьшается, но всегда остаётся большей или равной расстоянию от заднего края глаза до заднего края затылочного гребня; относительная ширина межглазничного расстояния всегда менее 6.5 раза содержится в длине головы. Перечисленные признаки в сочетании с хорошо развитыми пальцевидными отростками lacrimale, не прилегающими своими передними концами к верхней губе, бóльшими, чем у *E. lucasi*, значениями числа лучей *D*2 и *A* являются наиболее значимыми для идентификации особей двурогого бычка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит всех коллег из лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН, которые в той или иной степени способствовали сбору материалов, использованных в настоящей статье, а также выражает признательность К.В. Регель (ИБПС ДВО РАН) за предоставление фото прижизненной окраски исследуемого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.

Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.

Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. 2017. Молекулярно-генетический и кариологический анализ двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* (Cottidae) // Генетика. Т. 53. № 9. С. 1086–1097. https://doi.org/10.7868/S0016675817090119

Назаркин М.В. 2017. Новый бычок-рогатка (Pisces: Cottidae) из миоцена острова Сахалин, Россия // Палеонтол. журн. № 1. С. 73–82. https://doi.org/10.7868/S0031031X1701010X

Неелов А.В. 1979. Сейсмосенсорная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 208 с.

Панченко В.В. 2005. Сезонное распределение двурогого бычка *Enophrys diceraus* (Cottidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 31. № 5. С. 323–328.

Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 264–283. https://doi.org/10.7868/S0042875216030152

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.

Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.

Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.

Талиев Д.Н. 1955. Бычки подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 603 с.

Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. С. 112–115.

Токранов А.М. 2013. Особенности распределения и размерные показатели четырёх малоизученных видов рогатковых рыб (Cottidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 4. С. 430–441. https://doi.org/10.7868/S0042875213040085

Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 206 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.

Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В. и др. 2005. Морские и пресноводные рыбы Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 545–575.

Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – 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.

Якубовский М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.

Jordan D.S., Starks E.C. 1904. A review of the Japanese fishes of the family of Agonidae // Proc. U.S. Natl. Mus. V. 27. № 1365. P. 575–599. https://doi.org/10.5479/si.00963801.27-1365.575

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.

Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of Arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Mar. Biodiv. V. 41. № 1. P. 109–140. https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri: CAFF, 406 p.

Nakabo T. 2002. Cottidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 628–650, 1525–1528.

Sandercock F.K., Wilimovsky N.J. 1968. Revision of the cottid genus *Enophrys* // Copeia. V. 1968. № 4. P. 832–853. https://doi.org/10.2307/1441851

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 634–650

УДК 597.551.2.591.15

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЩИПОВОК РОДА *COBITIS* (COBITIDAE) ЗАКАВКАЗЬЯ В АНТРОПОГЕННЫЙ ПЕРИОД ПО ДАННЫМ МУЗЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ. II. МОРФОКАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЩИПОВОК АДЖАРИИ

© 2023 г. Е. Д. Васильева[1, *], В. П. Васильев[2]

[1]*Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 03.04.2023 г.
После доработки 10.05.2023 г.
Принята к публикации 31.05.2023 г.

Для выяснения таксономического разнообразия щиповок Закавказья изучена изменчивость внешних морфологических признаков, особенностей окраски, краниологических и кариологических характеристик особей из Аджарии на материалах коллекции Зоологического музея МГУ, включающей типовую серию *Cobitis satunini*, и по результатам собственных исследований. Подтверждена морфогенетическая однородность изученных популяций и их видовая обособленность от других известных закавказских видов. На основе полученных данных представлен современный видовой диагноз *C. satunini* sensu stricto, ареал которого ограничен водоёмами Аджарии.

Ключевые слова: щиповки Закавказья, *Cobitis satunini*, изменчивость, видовой диагноз.

DOI: 10.31857/S0042875223060255, **EDN:** APEKQK

Настоящая работа является продолжением начатой ранее серии публикаций по видам щиповок рода *Cobitis* Linnaeus, 1758 (Cobitidae), обитающим в водоёмах Закавказья (Васильева, Васильев, 2020; Vasil'eva, Vasil'ev, 2020; Vasil'eva et al., 2020), и посвящена щиповкам Аджарии.

Геоморфологически Аджария относится к Аджаро-Триалетской складчатой системе, центральная часть которой поднялась над уровнем моря к концу позднего эоцена (Гамкрелидзе, 1976). Малый Кавказ сформировался после разделения Сарматского бассейна и возникновения Понтийского и Каспийского бассейнов (в миоцене–плиоцене); его юго-западная часть соединилась с Передней Азией, откуда, предполагается, происходило заселение Кавказа наземной фауной (Бобринский, 1951). В это время здесь существовали тепловодные формы пресноводных рыб. Однако позже, в понтийское время, площадь мелководных пресноводных бассейнов сильно сократилась, а центральная часть Колхидской территории стала представлять собой окраину моря (Эланидзе, 1983).

Характерной особенностью современной горной Аджарии является примыкающий к Аджаро-Имеретинскому, Арсианскому, Шавшетскому и Восточно-Понтийскому хребтам широко раскрытый веер гидрологической сети, включающей до 1000 рек разного ранга, общая длина которых составляет 2165 км (River basis analysis ..., 2013). Наиболее крупные реки: Чорохи (с притоками Аджарисцкали и Мачахела), Кинтриши, Чаквисцкали, Королисцкали.

В конце XIX – начале XX вв.щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии в районе г. Батуми либо относили к считавшемуся широко распространённым в Европе и Сибири виду *C. taenia* Linnaeus, 1758 (Радде, 1899; Каврайский, 1907), либо ошибочно идентифицировали как *C. hohenackeri* Kessler, 1877 (Дерюгин, 1899 – цит. по: Барач, 1941; Каврайский, 1907), который является младшим синонимом *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1863). В 1935 г. по материалам, собранным К.А. Сатуниным в р. Кинтриши, был описан новый подвид *C. taenia* – *C. taenia satunini* Gladkov, 1935. Гладков (1935) считал, что этот подвид распространён по всему Кавказу, а его отличительными признаками являются "срезанное рыло" (Гладков, 1935. С. 74) и толстое тело, толщина которого над основанием брюшных плавников больше наименьшей высоты тела. По-видимому, не знавший о работе Гладкова Барач (1941) при-

водил вид *C. taenia* для бассейна Чорохи и озерков на Кахаберской равнине у Батуми, как и для всей Западной Грузии. Берг (1949), хотя и отметил срезанное рыло, образующее перпендикулярную площадку, у изученных им экземпляров из рек Нотанеби (= Натанеби) и Ачхуа (= Ачква), воздержался от выделения подвида вследствие отсутствия сравнительного материала из низовьев рек Кура и Ленкоранка, а также с южного побережья Каспия, равно как и необходимости соотнесения закавказских щиповок с описанными формами из Малой Азии. Однако в последующих региональных сводках закавказских щиповок уже рассматривали в ранге самостоятельного подвида (Эланидзе, 1953 – цит. по: Абдурахманов, 1962; Абдурахманов, 1962; Касымов, 1965; Эланидзе, 1983; İbrahimov, Mustafayev, 2015), а в дальнейшем их статус подняли до видового (Васильева, 1998; Vasil'eva, 2000). К этому виду относят щиповок всех пресных водоёмов Грузии (Ninua, Japoshvili, 2008; Kuljanishvili et al., 2020), включая р. Риони (Perdices et al., 2018); помимо Грузии предполагается, что он обитает и в водах Турции к востоку от г. Трабзон (Freyhof et al., 2018).

Впервые генетическая неоднородность щиповок рода *Cobitis* Закавказья была продемонстрирована на основе кариологических исследований (Vasil'ev, Vasil'eva, 1994). Насека (Naseka, 2010) считал *C. satunini* эндемиком Западного Закавказья, в которое он включал все реки и озёра Черноморского побережья от р. Сукко (к северу от г. Новороссийск) до р. Ешильырмак на севере Турции, и даже предполагал возможность его обитания в водах Северной Анатолии, однако отмечал, что щиповки Восточного Закавказья могут относиться к другому виду, указанному как *C.* cf. *satunini*. В результате последующих исследований из Восточного Закавказья были описаны два новых вида щиповок: *C. amphilekta* Vasil'eva et Vasil'ev, 2012 из Ленкоранского района Азербайджана и *C. derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin et Vasil'ev, 2020 из бассейна среднего течения Куры; было показано, что описанный из водоёмов Ирана вид *C. saniae* Eagderi, Jouladeh-Roudbar, Jalili, Sayyadzadeh et Esmaeili, 2017 широко распространён в бассейне Западного Каспия от р. Сефидруд до Куры (Васильева, Васильев, 2012, 2020; Vasil'eva et al., 2020).

В настоящей работе на основе музейных коллекций, исследований структуры кариотипа и строения элементов черепа изучена изменчивость щиповок Аджарии с целью оценить их морфогенетическую однородность и степень дивергенции от известных видов Закавказья, а также выявить диагностические признаки и уточнить таксономический статус.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования изменчивости внешних морфологических характеристик и окраски щиповок Аджарии проводили на материалах из коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ), включающих типовую серию *C. satunini* и сборы авторов настоящей работы. Всего изучено 175 экз.

C. satunini: ЗММУ Р-2251, самка *SL* 78.5 мм и самец *SL* 61.0 мм, Кобулети, 18.08.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; Р-2263, два самца *SL* 47.0 и 50.0 мм, Кобулети, р. Дегва (= Дехва), 08.08.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (пересушенные, по-видимому, обгоревшие особи); Р-2264, три самца *SL* 37.0–59.0 мм и одна самка *SL* 50.3 мм, низовья р. Кинтриши, 18.08.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; Р-2313, две самки *SL* 70.5 и 84.3 мм, низовья р. Кинтриши, 30.06.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (паратипы *C. satunini*, в публикации Гладкова (1935) ошибочно указан № Р-2317); Р-2851, самец *SL* 54.5 мм, низовья р. Кинтриши, 03.09.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; Р-2852, самка *SL* 74.5 мм, низовья р. Кинтриши, 30.07.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (голотип *C. satunini*); Р-24559, 60 экз. (49 экз. молоди *SL* 25–44 мм, шесть самок *SL* 47.5–85.7 мм, пять самцов *SL* 45.4–51.1 мм), р. Чорохи у с. Эрге, 13.07.1987 г., сборщики В.П. и Е.Д. Васильевы; Р-24563, 86 экз. (62 экз. молоди *SL* 35.0–50.5 мм, девять самок *SL* 51.5–80.3 мм, 15 самцов *SL* 50.2–60.0 мм), р. Кинтриши у с. Хуцубани, 06.07.1987 г., сборщики В.П. и Е.Д. Васильевы; Р-24564, 17 экз. (13 самок *SL* 48.6–74.7 мм и четыре самца *SL* 45.0–55.5 мм), оз. Кахабери, 23.07.1960 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе.

Для сравнительного анализа с целью выяснения уровня морфологической дивергенции щиповок Аджарии от известных видов Закавказья использовали сведения из предшествующих публикаций (Васильева, Васильев, 2012, 2020; Vasil'eva et al., 2020), а также изученные и идентифицированные в настоящей работе пробы *C. derzhavini.*

C. derzhavini: ЗММУ Р-24557, самец *SL* 61.3 мм и две самки *SL* 52.7 и 53.2 мм, р. Иори, 21.06.1968 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе (полностью депигментированы); Р-24558, самец *SL* 61.3 мм и самка *SL* 52.7 мм, Сионское водохранилище, 1960–1967 гг. сборщик Р.Ф. Эланидзе (полностью депигментированы, в плохом состоянии); Р-24565, 38 самцов *SL* 48.0–69.0 мм, 36 самок *SL* 51.5–92.0 мм, 2 экз. молоди *SL* 41.0 и 44.0 мм, Тбилисское водохранилище, 18–28.06.1987 г., сборщики В.П. и Е.Д. Васильевы.

Во всех музейных пробах анализировали признаки, обычно используемые для диагностики разных видов рода *Cobitis*: окраску (если она сохранилась), форму нижней губы, чешуи, органа Канестрини у самцов, относительную длину усиков, развитие кожистых килей на хвостовом стебле (Васильева, 1988; Mousavi-Sabet et al., 2011; Frey-

hof et al., 2018; Vasil'eva et al., 2020); измеряли общую (*TL*) и стандартную (*SL*) длину тела. 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 серединным дорсальным рядом крупных пятен) до Z4 (средний боковой ряд пятен). При оценке структуры пятен у основания хвостового плавника (*C*) выделяли два пигментных слоя: поверхностный (на коже) и более глубокий (подкожный) (по: Saitoh, Aizawa, 1987). У большинства взрослых особей подсчитывали число лучей в плавниках, считая два причленяющихся к одному птеригофору последних ветвистых луча спинного (*D*) и анального (*A*) плавников как 1½ (Kottelat, Freyhof, 2007). Аналогично считали два сближенных последних ветвистых луча (нормально развитый и недоразвитый) в парных плавниках – грудном (*P*) и брюшном (*V*).

На взрослых особях из р. Кинтриши и оз. Кахабери изучали изменчивость 26 морфометрических признаков, обычно применяемых в исследованиях по щиповкам (Васильева, 1988; Vasil'eva et al., 2020), у особей из р. Чорохи анализировали лишь отдельные морфометрические характеристики. У всех взрослых самцов оценивали положение окончания пластинки органа Канестрини по отношению к членикам причленённого луча; промеры органа Канестрини получены на отпрепарированных пластинках при краниологических исследованиях.

Краниологические исследования проводили на особях, отловленных в р. Чорохи у с. Эрге 13.07.1987 г. и в р. Ачква у с. Хуцубани 09.07.1987 г., а также из выборки *C. derzhavini*, собранной в Тбилисском водохранилище 19.06.1987 г. По 10 самцов из каждого водоёма фиксировали в поваренной соли и в том же году препарировали в лаборатории после того, как головы рыб ошпаривали кипятком. Для промеров очищенного черепа и костей использовали систему измерений, разработанную ранее (Васильева, 1984; Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). Длину основания черепа измеряли от переднего конца сошника до заднего конца основной затылочной кости, а длину различных костей – между наиболее удалёнными их частями. Ширину черепа измеряли на уровне ethmoidalia lateralia, sphenotica и pterotica; измеряли глубину черепа в переднем и заднем отделах, длину теменного отверстия и отверстий на occipitalia lateralia. Схема промеров различных костей была представлена ранее для *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). На основе полученных промеров были рассчитаны 25 краниологических индексов в % длины основания черепа или длины отдельных костей. У всех особей также подсчитывали число глоточных зубов.

Для статистического анализа морфометрических признаков и краниологических характеристик использовали стандартные унивариантные методы; для оценки уровня различия между достоверно различающимися выборками определяли коэффициент различия Майра (*CD*).

Кариологические характеристики изучали на материалах, собранных в 1987 г. в реках Кинтриши и Чорохи. Из каждого водоёма было изучено по 10 рыб. Всем особям прижизненно вводили ~0.05 мл р-ра колхицина (0.3–0.4%), и через 4 ч клетки переднего отдела почки использовали для хромосомных препаратов, приготовленных по ранее опубликованному методу (Васильев, 1978). Метафазные хромосомы окрашивали 4%-ным раствором Гимзы в фосфатном буфере (pH 6.8). От каждой изученной рыбы анализировали от трёх до пяти метафазных пластинок. Хромосомы классифицировали в соответствии с системами, предложенными Леваном с соавторами (Levan et al., 1964). Фотографии митотических хромосом (в метафазе) сделаны цифровой камерой Leica DFC 295 ("Leica Microsystems", Германия). Формулы кариотипов были представлены ранее (Васильев, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внешняя морфология и особенности окраски тела щиповок Аджарии

Описание особей из типовой серии C. satunini. Типовая серия представлена тремя крупными половозрелыми самками, характеризующимися следующим набором признаков. *D* II 7 (у голотипа) – 7½, *A* II 5½, *P* I 7–7½, *V* I 5½–6, *C* I 12 (у голотипа) – 14 I. Тело удлинённое, умеренно сжатое с боков, невысокое; наибольшая высота тела перед спинным плавником меньше длины хвостового стебля; толщина тела над основанием брюшных плавников чуть больше наименьшей высоты тела (табл. 1). Спинной плавник начинается несколько впереди основания брюшных плавников; хвостовой стебель относительно удлинённый, его длина более 75% длины головы; стебель сильно сжат с боков, высокий, высота хвостового стебля больше половины его длины; кожистые гребни более или менее развиты близ основания хвостового плавника у голотипа (рис. 1а) и мелкого паратипа, но практически не выражены у крупного паратипа (рис. 1б).

Голова относительно короткая (около 20% *SL*), сжата с боков; глаза небольшие, расположены в верхней части головы; межглазничное пространство узкое, выпуклое. Рыло относительно короткое (у паратипов менее 40% длины головы), передняя часть рыла срезана почти вертикальной площадкой у голотипа и отклоняющейся книзу назад у паратипов (рис. 1, 2). Суборбитальный шип двуветвистый, слабо изогнутый, его перед-

Таблица 1. Морфометрическая характеристика щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии

Признак	Низовье р. Кинтриши, сборы К.А. Сатунина			Р. Кинтриши у с. Хуцубани		Оз. Кахабери	
	Голотип	Самки ($n = 5$)	Самцы ($n = 5$)	Самки ($n = 9$)	Самцы ($n = 15$)	Самки ($n = 13$)	Самцы ($n = 4$)
TL, мм	86.7	59.0–98.0 / 83.3	42.0–71.0 / 60.5	60.2–92.7 / 80.3	59.5–70.0 / 65.6 ± 0.70	57.5–86.0 / 73.8 ± 2.83	53.0–65.5 / 59.1
SL, мм	74.5	50.3–84.3 / 71.6	37.0–59.0 / 51.9	51.5–80.3 / 68.8	50.2–60.0 / 55.8 ± 0.68	48.6–74.7 / 63.4 ± 2.52	45.0–55.5 / 50.2
В % *SL*							
aD	51.0	49.8–51.1 / 50.7	49.5–53.2 / 51.3	49.6–52.9 / 51.3	48.8–52.2 / 50.9 ± 0.25	48.3–54.9 / 50.8 ± 0.52	49.2–51.0 / 50.0
pD	39.9	36.9–39.4 / 38.6	37.8–42.8 / 40.5	37.1–41.7 / 39.7	36.3–41.4 / 38.9 ± 0.36	36.9–42.0 / 39.4 ± 0.44	39.5–40.4 / 39.9
aV	52.8	52.1–53.9 / 52.8	51.2–55.7 / 53.0	49.1–52.2 / 50.9	49.1–53.9 / 51.5 ± 0.30	48.5–54.0 / 51.1 ± 0.46	51.6–53.0 / 52.5
aA	78.1	77.7–78.9 / 78.2	75.3–77.5 / 76.5	73.2–78.2 / 75.7	72.4–77.3 / 74.8 ± 0.38	73.2–79.8 / 76.3 ± 0.59	74.0–77.0 / 75.9
lpc	16.1	14.7–16.1 / 15.5	15.3–16.5 / 16.0	14.8–17.7 / 15.9	14.9–18.3 / 16.2 ± 0.20	13.9–17.7 / 15.9 ± 0.33	15.2–17.1 / 15.7
H	14.0	11.6–14.3 / 13.5	13.2–15.3 / 13.7	13.7–19.2 / 16.6	14.5–17.0 / 15.5 ± 0.19	11.9–15.3 / 13.2 ± 0.30	13.5–13.9 / 13.6
h	9.4	8.0–9.4 / 8.7	8.4–11.9 / 10.2	8.6–10.0 / 9.4	8.9–10.8 / 9.9 ± 0.13	7.7–9.1 / 8.3 ± 0.18	8.9–9.4 / 9.1
P–V	34.0	32.5–34.8 / 33.6	30.3–34.5 / 32.4	28.7–34.2 / 31.9	30.5–33.9 / 31.8 ± 0.30	25.4–33.1 / 30.8 ± 0.57	28.9–31.0 / 30.1
lP	15.4	14.0–15.6 / 15.1	13.2–22.0 / 18.8	11.8–14.0 / 13.2	16.1–21.0 / 19.3 ± 0.33	12.3–16.4 / 14.1 ± 0.32	18.5–22.2 / 19.8
lV	13.3	11.7–13.3 / 12.6	11.1–15.8 / 13.8	11.0–13.3 / 12.2	12.6–14.8 / 13.7 ± 0.21	11.0–14.1 / 12.7 ± 0.27	14.4–15.7 / 15.1
lD	11.5	9.9–11.7 / 10.8	10.2–10.7 / 10.4	10.0–12.0 / 11.2	10.3–12.9 / 11.5 ± 0.21	8.5–12.6 / 10.4 ± 0.29	10.4–13.0 / 11.2
lA	7.1	7.1–7.6 / 7.3	6.5–8.3 / 7.8	7.5–9.5 / 8.4	7.2–9.8 / 9.0 ± 0.18	6.3–9.5 / 7.8 ± 0.23	9.0–10.7 / 9.6
hD	12.9	12.8–13.9 / 13.1	14.8–18.0 / 16.5	12.2–16.2 / 14.4	12.8–19.1 / 15.9 ± 0.42	11.9–14.8 / 13.5 ± 0.25	15.0–15.9 / 15.1
hA	9.4	9.4–11.6 / 10.6	10.2–14.1 / 11.8	11.0–12.6 / 11.5	10.4–14.2 / 12.2 ± 0.36	8.4–12.1 / 10.9 ± 0.26	11.8–14.3 / 13.1
w	9.8	8.1–9.9 / 9.4	7.7–11.2 / 9.5	7.6–11.2 / 9.5	7.1–10.2 / 8.2 ± 0.25	6.4–10.6 / 7.6 ± 0.33	7.1–8.1 / 7.4
wm	9.5	7.5–9.6 / 8.9	7.5–10.5 / 9.0				
c	20.1	19.0–20.6 / 20.0	20.0–21.6 / 20.6	17.7–19.2 / 18.6	17.4–23.3 / 20.2 ± 0.36	14.1–22.6 / 19.3 ± 0.61	20.1–21.3 / 20.8

Таблица 1. Окончание

Признак	Низовье р. Кинтриши, сборы К.А. Сатунина			Р. Кинтриши у с. Хуцубани		Оз. Кахабери	
	Голотип	Самки (n = 5)	Самцы (n = 5)	Самки (n = 9)	Самцы (n = 15)	Самки (n = 13)	Самцы (n = 4)
	В % *c*						
ao	44.0	35.9–44.0 / 39.3	35.0–45.2 / 40.9	33.1–45.2 / 40.0	27.7–43.0 / 36.2 ± 1.07	34.7–54.7 / 42.1 ± 1.58	38.1–43.3 / 40.6
o	14.7	12.9–19.6 / 15.6	11.8–23.8 / 18.3	15.9–22.2 / 19.6	17.1–25.5 / 20.4 ± 0.71	15.2–23.2 / 18.3 ± 0.68	17.8–22.5 / 20.2
po	55.3	51.7–58.8 / 55.1	50.0–56.4 / 54.5	48.0–57.5 / 54.9	39.3–60.8 / 53.5 ± 1.41	48.5–64.2 / 54.8 ± 1.30	52.5–57.1 / 54.3
lB_1	9.3	8.7–11.8 / 10.1	10.0–15.9 / 12.7	5.4–9.1 / 7.1	4.5–8.8 / 7.2 ± 0.30	7.0–12.6 / 10.1 ± 0.39	11.0–17.1 / 13.3
lB_3	20.0	14.8–20.0 / 18.2	16.4–21.4 / 19.1	8.1–17.9 / 11.5	6.3–12.2 / 9.5 ± 0.41	9.2–30.5 / 17.6 ± 1.40	18.6–19.8 / 19.1
hc	54.7	47.1–55.0 / 52.7	46.3–61.1 / 54.6	52.7–62.1 / 58.0	46.7–65.4 / 55.5 ± 1.24	44.7–70.5 / 55.2 ± 2.02	50.9–56.0 / 53.9
io	15.3	11.4–17.7 / 14.1	7.3–18.9 / 14.4	12.9–20.3 / 16.0	14.5–21.6 / 16.8 ± 0.62	9.9–21.1 / 13.6 ± 0.74	12.4–18.7 / 14.6
lpc	80.1	72.4–81.6 / 77.6	75.0–81.7 / 77.8	77.9–97.9 / 85.8	64.1–90.9 / 80.7 ± 1.72	67.2–105.3 / 83.6 ± 3.14	73.2–80.5 / 75.9
lP/P–V, %	45.3	32.5–47.0 / 43.0	43.6–67.7 / 58.0	38.1–48.7 / 41.5	51.1–67.9 / 60.6 ± 1.24	38.8–51.0 / 45.8 ± 1.10	61.9–71.5 / 65.8

Примечание. *TL*, *SL* – общая и стандартная длина; *aD*, *pD*, *aV* и *aA* – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния; *lpc* – длина хвостового стебля, *H* – наибольшая высота тела перед спинным плавником, *h* – высота хвостового стебля, *P–V* – пектовентральное расстояние; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавников; *lD*, *lA* – длина основания спинного и анального плавников; *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавников; *w*, *wm* – толщина тела на уровне соответственно спинного плавника и основания брюшных плавников; *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, lB_1 – длина усиков 1-й пары, lB_3 – длина мандибулярных усиков (3-я пара), *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.

няя ветвь заметно короче задней, достигающей почти до середины глаза. Рот маленький, нижний, нижняя губа двулопастная, с короткими складчатыми ментальными долями (рис. 3); три пары относительно коротких усиков: ростральные, максиллярные и мандибулярные; мандибулярные усики у голотипа не доходят до переднего края глаза, у паратипов заходят за него. Хвостовой плавник усечённый, с закруглёнными верхним и нижним краями. Тело покрыто мелкой чешуёй; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (её диаметр составляет ~20–30% наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра, и большим числом поперечных борозд (рис. 4). Морфометрические признаки голотипа и экземпляров из сборов Сатунина, включающих типовую серию, представлены в табл. 1.

У хранящихся в 75%-ном этаноле голотипа и паратипов общий фон тела бежевый с тёмными коричневыми пятнами, образующими характерные полосы пигментации – зоны Гамбетты. Мелкие крапинки первой зоны разбросаны между пятнами середины спины и опускаются чуть ниже, тянутся до самого начала хвостового плавника. Вторая зона представлена некрупными пятнами, преимущественно прямоугольной формы в передней части тела (до спинного плавника) и более короткими пятнами неправильной формы, продолжающимися до начала хвостового плавника. Мелкие крапинки третьей зоны периодически сгущаются, образуя неправильные пятна; ширина зоны уменьшается в каудальном направлении, она выражена не далее начала анального плавника. Пятна четвёртой зоны вдоль линии бока самые крупные, заметно крупнее глаза, их 16 у голотипа и 14 и 16 у паратипов. Вдоль средней линии спины

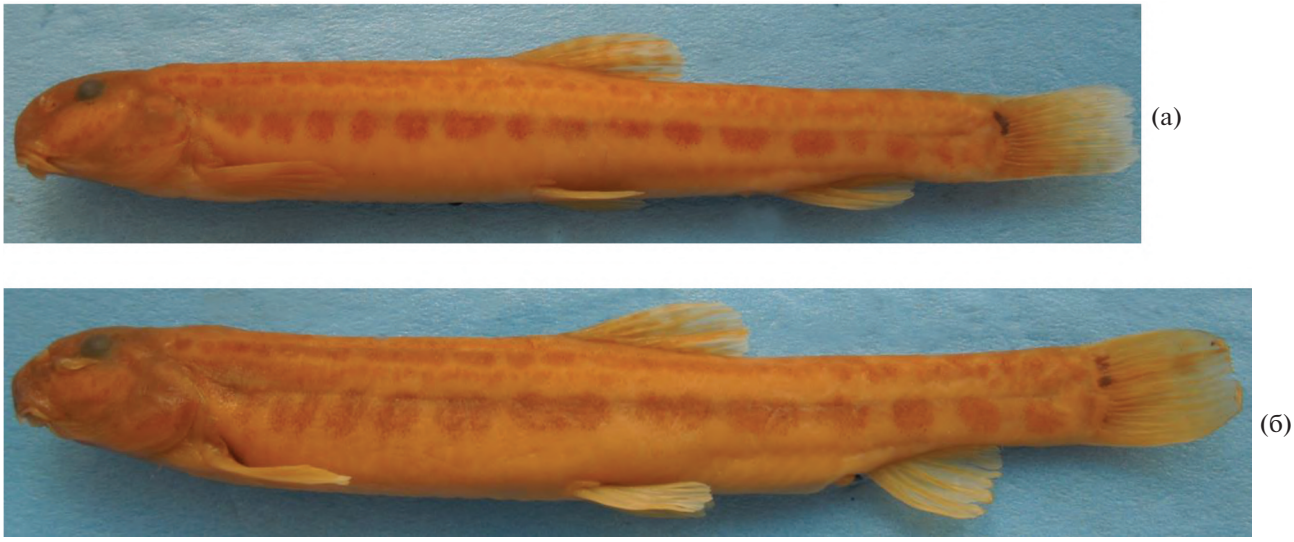


Рис. 1. *Cobitis satunini*, внешний вид: а – голотип, самка *SL* 74.5 мм, ЗММУ Р-2852; б – паратип, самка *SL* 84.3 мм, ЗММУ Р-2313.

(у голотипа и одного из паратипов) 19–20 крупных пятен. У основания хвостового плавника в верхней части на коже продолговатое чёрное пятно, у крупного паратипа помимо верхнего тёмно-коричневого пятна имеется небольшое тёмно-коричневое пятнышко в нижней части основания (рис. 1б). На голове разбросаны мелкие пятнышки; сгущаясь, они образуют тёмные полосы от конца рыла через глаз, вдоль нижнего края щеки и на жаберной крышке. Мелкие пятнышки разбросаны вдоль лучей плавников.

Гладков (1935) отнёс к *C. t. satunini* все экземпляры из коллекции ЗММУ из сборов К.А. Сатунина из рек Кинтриши и Дечва (номера указаны в списке изученного материала в рубрике “Материал и методика”), а также экземпляр Р-2277 из сборов Сатунина из р. Акстафа (правый приток Куры), который мы переопределили как *C. saniae* (Васильева, Васильев, 2020). На этом смешанном материале были рассчитаны приведённые в публикации Гладкова (1935) морфометрические характеристики, которые далее поэтому не рассматриваем: длина головы, высота головы, наибольшая и наименьшая высоты тела и длина хвостового стебля. Проверка диагностических признаков на сохранившемся в ЗММУ материале, изученном Гладковым (кроме деформированной пробы из р. Дечва, Р-2263), показала, что у 4 экз. из 10 толщина тела над основанием брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела: самец Р-2851; самка, крупный самец и неполовозрелый экземпляр из пробы Р-2264. Более или менее срезанное на конце рыло имеют 9 из 10 экз., у крупной самки из пробы Р-2851 рыло тупое, но постепенно понижающееся.

Изменчивость внешних морфологических признаков и окраски у щиповок из р. Кинтриши изучена на всех материалах из сборов К.А. Сатунина в низовье реки и в выборке, собранной нами в 1987 г. у с. Хуцубани. Как следует из табл. 1, все изученные особи в целом сходны по морфометрическим характеристикам, хотя у рыб из выборки у с. Хуцубани несколько меньше средние значения антеанального расстояния (*aA*), длины усиков 1-й пары (lB_1) и мандибулярных (3-я пара) усиков (lB_3) и больше – наибольшей высоты тела перед спинным плавником (*H*), длины основания анального плавника (*lA*) и горизонтального диаметра глаза (*o*). Все эти различия, статистическая оценка которых невозможна из-за того, что репрезентативной является только выборка самцов из сборов у с. Хуцубани, очень несущественны на фоне индивидуальной изменчивости. Следует отметить хорошо выраженный половой диморфизм по длине парных плавников и высоте спинного плавника, параметры которых у самцов существенно больше (рис. 5). Среди взрослых самок у большинства (57.1%) толщина тела над основанием брюшных плавников больше наименьшей высоты тела, реже (28.6%) они примерно одинаковы, а у всех самцов толщина тела над основанием брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела. Рыло у взрослых самок тупое, но чаще (66.7%) постепенно понижающееся (рис. 2б, 5б), а не срезанное (рис. 2в, 5а); среди самцов особи со срезанным рылом встречаются редко (13.3%). Ветвистых лучей в спинном плавнике 6½–8½, преимущественно 7½ (79.3%); в анальном обычно 5½, у одной особи – 4½ (3.5%); в грудном плавнике – 6–8½, преимущественно 7½ (62.1%); в брюш-

(а)

(б)

(в)

Рис. 2. Щиповки из р. Кинтриши (самки), голова, вид сбоку: а – паратип *Cobitis satunini SL* 84.3 мм, ЗММУ Р-2313; б – *SL* 78.0 мм, ЗММУ Р-24563; в – *SL* 69.0 мм, ЗММУ Р-24563.

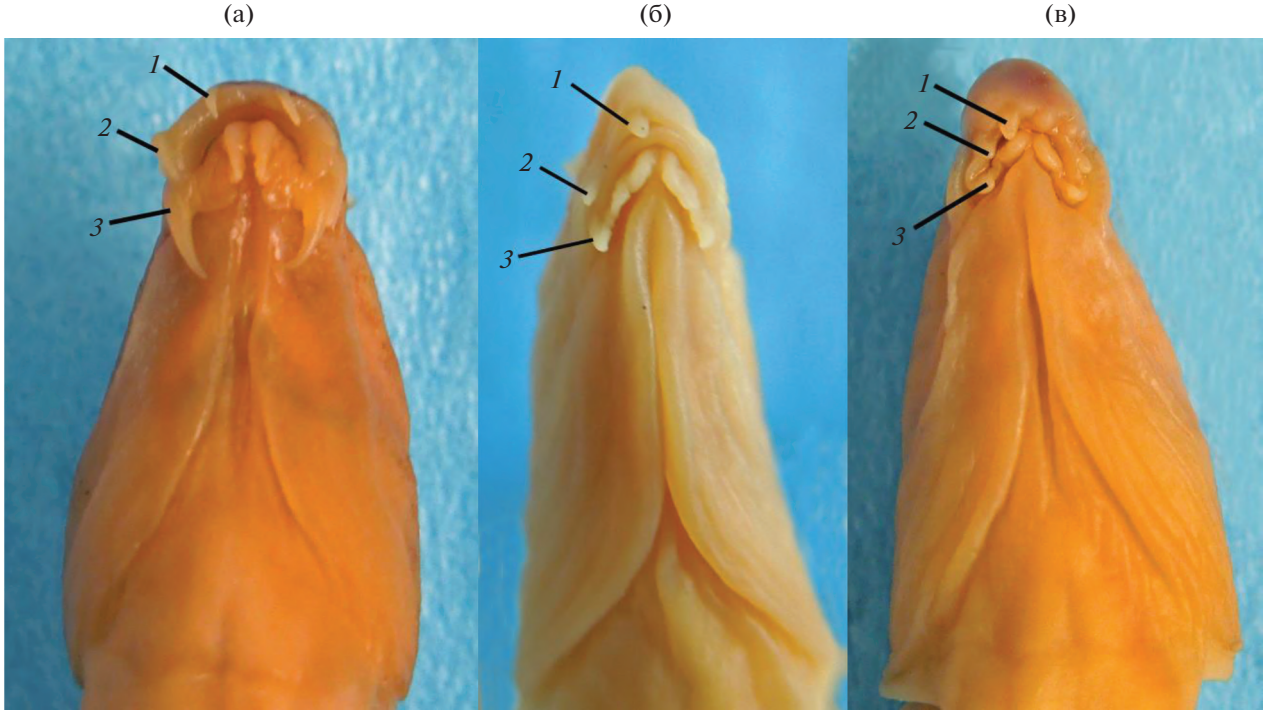


Рис. 3. Щиповки из р. Кинтриши (самки), голова, вид снизу: а – голотип *Cobitis satunini SL* 74.5 мм, ЗММУ Р-2852; б, в – ЗММУ Р-24563 *SL* 71.0 и 78.0 мм. Усики: *1* – ростральные, *2* – максиллярные, *3* – мандибулярные.

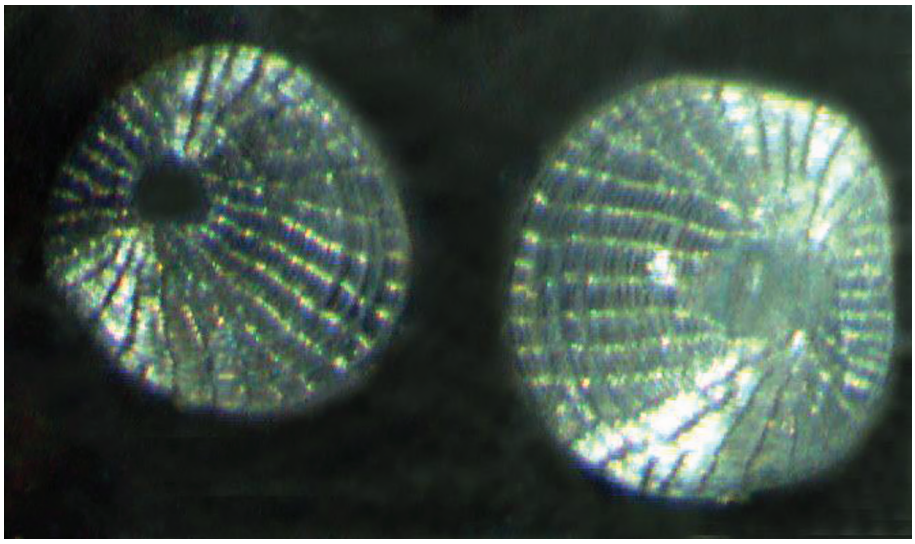


Рис. 4. Чешуя паратипа *Cobitis satunini*, самка *SL* 84.3 мм, ЗММУ Р-2313.

ном – 5½–6, как правило, 5½ (89.7%); в хвостовом – 12–14, обычно 14 (86.2%). У всех крупных особей начало спинного плавника чуть впереди основания брюшных плавников, чешуя более или менее округлой формы со слабо смещённой маленькой фокальной зоной. В верхней части основания хвостового плавника хорошо выражено продолговатое чёрное пятно, в нижней части редкие коричневые пигментные пятнышки заметны у 9 из 37 (24.3%) мелких особей с сохранившейся пигментацией; изредка (20.8%) такие пятнышки наблюдаются и у взрослых особей. Вдоль середины бока (четвёртая зона Гамбетты) у мелких особей 12–17 пятен, у крупных самцов и самок – 12–21, чаще 16 (21.1%) или 17 (26.3%). Вдоль середины спины у взрослых особей от 13 до 24 пятен, обыч-

но 16–20 (75%). Среди рыб с сохранившейся пигментацией третья зона Гамбетты у отдельных крупных самок (рис. 5б) и многих самцов (38.1%) широкая и доходит до основания хвостового плавника, у остальных рыб тянется до середины или до конца спинного плавника (28.6%) или доходит до начала анального плавника (33.3%). Орган Канестрини у крупных самцов $TL \geq 55$ мм из р. Кинтриши у с. Хуцубани, как и у самцов из сборов Сатунина, большой, широкий, топорообразной формы (рис. 6); ширина пластинки составляет около половины её длины (48.6–54.6%); нижний край пластинки левого плавника доходит до конца третьего–конца шестого члеников причленённого к пластинке луча, чаще (61.5%) до конца четвёртого членика и далее; пластинка на правом плавнике доходит до конца четвёртого–половины седьмого члеников.

В отличие от щиповок из сборов Сатунина, взрослые особи из р. Кинтриши у с. Хуцубани характеризуются заметной редукцией усиков, которые у них никогда не достигают уровня переднего края глаза (рис. 2в, 3в, 5), а нередко вообще зачаточные (рис. 2б), при этом у некоторых рыб также недоразвита и нижняя губа (рис. 3б). По всей видимости, эта особенность изученной выборки обусловлена условиями обитания. Ранее мы уже отмечали, что, например, у щиповок *S. aurata* самые короткоусые особи встречаются в местах с быстрым течением и каменистым дном (Васильева, Васильев, 1988).

Щиповки оз. Кахабери по пропорциям тела очень сходны со щиповками р. Кинтриши, отличаясь от них лишь несколько меньшей средней толщиной тела; средние значения таких признаков, как aA, H, lB_1, lB_3, а также высота хвостового стебля (h), близки к таковым для выборки из сборов Сатунина, а по признакам lA, o – для выборки из р. Кинтриши у с. Хуцубани (табл. 1). У них также хорошо выражен половой диморфизм по длине парных плавников и высоте спинного плавника. У всех самцов и большей части самок (69.2%) тупое рыло постепенно понижается и только у четырёх самок оно более или менее срезано на конце с вертикальной (1 экз.) или наклонной назад площадкой. Толщина тела на уровне основания брюшных плавников у всех самцов и значительной части самок (46.2%) меньше наименьшей высоты тела, у части самок оба параметра примерно одинаковы, а у остальных (30.8%) толщина тела больше его наименьшей высоты. В спинном плавнике у изученных экземпляров 7½ ветвистых лучей; в анальном – обычно 5½, у одной особи 4½ (5.9%); в грудном плавнике – 6½ или 7½ (88.2%); в брюшном – 5½; в хвостовом – 12–14, обычно 14 (82.4%) ветвистых лучей. Вдоль середины бока 13–20, чаще 16 или 17 (по 23.5%) крупных пятен; вдоль середины спины 14–18 пятен; третья зона Гамбетты у большей части рыб с сохранившейся пигментацией доходит лишь до начала или середины анального плавника (57.1%), у остальных достигает основания хвостового плавника; мелкие разрозненные пятнышки в нижней части основания хвостового плавника встречаются у единичных особей (11.8%). Пластинка органа Канестрини левого плавника доходит до конца четвёртого–конца пятого члеников причленённого луча, чаще (50.0%) до половины пятого членика; на правом плавнике – до конца четвёртого–половины шестого члеников, чаще до половины шестого (50.0%). По остальным характеристикам щиповки из оз. Кахабери полностью сходны со щиповками р. Кинтриши.

Щиповки р. Чорохи по всем внешним характеристикам и окраске существенно не отличаются от других изученных щиповок Аджарии (рис. 5). У всех самцов и мелких самок толщина тела на уровне основания брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела, у трёх крупных самок – больше. Рыло у всех относительно крупных рыб тупое, постепенно понижающееся, не срезанное (рис. 5д). Усики короткие, мандибулярные не доходят до уровня переднего края глаза. В спинном плавнике 7½ ветвистых лучей, в анальном – 5½; в грудном плавнике – 6½–8½, у 8 из 11 изученных рыб – 7½; в брюшном плавнике – 5½; в хвостовом – у одной особи 16, у остальных (90.9%) – 14 ветвистых лучей.

Вдоль середины бока у молоди SL 25–44 мм 12–19, чаще 12 (26.9%) пятен, у крупных особей – 13–18, чаще 18 (33.3%); вдоль середины спины у молоди 12–20 пятен, чаще 15 (30.0%), у взрослых – 13–18, чаще 15 (40.0%). Третья зона Гамбетты у половины всей молоди, сохранившей окраску, достигает основания хвостового плавника, у остальных особей доходит до начала анального плавника (41.7%) или только до начала или середины спинного; у взрослых особей третья зона чаще (55.5%) доходит не далее начала анального плавника; мелкие пятнышки в нижней части основания хвостового плавника обнаружены у единичных особей как среди молоди (13.8%), так и среди взрослых рыб (18.2%), у последних они более сконцентрированы (рис. 5д).

Пластинка органа Канестрини у одного самца SL 45.4 мм достигает лишь до конца первого членика причленённого луча на левом плавнике и конца второго членика – на правом; у остальных четырёх самцов из той же пробы Р-24559 слева доходит до конца четвёртого–половины шестого члеников, справа – до конца третьего–конца четвёртого. У пойманных вместе с ними, но использованных для краниологического анализа самцов пластинка левого плавника достигает конца второго–одной трети пятого члеников, у половины особей – до конца третьего членика и далее; пластинка правого плавника – до середины второго–

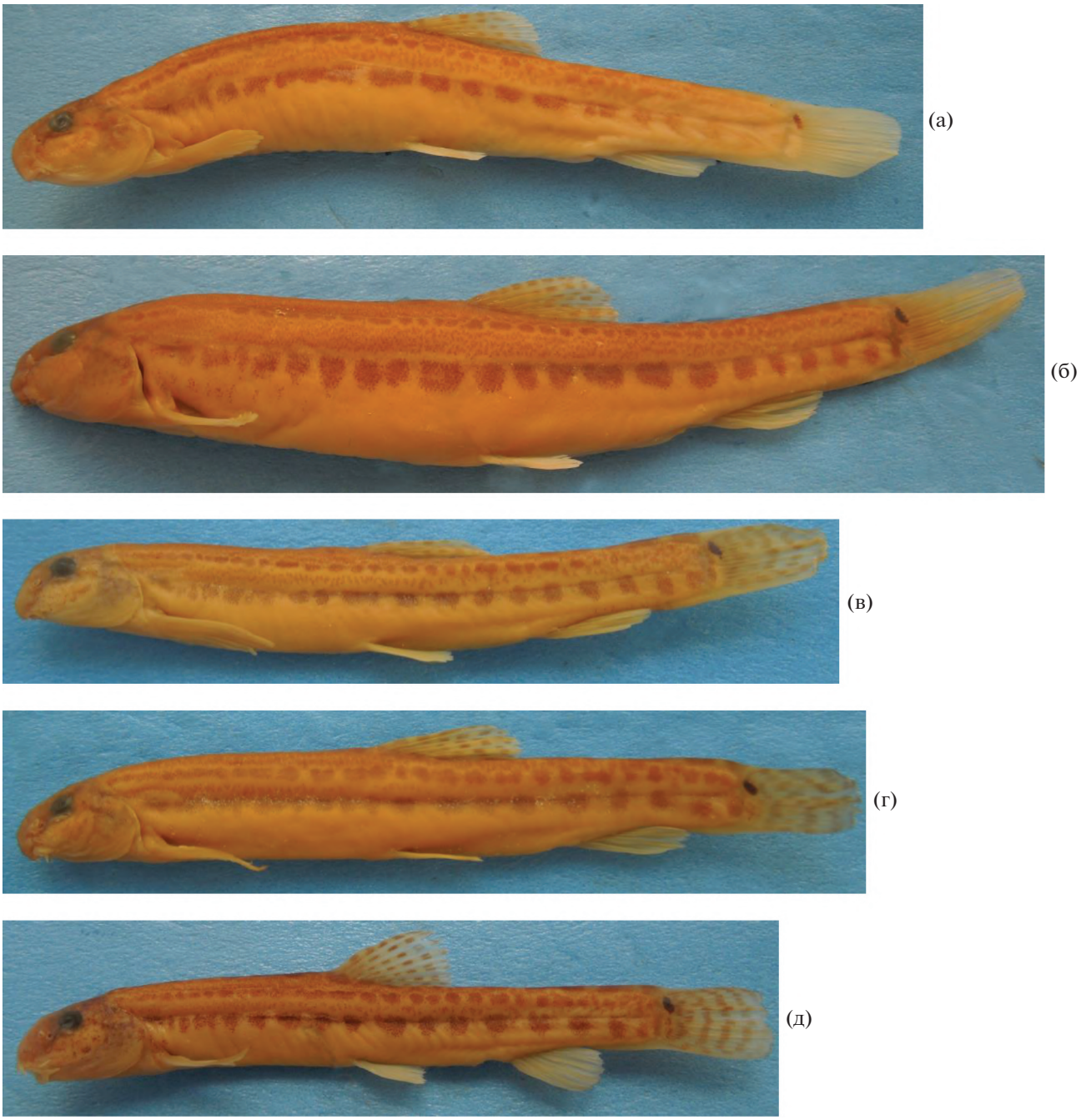


Рис. 5. Щиповки рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии, внешний вид: а–г – р. Кинтриши, ЗММУ Р-24563: а, б – самки *SL* 69.0 и 78.0 мм; в, г – самцы *SL* 54.5 и 57.0 мм; д – р. Чорохи, ЗММУ Р-24559, самец *SL* 51.1 мм.

одной трети пятого члеников, у половины особей – до конца третьего членика и далее. У особей из р. Ачква пластинка с левой стороны достигает конца третьего–конца пятого, с правой стороны – середины четвёртого–конца пятого члеников, у 60% особей и слева и справа – до конца четвёртого членика и далее. В целом сопоставление особенностей строения пластинки органа у взрослых рыб разных размеров, а также у молоди свидетельствует об изменении его формы в процессе развития: у крупных рыб пластинка органа относительно шире, и наружная часть, где причленяется плавниковый луч, удлинена (табл. 2). Тем не менее общая форма органа Канестрини сохраняет свою видоспецифичность: у аджарских щиповок, как и у *C. taenia*, *C. saniae* и *C. derzhavini*, пластинка органа широкая, топорообразной формы, что отличает их от ряда других известных видов рода (Васильева, 1988, 2004).

Согласно приведённым выше описаниям, щиповки из разных водоёмов Аджарии в целом однородны по своим внешним морфологическим признакам и окраске тела; межпопуляционная изменчивость в сравнении с индивидуальной внутрипопуляционной изменчивостью невелика. Одновременно популяции Аджарии существенно отличаются от ранее изученных из водоёмов Закавказья *C. saniae, C. amphilekta* и *C. derzhavini* (Васильева, Васильев, 2012, 2020; Vasil'eva et al., 2020) по совокупности следующих характеристик.

1. У всех аджарских щиповок у основания хвостового плавника имеется чёткое чёрное узкое пятно в верхнем (кожном) слое верхней части основания хвостового плавника, отсутствующее у *C. derzhavini*.

2. Чешуи у основания спинного плавника у аджарских щиповок более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (её диаметр составляет ~0.2–0.3 наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра, тогда как у взрослых особей *C. saniae* чешуи овальные с сильно смещённой к внутренней стороне, обычно точечной фокальной зоной, диаметр которой составляет 0.08–0.09 диаметра чешуи и менее; у *C. derzhavini* удлинённые чешуи со смещённой фокальной зоной с диаметром от 0.15 диаметра чешуи и менее, а у *C. amphilekta* диаметр фокальной зоны составляет не менее 0.3 диаметра чешуи.

3. Кожистые кили на хвостовом стебле обычно хорошо развиты у основания хвостового плавника у аджарских щиповок (как у *C. saniae* и *C. amphilekta*), но практически не выражены у *C. derzhavini*.

4. Пятна четвёртой зоны пигментации (вдоль середины бока) у аджарских щиповок крупные – больше горизонтального диаметра глаза (как у *C. amphilekta* и у большинства особей *C. saniae*), а у *C. derzhavini* пятна мелкие, равны или меньше диаметра глаза.

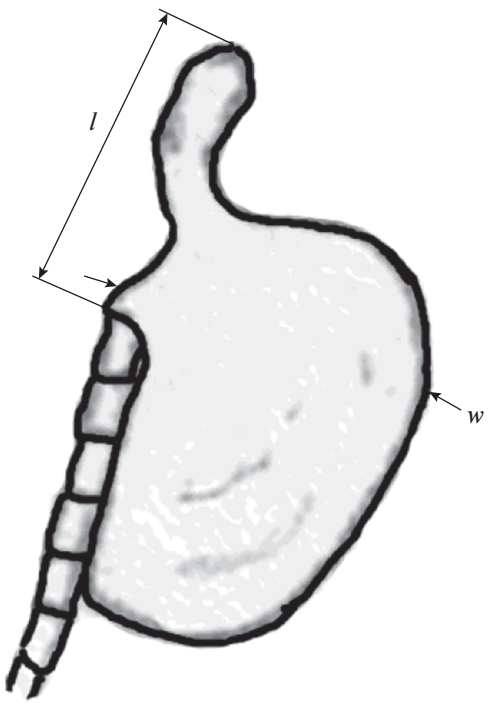


Рис. 6. Орган Канестрини самца щиповки рода *Cobitis* из р. Кинтриши, ЗММУ Р-24563: *l* – длина наружной стороны, *w* – ширина пластинки.

5. Пластинка органа Канестрини у взрослых аджарских щиповок, как правило, доходит до

Таблица 2. Параметры органа Канестрини в разных выборках самцов щиповок рода *Cobitis,* в % длины всей пластинки органа Канестрини

Признак	Щиповки Аджарии		*C. saniae*		*C. derzhavini*
	Река Ачква (n = 10)	Река Чорохи (n = 10)	Кызылагачский залив (n = 18)	Река Алвады (n = 10)	Мингечаурское водохранилище (n = 10)
TL, мм	60.0–74.0 / 69.8	54.0–65.0 / 59.1	46.0–62.0 / 56.3 ± 0.98	46.0–69.0 / 61.0	67.0–76.0 / 72.4 ± 1.12
wCanl	48.8–59.9 / 53.6 ± 1.06	39.7–48.0 / 43.9 ± 1.03	31.4–47.6 / 40.9 ± 1.08	41.7–55.4 / 48.8	41.8–54.1 / 44.9 ± 1.27
wCanr	46.1–57.9 / 53.1 + 1.16	39.1–45.8 / 43.1 + 0.94			
lCanl	35.5–62.1 / 45.1 ± 2.77	28.4–41.3 / 36.3 ± 1.05	8.1–52.4* / 34.5 ± 2.89	12.5–49.6 / 38.8	24.6–49.5 / 35.6 ± 2.28
lCanr	28.6–53.5 / 43.1 ± 1.95	29.9–47.2 / 36.7 ± 1.84			

Примечание. *wCanl*, *wCanr* – ширина пластинки левого и правого плавников; *lCanl*, *lCanr* – длина наружной стороны органа соответственно для левого и правого плавника; * n < 18, ост. обозначения см. в табл. 1.

Таблица 3. Морфометрические признаки, дифференцирующие щиповок Аджарии от закавказских видов *Cobitis saniae* и *C. derzhavini*

Признак	*C. saniae**					*C. derzhavini***			
	Кызылагачский залив	Река Алвады		Река Виляшчай		Река Кара-су		Мингечаурское водохранилище	
	Самцы (n = 15)	Самцы (n = 7)	Самки (n = 4)	Самцы (n = 3)	Самки (n = 4)	Самцы (n = 10)	Самки (n = 7)	Самцы (n = 15)	Самки (n = 7)
SL, мм	42.2–55.0 / 47.8 ± 0.91	48.0–53.2 / 50.3	37.0–68.0 / 59.6	35.7–42.0 / 39.2	41.2–49.0 / 45.6	40.9–54.0 / 47.6 ± 4.05	41.0–63.5 / 52.4	52.0–67.0 / 61.1 ± 4.45	52.0–86.3 / 78.3
aD/SL	51.0–54.9 / 52.8 ± 0.34	47.4–52.1 / 50.0	50.4–53.1 / 52.4	49.0–50.8 / 50.1	50.0–55.7 / 53.1	50.4–55.9 / 53.3 ± 1.58	51.9–58.3 / 53.9	50.3–55.6 / 53.6 ± 1.42	51.2–55.8 / 53.6
aV/SL	51.9–57.3 / 54.7 ± 0.43	53.2–54.7 / 53.8	48.5–56.8 / 53.3	52.8–56.4 / 54.8	49.4–53.9 / 51.7	50.9–57.7 / 53.9 ± 1.90	52.4–58.5 / 55.1	51.2–57.9 / 54.6 ± 1.72	51.5–56.7 / 54.4
lpc/SL	12.6–16.3 / 14.3 ± 0.29	12.5–15.3 / 14.1	13.0–15.2 / 14.3	14.0–14.3 / 14.2	12.6–14.3 / 13.6	9.9–14.1 / 12.2 ± 1.04	10.0–12.8 / 11.7	10.0–15.9 / 12.8 ± 1.55	11.0–14.8 / 13.1
lpc/c	57.2–78.4 / 66.7 ± 1.79	59.0–75.0 / 67.6	60.8–74.2 / 68.1	67.3–69.1 / 68.2	58.3–73.0 / 64.4	46.9–71.9 / 60.8 ± 2.05	48.3–68.1 / 59.6	45.3–72.3 / 58.9 ± 1.84	54.7–75.5 / 65.6 ± 1.34
hc/c	45.8–53.9 / 49.9 ± 0.80	49.1–53.1 / 50.8	50.7–53.2 / 51.5	35.7–42.0 / 39.2	41.2–49.0 / 45.6	53.0–61.6 / 57.8 ± 2.33	52.4–61.1 / 56.5	51.8–61.1 / 55.6 ± 2.62	50.3–59.5 / 55.3

Примечание. По: *Васильева, Васильев, 2020; **Vasil'eva et al., 2020. Обозначения признаков см. в табл. 1.

конца третьего членика причленённого луча и далее (вплоть до середины шестого), обычно до конца четвёртого и далее; тогда как у *C. derzhavini* даже у взрослых особей орган Канестрини маленький, и его пластинка не достигает третьей четверти третьего членика луча, у *C. amphilekta* обычно не достигает конца третьего членика; у большинства крупных самцов $TL \geq 58$ мм *C. saniae* пластинка органа достигает конца третьего членика прикреплённого луча и далее, вплоть до конца пятого членика.

6. По пропорциям тела наибольшие различия наблюдаются по длине хвостового стебля (*lpc*): в разных выборках аджарских щиповок длина хвостового стебля в % *SL* варьирует от 13.9 до 18.3, средние выборочные значения изменяются в диапазоне от 15.5 до 16.2% (табл. 1), как и у *C. amphilekta* с диапазоном изменчивости признака 13.9–18.2% и изменчивостью средних значений 15.7–16.3%. В то же время в разных выборках *C. saniae* эти показатели составляют соответственно 12.6–16.3 и 13.6–14.3%, а в выборках *C. derzhavini* – 9.9–14.8 и 11.7–13.1% (табл. 3). Диапазоны изменчивости признака в разных выборках аджарских щиповок и *C. saniae* и *C. derzhavini* часто не перекрываются: у аджарских щиповок (как и у *C. amphilekta*) *lpc*, как правило, >15% *SL*, а у *C. saniae* и *C. derzhavini*, как правило, <15% *SL*. Длина хвостового стебля в % длины головы также может служить диагностическим признаком: у аджарских щиповок (как и у *C. amphilekta*) *lpc*, как правило, превышает 70% длины головы, а у *C. saniae* и *C. derzhavini* – обыкновенно меньше 70% (табл. 1, 3).

По относительной высоте головы аджарские щиповки отличаются от *C. saniae* и *C. amphilekta*: у аджарских щиповок высота головы на уровне глаза обычно заметно превышает половину длины головы, а у большинства особей *C. saniae* и *C. amphilekta* – не более половины длины головы. От *C. derzhavini* аджарские щиповки отличаются меньшими значениями антедорсального и антевентрального расстояний, различия эти невелики, но довольно стабильны (табл. 1, 3).

Краниологические характеристики щиповок Аджарии

Ранее мы представили иллюстрацию формы костей черепа (со схемой промеров) для *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). Щиповки водоёмов Аджарии не обнаруживают принципиальных отличий в форме черепа и его костей от изученных ранее закавказских видов – *C. derzhavini* и *C. saniae*. Между собой выборки из двух рек – Ачква и Чорохи – достоверно различаются только по средним значениям четырёх краниометрических индексов: длины отверстия на occipitale laterale (*Lf*2), высоты переднего края operculum, расстояния до конца отростка dentale и наибольшей ширины cleithrum (табл. 4); различия эти невелики: *CD* не достигает формально подвидового уровня 1.28.

Обе выборки аджарских щиповок достоверно отличаются от изученных ранее выборок *C. saniae*

Таблица 4. Краниологические индексы самцов щиповок рода *Cobitis* Аджарии и Тбилисского водохранилища

Признак	Щиповки Аджарии		*C. derzhavini*
	Река Ачква (n = 10)	Река Чорохи (n = 10)	Тбилисское водохранилище (n = 10)
TL, мм	60.0–74.0 / 69.8	54.0–65.0 / 59.1	62.0–88.0 / 68.7
SL, мм	57.0–65.0 / 61.3	46.5–55.0 / 51.1	53.5–72.0 / 58.8
CrL, мм	7.9–9.1 / 8.7	6.8–8.3 / 7.4	7.4–9.6 / 8.2
В % *CrL*			
*H*max	33.0–36.7 / 34.8 ± 0.38	31.6–36.6 / 33.8 ± 0.54	31.7–36.6 / 34.1 ± 0.52
Heth	19.5–25.9 / 23.9 ± 0.60	18.0–25.4 / 22.8 ± 0.73	20.7–29.3 / 23.7 ± 0.83
sSph	30.2–35.4 / 33.0 ± 0.48	28.9–38.0 / 32.8 ± 0.82	31.8–38.7 / 35.3 ± 0.70
sPt	40.0–43.0 / 41.5 ± 0.33	39.5–45.1 / 42.0 ± 0.57	42.7–47.6 / 45.1 ± 0.49
sEth	20.9–28.2 / 24.0 ± 0.73	20.8–28.0 / 24.5 ± 0.67	22.1–26.7 / 24.4 ± 0.44
*Lf*1	20.9–29.1 / 25.7 ± 0.80	24.0–28.2 / 26.0 ± 0.43	23.0–29.3 / 26.3 ± 0.60
*Lf*2	8.9–12.5 / 11.0 ± 0.34	9.0–15.3 / 12.5 ± 0.55	7.3–10.8 / 8.8 ± 0.39
Lorb	25.0–36.1 / 30.2 ± 0.91	22.9–32.5 / 28.4 ± 0.91	23.3–32.0 / 27.2 ± 0.71
В % длины кости			
hOp	51.4–61.8 / 58.5 ± 1.26	42.1–59.3 / 52.8 ± 1.79	59.3–75.6 / 65.8 ± 1.63
lOp	83.5–92.8 / 87.0 ± 0.90	73.3–97.4 / 88.8 ± 2.17	83.7–105.5 / 93.8 ± 1.86
hSop	15.3–22.8 / 19.5 ± 0.81	14.1–20.3 / 18.3 ± 0.62	14.8–23.3 / 20.0 ± 0.97
*h*1/*h*2*Iop*	69.4–86.4 / 75.9 ± 1.98	64.3–95.8 / 82.7 ± 3.36	73.0–107.1 / 85.6 ± 3.41
wPop	11.2–15.1 / 13.0 ± 0.41	10.8–16.5 / 13.3 ± 0.52	11.8–18.1 / 15.4 ± 0.69
rPop	23.1–30.9 / 26.9 ± 0.93	19.5–37.8 / 26.0 ± 1.42	27.6–32.6 / 30.2 ± 0.48
hPm	95.5–113.8 / 99.3 ± 2.00	85.4–104.1 / 94.2 ± 2.16	92.0–117.2 / 101.2 ± 2.67
hD	45.6–54.1 / 50.0 ± 1.07	43.2–51.8 / 48.4 ± 0.98	41.9–51.0 / 47.2 ± 0.87

Таблица 4. Окончание

Признак	Щиповки Аджарии		*C. derzhavini*
	Река Ачква (n = 10)	Река Чорохи (n = 10)	Тбилисское водохранилище (n = 10)
rD	69.2–79.3 / 73.8 ± 1.06	65.3–76.1 / 69.2 ± 1.16	65.7–81.5 / 72.7 ± 1.41
wH	45.0–60.2 / 53.1 ± 1.42	43.8–57.1 / 50.0 ± 1.35	42.9–49.7 / 46.4 ± 0.58
lH	58.7–78.3 / 68.5 ± 1.78	57.0–75.2 / 68.2 ± 1.59	50.0–68.2 / 62.0 ± 1.69
h1/h2Mx	61.4–78.4 / 69.4 ± 1.82	60.2–78.1 / 67.6 ± 2.02	52.0–64.1 / 58.5 ± 1.32
b/aSorb	84.9–134.2 / 112.2 ± 5.32	83.3–153.9 / 118.4 ± 7.08	74.9–140.6 / 108.9 ± 6.22
lSorb	69.6–85.2 / 79.7 ± 1.59	74.2–87.5 / 79.0 ± 1.24	76.5–88.4 / 82.1 ± 1.26
sSorb	3.1–17.1 / 11.3 ± 1.19	3.7–16.3 / 9.9 ± 1.26	10.5–17.9 / 13.7 ± 0.66
wCl	13.9–17.2 / 15.2 ± 0.36	12.1–16.1 / 14.3 ± 0.38	12.0–14.4 / 13.4 ± 0.27
WCl	31.8–41.9 / 34.6 ± 0.92	27.5–35.0 / 31.0 ± 0.72	26.8–38.4 / 31.5 ± 1.12
phTl	8–13 / 9.7 ± 0.50	8–13 / 10.2 ± 0.63	7–14 / 11.1 ± 0.68
phTr	7–11 / 9.1 ± 0.38	8–13 / 9.9 ± 0.61	9–14 / 11.4 ± 0.58

Примечание. *CrL*, *H*max, *Heth* – соответственно длина основания, наибольшая высота и высота передней части черепа; *sSph*, *sPt*, *sEth* – ширина черепа на уровне соответственно sphenotica, pterotica и ethmoidalia lateralia; *Lf*1 – длина теменного отверстия, *Lf*2 – длина отверстия на occipitale laterale, *Lorb* – длина орбиты; *hOp*, *lOp* – высота и длина переднего края operculum; *hSop* – высота suboperculum, *h1/h2Iop* – отношение высоты передней части interoperculum к высоте его задней части; *wPop*, *rPop* – ширина и расстояние до отростка praeoperculum; *hPm* – высота praemaxillare; *hD*, *rD* – высота и расстояние до конца отростка dentale; *wH*, *lH* – ширина и длина передней части hyomandibulare; *h1/h2Mx* – отношение высоты отростка maxillare к высоте кости, *b/aSorb* – отношение расстояния до бокового выроста к расстоянию от бокового выроста до наружного шипа на суборбитальном шипе, *lSorb* – расстояние до вершины наружного шипа, *sSorb* – глубина вырезки у основания наружного шипа суборбитального шипа; *wCl*, *WCl* – ширина верхней части и наибольшая ширина cleithrum; *phTl*, *phTr* – число глоточных зубов на левой и правой костях. Ост. обозначения см. в табл. 1.

и *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020) и выборки *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища по ряду краниометрических индексов. По двум из них стабильные различия наблюдаются между всеми выборками, включая самцов и самок. У *C. saniae* и *C. derzhavini* меньше *Lf*2 (3.0–13.2, в среднем 7.5–9.3% длины основания черепа) и длина передней части hyomandibulare (*lH*) – 46.6–75.5, в среднем 55.0–62.8% длины кости. По первому признаку между выборками из р. Ачква и самками *C. saniae* из Кызылагачского залива *CD* = 1.74, по второму *CD* = 1.44; между выборкой из Чорохи и самками *C. saniae* по *Lf*2 *CD* = 1.87, а по *lH CD* = 1.74. Между выборкой из р. Чорохи и самками *C. derzhavini* из Мингечаурского водохранилища по *Lf*2 *CD* = 1.29.

Помимо двух упомянутых индексов от *C. derzhavini* аджарские щиповки достоверно отличаются ещё по трём: у щиповки Державина больше высота operculum (57.3–79.5, в среднем 65.5–68.5% длины кости), длина переднего края operculum (87.1–107.9, в среднем 93.8–98.8%, *CD* = = 1.60 для р. Ачква и самок Мингечаурского водохранилища) и ширина praeoperculum (11.1–20.0, в среднем 15.4–16.1). От *C. saniae* они отличаются по четырём индексам: у *C. saniae* меньше наибольшая высота черепа (24.4–33.3, в среднем 28.4–31.7% длины основания черепа, между мно-

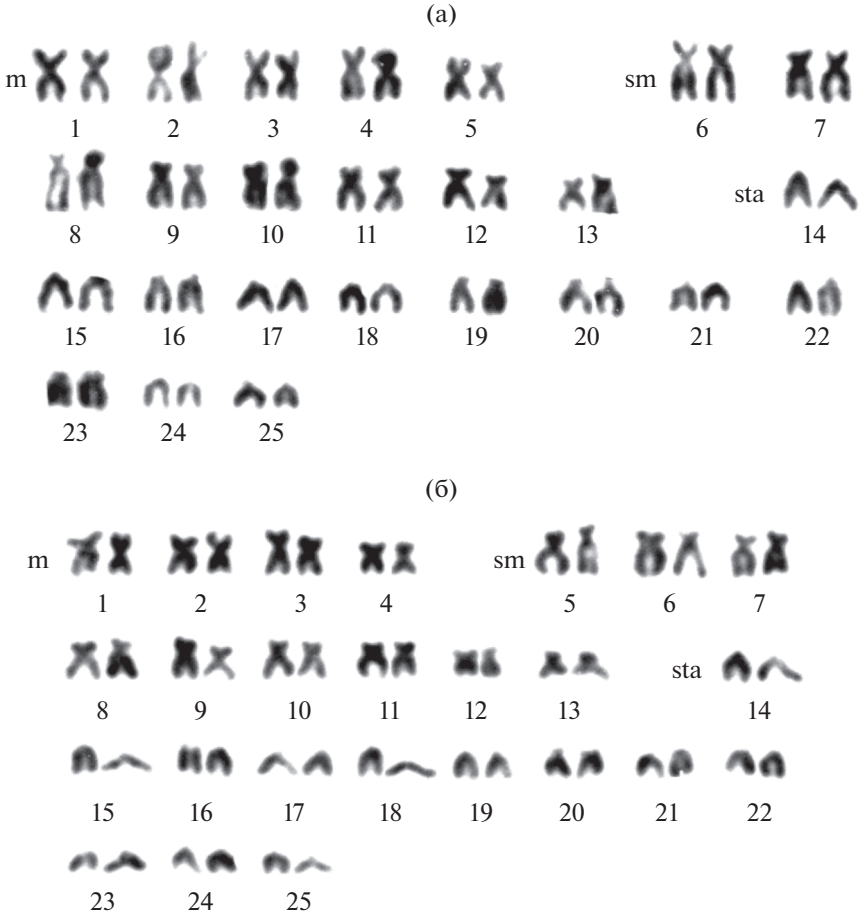


Рис. 7. Кариотипы щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии: а – р. Кинтриши, б – р. Чорохи: m – мета-, sm – субмета-, sta – субтело- и акроцентрические хромосомы.

гими выборками наблюдается хиатус, для самцов р. Ачква и *C. saniae* из бассейна Кызылагачского залива *CD* = 1.86, для самцов из Чорохи – *CD* = 1.33), длина теменного отверстия (16.5–27.7, в среднем 21.8–24.2%), ширина верхней части cleithrum (10.0–14.7, в среднем 11.3–13.1) и больше отношение высоты отростка maxillare к высоте кости (64.2–123.0, в среднем 83.3–92.7). Число расположенных в один ряд глоточных зубов у щиповок Аджарии варьирует от 7 до 13, тогда как у *C. derzhavini* достигает 15, а у *C. saniae* 15–17. В целом степень краниологической дивергенции щиповок Аджарии от *C. saniae* и *C. derzhavini* сопоставима с таковой между этими видами, достоверно отличающимися друг от друга по шести индексам с *CD*, превышающим формально подвидовой уровень 1.28 всего в двух случаях (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020).

Структура кариотипа щиповок Аджарии

Кариотип щиповок Аджарии включает в диплоидном наборе (2n) 50 хромосом. У щиповок из р. Кинтриши 5 пар метацентрических (m), 8 пар субметацентрических (sm) и 12 пар субтело- и акроцентрических (sta) хромосом (рис. 7а), у щиповок из р. Чорохи – 4 пары мета-, 9 пар субмета- и 12 пар субтело- и акроцентрических (рис. 7б). Число хромосомных плеч (NF) в обоих случаях равно 76, различия в соотношении мета- и субметацентрических хромосом может быть связано с разной их спирализацией или с межпопуляционной изменчивостью. *C. saniae* и *C. derzhavini* существенно отличаются по структуре кариотипа от аджарских щиповок: у обоих видов 10 пар двуплечих и 15 пар одноплечих хромосом, соответственно NF = 70. У *C. saniae* из бассейна Кызылагачского залива 6 m, 14 sm и 30 sta (Васильев, 1995), у *C. derzhavini* из Мингечаурского водохранилища – 8 m, 12 sm и 30 sta (Vasil'eva et al., 2020).

Полученные результаты морфологического и кариологического анализа подтверждают морфогенетическую однородность щиповок Аджарского региона и их обособленность от известных закавказских видов рода *Cobitis* с уровнем дивергенции, соответствующим видовому статусу. Принимая во

внимание данные по геохронологии Кавказа, мы относим все популяции водоёмов с истоками, берущими начало с южных хребтов Малого Кавказа, к валидному виду *Cobitis satunini* s. str. При этом следует отметить, что для окончательного заключения о границах видового ареала и отношениях локальных популяций необходимы дальнейшие исследования с привлечением различных генетических маркеров, охватывающие также водоёмы черноморского побережья Турции. На основе данных настоящего исследования ниже приводится современный диагноз *Cobitis satunini*.

Вид рода *Cobitis*: одно чёрное узкое пятно в верхней части основания хвостового плавника; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (диаметром 0.2–0.3 наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра; орган Канестрини у самцов широкий, топорообразной формы, пластинка у взрослых особей обычно доходит до конца четвёртого членика причленённого луча и далее (вплоть до середины шестого); кожистые кили обычно хорошо развиты у основания хвостового плавника; пятна вдоль середины бока крупные, больше горизонтального диаметра глаза; число пятен 12–21, чаще 16–18; длина хвостового стебля 13.9–18.3% *SL*, в среднем 15.5–16.2%, как правило, превышает 70% длины головы; высота головы на уровне середины глаза обычно заметно превышает половину длины головы; 2n = = 50 = 8–10 m + 16–18 sm + 24 sta, NF = 76.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания МГУ № 121032300105-0.

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.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.

Бобринский Н.А. 1951. География животных. Курс зоогеографии. М.: Учпедгиз, 384 с.

Васильев В.П. 1978. Хромосомный полиморфизм у смариды – *Spicara smaris* (Pisces, Centracanthidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 8. С. 1276–1278.

Васильев В.П. 1995. Кариологическое разнообразие и таксономическая неоднородность *Cobitis* "*taenia*" (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН. Т. 342. № 6. С. 839–842.

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 granoei* (Teleostei, Cobitidae) // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1025–1036.

Васильева Е.Д. 1998. Сем. 16. Cobitidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 97–103.

Васильева Е.Д. 2004. Популярный атлас-определитель. Рыбы. М.: Дрофа, 399 с.

Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1988. Исследование внутривидовой структуры *Sabanejewia aurata* (Cobitidae) с описанием нового подвида *S. aurata kubanica* subsp. nov. // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 2. С. 192–212.

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., Васильев В.П. 2020. Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. I. Морфологическая изменчивость и диагностические признаки *C. saniae* (Cobitidae) // Там же. Т. 60. № 6. С. 665–681. https://doi.org/10.31857/S0042875220060090

Гамкрелидзе И.П. 1976. Механизм формирования тектонических структур (на примере Аджаро-Триалетской зоны) и некоторые общие проблемы тектогенеза // Тр. Геол. ин-та АН ГрузССР. Нов. сер. Вып. 52. 226 с.

Гладков Н.А. 1935. Материалы по изменчивости щиповки (*Cobitis taenia* L.) // Сб. тр. Гос. зоол. муз. при МГУ. Т. 2. С. 69–74.

Каврайский Ф.Ф. 1907 (1906). Список всех видов рыб, встречающихся в пределах Кавказа и Закавказья и в прилегающих к ним морях // Осетровые (Acipenseridae) Кавказа и Закавказья. Тифлис: Тип. канцелярии наместника Императ. Величества на Кавказе. С. 58–77.

Касымов А.Г. 1965. Гидрофауна нижней Куры и Мингечаурского водохранилища. Баку: Изд-во АН АзССР, 372 с.

Радде Г.И. 1899. Pisces // Коллекции Кавказского музея, обработанные совместно с учеными специалистами и изданные Др. Г.И. Радде. Т. 1. Зоология. Тифлис: Тип. канцелярии главноначальствующего гражданской частью на Кавказе. С. 305–324.

Эланидзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 320 с.

Freyhof J., Bayçelebí 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. 75 p. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4535.1.1

Gambetta L. 1934. Sulla variabilità del cobite fluviatile (*Cobitis taenia*) e sul rapporto numerico dei sessi // Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino. V. 44. P. 297–324.

İbrahimov Ş.R., Mustafayev N.C. 2015. Current status of Azerbaijan ichthyofauna // Proc. Zool. Inst. V. 33. № 2. P. 58–68.

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.

Kuljanishvili T., Epitashvili G., Freyhof J. 2020. Checklist of the freshwater fishes of Armenia, Azerbaijan and Georgia // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 4. P. 501–514. https://doi.org/10.1111/jai.14038

Levan A., Fredga A., Sandberg A.A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. V. 52 № 2. P. 201–202. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1964.tb01953.x

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

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. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2010.314.4.469

Ninua N.Sh., Japoshvili B.O. 2008. Check list of fishes of Georgia // Proc. Inst. Zool. Tbilisi. V. 23. P. 163–176.

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

River basis analysis in the Chorokhi–Adjaristskali pilot basin, Georgia. 2013. Tbilisi: IEC (https://www.yumpu.com/s/651lfk0xcsUQ13El. Version 04/2023).

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. https://doi.org/10.11369/jji1950.34.334

Vasil'ev 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. 2000. Sibling species in the genus *Cobitis* (Cobitidae, Pisces) // Folia Zool. V. 49. Suppl. 1. P. 23–30.

Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P. 2020. Craniological divergence of two genetically closely related Caucasian spined loaches: *Cobitis saniae* and *C. derzhavini* (Cobitidae) // J. Ichthyol. V. 60. № 4. P. 555–561. https://doi.org/10.1134/S0032945220040207

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 // Ibid. V. 60. № 2. P. 135–153. https://doi.org/10.1134/S0032945220020198

УДК 597.08

НОВЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДАННЫЕ О МАЛОЙ ЮЖНОЙ КОЛЮШКЕ *PUNGITIUS PLATYGASTER* (GASTEROSTEIDAE) ИЗ ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ[#]

© 2023 г. Х. Р. Эсмаэйли[1, *], Г. Сайядзаде[2], К. Аббаси[3]

[1]*Колледж наук, Ширазский университет, Шираз, Иран*

[2]*Университет Лорестана, Хоррамабад, Иран*

[3]*Исследовательский центр аквакультуры внутренних вод, Иранский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Организация сельскохозяйственных исследований, образования и распространения знаний, Бандар-Анзали, Иран*

**E-mail: hresmaeili@shirazu.ac.ir*

Поступила в редакцию 22.12.2022 г.
После доработки 21.06.2023 г.
Принята к публикации 29.06.2023 г.

Являясь группой популярных модельных организмов в эколого-эволюционной биологии, генетике и геномных исследованиях, род *Pungitius*, насчитывающий 12 видов, представляет наиболее богатый видами род семейства колюшковых Gasterosteidae, включая малую южную колюшку *Pungitius plathygaster* (Kessler, 1859) – единственный известный вид в южной части бассейна Каспийского моря. В нашем сообщении представлены новые сведения об особенностях морфологии, а также данные о нуклеотидных последовательностях гена *COI* митохондриальной ДНК и современном ареале *P. platygaster*. Полученные данные подтверждают валидность вида *P. platygaster* среди близкородственных видов и показывают, что он принадлежит к сестринской кладе по отношению к *P. hellenicus* из вод Греции. Морфологически он отличается от других сходных видов полным тазовым поясом, 8–11 колючками спинного плавника и наличием крупных боковых щитков. Малая южная колюшка обитает в нескольких близко расположенных пресноводных и солоноватых водоемах южной части Каспийского моря.

Ключевые слова: колюшки, участок *COI*, ДНК-штрихкодирование, морфология, остеология, распределение.

DOI: 10.31857/S004287522306005X, **EDN:** AIMQAA

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ДНК-ШТРИХКОДИРОВАНИЕ ПОДТВЕРЖДАЮТ ОБНАРУЖЕНИЕ *AMBASSIS DUSSUMIERI* (AMBASSIDAE) В ПЕРСИДСКОМ ЗАЛИВЕ[#]

© 2023 г. М. Афранд[1], И. Суринеджад[1, *]

[1]*Хормозганский университет, Бандар-Аббас, Иран*

**E-mail: sourinejad@hormozgan.ac.ir*

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.
После доработки 11.04.2023 г.
Принята к публикации 10.05.2023 г.

Рыбы семейства Ambassidae являются эндемиками Индо-Вест-Пацифики. В нашей работе описана первая находка *Ambassis dussumieri* Cuvier, 1828 в мангровых зарослях Персидского залива, Южный Иран. Исследованные образцы были идентифицированы и описаны по морфометрическим признакам в дополнение к ДНК-штрихкодированию на основе митохондриального гена *COI*. Полученные данные о рассматриваемом виде дополняют наши знания о биологическом разнообразии рыб Персидского залива.

Ключевые слова: Ambassis dussumieri, первая поимка, морфология, молекулярная идентификация, Персидский залив.

DOI: 10.31857/S0042875223060024, **EDN:** AGMYCE

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 653–664

УДК 597.213.574.3.574.91

РЕЧНАЯ МИНОГА *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) ПСКОВСКОГО ПООЗЕРЬЯ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2023 г. А. О. Звездин[1, *], А. В. Кучерявый[1], А. В. Колотей[1], Н. В. Полякова[1], Д. С. Павлов[1]

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

**E-mail: a.o.zvezdin@gmail.com*

Поступила в редакцию 09.06.2023 г.
После доработки 22.06.2023 г.
Принята к публикации 26.06.2023 г.

Исследованы малочисленные жилые (резидентные) популяции речной миноги *Lampetra fluviatilis*, обитающие в изолированной от моря верхней части речной сети с многочисленными озёрами (верховья притоков р. Западная Двина и Псковско-Чудского озера, Псковская область). Половозрелые особи были отнесены к обычным и к крупным, они схожи с другими жилыми миногами из бассейна Балтийского моря. Наличие личинок разных размерно-возрастных групп указывает на регулярный нерест. Анализ современного и исторического (до возникновения изоляции) распространения миног показал сокращение мест обитания и снижение численности особей. Нарушение плотинами путей миграций привело к исчезновению анадромных мигрантов, и вслед за этим из большинства обследованных водоёмов исчезли жилые миноги. Мы связываем уменьшение числа заселённых миногами рек и их численности как с антропогенными факторами – прямым перегораживанием анадромным миногам доступа к нерестилищам (гидростроительство), так и с особенностями исследованной местности. Обилие лентических водоёмов в речной сети делает её пригодной для обитания миног при условии притока крупных анадромных особей, способных преодолевать такие водоёмы в поисках мест для нереста.

Ключевые слова: анадромные миноги, жилые миноги, фрагментированность речной системы, изоляция, гидростроительство, миграции, распространение, озёрно-речные системы, Национальный парк “Себежский”.

DOI: 10.31857/S0042875223060279, **EDN:** APRQQU

Миноги в условиях свободного доступа в разные части озёрно-речных систем могут заселять почти повсеместно как лотические (Torgersen, Close, 2004; Mundahl et al., 2006), так и лентические (Cochran, Lyons, 2004; Jones, 2007; Reid, Goodman, 2017; Zvezdin et al., 2021b) участки – от верховьев до устьевых зон, включая искусственно созданные ирригационные каналы и распреснённые устья рек (Mueller et al., 2021; Polyakova et al., 2021; Kucheryavyy et al., 2022). В условиях разнообразия местообитаний они могут реализовывать не только анадромную жизненную стратегию, но также озёрную и жилую (Bracken et al., 2015; Potter et al., 2015; Clemens et al., 2021).

Речная минога *Lampetra fluviatilis* относится к числу видов, особи которых реализуют несколько жизненных стратегий и могут обитать совместно. Известны сложные озёрно-речные сети, в которых совместно размножаются и дают смешанное потомство анадромные, озёрные и жилые особи (Kucheryavyy et al., 2022). В таких системах велика вероятность, что после нарушения путей миграций проходных миног из-за гидростроительства часть популяции, обитающая выше преграды, сохранится за счёт озёрных и/или жилых особей. Однако и у оказавшихся в изоляции популяций миног миграционные пути могут разрываться. Среди возможных причин – дальнейшее фрагментирование водных систем в результате естественных и антропогенных процессов, например, из-за строительства плотин бобрами (Bashinskiy, Osipov, 2016; Осипов и др., 2017), монтажа водопропускных труб под автомобильными дорогами (Kostow, 2002; Atkinson et al., 2020), климатических изменений, приводящих к пересыханию водоёмов (Wang et al., 2021), и действия ряда других факторов (Atkinson et al., 2020). Это оказывает определённое воздействие на пресноводные популяции миног или их части.

Примером акватории в пределах озёрно-речной сети, в которой туводная часть популяции речной миноги оказалась изолированной от анадромных особей, является система поверхностных вод Псковского поозерья (Национальный

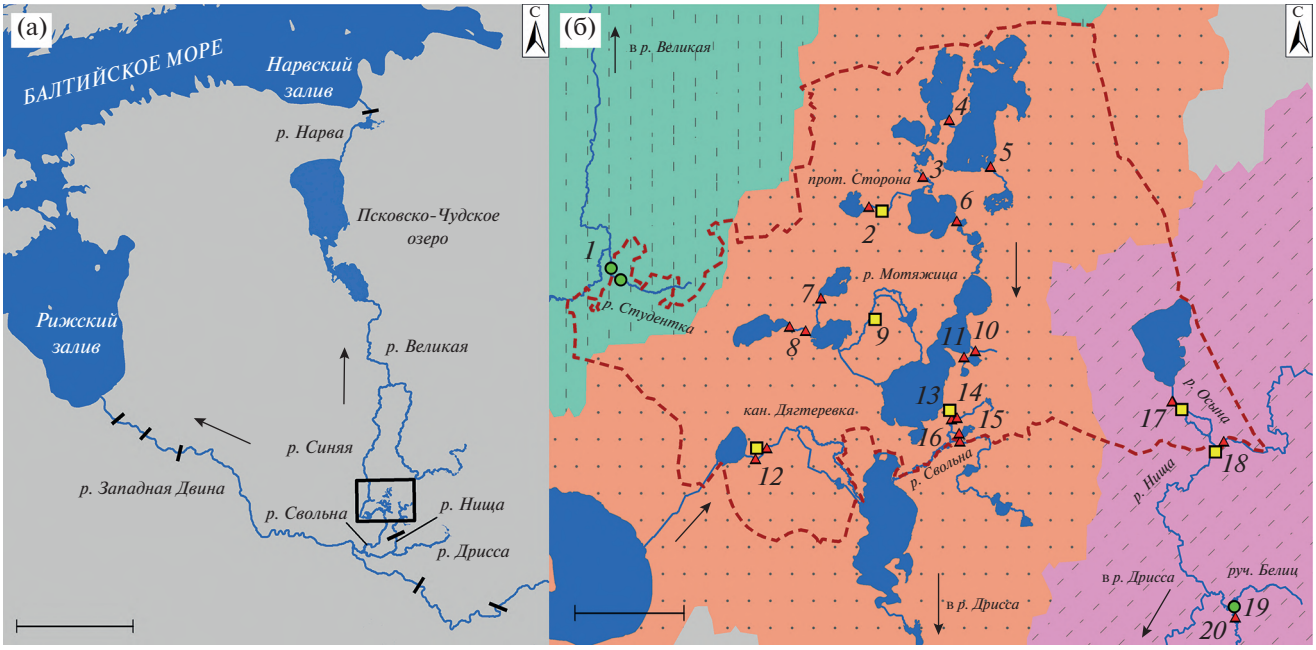


Рис. 1. Карта-схема района проведения работ: а – общий план с водными путями, по которым осуществлялись миграции речной миноги *Lampetra fluviatilis*; б – современное и историческое распространение речной миноги в Национальном парке “Себежский” и на прилегающих территориях. (□) – обследованная территория, (—) – плотины, (●) – места поимки миног; (▲) – обследованные участки водоёмов, в которых миноги не обнаружены; (■) – водоёмы, для которых известно обитание миног до начала 1950-х гг. (по: Александров, Курьянович, 2001); водосборный бассейн: (▥) – р. Синяя, (▩) – р. Свольна, (▨) – р. Нища; (→) – направление течения, (---) – граница Национального парка; *1–20* – места обловов и/или известные места обитания миног (названия водоёмов см. в табл. 1). Масштаб, км: а – 200, б – 10.

парк “Себежский” и прилегающие территории). До строительства плотин на р. Западная Двина на его территории было отмечено обитание и размножение проходных и жилых особей (Александров, Курьянович, 2001). Современное состояние фауны миног в Псковском поозерье неизвестно, но оно могло бы служить примером оценки успешности обитания жилых особей в речной сети с многочисленными озёрами после нарушения связи с морем.

Цель работы – изучить современное состояние (распространение и основные характеристики особей) фауны миног изолированной от моря озёрно-речной сети Псковского поозерья и провести сравнительный анализ полученных данных и исторических сведений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор полевого материала выполнен в августе 2021 и мае 2022 гг. в пределах Национального парка “Себежский” (Псковская область) и на прилегающих территориях (рис. 1). В реках и ручьях проводили поиск и отлов личинок и производителей миноги. Для отлова использовали сеть Киналёва (прямоугольная рама из арматурного прута с размером входного отверстия 0.5 × 0.7 м и с кутом длиной 0.8 м из безузловой дели ячеёй 2.5 мм). В зависимости от условий в каждом водотоке обследовали участок протяжённостью 100–500 м. В наиболее подходящих биотопах проводили обловы 10–15 участков дна площадью по 2 м^2. Пойманных особей усыпляли с использованием раствора MS-222 концентрацией 50 мг/л (Matthews, Varga, 2012; Rendell-Bhatti et al., 2023) и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида или 96%-ном этаноле.

Координаты точек поимок миног устанавливали с применением GPS-навигатора Garmin eTrex 30x (“Garmin Ltd.”, США). Данные использовали для анализа распространения речной миноги в озёрно-речных сетях и сравнения современного и исторического распространения. Расстояния от точек находок миног до Балтийского моря определяли по спутниковым снимкам и топографическим картам.

Историческую и краеведческую информацию собирали в опубликованной литературе, а также опрашивая работников Национального парка “Себежский”. Миноги почти никогда не попадали на рассматриваемой территории в область интересов специалистов, так как не являются промыс-

ловым видом, поэтому сведения о них отрывочны. Для анализа возможных изменений численности речной миноги привлечены дополнительные данные по биологии обсуждаемого вида на других территориях, главным образом, в бассейне Западной Двины, а также сведения по другим видам миног.

Камеральная обработка включала в себя видовую идентификацию особей по опубликованным ключам (Renaud, 2011; Zvezdin et al., 2021a) и измерение их абсолютной длины (*TL*). Также были проанализированы пластические и меристические признаки по описанной ранее схеме (Кучерявый и др., 2016). В обобщающей таблице и в квадратных скобках в описательных характеристиках стадий развития миног приведены референсные значения признаков из Каталога миног мира (Renaud, 2011). Описательные характеристики личинок приведены только для руч. Белиц, так как выборка из р. Студенка была небольшой. Выделение размерных группировок основано на опубликованных ранее данных (Кучерявый и др., 2016; Zvezdin et al., 2021a). Стадии метаморфоза определяли по схеме Юсона и Поттера (Youson, Potter, 1979). Собранный материал хранится в Коллекции миног России ИПЭЭ РАН, в тексте ниже упоминаются их каталожные номера (IEE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрография Псковского поозерья

Все исследованные водоёмы относятся к водосборному бассейну Балтийского моря. На территории площадью ~500 км^2 расположено >115 озёр. Сток из них осуществляется по трём направлениям (рис. 1).

1. *Нарвское направление*. В юго-западной части особо охраняемой природной территории (ООПТ) берёт начало р. Студенка, сток из которой (через реки Синяя, Великая и Псковско-Чудское озеро) осуществляется в р. Нарва и Нарвский залив Балтийского моря. В районе проведения исследования и ниже по течению между р. Студенка и Псковско-Чудским озером водоёмов с замедленным водообменом нет. На р. Нарва расположена Нарвская ГЭС, введённая в эксплуатацию в 1955 г. (Ресурсы поверхностных вод..., 1963).

2. *Свольно-западнодвинское направление*. Обследованные участки водотоков входят в состав густой озёрно-речной сети из более чем ста малых и средних озёр, расположенной в центральной части ООПТ. Сток через реки Свольна и Дрисса осуществляется в р. Западная Двина и Рижский залив Балтийского моря. Между р. Дрисса и озёрами Национального парка “Себежский” на р. Свольна расположены ещё два озера. Ниже по течению на р. Западная Двина расположен каскад ГЭС, построенных в 1939–1974 гг.; на Кегумской ГЭС (сооружённой в 1939 г.) существует рыбоход, его эффективность оценивают как ограниченную (Bolonina et al., 2016), однако неизвестно, могли ли его преодолевать анадромные мигранты речной миноги. Окончательно доступ в среднее и верхнее течение р. Западная Двина для них был прекращён после строительства Плявиньской ГЭС в 1965 г.

3. *Нище-западнодвинское направление*. Несколько озёр (8 шт.) в юго-восточной части Национального парка “Себежский” имеют сток в р. Нища, которая является притоком р. Дрисса. Южнее границ парка дополнительно были обследованы притоки р. Нища 1-го и 2-го порядков – р. Черпетица и руч. Белиц. В районе проведения работ озёра расположены только выше по течению обследованных участков водотоков и мест обитания миног, известных из литературы (Александров, Курьянович, 2001). Ниже них по течению, перед водохранилищами на р. Западная Двина, расположено небольшое Клястицкое водохранилище на р. Нища с малой ГЭС, образованное в 1959 г.

Распространение и видовая принадлежность миног

Обследовали 22 участка в 19 водоёмах, каждый из которых относится к одному из трёх направлений стока (рис. 1, табл. 1). Удалённость мест обследований от моря по воде по направлениям стока составляет 503–531 км. Миноги были обнаружены в двух водоёмах: в р. Студенка (Нарвское направление) и руч. Белиц (Нище-западнодвинское направление). Диагностические признаки пойманных особей, главным образом, озубление ротовой воронки и пигментация хвостового плавника позволяют отнести их к роду *Lampetra*, который в Балтийском морском бассейне представлен сложнокомплексным видом – речная минога.

В р. Студенка обитает малочисленная локальная популяция речной миноги, плотность поселения ювенильных особей составляет 0.3 экз/м^2 дна. Популяция фрагментирована заболоченными участками реки, образовавшимися в результате строительства плотин бобрами и засора дренажных труб под автомобильной дорогой. Пригодные для обитания миног участки в нижнем течении реки имеют протяжённость ~700–900 м при длине заболоченных участков 500–600 м. В августе 2021 г. обнаружены личинки разных размеров (IEE 21081802) и четыре метаморфные особи (IEE 21081803). В мае 2022 г. производителей и следов нереста не обнаружено.

В руч. Белиц в августе 2021 г. обнаружены личинки миноги разных размерно-возрастных групп (IEE 21082001, 21082002), также в мае 2022 г.

Таблица 1. Распространение речной миноги *Lampetra fluviatilis* в Псковском поозерье в разные годы (по сведениям литературы и собственным данным)

Направление стока	Водоём	1950-е*	2021–2022
Нарвское	1. Р. Студенка	Нет данных	$+^{R\ am}$
Свольно-западнодвинское	2. Протока Сторона (Мидинская)	$+^{R}$	–
	9. Р. Мотяжица	$+^{R}$	Нет данных
	12. Канал Дегтярёвка	$+^{R}$	–
	13. Р. Свольна	$+^{A,\ R}$	–
	3. Протока Глубочица	Нет данных	–
	4. Протока Угаринка	То же	–
	5. Протока Кузьминская	»	–
	6. Протока оз. Белое–оз. Озерявки	»	–
	7. Протока оз. Глубокое–оз. Мотяж	»	–
	8. Протока Маицкая	»	–
	10. Руч. б/н рядом с д. Волосня	»	–
	11. Протока Волосня	»	–
	14. Руч. Ужинец	»	–
	15. Руч. Хотяжи	»	–
	16. Р. Нечерская	»	–
Нище-западнодвинское	17. Р. Осына (Осынка)	$+^{A,\ R}$	–
	18. Р. Нища	$+^{A,\ R}$	–
	19. Руч. Белиц	Нет данных	$+^{R}$
	20. Р. Черпетица	Нет данных	–

Примечание. “+” – минога обнаружена, “–” – не обнаружена; *данные по: Александров, Курьянович, 2001; ^{R}резидентная форма, $^{R\ am}$обнаружены только личинки, ^{A}анадромная форма. Нумерация водоёмов соответствует таковой на рис. 1.

были отловлены производители резидентной формы (IEE 22050601–22050603). Несмотря на фрагментированность русла, численность локальной популяции этого ручья была высокая по сравнению с р. Студенка – плотность поселения 2.6 экз/м^2 дна. Протяжённость заболоченных участков (в устье ручья и образованных в результате деятельности бобров) не превышает 100–150 м, а длина пригодных для миног участков составляет ~1 км. Большое количество завалов из стволов деревьев в русле практически не препятствует течению ручья.

В 14 обследованных водотоках (табл. 1), относящихся к бассейну р. Свольна, миноги не обнаружены. Обследование р. Мотяжица (рис. 1; удалённость от моря до устья реки 509 км) не было выполнено из-за значительной заболоченности прилегающей к реке местности и фактического отсутствия у реки проточных участков.

Характеристика миног

В ходе работ обнаружены особи, находящиеся на всех этапах жизненного цикла жилых непаразитических миног (табл. 2): производители (рис. 2), метаморфные особи и личинки (рис. 3).

Производители из руч. Белиц (рис. 2). Антериальные зубы плохо видны, поэтому в табл. 2 приведено число только отчётливо видимых вершин. Экзолатеральные и постериальные отсутствуют [также по: Renaud, 2011]. Прижизненная окраска тела: спина и бока тёмные коричневатые, брюхо – светлее. Чёткого перехода в окраске чаще нет. Пятно на втором спинном плавнике не выражено. Радужка светло-серая [жёлтая], линия невромастов не пигментирована [также]. Хвостовой плавник со средней пигментацией [слабо пигментирован], лопатовидный [также].

Личинки в возрасте ≥1+ из руч. Белиц (рис. 3). Так как число пойманных особей, которые попадают в заданный Рено (Renaud, 2011) диапазон *TL* невелико ($n = 3$), в табл. 2 мы дополнительно приводим общую характеристику всех личинок *TL* 46–138 мм ($n = 29$). Спина и бока коричневые или светло-коричневые, брюхо светлее спины. Верхняя губа не пигментирована, а субокулярная область пигментирована у всех особей. Нижняя и верхняя жаберные области не пигментированы, пигментированы только с одной стороны в райо-

Таблица 2. Некоторые пластические и меристические признаки речной миноги *Lampetra fluviatilis* из водоёмов Псковского поозерья

Признак	Руч. Белиц				Р. Студенка	
	Производители (n = 18)	Личинки в возрасте			Метаморфные особи (n = 4)	Личинки в возрасте ≥1+ (n = 11)
		≥1+		0+		
		(n = 3)*	(n = 29)	(n = 6)		
TL, мм	118–150	125–132	46–138	20.2–27.3	123–153	45–129
			В % *TL*			
d–B_1	9.8–13.6 / 10.9–12.6	7.1–8.0 / 7.0–8.2	4.1–8.0	8.5–13.6	4.7–6.5	4.1–6.9
B_1–B_7	8.4–11.8 / 7.5–9.9	9.8–10.4 / 9.0–11.6	9.5–15.5	14.9–19.3	10.0–13.0	12.4–16.4
B_7–a	40.5–52.9 / 44.4–53.3	55.1–59.2 / 50.3–55.2	46.9–59.2	48.6–64.2	51.2–63.4	50.0–53.7
a–C	23.9–31.2 / 25.4–31.4	27.2–30.1 / 25.0–28.6	23.2–30.1	14.6–19.8	24.0–33.0	22.2–33.6
o	2.0–3.6 / 2.3–2.9					
d	3.4–6.2 / 5.2–7.0					
			Меристические признаки			
n.mio	56–68** / 60–65	62–64 / 58–64	58–64		63–68	62–69
ST	2 / 2					
IT	7–8 / 7–9					
LCR	3 / 3					
LC	2–3–2 / 2–3–2					
AF	12–30 / нет данных					

Примечание. *TL* – абсолютная длина тела, d–B_1 – расстояние от конца рыла до первого жаберного отверстия, B_1–B_7 –длина жаберного аппарата, B_7–a – длина туловища, a–C – длина хвоста, o – горизонтальный диаметр глаза, d – диаметр ротовой воронки, *n.mio* – число туловищных миомеров; *ST*, *IT* – число вершин соответственно на верхнечелюстной и нижнечелюстной пластинке; *LCR* – число рядов эндолатеральных зубов, *LC* – эндолатеральная формула, *AF* – число видимых вершин на верхнегубном поле; *особи с сопоставимыми каталожным (по: Renaud, 2011) значениями *TL*; **n = 13; над чертой – пределы варьирования значений признака, под чертой – референсные значения по: Renaud, 2011; n – число изученных особей, экз.

не первого жаберного отверстия или с обеих сторон. Нижняя губа не пигментирована, либо со слабой или средней пигментацией. Боковая линия невромастов непигментированная. Хвостовой плавник не пигментирован или слабо пигментирован, лопатовидный.

Сеголетки (3 мес. постэмбрионального развития) из руч. Белиц. Тело прозрачное, сквозь кожу видны внутренние органы. Пигментация хорошо выражена с дорсальной стороны по верхней границе миомеров, а также вокруг кишечника, глаз, жаберных дуг, зоны за отической капсулой. Верх-

Рис. 2. Внешний вид производителей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из руч. Белиц: а – самец, б – самка. Масштаб (линейка общая): 1 см.

Рис. 3. Внешний вид ювенильных особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из обследованных водоёмов: а, б – соответственно метаморфная особь и личинка из р. Студенка; в – личинка из руч. Белиц. Масштаб (линейка общая): 1 см.

няя жаберная область пигментирована частично. Верхняя губа, щека и хвостовой плавник не пигментированы.

Размерно-возрастная характеристика личинок. Несмотря на небольшой размер выборки, исследование размерного распределения личинок (рис. 4) позволяет предположить, что личиночная фаза продолжается ~5 лет. Наиболее вероятное распределение *TL* для личинок возраста 0+ – 20–27 мм, 1+ – 46–51 мм, 2+ – 67–76 мм; 3+ – 88–93 мм. В предполагаемой группе возраста 4+ разброс *TL* значительный (98–153 мм). Исходя из известных минимальных значений *TL* метаморфной особи и производителей, можно предположить, что превращение происходит, когда личинка достигает *TL* ~ 120 мм.

Метаморфные особи из р. Студенка (рис. 3). Стадии 4–6. Бранхиопоры отчётливой овальной формы, продольная борозда жаберного аппарата полностью исчезла. Дорсовентральное расширение жаберной области меньше, чем у личинок. Ротовая воронка сохраняет треугольную форму, на её наружном кольце видны фимбрии. В ротовой воронке видны ещё не кератинизированные зачатки зубов. Задняя (глубинная) часть ротового диска открывается в пищевод округлым отверстием. Верхняя губа пигментирована только по верхнему краю, субокулярная и нижняя преджаберная области не пигментированы, верхняя жа-

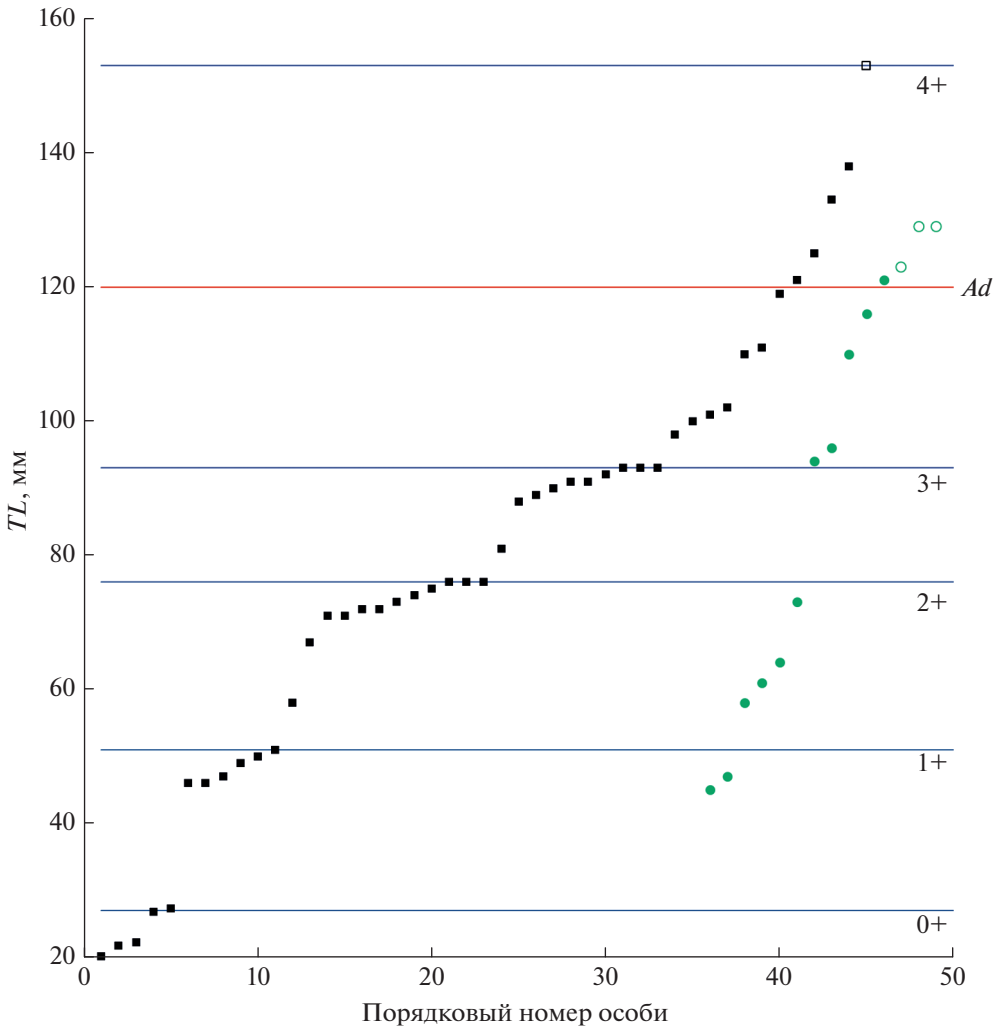


Рис. 4. Размеры упорядоченных по абсолютной длине тела (*TL*) ювенильных особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из руч. Белиц: (■) – личинки, (□) – метаморфные особи; из р. Студенка: (●) – личинки, (○) – метаморфные особи. 0+ ... 4+ – предполагаемый возраст личинок, установленный исходя из их размерного распределения; *Ad* – минимальный размер производителей.

берная область пигментирована: интенсивность пигментации увеличивается к дорсальной поверхности и к седьмому жаберному отверстию. Хвостовой плавник не пигментирован [пигментация отсутствует у молодых постметаморфных особей], лопатовидный. Нижняя губа и брюшная сторона жаберной области не пигментированы. Боковая линия невромастов не пигментирована.

ОБСУЖДЕНИЕ

В поисках местообитаний миног были обследованы три группы водоёмов, расположенные рядом друг с другом и находящиеся на почти одинаковом удалении от моря. Речная минога не обнаружена в водоёмах, относящихся к свольно-западнодвинскому направлению стока, несмотря на имеющиеся сведения (Александров, Курьянович, 2001) о том, что она там ранее обитала. Для понимания того, как сформировалось её современное распространение в Национальном парке “Себежский” и на прилегающих территориях, необходимо провести сравнительный анализ исторических и современных данных, принимая во внимание особенности озёрно-речной сети.

Видовой статус и внутривидовые особенности

В единственной известной нам работе (Александров, Курьянович, 2001), обобщающей данные по ихтиофауне Национального парка “Себежский”, указано обитание двух видов миног – речной и ручьевой *L. planeri*. В связи с изменениями в представлениях о таксономическом положении миног (Махров, Попов, 2015; Шилин,

2017) следует считать, что это жилые и проходные особи одного вида – речной миноги.

По длине тела половозрелые самцы и самки миноги из окрестностей Национального парка (руч. Белиц, IEE 21082002) попадают в размерные группировки обычные (*TL* 118–139 мм) и крупные (*TL* 143–150 мм). Мелкие и карликовые производители не обнаружены. Берг (1948) сообщает о половозрелых особях из западнодвинской системы, размеры которых аналогичны – крупный самец (*TL* 151 мм) и обычная самка (*TL* 138 мм).

Как особи из сообщения Берга (Берг, 1948), так и обнаруженные нами производители не отличались своим озублением от описания, приведённого Рено (Renaud, 2011). Мы выявили несколько более широкий размах числа туловищных миомеров, характерный для миног рода *Lampetra* с территории России (57–67, в очень редких случаях до 77). Это может быть связано с различающимися условиями эмбрионального развития (Кучерявый и др., 2016, 2017; Zvezdin et al., 2021b), но вписывается в ранее указанные диапазоны (Hardisty, 1986a, 1986b) для речной и ручьевой миног (соответственно 58–69 и 54–69).

Полученные о личинках данные позволяют предположить, что, несмотря на малочисленность миноги, её нерест проходит ежегодно. Темп роста особей наибольший в первые годы личиночного развития (прирост в среднем может составлять до 106% за первый год жизни и до 47% – за второй). По своим характеристикам личинки из Национального парка соответствуют описанным ранее особям (Hardisty, 1944).

Сравнение исторического и современного распространения

Рельеф района проведения работ имеет ледниковое происхождение и является молодым по возрасту, так как образован после отступления Валдайского оледенения ~10–12 тыс. лет назад, как и бóльшая часть бассейна р. Западная Двина (Павловская, Зерницкая, 1995). Это объясняет особенности гидрографической сети Псковского поозерья – слабо разработанные долины водотоков, преобладание мелководных рек небольшой протяжённости (15–25 км) с невысокой скоростью течения, большое число малых озёр. В целом такую территорию можно охарактеризовать как малопригодную для речной миноги, которая предпочитает проточные, быстротекущие реки и ручьи (Hardisty, 1986a, 1986b).

Тем не менее, анадромных производителей речной миноги до строительства первой ГЭС на р. Западная Двина (~1936–1939 гг.) наблюдали в водоёмах вдоль южной границы Национального парка “Себежский”, куда они поднимались из моря по рекам Свольна и Нища (Александров, Курьянович, 2001). Миграции в эти водоёмы (рис. 1, табл. 1) являются одними из самых протяжённых достоверно известных нерестовых миграций речной миноги – более 500 км. Вероятно, численность анадромных мигрантов в среднем и верхнем течении р. Западная Двина в период до строительства ГЭС была невелика. Бирзакс и Аберсонс (Birzaks, Abersons, 2011) отмечают, что наиболее важные нерестилища речной миноги располагались в нижнем течении реки, а в настоящее время нерест проходит только в предустьевом участке.

В Псковском поозерье локальные популяции жилых миног были образованы как вдоль южной границы ООПТ в системах рек Свольна и Нища (совместное обитание с проходными миногами), так и в ряде водоёмов, расположенных выше по озёрно-речной сети свольно-западнодвинского направления (рис. 1, табл. 1). Последние, крайне редкие, встречи жилых миног относятся к началу 1950-х годов (Александров, Курьянович, 2001). То есть ещё около 15 лет локальные популяции миног в водоёмах свольно-западнодвинского и нище-западнодвинского направлений сохранялись после прекращения притока проходных особей за счёт особей с жилым и/или озёрным типами жизненной стратегии (последнее маловероятно из-за отсутствия подходящей кормовой базы в озёрах Псковского поозерья).

Сохранение миног резидентной формы, оказавшихся в изоляции от проходных особей, можно объяснить уменьшением внутривидовой конкуренции в местах обитания личинок. Для малочисленного потомства жилых миног в водотоках достаточно пищевых ресурсов для созревания без перехода на паразитическую фазу. То есть условия позволяют не образовывать проходную форму. В случае если какое-то ограниченное число миног продолжает реализовывать анадромную стратегию (образуются смолты), то возврат таких особей на нерест из моря невозможен из-за плотин на реках (Moser et al., 2014).

Сохранившиеся в Псковском поозерье до настоящего времени местообитания резидентных миног (р. Студенка, руч. Белиц) ранее не были отмечены в литературе, поэтому можно только предполагать, что анадромные производители заходили из р. Нища в руч. Белиц. Также справедливо предположить, что до зарегулирования р. Нарва проходные производители речной миноги доходили до р. Студенка, преодолевая Псковско-Чудское озеро. Случаи их захода в притоки озера задокументированы (Clemens et al., 2021).

Причины деградации популяций

В Национальном парке “Себежский” и на прилегающих территориях после возникновения

изоляции от проходных мигрантов произошло заметное сокращение численности речной миноги. Непосредственно на ООПТ речная минога сохранилась в виде малочисленной популяции р. Студенка. Мы считаем, что первичной причиной наблюдаемых изменений является гидростроительство, оказывающее негативное воздействие на популяции и вид в целом. Плотина не препятствует скату части особей, но полностью отрезает доступ к нерестилищам как проходным производителям речной миноги, так и представителям других видов миног и рыб (Birzaks, Abersons, 2011; Aronsuu et al., 2015; Jolley et al., 2018; Clemens et al., 2021; Moser et al., 2021; Jubb et al., 2023). Это приводит к сокращениям их ареалов (Orlov et al., 2022; Waldman, Quin, 2022; Jubb et al., 2023). Также увеличивается заиленность нерестовых участков, расположенных от плотины до зоны выклинивания подпора, что негативно сказывается на численности изолированной части популяции (Ojutkangas et al., 1995; Lusk, 1996; Meyer, Brunken, 1997; Waterstraat, Krappe, 1998).

Плотины и водопропускные трубы создают как механические препятствия для миграций, так и участки водоёмов с замедленным водообменом. В последних, с одной стороны, снижено или отсутствует течение – важный ориентир для мигрантов как против течения, так и вниз по нему (Павлов, 1979; Birzaks, Abersons, 2011; Meckley et al., 2014, 2017; Lothian et al., 2020; Zvezdin et al., 2022); с другой – происходит смешивание и разбавление видоспецифических феромонов, которые также являются ориентиром для идущих на нерест миног (Li et al., 2003; Wagner et al., 2009; Vrieze et al., 2010, 2011; Birzaks, Abersons, 2011; Neeson et al., 2011). Можно предположить, что не только водохранилища, но и многочисленные озёра, входящие в состав озёрно-речных сетей, оказываются фактором, влияющим на расселение миног. Снижающаяся в последние десятилетия проточность речной сети Псковского поозерья (личное сообщение А.И. Стукальцова, Национальный парк “Себежский”) усугубляет описанную ситуацию.

На примере популяций речной миноги Псковского поозерья мы наблюдаем негативное влияние большинства перечисленных причин. Однако отдельно отметим характер исследованной местности – обилие озёр и слабую проточность водоёмов. Водоёмы свольно-западнодвинского направления, где популяция речной миноги не обнаружена, относятся к такому типу озёрно-речной сети. Напротив, р. Студенка и руч. Белиц входят в состав речных сетей, где выше водохранилищ преобладают речные условия, и в них минога сохранилась. Это позволяет предположить, что выживание локальных популяций речной миноги в малопригодных для обитания речных системах (с высокой долей лентической составляющей) связано с притоком анадромных мигрантов. В поисках подходящих для нереста биотопов анадромные миноги могли заходить в разные части озёрно-речной сети свольно-западнодвинского направления стока, в том числе удалённые и труднодоступные из-за обилия озёр. Способность анадромных миног преодолевать большие расстояния (Moser et al., 2014; Clemens et al., 2021) и пересекать лентические водоёмы хорошо известна. В базе данных “Миноги России” ИПЭЭ РАН (Kolotei et al., 2021) содержатся многочисленные записи о поимках анадромных мигрантов в притоках озёр Ладожское, Сестрорецкий разлив, Цветочное, Псковско-Чудское и других (IEE 00000143, 15051901, 22052001, 00000150, 09092402, 30052001). Их высокая плодовитость и, соответственно, высокая численность потомства, вероятно, позволяли поддерживать локальные резидентные популяции в водоёмах Псковского поозерья.

Жилые миноги, напротив, совершают короткие нерестовые миграции против течения, которые компенсируют расселение личинок вниз по реке от мест нереста (Malmqvist, 1980). Их протяжённость оценивают в 2–5 км (Hardisty, Potter, 1971; Malmqvist, 1980; Hardisty, 1986b). Молекулярно-генетические данные показывают, что жилые особи из разных рек различаются на популяционном уровне, что ещё раз подтверждает ограниченные возможности резидентных миног к миграциям и расселению (Bracken et al., 2015). Поэтому в Псковском поозерье оставшиеся в изоляции миноги не могут в той же мере, что и анадромные особи, использовать пригодные для нереста и обитания биотопы. Меньшая плодовитость жилых особей (Zelennikov, 2022) приводит к снижению численности популяции (относительно существовавшей ранее) как минимум в первое время после установления изоляции. Вместе эти факторы привели к сокращению занятых территорий и численности миног.

Таким образом, в верховьях притоков верхнего течения р. Западная Двина, а также, вероятно, и р. Нарва сложная популяционная структура речной миноги, исторически состоявшая из анадромной (проходные миноги) и пресноводных (озёрные и жилые миноги) частей, сократилась до локальных изолированных популяций. Основной современный фактор, вызывающий сокращение численности речной миноги – нарушение путей миграций анадромных особей в результате гидростроительства. В слабопроточных речных системах с большим числом озёр вслед за прекращением притока анадромных миног сокращаются и/или исчезают и жилые популяции. В речных сетях с преобладанием типичных речных условий локальные резидентные популяции сохраняются. Однако на оставшуюся популяцию миног оказывают негативное воздействие многие факторы (фрагментирование водных систем, климатиче-

ские изменения, снижение водности и другие), вклад каждого из которых и их возможное совместное воздействие требуют отдельной оценки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Национального парка “Себежский” за помощь в организации и проведении работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров Ю.В., Курьянович В.И. 2001. Миноги (Petromyzontidae, Cyclostomata) и рыбы (Pisces) // Биоразнообразие и редкие виды Национального парка “Себежский”. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 199–204.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.

Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В. и др. 2016. Полиморфизм производителей жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 577–585. https://doi.org/10.7868/S0042875216050076

Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Назаров Д.Ю. и др. 2017. Биологическая характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* из бассейна реки Чёрная (Финский залив, Балтийское море) // Там же. Т. 57. № 2. С. 201–211. https://doi.org/10.7868/S0042875217020138

Махров А.А., Попов И.Ю. 2015. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // Онтогенез. Т. 46. № 4. С. 240–251. https://doi.org/10.7868/S0475145015040072

Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. 2017. О влиянии деятельности речного бобра – *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволж. экол. журн. № 1. С. 69–83. https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-69-83

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павловская И.Э., Зерницкая В.П. 1995. Палеогеография бассейна Западной Двины в позднеледниковье и голоцене // Литосфера. № 2. С. 67–75.

Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрологическая изученность. 1963. Т. 4. Прибалтийский район. Вып. 1. Эстония. Л.: Гидрометеоиздат, 159 с.

Шилин Н.И. 2017. Об изменениях в таксономии ряда круглоротых и рыб из списка Изумрудной сети // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 158–162.

Aronsuu K., Marjomäki T.J., Tuohino J. et al. 2015. Migratory behaviour and holding habitats of adult river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) in two Finnish rivers // Boreal Environ. Res. V. 20. № 1. P. 120–144.

Atkinson S., Bruen M., O’Sullivan J.J. et al. 2020. An inspection-based assessment of obstacles to salmon, trout, eel and lamprey migration and river channel connectivity in Ireland // Sci. Total Environ. V. 719. Article 137215. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137215

Bashinskiy I.V., Osipov V.V. 2016. Beavers in Russian forest-steppe – characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians // Russ. J. Theriol. V. 15. № 1. P. 34–42. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.15.1.06

Birzaks J., Abersons K. 2011. Anthropogenic influence on the dynamics of the river lamprey *Lampetra fluviatilis* landings in the river Daugava basin // Sci. J. Riga Tech. Univ. V. 7. № 1. P. 32–38. https://doi.org/10.2478/v10145-011-0025-z

Bolonina A., Comoglio C., Calles O., Kunickis M. 2016. Strategies for mitigating the impact of hydropower plants on the stocks of diadromous species in the Daugava River // Energy Procedia. V. 95. P. 81–88. https://doi.org/10.1016/j.egypro.2016.09.027

Bracken F.S.A., Hoelzel A.R., Hume J.B., Lucas M.C. 2015. Contrasting population genetic structure among freshwater-resident and anadromous lampreys: the role of demographic history, differential dispersal and anthropogenic barriers to movement // Mol. Ecol. V. 24. № 6. P. 1188–1204. https://doi.org/10.1111/mec.13112

Clemens B.J., Arakawa H., Baker C. et al. 2021. Management of anadromous lampreys: common threats, different approaches // J. Great Lakes Res. V. 47. Suppl. 1. P. S129–S146. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.09.005

Cochran P.A., Lyons J. 2004. Field and laboratory observations on the ecology and behavior of the silver lamprey (*Ichthyomyzon unicuspis*) in Wisconsin // J. Freshw. Ecol. V. 19. № 2. P. 245–253. https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664538

Hardisty M.W. 1944. The life history and growth of the brook lamprey (*Lampetra planeri*) // J. Anim. Ecol. V. 13. № 2. P. 110–122. https://doi.org/10.2307/1444

Hardisty M.W. 1986a. *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. I. Petromyzontiformes. Wiesbaden: Aula Verlag. P. 249–278.

Hardisty M.W. 1986b. *Lampetra planeri* (Bloch, 1784) // Ibid. P. 279–304.

Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The Behavior, ecology, and growth of larval lampreys // The biology of lampreys. V. 1. London: Acad. Press. P. 85–125.

Jolley J.S., Silver G.S., Harris J.E., Whitesel T.A. 2018. Pacific lamprey recolonization of a Pacific Northwest river following dam removal // River Res. Appl. V. 34. № 1. P. 44–51. https://doi.org/10.1002/rra.3221

Jones M.L. 2007. Toward improved assessment of sea lamprey population dynamics in support of cost-effective sea lamprey management // J. Great Lakes Res. V. 33. Suppl. 2. P. 35–47. https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[35:TIAOSL]2.0.CO;2

Jubb W.M., Noble R.A.A., Dodd J.R. et al. 2023. Understanding the impact of barriers to onward migration; a novel approach using translocated fish // J. Environ. Manag.

V. 335. Article 117488.
https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117488

Kolotei A.V., Kucheryavyy A.V., Zvezdin A.O., Polyakova N. 2021. Database of European river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758)) actual samples deposited in the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution. Version 1.5. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS.
https://doi.org/10.15468/kjted9

Kostow K. 2002. Oregon lampreys: natural history status and analysis of management issues. Portland: ODFW, 113 p.

Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I.A., Kirillova E.A. et al. 2016. The need for a new taxonomy for lampreys // Jawless fishes of the world. V. 1. Newcastle upon Tyne: Scholars Publ. P. 251–278.

Kucheryavyy A.V., Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Pavlov D.S. 2022. A new element in the migration cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis*: downstream migration from a lake // Environ. Biol. Fish. V. 105. № 12. P. 1857–1871.
https://doi.org/10.1007/s10641-022-01249-1

Li W., Siefkes M.J., Scott A.P., Teeter J.H. 2003. Sex pheromone communication in the sea lamprey: implications for integrated management // J. Great Lakes Res. V. 29. Suppl. 1. P. 85–94.
https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70479-1

Lothian A.J., Tummers J.S., Albright A.J. et al. 2020. River connectivity restoration for upstream-migrating European river lamprey: the efficacy of two horizontally-mounted studded tile designs // River Res. Appl. V. 36. № 10. P. 2013–2023.
https://doi.org/10.1002/rra.3734

Lusk S. 1996. The status of the fish fauna in the Czech Republic // Conservation of endangered freshwater fish in Europe. Basel: Birkhäuser Basel. P. 89–98.
https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4_10

Malmqvist B. 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* Bloch, in a South Swedish stream // J. Fish Biol. V. 16. № 1. P. 105–114.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03690.x

Matthews M., Varga Z.M. 2012. Anesthesia and euthanasia in zebrafish // ILAR J. V. 53. № 2. P. 192–204.
https://doi.org/10.1093/ilar.53.2.192

Meckley T.D., Wagner C.M., Gurarie E. 2014. Coastal movements of migrating sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in response to a partial pheromone added to river water: implications for management of invasive populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. № 4.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0487

Meckley T.D., Gurarie E., Miller J.R., Wagner C.M. 2017. How fishes find the shore: evidence for orientation to bathymetry from the non-homing sea lamprey // Ibid. V. 74. № 12.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0412

Meyer L., Brunken H. 1997. Historical occurrence and current distribution of migrating fishes and lampreys (Osteichthyes et Cyclostomata) in the drainage system of the River Aller (Lower Saxony) with an evaluation of future developments of their stocks // Braunschweiger Naturkundliche Schriften. V. 5. № 2. P. 281–303.

Moser M.L., Almeida P.R., Kemp P.S., Sorensen P.W. 2014. Lamprey spawning migration // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 215–263.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_5

Moser M.L., Almeida P.R., King J.J., Pereia E. 2021. Passage and freshwater habitat requirements of anadromous lampreys: considerations for conservation and control // J. Great Lakes Res. V. 47. Suppl. 1. P. S147–S158.
https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.07.011

Mueller R.P., Lampman R.T., Beals T.E. 2021. Using a customized portable deepwater electrofisher to assess larval lamprey populations in irrigation canals // North Am. J. Fish. Manag. V. 41. № 4. P. 1124–1130.
https://doi.org/10.1002/nafm.10626

Mundahl N.D., Sayeed G., Taubel S. et al. 2006. Densities and habitat of American brook lamprey (*Lampetra appendix*) larvae in Minnesota // Am. Midl. Nat. V. 156. № 1. P. 11–22.
https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)156[11:DAHOAB]2.0.CO;2

Neeson T.M., Wiley M.J., Adlerstein S.A., Riolo R.L. 2011. River network structure shapes interannual feedbacks between adult sea lamprey migration and larval habitation // Ecol. Model. V. 222. № 17. P. 3181–3192.
https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.06.014

Ojutkangas E., Aronen K., Laukkanen E. 1995. Distribution and abundance of river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) ammocoetes in the regulated river Perhonjoki // Regul. Rivers Res. Manag. V. 10. № 3–4. P. 239–245.
https://doi.org/10.1002/rrr.3450100218

Orlov A.M., Barkhalov R.M., Rabazanov N.I. et al. 2022. Caspian lamprey *Caspiomyzon wagneri* (Petromyzontidae): a review of historical and modern data // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1245–1268.
https://doi.org/10.1134/S0032945222040166

Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V., Movchan E.A. 2021. The European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) as a component of the Neva Bay bottom coenoses // Ecosystem Transformation. V. 4. № 2. P. 48–56.
https://doi.org/10.23859/estr-201216

Potter I.C., Gill H.S., Renaud C.B., Haoucher D. 2015. The taxonomy, phylogeny and distribution of lampreys // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 35–73.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_2

Reid S.B., Goodman D.H. 2017. Habitat use by lamprey ammocoetes in the Hamilton Ponds, Grass Valley Creek (Trinity Basin CA), including management recommendations to reduce impacts on lamprey // Report for TRRP. Ashland, Oregon: Stewart B. Reid, 24 p. www.trrp.net/library/document?id=2356.

Renaud C.B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // FAO Spec. Catalogue Fish. Purposes. № 5. Rome: FAO, 109 p.

Rendell-Bhatti F., Bull C., Cross R. et al. 2023. From the environment into the biomass: microplastic uptake in a protected lamprey species // Environ. Pollut. V. 323. Article 121267.
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121267

Torgersen C.E., Close D.A. 2004. Influence of habitat heterogeneity on the distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales // Freshw. Biol.

V. 49. № 5. P. 614–630.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01215.x

Vrieze L.A., Bjerselius R., Sorensen P.W. 2010. Importance of the olfactory sense to migratory sea lampreys *Petromyzon marinus* seeking riverine spawning habitat // J. Fish Biol. V. 76. № 4. P. 949–964.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02548.x

Vrieze L.A., Bergstedt R.A., Sorensen P.W. 2011. Olfactory-mediated stream-finding behavior of migratory adult sea lamprey (*Petromyzon marinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 3. P. 523–533.
https://doi.org/10.1139/F10-169

Wagner C.M., Twohey M.B., Fine J.M. 2009. Conspecific cueing in the sea lamprey: do reproductive migrations consistently follow the most intense larval odour? // Anim. Behav. V. 78. № 3. P. 593–599.
https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.04.027

Waldman J.R., Quinn T.P. 2022. North American diadromous fishes: drivers of decline and potential for recovery in the Anthropocene // Sci. Adv. V. 8. № 4. Article eabl5486.
https://doi.org/10.1126/sciadv.abl5486

Wang C.J., Hudson J.M., Lassalle G., Whitesel T.A. 2021. Impacts of a changing climate on native lamprey species: from physiology to ecosystem services // J. Great Lakes Res. V. 47. Suppl. 1. P. S186–S200.
https://doi.org/10.1016/j.jglr.2021.06.013

Waterstraat A., Krappe M. 1998. Distribution and abundance of *Lampetra planeri* populations in the Peene drainage (NE Germany) in relation to isolation and habitat conditions // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. 1. P. 137–143.
https://doi.org/10.1080/11250009809386805

Youson J.H., Potter I.C. 1979. A description of the stages in the metamorphosis of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. // Can. J. Zool. V. 57. № 9. P. 1808–1817.
https://doi.org/10.1139/z79-235

Zelennikov O.V. 2022. Fecundity of lampreys of the world fauna // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1284–1292.
https://doi.org/10.1134/S0032945222060339

Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Kolotei A.V. et al. 2021a. Invasion of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in the Upper Volga // Water. V. 13. № 13. Article 1825.
https://doi.org/10.3390/w13131825

Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V. et al. 2021b. Discovery of *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontidae) larvae in lakes and a characterization of their habitats // Nat. Conserv. Res. V. 6. № 3. P. 73–86.
https://doi.org/10.24189/ncr.2021.039

Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2022. The place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1269–1283.
https://doi.org/10.1134/S0032945222060352

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 665–674

УДК 597.317(265.53)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ПЯТНИСТОГО СКАТА *BATHYRAJA MACULATA* (ARHYNCHOBATIDAE) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ В ПЕРИОД ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО ЛЕТА

© 2023 г. Ю. К. Курбанов[1, 2, *], А. В. Виноградская[1, 2]

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

[2]*Камчатский государственный технический университет – КамчатГТУ, Петропавловск-Камчатский, Россия*

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

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.
После доработки 21.03.2023 г.
Принята к публикации 21.03.2023 г.

На основании материалов донных траловых съёмок выявлены особенности распределения, термические условия обитания и размерный состав пятнистого ската *Bathyraja maculata* в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2019 гг. Основные скопления вида были обнаружены в районе восточного склона впадины ТИНРО севернее 56° с.ш. Область вертикального распространения охватывала глубины 60–874 м. Диапазон температур придонного слоя воды, при котором встречался вид, составлял 0–3.0°С. Высокие значения относительного обилия по численности были характерны для глубин 401–500 и 601–700 м, по биомассе – до 500 м. Молодь пятнистого ската обнаружена у нижней границы обитания (>600 м), а крупные особи заселяли шельф и прилегающие участки материкового склона. Предположительно, на восточном склоне впадины ТИНРО располагается одно из нерестилищ вида.

Ключевые слова: пятнистый скат *Bathyraja maculata*, Arhynchobatidae, распределение, экология, размерный состав, северо-восточная часть Охотского моря.

DOI: 10.31857/S0042875223050065, **EDN:** AKYANN

Среди всех рыб, населяющих бенталь дальневосточных морей, скаты семейства Arhynchobatidae входят в десятку доминирующих групп: их биомасса по среднемноголетним данным оценена в 323.0 тыс. т, при этом две трети указанной величины (241.6 тыс. т) приходится на Охотское море (Шунтов, Волвенко, 2016).

В этом водоёме, особенно в его северо-восточной части, пятнистый скат *Bathyraja maculata* обладает значительной биомассой, уступая лишь щитоносному *Arctoraja parmifera* и фиолетовому *B. violacea*, а в некоторые годы алеутскому *B. aleutica* и скату Мацубары *B. matsubarai* (Долганов, 1999б; Иванов, 2002; Савин, 2012; Терентьев, Золотов, 2012; Виноградская и др., 2022). Тем не менее целенаправленные исследования биологии этого вида в охотоморских водах почти не проводили. Исключение составляют отдельные работы по изучению его питания (Чучукало, 2006) и оценке встречаемости в уловах (Дудник, Долганов, 1992). Однако в литературе имеется немало сведений о пятнистом скате из северо-восточного сектора Пацифики (Hoff, Britt, 2003, 2011; Zenger, 2004; Ebert, 2005; Stevenson et al., 2008; Maurer, 2009; von Szalay et al., 2011; Ormseth et al., 2015; Hoff, 2016b). Для азиатской части его ареала приведена информация по тихоокеанским водам Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки (Орлов, 1998; Orlov, 1998; Фатыхов и др., 2000; Токранов и др., 2005; Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Фатыхов, 2013; Токранов, Орлов, 2014), западной части Берингова моря (Orlov, 2003; Орлов, 2006а; Токранов, Орлов, 2016), либо в целом по дальневосточному региону (Долганов, 1998а, 1998б, 1998в, 2005; Фадеев, 2005; Орлов, 2006б; Orlov, Volvenko, 2022).

В связи с вышеуказанным цель настоящей работы – охарактеризовать особенности распределения, условия обитания и размерный состав пятнистого ската северо-восточной части Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты 16 донных траловых съёмок, выполненных в северо-восточ-

Таблица 1. Список донных траловых съёмок, выполненных в северо-восточной части Охотского моря, материалы которых использованы в работе

Судно	Год	Месяц	Глубины, м	Число тралений и промеренных рыб		
				N	N_R/n	N_T
СРТМ-К “Шурша”	1998	VII–VIII	50–500	115	5/	
СРТМ-К “Пограничник Петров”	2000	VII–IX	50–815	123	4/	4
СТР “Сопочное”	2002	VII–VIII	50–206	92	1/1	1
СТРМ-К “Панкара”	2003	IX	50–840	106	7/12	
НИС “Профессор Пробатов”	2005	VII–VIII	50–570	147	1/1	
НИС “Профессор Кагановский”	2007	VII	50–200	105	4/6	
То же	2008	VII	50–201	100	3/4	
НИС “Профессор Кизеветтер”	2009	VII–VIII	50–367	157	4/5	4
То же	2010	VII–IX	50–981	260	20/115	17
НИС “ТИНРО”	2011	VII–VIII	50–429	135	2/2	2
То же	2012	IX	92–970	123	16/22	16
НИС “Профессор Пробатов”	2013	VII–VIII	50–570	83	4/3	4
НИС “ТИНРО”	2014	VII	50–579	106	7/8	7
НИС “Профессор Кизеветтер”	2015	VII	50–538	37	6/7	
НИС “ТИНРО”	2017	VII–VIII	50–409	122	1/1	1
НИС “Профессор Кагановский”	2019	VII	50–262	32	3/3	2
Всего				1843	88/190	58

Примечание. СРТМ-К – средний рыболовный морозильный траулер-кормовик, СТР – средний траулер рыболовный, НИС – научно-исследовательское судно. N_R – число результативных тралений (в уловах которых отмечен пятнистый скат *Bathyraja maculata*). Здесь и в табл. 2: N – общее число тралений; здесь и в табл. 3–5: n – число промеренных особей пятнистого ската, экз.; здесь и в табл. 5: N_T – число тралений с измерением температуры придонного слоя воды, где обнаружен скат.

ной части Охотского моря в 1998–2019 гг. (табл. 1, рис. 1). В анализ включены данные тралений, проведённых только в период гидрологического лета (июль–сентябрь) (Лучин и др., 1998) и на глубинах ≥50 м, так как пятнистый скат не отмечен в сублиторальной зоне (Долганов, 1999а; Шейко, Фёдоров, 2000). Средняя скорость судов во время учётных работ составила 3 узла. В качестве орудий лова использовали донные тралы различных модификаций. Все уловы разбирали по общепринятой методике (Борец, 1997).

Распределение пятнистого ската нанесено на карту с использованием программы ArcView GIS 3.3. Частоту встречаемости (%) определяли как соотношение числа результативных тралений (где обнаружен исследуемый вид) к их общему числу. Плотность распределения рассчитывали методом площадей (Аксютина, 1968) с некоторыми дополнениями (Волвенко, 1998, 1999). Затем этот показатель осредняли по батиметрическим и термическим диапазонам. При расчётах для рассматриваемого вида был принят коэффициент уловистости 0.5 (Борец, 1985, 1997).

Среднюю массу пятнистого ската по глубинам и термическим диапазонам рассчитывали как отношение суммарной массы особей к их общему числу в уловах. Абсолютную длину тела (TL) измеряли от кончика рыла до конца хвостового плавника с точностью до 1 см. Всего было промерено 190 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение пятнистого ската в северо-восточной части Охотского моря в период исследований имело прерывистый характер. На значительной части акватории, прилегающей к юго-западному побережью Камчатки, вид в уловах отсутствовал, за исключением поимки двух особей в координатах 51°25′ с.ш., 156°06′ в.д. Однако севернее 53-й параллели плотность скоплений пятнистого ската по численности начала возрастать с максимальными значениями (до 1796 экз/км^2) на восточном склоне впадины ТИНРО (рис. 2а). Примечательно, что западнее 153°30′ в.д. исследуемый вид отмечен не был. Какие-либо различия в плотности распределения по численности и массе мы не выявили. Наибольшие значения относительного обилия по массе (до 3631 кг/км^2) также были зарегистрированы севернее 56° с.ш. на восточном склоне впадины ТИНРО (рис. 2б).

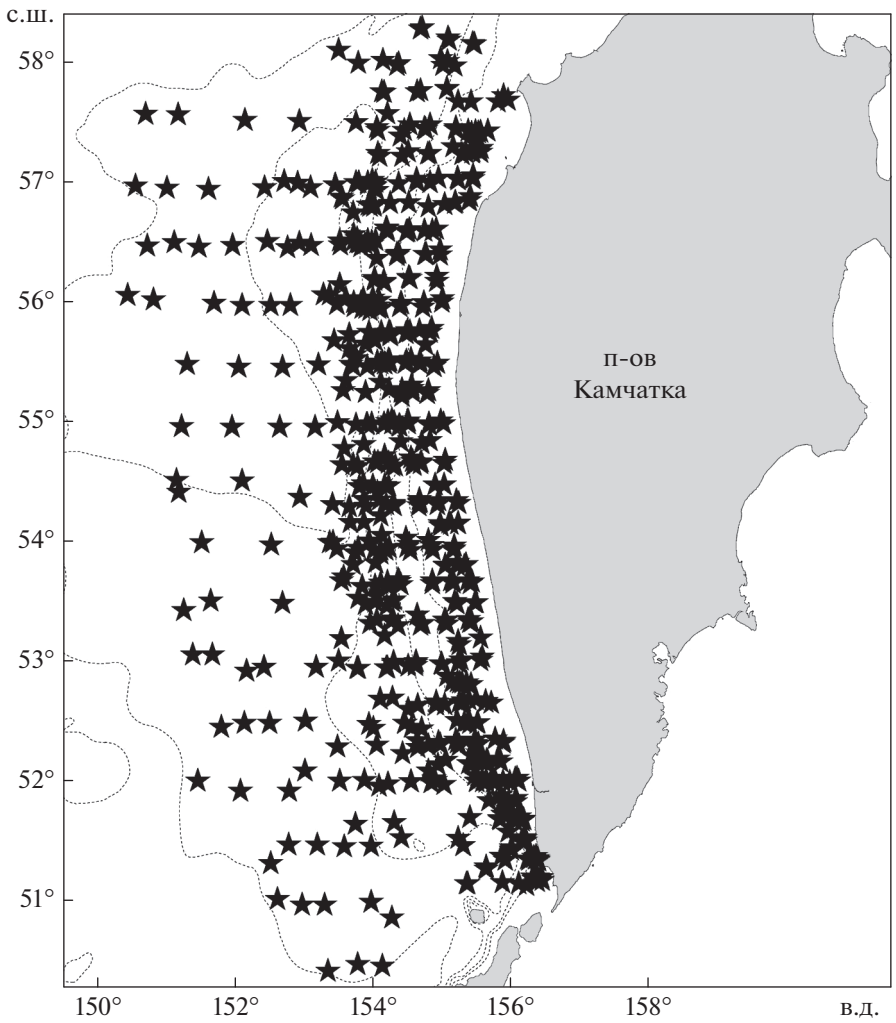


Рис. 1. Общая схема траловых станций (★), выполненных в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 1998–2019 гг. (глубины 50–970 м). Здесь и на рис. 2: (---) – изобаты.

В период исследований в северо-восточной части Охотского моря пятнистого ската регистрировали на глубинах 60–874 м, а наиболее часто – 301–700 м. В то же время высокие уловы за 1 ч траления (преимущественно в кг) и доли по массе были характерны для интервала 100–600 м (табл. 2). При этом вертикальное распределение вида, как и широтное, было неоднородным – с увеличением глубины отмечены изменения плотности скоплений (рис. 3). Наиболее высокие значения относительного обилия по численности были зафиксированы в диапазонах 401–500 и 601–700 м – соответственно 411 и 398 экз/км^2. В свою очередь существенные значения такового по биомассе на единицу площади отмечены преимущественно в интервале до 500 м и достигли 974 кг/км^2. Однако начиная с 501–600 м этот показатель стал резко сокращаться, вплоть до 59.6 кг/км^2 в диапазоне 801–874 м.

В исследованном районе длина пойманных особей пятнистого ската варьировала в пределах 16–117 (в среднем 62.6 ± 2.19) см. В уловах доминировали две размерные группы: 20–30 (24.2%) и 91–100 см (26.8%) (рис. 4). С увеличением глубины доля крупных особей сокращалась – глубже 600 м средние длина и масса были соответственно < 45 см и < 1 кг при полном отсутствии рыб *TL* > 60 см (табл. 3).

Анализ распределения пятнистого ската различных размерных групп по районам тралений показал, что молодь *TL* ≤ 30 см в период работ была отловлена преимущественно на восточном склоне впадины ТИНРО (56°–57° с.ш.). Между тем, среднеразмерные особи стали отмечаться в уловах от 53° с.ш. Несмотря на то что крупные рыбы были зафиксированы повсеместно, основная их часть образовывала скопления на северном участке между 55° и 58° с.ш. (табл. 4).

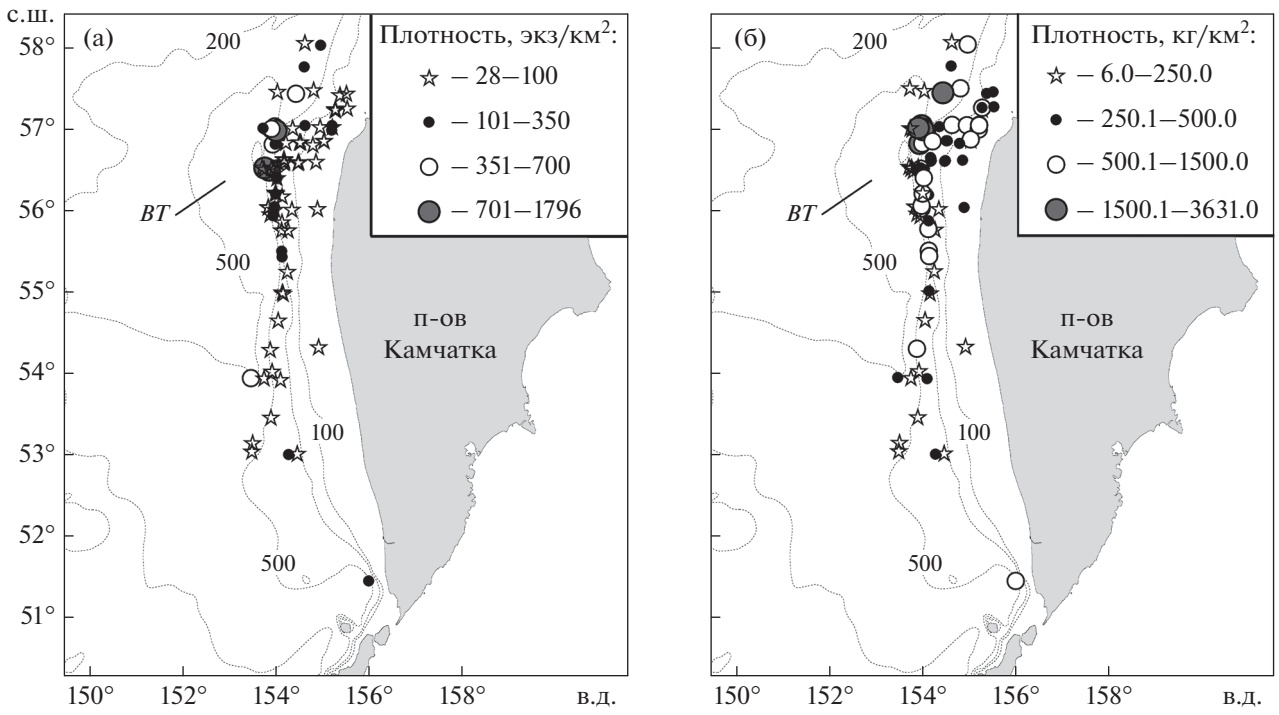


Рис. 2. Распределение пятнистого ската *Bathyraja maculata* по численности (а) и биомассе (б) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2019 гг.: *ВТ* – впадина ТИНРО.

В северо-восточной части Охотского моря в период исследований пятнистый скат был отмечен при температуре придонных вод 0–3.0°С (табл. 5). Высокие значения относительного обилия по биомассе (766.8–768.3 кг/км^2) выявлены для участков с температурой 0.5–1.5°С. Характерно, что в этом диапазоне концентрировались только особи *TL* > 50 см, а средняя масса пойманных рыб в целом составила ~ 5.0 кг. Максимальная средняя плотность по численности (300 экз/км^2) была отмечена в интервале температур 1.5–2.0°С, где были встречены как молодь *TL* < 20–30 см, так и крупные рыбы. Это же отразилось и на средней массе ската, которая составила 1.9 кг. При температуре > 2.0°С мелкие особи отмечены не были.

Таблица 2. Батиметрическое распределение пятнистого ската *Bathyraja maculata* в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2019 гг.

Глубины, м	ЧВ, %	Средний улов за 1 ч траления		Доля в уловах по массе, %			*N*
		экз.	кг	min	max	*M*	
<100	1.0	3	16.7	0.1	4.5	1.9	862
100–200	4.3	4	20.6	0.3	31.6	3.4	490
201–300	8.9	4	20.8	0.5	18.3	3.5	146
301–400	15.0	8	35.2	<0.1	51.7	8.5	100
401–500	12.7	19	42.0	3.0	45.7	16.3	79
501–600	13.1	10	17.0	0.2	37.8	6.4	84
601–700	17.9	17	20.7	0.7	10.3	4.1	28
701–800	9.1	9	6.5	0.4	2.7	1.6	22
>800	6.3	4	2.1	0.6	2.2	1.4	32

Примечание. ЧВ – частота встречаемости; min, max – соответственно минимальное и максимальное значения. Здесь и в табл. 4: *M* – среднее значение.

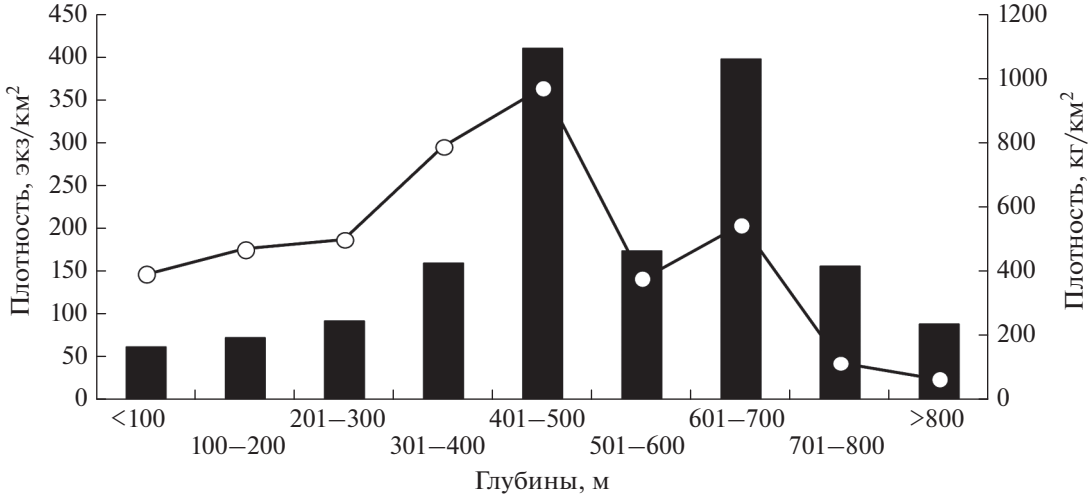


Рис. 3. Средняя плотность распределения пятнистого ската *Bathyraja maculata* по диапазонам глубин в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2019 гг. по численности (■) и биомассе (–○–).

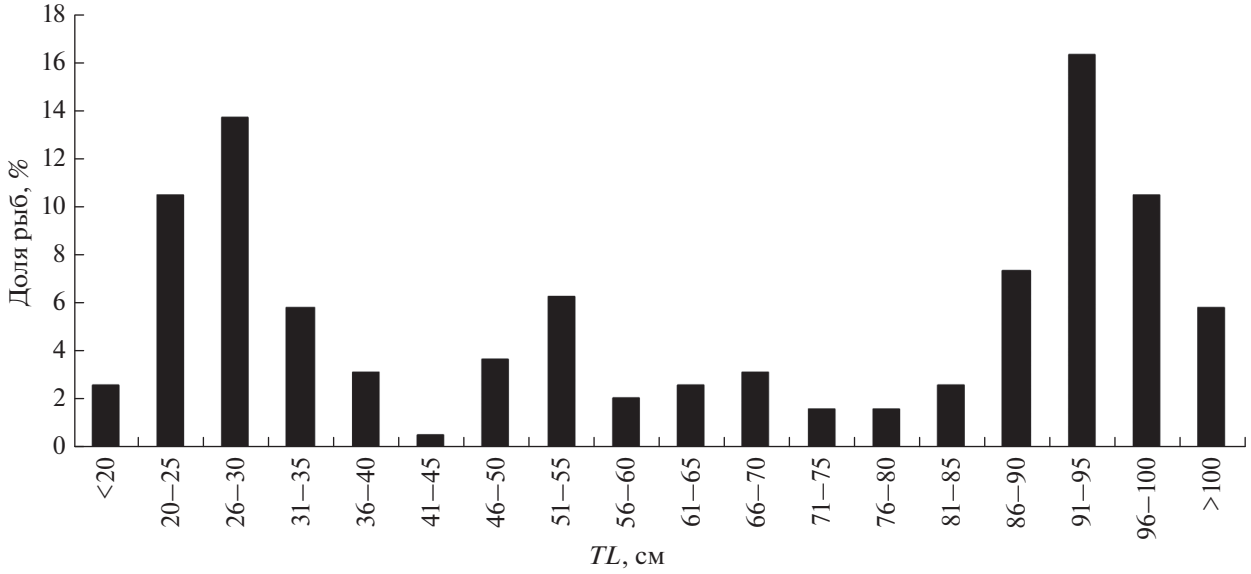


Рис. 4. Размерный состав (абсолютная длина (*TL*)) пятнистого ската *Bathyraja maculata* (средняя *TL* 62.6 ± 2.19 см, *n* = = 190 экз.) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 2002–2019 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение пятнистого ската в районе исследований имело существенные различия как в широтном, так и меридиональном направлениях. Высокие значения плотности зарегистрированы на восточном склоне впадины ТИНРО (рис. 2). Характерно, что постоянство скоплений исследуемого вида именно на этом участке северо-восточной части Охотского моря было отмечено и в многолетнем аспекте (Orlov, Volvenko, 2022). Учитывая отсутствие значительных миграций у представителей рода *Bathyraja* вдоль шельфа и материкового склона (Долганов, 1998г), можно заключить, что восточный склон впадины ТИНРО является преимущественным местом обитания пятнистого ската в исследуемой акватории.

Сравнение полученных нами величин относительного обилия этого вида с таковыми из других районов его обитания показало, что северо-восточная часть Охотского моря значительно уступает акваториям, имеющим малую площадь материкового склона и резкий свал глубин (табл. 6). Наибольшая плотность распределения характерна для вод, прилегающих к Алеутским о-вам, где она по численности достигала 4415 экз/км^2, а по биомассе превышала 7840 кг/км^2 (Stevenson et al.,

Таблица 3. Абсолютная длина (*TL*) и средняя масса пятнистого ската *Bathyraja maculata* в зависимости от глубины поимки в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2019 гг.

Глубины, м	*TL*, см	Масса, кг	n_o/n
<100	84–104 (93.4)	6.239	11/11
100–200	66–117 (95.2)	6.290	25/20
201–300	50–107 (80.9)	5.301	20/13
301–400	29–102 (86.7)	4.940	43/29
401–500	18–104 (59.4)	3.247	58/42
501–600	16–96 (52.6)	1.875	34/25
601–700	19–52 (28.9)	0.810	47/39
701–800	26–57 (42.0)	0.639	7/7
>800	29–53 (43.0)	0.560	4/4

Примечание. Здесь и в табл. 5 значения *TL* приведены в виде пределов варьирования и (в скобках) среднего значения. Здесь и в табл. 5: n_o – общее число пойманных особей, экз.

Таблица 4. Размерный состав пятнистого ската *Bathyraja maculata* в различных участках северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 2002–2019 гг., %

Размерная группа, см	Район тралений, с.ш.					
	51°–52°	53°–54°	54°–55°	55°–56°	56°–57°	57°–58°
<20				10.0	2.4	2.7
20–25				20.0	13.7	2.7
26–30				10.0	16.9	10.8
31–35					8.9	
36–40				10.0	4.0	
41–45					0.8	
46–50		23.1			1.6	5.4
51–55		23.1			2.5	16.2
56–60		7.7				8.1
61–65		30.7			0.9	
66–70	50.0		75.0		0.8	2.7
71–75					0.8	5.4
76–80					2.4	
81–85			25.0		3.2	
86–90				10.0	8.1	8.2
91–95		7.7		30.0	15.3	21.6
96–100	50.0			10.0	12.1	8.1
>100		7.7			5.6	8.1
M, см	82.0	62.4	73.5	58.8	60.4	69.1
n	2	13	4	10	124	37

2008; von Szalay et al., 2011). У Северных Курил и в верхней батиали восточной части Берингова моря данные показатели также были весьма велики. Наименьшая плотность пятнистого ската отмечена у юго-восточной оконечности Камчатки: 49 экз/км^2 и 233.9 кг/км^2 (Орлов, 2010). Подобные различия в целом, по нашему мнению, можно объяснить наличием более пологого рельефа дна вдоль юга Камчатки (до 52°–53° с.ш.) как в тихоокеанских, так и охотоморских водах. Вероятно, по этой же причине в районе исследований зафиксирован прерывистый характер горизонтального распределения вида (рис. 2). Не исключено, что на результаты могла повлиять и менее густая сетка станций у юго-западного побережья Камчатки.

Таблица 5. Распределение пятнистого ската *Bathyraja maculata* в зависимости от температуры придонного слоя воды в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2019 гг.

Температура, °C	Средняя плотность		*TL*, см	Средняя масса, кг	$N_T/n/n_o$
	экз/км^2	кг/км^2			
0.0–0.5	58	342.0	84–98 (92.8)	5.780	5/4/5
0.5–1.0	156	766.8	52–107 (87.5)	4.925	13/12/37
1.0–1.5	151	768.3	64–104 (91.2)	5.014	13/20/33
1.5–2.0	300	528.1	16–104 (49.2)	1.926	23/118/127
2.0–2.5	96	655.1	93–97 (95.0)	6.820	1/2/2
2.5–3.0	65	217.3	66–97 (76.3)	3.727	3/3/3

Таблица 6. Максимальные значения плотности распределения пятнистого ската *Bathyraja maculata* в различных районах северной части Тихого океана

Район	Плотность		Источник информации
	экз/км^2	кг/км^2	
Залив Аляска	89		Stevenson et al., 2008
Восточная часть Берингова моря	2351	5877.0*	Stevenson et al., 2008; Hoff, 2016b
Алеутские о-ва	4415	>7840.0*	Stevenson et al., 2008; von Szalay et al., 2011
Юго-восточная оконечность Камчатки	48*	233.9*	Орлов, 2010
Тихоокеанские воды Северных Курил	2195*	6028.8*	То же
Северо-восточная часть Охотского моря	1796	3630.9	Наши данные

Примечание. * Значение стандартизировано на км^2.

Пятнистый скат является типичным представителем мезобентали, область вертикального распространения которого охватывает глубины 73–1200 м (McEachran, Miyake, 1990, Долганов, 1999а; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Hoff, Britt, 2003; Stevenson et al., 2008). Ранее было показано (Фатыхов и др., 2000; Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006), что в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки в течение всего года он многочислен в диапазоне 250–500 м. На материковом склоне восточной части Берингова моря и у Алеутских о-вов данный вид образует основные скопления на глубинах 300–400 м (Stevenson et al., 2008; Ormseth et al., 2015). Однако в исследуемой акватории в период гидрологического лета высокая плотность была зарегистрирована в более широком диапазоне – 300–700 м. В то же время в целом по глубинам изменения относительного обилия по численности и по массе имели разнонаправленный характер (рис. 3), что можно объяснить доминированием более мелких особей глубже 600 м (табл. 3). Подчеркнём, что подобная пространственная дифференциация по различным размерным группам была отмечена ранее для многих мезобентальных видов скатов (Долганов, 1998г; Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Антоненко и др., 2007; Панченко и др., 2017). Согласно сведениям упомянутых авторов, в летний период с уменьшением глубины возрастает численность средне- и крупноразмерных особей с последующим их тотальным доминированием в верхних участках шельфа. Схожую особенность распределения пятнистого ската в северо-восточной части Охотского моря показали результаты и наших исследований, в ходе которых в диапазоне 60–200 м были встречены рыбы *TL* исключительно > 65 см.

Заметим, что присутствие мелких особей на бóльших глубинах у некоторых верхнебатиальных видов скатов Долганов (1998в, 1998г) связывает с наличием нереста, проходящего у нижней границы их вертикального распространения. После вылупления из яйцевых капсул молодь некоторое время (предположительно 2–3 года) остаётся на нерестилищах. Как показали недавние наблюдения (Hoff, 2008, 2016a; Панченко, Антоненко, 2020; Баланов и др., 2021), обнаружение мелких особей всегда сопровождается значительным приловом яиц, как пустых, так и с развивающимися эмбрионами. По объективным причинам мы не располагаем информацией о наличии яйцевых капсул в уловах в период исследований. Однако исходя из полученных нами данных (табл. 3, 4), не исключено, что на восточном склоне впадины ТИНРО в интервале глубин 601–874 м располагается одно из нерестилищ исследуемого вида.

О термических условиях обитания пятнистого ската известно немного. В работе Долганова (1998а) упоминается, что исследуемый вид в целом в дальневосточных морях обитает в узком диапазоне температур – от 0 до 3.6°С. В других публикациях (Фатыхов и др., 2000; Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006) сообщается, что в тихоокеанских водах у Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки он был зарегистрирован при температуре воды у дна от −0.5 до 4.0°С, а наиболее часто при 3.0–4.0°С. По нашим материалам, в северо-восточной части Охотского моря высокая плотность вида была характерна при более низких значениях температуры (табл. 5). Обращает на себя внимание "узость" термических условий обитания (1.5–2.0°С) мелких особей пятнистого ската *TL* < 20–30 см. Однако данное обстоятельство можно объяснить особенностями батиметрического распределения (табл. 3) – молодь придерживается тех участков дна, водная среда над которыми менее всего подвержена изменениям температуры. В целом же можно заключить, что в период гидрологического лета в северо-восточной части Охотского моря пятнистый скат обитает в пределах двух водных масс: промежуточной, к которой приурочены средне- и крупноразмерные особи, и глубинной, заселённой в основном молодью. По сведениям Морошкина (1966), глубина залегания первой варьирует от 100–150 до 400–700 м, а вторая располагается в горизонтах 600–1350 м.

Максимальная известная длина пятнистого ската зарегистрирована для северо-восточной части Тихого океана и составляет 147 см (Stevenson et al., 2007; Ebert et al., 2017). Напротив, в азиатской части ареала данный показатель несколько меньше – 134 см – и отмечен в тихоокеанских водах Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006). Пятнистый скат в районе наших исследований достигает меньших размеров – 117 см. Подобные различия в длине тела, по-видимому, обусловлены более суровым гидрологическим режимом Охотского моря, который в значительной степени влияет на темп роста исследуемого вида. Заметим, что выявленная нами сложная структура размерного состава в целом (рис. 4) характерна для значительного числа видов скатов, обитающих в северной части Тихого океана. Орлов с соавторами (2006) объясняют это наличием в популяциях одновременно нескольких поколений. Не исключаем, что данное обстоятельство связано и со специфическим характером распределения особей пятнистого ската разных размерных групп по глубинам (табл. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пятнистый скат в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета распределён неравномерно. Южнее 53° с.ш. вид почти не отмечается, а основные скопления образует на восточном склоне впадины ТИНРО. Однако здесь их плотность меньше по сравнению с другими районами обитания, где имеется резкий свал глубин и малая площадь материкового склона.

Область вертикального распространения пятнистого ската в июле–сентябре охватывает диапазон 60–874 м. Наибольшие значения относительной численности зарегистрированы для глубин 401–500 и 601–700 м, биомассы – до 500 м с последующим её сокращением, что связано с разным характером распределения особей различных размерных групп. Молодь в исследованном районе концентрируется у нижней границы обитания (>600 м), а крупные рыбы *TL* > 65 см в основном приурочены к шельфу и прилегающим участкам материкового склона. На восточном склоне впадины ТИНРО на глубинах 601–874 м предположительно располагается одно из нерестилищ этого вида.

Вертикальное распространение пятнистого ската в северо-восточной части Охотского моря тесно связано с термическими условиями обитания. Исследуемый вид отмечен в пределах двух водных масс, промежуточной и глубинной, при температуре придонных вод 0–3.0°С. При этом более крупные особи встречаются как в диапазоне, близком к 0°С, так и в интервале 2–3°С. Молодь, наоборот, заселяет те участки дна, которые менее подвержены колебаниям температуры (1.5–2.0°С).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксютина З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.

Антоненко Д.В., Пущина О.И., Соломатов С.Ф. 2007. Распределение и некоторые черты биологии щитоносного ската *Bathyraja parmifera* (Rajidae, Rajiformes) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 311–319.

Баланов А.А., Панченко В.В., Савин А.Б. 2021. Первое обнаружение нерестилища ската Таранца *Bathyraja taranetzi* (Dolganov, 1983) и фиолетового ската *B. violacea* (Suvorov, 1935) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Там же. Т. 47. № 1. С. 67–72. https://doi.org/10.31857/S0134347520060029

Борец Л.А. 1985. Состав донных рыб на шельфе Охотского моря // Биология моря. Т. 11. № 4. С. 54–59.

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.

Виноградская А.В., Матвеев А.А., Терентьев Д.А. 2022. Новые данные по промыслу и состоянию запасов ска-

тов семейства Arhynchobatidae у западного побережья Камчатки // Вестн. КамчатГТУ. Вып. 59. С. 49–61. https://doi.org/10.17217/2079-0333-2022-59-49-61

Волвенко И.В. 1998. Проблемы оценки обилия рыб по данным траловой съемки // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.

Волвенко И.В. 1999. Некоторые алгоритмы обработки данных по обилию и размерно-весовому составу уловов // Там же. Т. 126. С. 177–195.

Долганов В.Н. 1998а. Абиотические условия среды обитания скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // Там же. Т. 124. С. 429–432.

Долганов В.Н. 1998б. Питание скатов семейства Rajidae и их роль в экосистемах дальневосточных морей России // Там же. Т. 124. С. 417–424.

Долганов В.Н. 1998в. Размножение скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // Там же. Т. 124. С. 425–428.

Долганов В.Н. 1998г. Распределение и миграции скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // Там же. Т. 124. С. 433–437.

Долганов В.Н. 1999а. Географическое и батиметрическое распространение скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России и сопредельных водах // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 428–430.

Долганов В.Н. 1999б. Запасы скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России и перспективы их промыслового использования // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 650–652.

Долганов В.Н. 2005. Размеры, возраст и рост скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // Там же. Т. 143. С. 84–89.

Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 83–98.

Иванов О.А. 2002. Состояние охотоморских ресурсов второстепенно значимых и непромысловых видов рыб донных и придонных биотопов по сборам второй бассейновой экспедиции 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 1079–1096.

Лучин В.А., Лаврентьев В.М., Яричин В.Г. 1998. Гидрологический режим // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 92–175.

Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 68 с.

Орлов А.М. 1998. Материалы по питанию массовых видов глубоководных скатов (*Bathyraja* spp., Rajidae) из тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 659–668.

Орлов А.М. 2006а. К обоснованию промысловой меры дальневосточных скатов (сем. Rajidae) на примере массовых западноберинговоморских видов // Тр. ВНИРО. Т. 146. С. 252–264.

Орлов А.М. 2006б. Пятнистый скат – *Bathyraja maculata* Ishiyama et Ishihara, 1977 // Промысловые рыбы России. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО. С. 46–47.

Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.

Орлов А.М., Токранов А.М., Фатыхов Р.Н. 2006. Условия обитания, относительная численность и некоторые особенности биологии массовых видов скатов прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 8. С. 38–53.

Панченко В.В., Антоненко Д.В. 2020. Об обнаружении нерестилища щитоносного ската *Bathyraja parmifera* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 617–620. https://doi.org/10.31857/S0042875220050069

Панченко В.В., Пущина О.И., Бойко М.И., Калчугин П.В. 2017. Распределение и некоторые черты биологии ската Берга *Bathyraja bergi* в российских водах Японского моря // Там же. Т. 57. № 4. С. 415–423. https://doi.org/10.7868/S0042875217040117

Савин А.Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Там же. Т. 52. № 4. С. 432–445.

Терентьев Д.А., Золотов А.О. 2012. Промысел и многолетняя динамика биомассы скатов (*Bathyraja*) у западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 169. С. 32–40.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2014. Скаты рода *Bathyraja* прикамчатских вод // Тр. II Междунар. науч.-практ. конф. “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоёмов”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 57–60. https://doi.org/10.13140/2.1.5003.2322

Токранов А.М., Орлов А.М. 2016. Ромбовые скаты рода *Bathyraja* северо-западной части Берингова моря // Природные ресурсы и комплексное освоение прибрежных районов Арктической зоны. Архангельск: Изд-во ФИЦКИА РАН. С. 448–453.

Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 52 с.

Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 366 с.

Фатыхов Р.Н. 2013. Питание массовых видов скатов рода *Bathyraja* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Тр. СахНИРО. Т. 14. С. 129–142.

Фатыхов Р.Н., Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н., Немчинов О.Ю. 2000. Пространственное распределение массовых видов скатов рода *Bathyraja* в районе северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в различные сезоны 1996–1997 гг. // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 104–120.

Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских о-вов // Там же. С. 7–40.

Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 484 с.

Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы.

Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. 2016. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. 1. Региональные особенности распределения биомассы рыб // Изв. ТИНРО. Т. 186. С. 3–31.

Ebert D.A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope // J. Fish Biol. V. 66. № 3. P. 618–649. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00628.x

Ebert D.A., Bigman J.S., Lawson J.M. 2017. Biodiversity, life history, and conservation of Northeastern Pacific Chondrichthyans // Adv. Mar. Biol. V. 77. P. 9–78. https://doi.org/10.1016/bs.amb.2017.07.001

Hoff G.R. 2008. A nursery site of the Alaska skate (*Bathyraja parmifera*) in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 106. № 3. P. 233–244.

Hoff G.R. 2016a. Identification of multiple nursery habitats of skates in the eastern Bering Sea // J. Fish Biol. V. 88. № 5. P. 1746–1757. https://doi.org/10.1111/jfb.12939

Hoff G.R. 2016b. Results of the 2016 eastern Bering Sea upper continental slope survey of groundfish and invertebrate resources // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-339. 272 p. https://doi.org/10.7289/V5/TM-AFSC-339

Hoff G.R., Britt L.L. 2003. The 2002 eastern Bering Sea upper continental slope survey of groundfish and invertebrate resources // Ibid. NMFS-AFSC-141. 286 p.

Hoff G.R., Britt L.L. 2011. Results of the 2010 eastern Bering Sea upper continental slope survey of groundfish and invertebrate resources // Ibid. NMFS-AFSC-224. 300 p.

Maurer J.R. 2009. Life history of two Bering Sea slope skates: *Bathyraja lindbergi* and *B. maculata*: MSc. Thesis. Seaside: Calif. State Univ., 101 p.

McEachran J.D., Miyake T. 1990. Zoogeography and bathymetry of skates (Chondrichthyes, Rajoidei) // Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. № 90. P. 305–326.

Orlov A.M. 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. V. 5. № 1. P. 1–17.

Orlov A.M. 2003. Diets, feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates (Rajidae) in the western Bering Sea // Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 7. № 2. P. 45–60.

Orlov A.M., Volvenko I.V. 2022. Long-term changes in the distribution and abundance of nine deep-water skates (Arhynchobatidae: Rajiformes: Chondrichthyes) in the Northwestern Pacific // Animals. V. 12. № 24. Article 3485. https://doi.org/10.3390/ani12243485

Orlov A., Tokranov A., Fatykhov R. 2006. Common deep-benthic skates (Rajidae) of the northwestern Pacific: basic ecological and biological features // Cybium. V. 30. № 4. P. 49–65. https://doi.org/10.26028/cybium/2006-304supp-008

Ormseth O.A., Foy R., Davis C.D. et al. 2015. *Bathyraja maculata* // IUCN Red List of Threatened Species. Article e.T161350A80674766. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T161-350A80674766.en

Stevenson D.E., Orr J.W., Hoff G.R., McEachran J.D. 2007. Field guide to sharks, skates, and ratfish of Alaska. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program; University of Alaska, 77 p.

Stevenson D.E., Orr J.W., Hoff G.R., McEachran J.D. 2008. Emerging patterns of species richness, diversity, population density, and distribution in the skates (Rajidae) of Alaska // Fish. Bull. V. 106. № 1. P. 24–39.

Von Szalay P.G., Rooper C.N., Raring N.W., Martin M.H. 2011. Data Report: 2010 Aleutian Islands bottom trawl survey // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-215. 153 p.

Zenger H.H., Jr. 2004. Data report: 2002 Aleutian Islands bottom trawl survey // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-143. 247 p.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 675–703

УДК 597.553.2.591.5

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА КАРЛИКОВЫХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) ИЗ ОЗЁР ТОККО И БОЛЬШОЕ ЛЕПРИНДО (ЗАБАЙКАЛЬЕ). 1. ЧИСТЫЕ ФОРМЫ

© 2023 г. М. Ю. Пичугин[1, 2, *], Н. Б. Коростелёв[3], С. С. Алексеев[2]

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

[2]*Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 17.02.2023 г.
После доработки 16.04.2023 г.
Принята к публикации 17.04.2023 г.

Представлены результаты исследования роста, последовательности закладки и особенностей развития элементов скелета, пропорций тела и меристических признаков выращенных в лабораторных условиях личинок и мальков двух карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из Забайкалья: с нерестом на береговом склоне (оз. Токко) и с глубоководным нерестом (оз. Большое Леприндо). Гольцы оз. Большое Леприндо демонстрируют замедленные темпы роста и морфогенеза, ретардацию закладки серии предорсалий и её смещение с личиночного на мальковый период онтогенеза, но акселерацию развития позвоночника. Отмечена высокая смертность предличинок гольцов этого озера, связанная с переходом к экзогенному питанию. Впервые обсуждена проблема перестройки раннего онтогенеза гольцов рода *Salvelinus* в связи с освоением глубоководного биотопа. У личинок гольцов оз. Токко закладка тел позвонков часто сопровождалась образованием аномальных костных структур внутри хорды. Феномен проникновения скелетогенных клеток в хорду, описанный у гибридов симпатрических форм гольцов, обнаружен у “чистой” формы впервые. Прослежено формирование в онтогенезе характерных морфологических черт двух форм. Выявлены различия в пропорциях тела молоди, соответствующие различиям взрослых рыб.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus* complex, карликовые формы, глубоководная специализация, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, малёк, аномалии скелета.

DOI: 10.31857/S004287522306019X, **EDN:** AMSBTU

Гольцы рода *Salvelinus* распространены циркумполярно между 82° и 31° с.ш. и населяют самые разнообразные водоёмы (моря, озёра, реки, ручьи) арктической, субарктической и бореальной зон. Уникальное в сравнении с другими родами семейства Salmonidae морфоэкологическое разнообразие представителей этой группы связывают со значительной растянутостью морфогенеза, относительной автономностью развития разных структур в раннем онтогенезе и способностью потреблять любые животные корма (Rounsefell, 1962; Кохменко, 1965; Balon, 1980a; Sandlund et al., 1992; Parsons et al., 2011). Онтогенетические факторы являются одной из фундаментальных основ эволюции (Gould, 1977; Hall, 1999). Наиболее важную роль в эволюционной дивергенции близких видов рода *Salvelinus* и их внутривидовых форм играют события раннего онтогенеза, во время которого протекают интенсивные процессы дифференцировки и организм проходит самые чувствительные стадии развития (Balon, 1980b, 1980c, 1980d; Павлов, 2007; Пичугин, 2015). Высокое разнообразие онтогенезов выявлено среди многочисленных форм, входящих в состав высокополиморфных комплексных видов – арктического гольца *S. alpinus* complex (Skúlason et al., 1989; Eiríksson et al., 2005; Пичугин, 2009б; Kapralova et al., 2015) и северной мальмы *S. malma* complex (Пичугин, 2015; Esin et al., 2018, 2021). Освоение разными формами гольца различных ресурсов, в том числе пищевых, индуцирует изменения в морфологии, в частности, в морфологии челюстного аппарата (Parsons et al., 2010, 2011; Пичугин, 2019). Эти изменения выявляются в раннем онтогенезе как частные гетерохронии относительного времени закладок и скорости дифференцировок элементов скелета и развивающихся органов

(Skúlason et al., 1989; Пичугин, Чеботарева, 2011; Пичугин, 2020).

Результаты современных исследований раннего краниофациального морфогенеза у арктического гольца связывают модификации костей черепа со сдвигами сроков экспрессии скелетных генов, вызванных генетическими изменениями регуляторных элементов. Считается, что эти изменения сыграли ведущую роль в возникновении фенотипического разнообразия многих озёрных форм наиболее исследованного в этом отношении на европейской части ареала арктического гольца (Ahi et al., 2014; Kapralova et al., 2015; Guðbrandsson et al., 2018; Beck et al., 2019). Близким и перспективным направлением онтогенетических исследований является изучение степени постзиготической изоляции форм гольцов, закономерностей и нарушений наследования и экспрессии материнских и отцовских фенотипических признаков в раннем онтогенезе их гибридов (Пичугин, 2009а, 2021; Horta-Lacueva, 2021). Так, на морфологически контрастных формах арктического гольца из оз. Тингваллаватн (Исландия) продемонстрировали замедление эмбрионального развития гибридов и разнообразие закладывающихся краниофациальных фенотипов – от промежуточных и сходных с материнскими до трансгрессивных, выходящих за пределы изменчивости родительских форм (Kapralova, 2014). А на гибридах двух глубоководных форм – дериватов северной мальмы оз. Кроноцкое (Камчатка) – высокую смертность при абортивном вылуплении, замедление эмбрионального развития, аномалии и частные гетерохронии в развитии элементов скелета, к примеру: сросшиеся позвонки, промежуточные состояния части пластических и меристических признаков, гибридное новообразование формы vomer и glossohyale (Пичугин, 2021).

Озёра горных районов Северного Забайкалья[1] населены представителями реликтовой группировки арктического гольца, образующими пучки карликовых, мелких и крупных форм гольцов с различной степенью репродуктивной изоляции, генетическим, морфологическим и биологическим своеобразием (Алексеев и др., 2021а). Ранний онтогенез и особенности становления морфологического облика этих форм изучали единично в силу сложности сбора и транспортировки живого материала и большой продолжительности начальных этапов развития этих холодноводных рыб (Павлов и др., 1993; Пичугин, 2009б). Карликовые формы арктического гольца из забайкальских озёр Большое Лепринди и Токко (далее кБЛ и кТО), ещё недавно симпатричные с ныне исчезнувшими в обоих озёрах гольцами крупной формы, и в оз. Токко, с резко сократившимися в численности гольцами мелкой формы, подробно изучены во взрослом состоянии и привлекают внимание значительными морфологическими и экологическими различиями (Alekseyev et al., 2013; Алексеев и др., 2019, 2021б). Их личинок и мальков в относительно глубоких озёрах отловить не удаётся, и проследить формирование этих различий в онтогенезе можно только на лабораторном материале. Сроки нереста кБЛ и кТО перекрываются, что позволяет исследовать развитие не только гольцов чистых форм, но и их гибридов.

Цель настоящей работы – описать особенности роста, остеогенеза и формирования морфологического облика гольцов карликовых форм, кТО и кБЛ, в интервале онтогенеза от вылупления до малькового периода в лабораторных условиях; провести сравнительный анализ для выявления их специфических черт в связи с образом жизни и для последующего сравнения с реципрокными гибридами этих форм, полученными параллельно и выращенными в сходных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Горные озёра Большое Лепринди (56°37′ с.ш., 117°31′ в.д.) и Токко (57°11′ с.ш., 119°41′ в.д.) расположены в пределах забайкальской части ареала арктического гольца в 150 км друг от друга, первое – на территории Забайкальского края, второе – вблизи его границы на территории республики Саха (Якутия). Их характеристика, географическое положение на карте и особенности населяющих их форм арктического гольца приведены в работах Алексеева с соавторами (Alekseyev et al., 2013; Алексеев и др., 2019, 2021а, 2021б). Для изучения событий раннего онтогенеза мелкоячейными жаберными сетями отлавливали текучих производителей и сухим способом осеменяли икру 8–20 карликовых самок спермой 15–20 карликовых самцов (кТО – со 2 по 10 августа 2016–2020 гг., кБЛ – с 1 по 23 августа 2013–2018 гг.). После набухания икру в течение 37–55 сут выдерживали в озере или в холодильной установке с аэрируемым аквариумом, затем во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии Московского государственного университета (5 сут при ~1°С). Там при температуре 1–5°С (2013–2014 гг.), 5–7°С (2015, 2016, 2018–2020 гг.) и 6–8°С (2017 г.) проводили её дальнейшую инкубацию и подращивание молоди (далее – тёплый режим), как описано ранее (Алексеев и др., 2019, 2021б). Помимо этого часть икры карликовых гольцов оз. Токко, собранной в 2019 г., инкубировали в холодном режиме (далее кТх): после короткой (9 сут) предварительной инкубации при 4.5–4.8°С и транспортировки в лабораторию во льду (в течение 2 сут)

[1] Мы используем название Забайкалье применительно ко всей территории Байкальской горной страны в пределах Забайкальского края, Иркутской области, республики Бурятия и юга республики Саха (Якутия), на которой обитает арктический голец.

развитие продолжалось до вылупления и 1 мес. после него при 2°С, далее – при 5–7°С.

Сбор икры от довольно многочисленных текучих производителей кТО не представлял сложности. А от каждой самки кБЛ из-за значительных потерь икры при подъёме сетей с большой глубины (35–50 м) и извлечении объячеенных текучих особей удавалось собрать лишь несколько десятков икринок, общее их число в каждом году составляло от 80 до ~250 шт. Оплодотворение во всех партиях и кТО, и кБЛ было низким и не превышало 40–60%.

Икру, размещённую однослойно, содержали в плавучих сетчатых прямоугольных садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, помещённых в холодильную установку. Частичную (~1/4–1/3 объёма) смену дистиллированной воды производили еженедельно. Вскоре после вылупления активных (подвижных) предличинок одного возраста (число суток от вылупления) пересаживали в аквариумы объёмом 2, 10 и 20 л с плотностью 5–10 экз/л, а лежащих на боку для обеспечения лучшей пассивной аэрации сохраняли в садках до наступления у них подвижной фазы. После перехода на этап смешанного питания личинок рассаживали с плотностью 2.5 экз/л, по мере их роста в течение 6–8 мес. плотность уменьшали до 0.5 экз/л, а к мальковому периоду – до 0.1–0.2 экз/л. Икру инкубировали в темноте, а молодь развивалась при естественном фотопериоде.

Фиксировали время развития от оплодотворения до появления пигмента в глазах и начала циркуляции красной крови, вылупления, от вылупления до заполнения воздухом плавательного пузыря и начала этапа смешанного питания. Кормили планктонными рачками *Daphnia* и *Diaptomus,* мелкими личинками хирономид (Chironomidae). Начало питания отмечали по активным попыткам схватывания подвижных объектов и появлению фекалий, появление воздуха в пузыре – по длительному пребыванию особей в толще воды. Пробы (по 3–5 экз.) отбирали с периодичностью 1 раз в 3–5 сут в начале подращивания и в 10–25 сут с 4-го месяца подращивания. После достижения года после вылупления пробы брали с периодичностью 1 раз в 1–2 мес. При этом в связи с большим количеством проб вносили в таблицы только те из них, между которыми выявляли качественные различия по нескольким из использованных для сравнения признаков. Исследовали всех погибших особей. Материалы разных лет на фоне высокой изменчивости внутри выборок из каждого озера объединили, за исключением особей кТх. Всего изучили степень развития скелета 275 особей кТО, 45 особей кТх и 156 особей кБЛ. Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников проводили по ранее описанной методике (Пичугин, 2009б), обозначения признаков и ранговые оценки их состояний (степени дифференцировки соответствующих структур) приведены в примечании к соответствующей таблице. Длину особей по Смитту (*FL*) измеряли от конца рыла до середины заднего края плавниковой каймы, после достижения плавниковыми лучами края хвостового плавника – до конца его средних лучей. До бифуркации плавника эта длина соответствует абсолютной длине тела (*TL*). Число поздно закладывающихся в онтогенезе чешуй в боковой линии определяли у немногих особей *FL* > 60 мм, выращенных до двух–трёх с половиной лет. Помимо изучения костных структур у особей *FL* > 27 мм подсчитывали число пилорических придатков.

Для сравнительного анализа и графического представления динамики развития молоди определяли средний суммарный показатель степени её дифференцировки по совокупности признаков. Ранг, оценивающий состояние каждого признака, делили на максимальный возможный для данного признака (например, для *dent* (dentale) – на 6, для *pop* (praeoperculum) – на 4). Для меристических признаков число заложившихся элементов соответствующей сериальной структуры делили на максимальное их число, отмеченное в данной популяции (например, *sp.br.* (число жаберных тычинок) у кТО – на 38, кБЛ – на 43). Полученные для разных признаков значения складывали и делили на число признаков, при этом значения результирующего показателя лежат в пределах от 0 (отсутствие костных закладок всех элементов) до 1 (дефинитивное состояние всех признаков).

У лабораторной молоди (n = 50) оценивали 27 промеров тела (Алексеев и др., 2014), измерявшихся окуляр-микрометром под бинокулярной лупой. Также определяли длину наибольшей жаберной тычинки, которую выражали в % длины головы (n = 60). Для сравнения использовали наши данные по пластическим признакам 67 и меристическим признакам 110–162 диких взрослых гольцов карликовой формы длиной *FL* 120–200 мм из двух озёр, а также изучили меристические признаки и длину жаберных тычинок 17 экз. дикой молоди длиной *FL* 80–120 мм.

Определяли значимость различий по дискретным признакам (ранговые оценки, меристические признаки) между парами выборок по *U*-критерию Манна–Уитни, между несколькими выборками – по критерию Краскела–Уоллиса. Значимость различий средних значений непрерывных признаков оценивали по *t*-критерию Стьюдента. Проводили анализ главных компонент (ГК) по преобразованным по уравнению аллометрической зависимости значений признака от *FL* логарифмам 26 промеров (Reist, 1985). При этом использовали

стандартизованные данные, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равнялась корню квадратному из собственного значения. Преобразование признаков лабораторной молоди проводили к *FL* 50 мм, диких взрослых гольцов – к *FL* 150 мм (средние длины включённых в анализ особей) с использованием аллометрических коэффициентов, вычисленных отдельно для гольцов из двух озёр и для молоди и взрослых рыб. Вычисления выполняли в программе StatSoft STATISTICA, версия 12.

В работе использовали следующую периодизацию раннего развития гольцов: по выходе из оболочки – свободный эмбрион, с появлением первых костей – предличинка, перешедшая на смешанное питание личинка с желточным мешком – ранняя личинка, личинка с первыми зачатками чешуи – поздняя личинка, полностью покрытая чешуёй особь – малёк.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие карликовых гольцов озера Токко

Диаметр икринок кТО составил 5.1–6.8 (в среднем 6.10) мм в начале лабораторной инкубации, а после удаления погибших яиц перед вылуплением эмбрионов – 5.5–7.5 (6.66) мм. Цвет икринок интенсивно жёлтый – по Hex-коду: #D1E231 (грушево-зелёный) и #FDE910 (лимонный). Появление пигмента в глазных бокалах и начало циркуляции красных элементов крови произошло во время транспортировки икры, т.е. ранее 43 сут (около 120 градусо-дней) после оплодотворения (по данным 2018 и 2020 гг.). Вылупление эмбрионов наблюдали на 88–91 сут (478–496 градусо-дней) в 2016 г., на 77 сут (435 градусо-дней) – в 2017 г., на 101–103 сут (510–570 градусо-дней) – в 2018–2019 гг., на 82–88 сут (482–510 градусо-дней) в 2020 г., а в холодной серии (кТх) в 2019 г. – на 131–138 сут (283–297 градусо-дней). Длина свободных эмбрионов составила в 2017 г. 17.5–20.4 (в среднем 18.5) мм (n = 25), в 2019 г. – 15.4–20.8 (17.8) мм (n = 38), в 2020 г. – 17.5–19.2 (18.1) мм (n = 10). Они были сильно пигментированы меланином с окрашенными оранжевым пигментом спинным и анальным плавниками и плавниковой каймой. Незначительная часть особей после вылупления лежала на боку, другая, с выраженным отрицательным фототаксисом, скучивалась в углы садков. В течение 25 сут бóльшая часть лежащих на боку предличинок встала на грудные плавники. *FL* всех предличинок не изменилась, составив 16.6–18.5 (в среднем 17.6) мм, у них появились окрашивающиеся ализарином окостенения: игловидные maxillare, dentale, parasphenoideum, едва заметные operculum и interoperculum, два зуба над будущей glossohyale, две–три пары жаберных лучей (рис. 1), короткие лучи из одного членика в спинном (*D*, 6–11 лучей), анальном (*A*, 3–7), грудных (*P*, 5–6) плавниках и три гипуралии в хвостовом стебле. В хвостовом плавнике (*C*) имелось 20–22 луча, состоящих из двух–трёх члеников. У особей в возрасте 37 сут отмечен соматический рост (*FL* 20.0–23.0 (21.8) мм), появились зачатки praeoperculum, frontale, articulare, парный зачаток glossohyale, пять–шесть лучей в брюшных плавниках (*V*), третий членик в лучах *C* (лучи достигли края плавниковой каймы) (табл. 1), окостенели все гипуралии, верхние и нижние остистые отростки и рёбра.

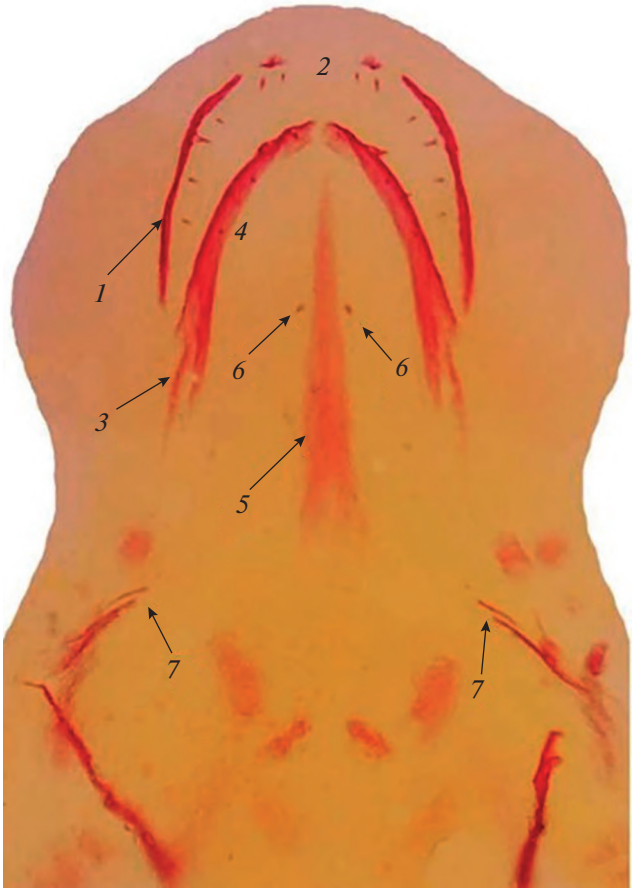


Рис. 1. Голова предличинки карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко в возрасте 26 сут (вид снизу, вентродорсальная проекция). Видны зачатки maxillare (*1*) и praemaxillare (*2*) с зачатками не приросших к костным пластинкам зубов, anguloarticulare (*3*), dentale (*4*), parasphenoideum (*5*), два зуба на месте закладки glossohyale (6) и три пары жаберных лучей (*7*).

Следующую волну окостенений при задержке линейного роста (*FL* 19.8–22.7 (21.5) мм) наблюдали к возрасту 47–48 сут (n = 7). В жаберных дугах 57% предличинок окостенели две–три жаберные тычинки и короткое ceratobranchiale в нисходящей ветви жаберной дужки, появились

Таблица 1. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Токко в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	26 (5)	37 (3)	47–48 (7)	61–66 (8)	74 (3)
FL, мм	16.6–18.5 / 17.6 ± 0.4	20.0–23.0 / 21.8 ± 0.7	19.8–22.7 / 21.5 ± 0.3	20.9–23.1 / 21.6 ± 0.3	23.6–24.0 / 23.8 ± 0.1
P	5.4 (5–6)	9.3 (9–10)	11.8 (11–12)	11.1 (10–12)	12.3 (12–13)
D	8.8 (6–11)	13	13.2 (13–14)	13.0 (12–14)	13.3 (13–14)
A	5.6 (3–7)	10.3 (10–11)	11.2 (10–12)	10.9 (9–12)	12.0 (11–13)
V	0	5.7 (5–6)	7	6.6 (5–8)	8
Dn	1	1	2	1.5 (1–2)	2
Pn	1	1	1	1	1
An	1	1	1	1	2
Vn	0	1	1	1	1
*Cn*1	2	3	4	3.6 (3–4)	4
*Cn*2	2	3	3.4 (3–4)	3.1 (3–4)	3.7 (3–4)
*Cn*3	2.2 (2–3)	3	4	3.8 (3–4)	5
sp.br.	0	0	2.0 (0–3)	1.1 (0–3)	6.3 (6–7)
os.br.	0	0	0.8 (0–1)	0.4 (0–1)	1
r.br.	2.2 (0–3)	6	7.6 (7–8)	7.3 (5–8)	9.7 (9–10)
mx	4.4 (3–5)	5.7 (5–7)	8.4 (7–10)	9.5 (6–10)	9
pmx	3	4.3 (4–5)	6.0 (5–7)	5.5 (5–6)	5.0 (4–6)
dent	1.4 (1–2)	3	3	3	3
n_{dent}	5	5.7 (5–6)	7.6 (6–9)	6.9 (4–9)	10.0 (9–11)
ang	0.4 (0–1)	1	1	1	2.3 (2–3)
pop	0	1	1	1.2 (1–2)	2
psph	1	1	3	2.4 (2–3)	3
v	0	0	0	0	1.3 (1–2)
seth	0	0	0	0	1
fr	0	1	1.8 (1–2)	1.4 (1–2)	2
gl	0	1	4.6 (3–5)	5.0	7.3 (7–8)
vert	0	0	0	0.3 (0–1)	2
n_{vert}	0	0	0	0.4 (0–1)	28.0 (25–31)
pred	0	0	0	0	0
Dpt	0	0	9.8 (9–10)	4.6 (0–10)	10.3 (9–11)
Apt	0	0	6.8 (6–8)	2.4 (0–8)	9.3 (8–10)

Таблица 1. Продолжение

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	97–103 (8)	130–136 (5)	190 (10)	243–256 (8)	278 (7)
FL, мм	23.9–26.1 / 25.1 ± 0.4	25.0–26.1 / 25.6 ± 0.2	25.2–29.0 / 27.3 ± 0.4	24.5–30.6 / 27.8 ± 0.9	26.7–37.0 / 31.0 ± 1.4
P	13	12.2 (12–13)	12.3 (11–13)	12.8 (12–13)	12.9 (12–14)
D	14.8 (14–15)	14.8 (14–15)	15.3 (14–16)	15.1 (14–16)	15.1 (15–16)
A	12.6 (11–13)	12.2 (12–13)	12.7 (12–14)	13.0 (12–15)	12.9 (12–13)
V	8.6 (8–9)	8.8 (8–9)	8.9 (8–9)	8.4 (8–9)	8.3 (8–9)
Dn	2.4 (2–3)	3	3.0 (2–4)	3.6 (3–4)	4.4 (3–6)
Pn	1.1 (1–2)	1.4 (1–2)	1.9 (1–3)	2.9 (2–4)	3.1 (3–4)
An	2	2.6 (2–3)	2.9 (2–4)	3.5 (3–4)	4.0 (3–5)
Vn	1.8 (1–2)	2	2.3 (2–3)	3.4 (2–4)	4.3 (3–6)
*Cn*1	4.8 (4–5)	5	5.2 (4–6)	6.0 (5–7)	7.0 (6–9)
*Cn*2	4	4.2 (4–5)	4.6 (4–5)	5.5 (4–6)	5.9 (5–7)
*Cn*3	5	5.4 (5–6)	5.7 (4–7)	6.9 (6–8)	7.4 (6–9)
sp.br.	8.9 (8–11)	10.4 (9–12)	12.8 (9–16)	15.0 (11–18)	16.7 (13–21)
os.br.	1	1	1	2.3 (1–3)	2.1 (1–3)
r.br.	9.8 (9–11)	10.2 (10–11)	10.2 (8–11)	10.9 (10–12)	11.3 (11–12)
mx	11.5 (11–13)	13.0 (12–15)	14.6 (13–19)	13.6 (10–18)	14.1 (12–18)
pmx	7.1 (6–9)	8.0 (7–9)	8.0 (7–9)	7.9 (5–13)	8.4 (6–11)
dent	4	4	4.6 (4–5)	4.6 (4–5)	5.3 (4–6)
n_{dent}	10.3 (8–13)	11.7 (11–13)	12.0 (10–14)	9.4 (9–11)	11.9 (9–14)
ang	2.9 (1–3)	3	2.7 (2–3)	2.5 (2–3)	3.7 (3–4)
pop	2	2	2	2	2.4 (2–3)
psph	3	3.2 (3–4)	3	4.0 (3–5)	3.7 (3–4)
v	2	2	2	2	2
seth	1	1	1	1.5 (1–2)	1.7 (1–2)
fr	2.1 (2–3)	2	2.1 (2–3)	3.0 (2–4)	3.4 (3–4)
gl	7.5 (5–10)	10.4 (9–13)	13.0 (9–16)	9.4 (8–11)	9.6 (8–10)
vert	2	2	2.1 (2–3)	2.6 (2–3)	3.3 (3–4)
n_{vert}	29.4 (20–52)	51.0 (31–62)	53.9 (34–65)	57.4 (31–64)	62.3 (61–63)
pred	0	0	0	4.9 (0–10)	7.6 (0–17)
Dpt	10.9 (10–12)	11	11.5 (10–13)	11.6 (11–13)	11.7 (11–12)
Apt	9.9 (9–10)	9.8 (9–10)	9.3 (9–10)	9.4 (9–11)	9.3 (9–10)

Таблица 1. Продолжение

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	325–330 (9)	360–377 (8)	487 (4)	513–593 (8)	781 (2)
FL, мм	27.7–35.8 / 32.2 ± 0.9	31.0–34.7 / 32.9 ± 0.5	41.0–53.0 / 45.5 ± 2.7	40.0–57.5 / 46.4 ± 2.3	53.0–53.5 / 53.3 ± 0.3
P	13.4 (13–15)	13.5 (13–14)	12.8 (12–13)	12.8 (12–13)	12.5 (12–13)
D	14.8 (14–16)	15.3 (15–16)	14.8 (14–15)	14.6 (14–15)	14
A	13.2 (13–14)	13.0 (12–14)	13.3 (13–14)	13.3 (13–14)	13
V	8.7 (8–9)	8.8 (8–9)	8.3 (8–9)	8.5 (8–9)	8
Dn	4.3 (3–6)	4.9 (4–5)	7.0 (6–9)	6.2 (5–7)	8
Pn	3.2 (2–5)	3.4 (3–4)	5.3 (4–7)	5.1 (3–8)	5.5 (5–6)
An	4.3 (3–5)	4.4 (4–5)	6.3 (5–8)	6.2 (5–9)	7.5 (7–8)
Vn	4.4 (3–6)	4.6 (4–5)	6.5 (5–7)	6.0 (5–8)	8
*Cn*1	7.0 (6–9)	7.4 (7–8)	9.5 (8–11)	10.0 (7–12)	13
*Cn*2	6.3 (5–7)	6.4 (6–7)	8.8 (7–11)	8.5 (7–11)	12
*Cn*3	7.7 (6–10)	8.1 (7–9)	11.0 (9–13)	10.9 (8–14)	15
sp.br.	18.6 (16–23)	19.9 (19–23)	26.0 (24–28)	26.1 (23–29)	29
os.br.	2.8 (2–3)	3	3	3	3
r.br.	10.7 (10–12)	11	11.3 (11–12)	11.2 (10–12)	11
mx	14.2 (11–17)	14.8 (11–19)	15.0 (14–18)	17.1 (12–21)	15.5 (15–16)
pmx	8.4 (6–10)	9.3 (8–12)	6.8 (5–10)	8.5 (7–11)	8.5 (8–9)
dent	5.6 (5–6)	5.4 (5–6)	6	6	6
n_{dent}	12.9 (9–17)	13.1 (12–14)	12.5 (11–14)	13.4 (10–18)	12.0 (11–13)
ang	3.7 (3–4)	4	4	4	4
pop	3.1 (2–4)	3	3	3	3
psph	4.7 (4–5)	4.5 (4–5)	4.6 (4–5)	4.6 (4–5)	5
v	2	2.1 (2–3)	2.5 (2–3)	3	3
seth	2	2	2	2	2
fr	3.9 (3–4)	3.4 (3–4)	4	4	4
gl	9.3 (7–11)	9.4 (9–11)	10.3 (8–12)	11.0 (9–14)	12
vert	3	3	3.5 (3–4)	3.6 (3–4)	4
n_{vert}	63.2 (62–65)	62.3 (62–63)	63.0 (62–64)	61.9 (59–64)	64

Таблица 1. Окончание

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	325–330 (9)	360–377 (8)	487 (4)	513–593 (8)	781 (2)
pred	10.7 (0–17)	14.9 (13–18)	16.5 (15–17)	17.3 (15–19)	19
Dpt	11.4 (11–13)	12.0 (11–13)	11.5 (11–12)	12.4 (11–13)	12
Apt	9.6 (9–10)	10.0 (9–11)	9.8 (9–10)	10.6 (10–11)	10

Примечание. Здесь и в табл. 2–6: *FL* – длина по Смитту; *P, D, V, A* – общее число заложившихся лучей соответственно в грудном, спинном, анальном и брюшном плавниках; *Dn, Pn, Vn, An, Cn*1, *Cn*2, *Cn*3 – максимальное число члеников в одном луче соответственно спинного, грудного, брюшного и анального плавников, верхней лопасти, средней части и нижней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок, *os.br.* – число окостеневших элементов в 1-й жаберной дуге, *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx, pmx* – maxillare и praemaxillare (1 – игловидный зачаток, >1: *n* + 1 – пластинка с *n* приросших зубов); *dent* – dentale (1 – игловидный зачаток, 2 – расширенная каудально пластинка, 3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку), n_{dent} – число зубов на dentale, *ang* – anguloarticulare (0 (здесь и далее) – отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмосенсорной системы, замкнутый в трубку), *pop* – praeoperculum (1 – зачаток, 2 – есть отверстия сейсмосенсорного канала, 3 – есть парные стенки защиты канала, 4 – канал находится в трубке), *psph* – parasphenoideum (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия), *v* – vomer (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – есть головка и рукоятка), *seth* – supraethmoideum (1 – зачаток головки, 2 – есть задний отросток), *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмосенсорного канала с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал замкнут в трубку), *gl* – glossohyale (1 – парная закладка, 2 – единая пластинка, >2: *n* + 1 – пластинка с *n* приросших зубов), *vert* – позвонки (1 – есть 1-й зачаток тела позвонка, 2 – есть закладки тел позвонков в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков, 4 – замыкание всех закладок тел позвонков в кольца), n_{vert} – число позвонков, *pred* – предорсалии (число костей); *Dpt*, *Apt* – число окостеневших птеригиофоров соответственно *D* и *A*. Здесь и в табл. 3: для *FL*: над чертой – пределы варьирования значений, под чертой – среднее значение и его ошибка; для остальных признаков: в скобках – пределы варьирования значений, за скобками – среднее значение.

семь–восемь пар жаберных лучей, цельная пластинка glossohyale с одной–двумя парами зубов, боковые отростки на парасфеноиде. Заложились все лучи в *P*, все ветвистые лучи в *D* и *A* и по семь лучей в *V*, окостенели 9–10 птеригиофоров *D* и 6–8 птеригиофоров *A*. В лучах *D* заложился второй членик. В хвостовом плавнике лучи лопастей начали развиваться быстрее центральных, образуя вырезку плавника. К возрасту 50 сут при *FL* 21.0–22.5 мм у части особей появился воздух в плавательном пузыре, а к 56–65 сут в толще воды плавали все особи. Попытки схватывать пищу (мелких живых личинок хирономид) при наличии большого желточного мешка (~ 6 × 3 мм) (рис. 2) также отмечены с возраста 50 сут. В возрасте 60–65 сут питались ~6%, а 74–76 сут – 50% особей (рис. 2а). У части питающихся особей наблюдалось ускорение соматического роста. В возрасте 66 сут у личинок *FL* 20.9-23.1 мм первым заложился ближний к хвостовому плавнику уростиляр-

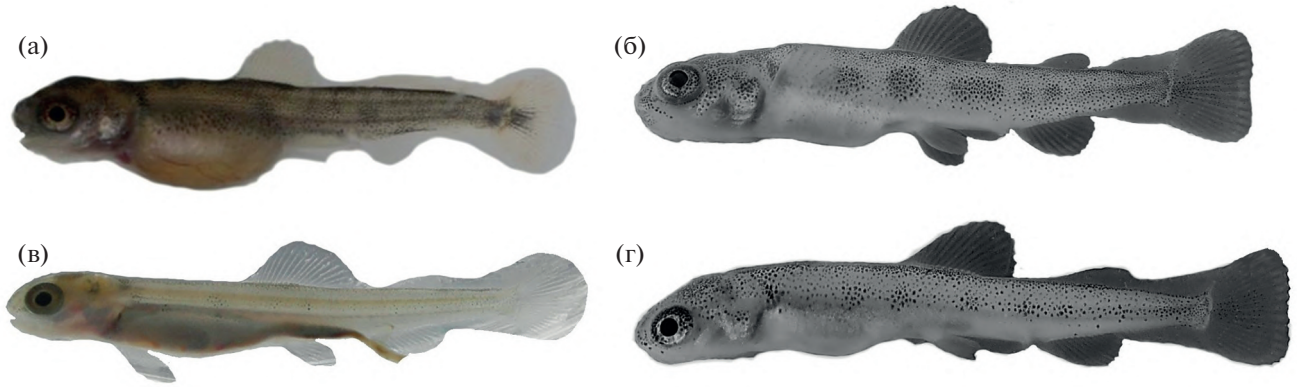


Рис. 2. Предличинки и ранние личинки карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а, б) и Большое Леприндо (в, г) при переходе на этап смешанного питания: а – возраст 76 сут, длина тела по Смитту (*FL*) 23.0 мм; б – 105 сут, 26.0 мм; в – 96 сут, 23.0 мм; г – 107 сут, 26.7 мм.

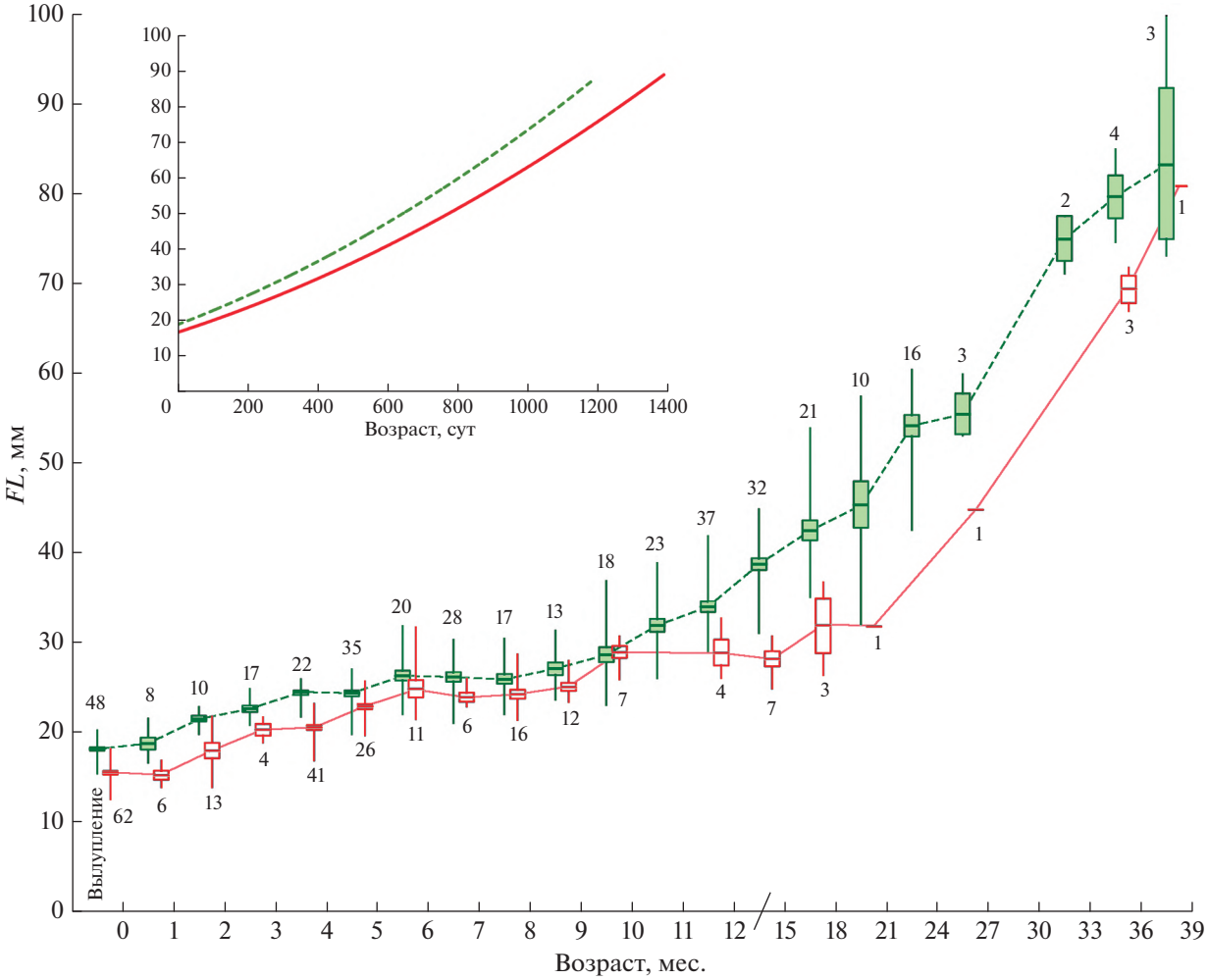


Рис. 3. Темп роста (длина тела по Смитту (*FL*)) молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (---) и Большое Леприндо (——): (-) – среднее значение, (▌) – пределы варьирования, (□) – удвоенная ошибка среднего. Особи в возрасте до года сгруппированы в классы по 1 мес., старше года – по 3 мес. (граница показана косой чертой на горизонтальной оси). Цифрами указано число особей. На врезке – кривые роста, аппроксимированные полиномиальными линиями тренда второй степени. Оз. Токко: $y = 2 \times 10^{-5}x^2 + 0.037 + 18.857$, $R^2 = = 0.918$; оз. Большое Леприндо: $y = 10^{-5}x^2 + 0.032 + 16.711$, $R^2 = 0.928$.

ный позвонок. К возрасту 74 сут личинки достигли *FL* 23.6–24.0 мм (табл. 1).

В этот период началась активная закладка осевого скелета и у всех особей появились парный зачаток vomer, шесть–семь окостеневших жаберных тычинок (*sp.br.*) и длинное ceratobranchiale, округлая головка супраэтмоида и вторые членики в лучах *D* и *A*. К этому же возрасту заложились все лучи в брюшных плавниках. С началом развития осевого скелета приросты длины составили в среднем 0.5–1.5 мм в мес. (рис. 3). Закладка полного ряда тел позвонков продолжалась 5–6 мес. (табл. 1), так как в возрасте 243–256 сут у некоторых личинок отсутствовали один–три зачатка тел позвонков в хвостовом отделе.

У особей в возрасте 97–103 сут выявили развитие стенок сейсмосенсорного канала на dentale и образование цельной пластинки vomer. Желток сохранялся у всех личинок в возрасте 97–103 сут и у 40% особей в возрасте 110 сут (рис. 2б), единично – у личинок в возрасте 123 сут и даже 137 сут. В возрасте 243–256 сут у личинок *FL* > 29 мм впервые отмечены 4–10 предорсалий – сериальных элементов, назначение которых, по-видимому, заключается в поддержании дорсальной мускулатуры между черепом и спинным плавником при значительном увеличении высоты тела выше верхних остистых отростков позвоночника (табл. 1).

Ускорение роста личинок кТО при задержке остеогенеза наблюдали в интервале 360–487 сут, когда *FL* увеличилась с 31.0–34.7 (32.9) до 41.0–

Рис. 4. Прижизненная окраска двухлеток карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а, б) и Большое Лепринда (в), выращенных в экспериментальных условиях.

53.0 (45.5) мм (табл. 1). В этот период в скелете личинок выявили только закладку новых члеников в лучах всех плавников и увеличение числа жаберных тычинок.

Окрашенные ализарином чешуи в канале боковой линии впервые отмечены у особи *FL* 42 мм в возрасте 395 сут, а чешуи, имеющие до шести склеритов и расположенные в несколько рядов выше и ниже боковой линии, – у особей *FL* 44.2, 49.6 и 57.5 мм в возрасте 593 сут, но чешуи отсутствовали у особей *FL* 40.2 и 53.3 мм в возрасте 573 сут. Полностью тело покрыто чешуёй у мальков *FL* > 55 мм в возрасте 712 сут. Таким образом, переход поздних личинок к мальковому периоду длился более полугода.

Окраска поздних личинок и ранних мальков (рис. 4) варьировала у кТО по степени выраженности пятен на боках тела и спинном, жировом и хвостовом плавниках (рис. 4а, 4б). Грудные, брюшные и анальный плавники у всех особей были прозрачными без зёрен пигмента.

Бóльшая часть эмбрионов кТх после вылупления лежала на боку, развитие было очень медленным (желточный мешок уменьшался слабо), и в течение месяца после вылупления наблюдали высокую смертность (>80%). Выжившие особи после перевода в режим 5–7°C в течение полутора–двух месяцев переходили к активному плаванию у дна аквариумов и к 86 сут от вылупления – к этапу смешанного питания. Воздух в плавательном пузыре и устойчивый переход в толщу наблюдали значительно позже начала питания, к возрасту 140 сут. К возрасту 163 сут они незначительно отставали от личинок кТО по соматическому росту и степени дифференцировки элементов скелета (табл. 2). Малое число выживших особей не позволило продлить подращивание личинок этой серии.

Аномалии скелета. По частоте встречаемости самые многочисленные аномалии отмечены в закладке центральных лучей хвостового плавника – сросшиеся у основания лучи; более тонкий, чем остальные, или короткий, состоящий из одного членика, центральный луч; сросшиеся по всей

Таблица 2. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Токко, выращенных в разных температурных режимах

Признак	кТх	кТО	кТх	кТО	кТх	кТО	кТх	кТО
Возраст, сут	50 (3)	47–48 (7)	103 (4)	103 (4)	133 (3)	130 (3)	163 (2)	157–162 (4)
FL, мм	**19.7 ± 0.6**	**21.5 ± 1.1**	**20.3 ± 0.7**	**25.7 ± 0.6**	21.7 ± 0.8	25.9 ± 0.3	23.5 ± 0.7	24.8 ± 1.3
P	**5.7**	**10.8**	**9.8**	**13.0**	**9.0**	**12.3**	11.5	12.1
D	**9.7**	**12.5**	**12.0**	**15.0**	**11.7**	**14.7**	15.0	14.0
A	9.0	10.3	10.0	13.0	**9.3**	**12.3**	12.5	12.1
V	3.3	5.8	**7.0**	**8.3**	**7.0**	**8.7**	8.0	8.4
Dn	**1.0**	**1.8**	1.0	2.0	1.0	3.0	2.5	2.8
Pn	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.3	1.5
An	1.0	1.0	1.0	2.0	**1.0**	**2.3**	2.0	2.0
Vn	0.7	0.8	1.0	2.0	1.0	2.0	1.5	1.8
*Cn*1	**2.0**	**3.7**	**3.0**	**4.8**	3.0	5.0	4.0	4.8
*Cn*2	**2.0**	**3.2**	**2.8**	**4.0**	**2.3**	**4.0**	3.5	3.9
*Cn*3	3.0	3.7	**3.3**	**5.0**	**3.0**	**5.7**	4.5	5.1
sp.br.	0	1.7	**0.5**	**9.8**	**1.3**	**10.0**	9.0	10.1
os.br.	0	0.7	0	1.0	0.3	1.0	1.0	1.0
r.br.	5.7	7.0	**7.5**	**10.3**	**7.7**	**10.3**	9.5	10.0
mx	**6.3**	**8.3**	**8.5**	**11.3**	**10.0**	**13.3**	10.5	12.1
pmx	**4.0**	**5.7**	**5.0**	**7.3**	**6.0**	**8.3**	7.5	7.6
dent	3.0	3.0	3.0	4.0	3.0	4.0	4.0	4.1
n_{dent}	**5.0**	**7.3**	9.0	11.0	9.0	11.7	8.0	11.3
ang	1.0	1.0	**1.5**	**3.0**	1.3	2.0	2.0	2.4
pop	1.0	0.8	**1.0**	**1.7**	1.0	1.3	1.5	1.4
psph	**1.0**	**2.7**	3.0	3.0	3.0	3.0	**3.5**	**3.0**
v	0	0	0	2.0	0	2.0	1.5	1.9
seth	0	0	0	1.0	0	1.0	1.0	1.0
fr	0.3	1.5	1.0	2.0	1.0	1.7	1.8	2.5
gl	3.0	4.0	**6.0**	**8.5**	5.0	10.0	7.0	9.5
vert	0	0	0	2.0	1.0	2.0	2.0	2.0
n_{vert}	0	0	**0**	**34.0**	**6.0**	**51.0**	40.5	34.6
Dpt	**0**	**8.2**	**5.0**	**11.0**	**4.0**	**11.0**	10.0	10.9
Apt	**0**	**5.7**	**2.0**	**10.0**	**1.3**	**9.0**	9.0	9.0

Примечание. кТО, кТх – особи карликовой формы арктического гольца оз. Токко, инкубированные и выращенные в относительно тёплом и холодном режимах. Для *FL* приведено среднее значение и его ошибка, для остальных признаков – среднее значение. Здесь и в табл. 4, 5: при оценке достоверности различий *FL* применяли *t*-критерий Стьюдента, остальных признаков – *U*-критерий Манна–Уитни. Здесь и в табл. 4–6: в скобках указано число особей в пробе; полужирным шрифтом выделены значения, достоверно различающиеся при $p < 0.05$.

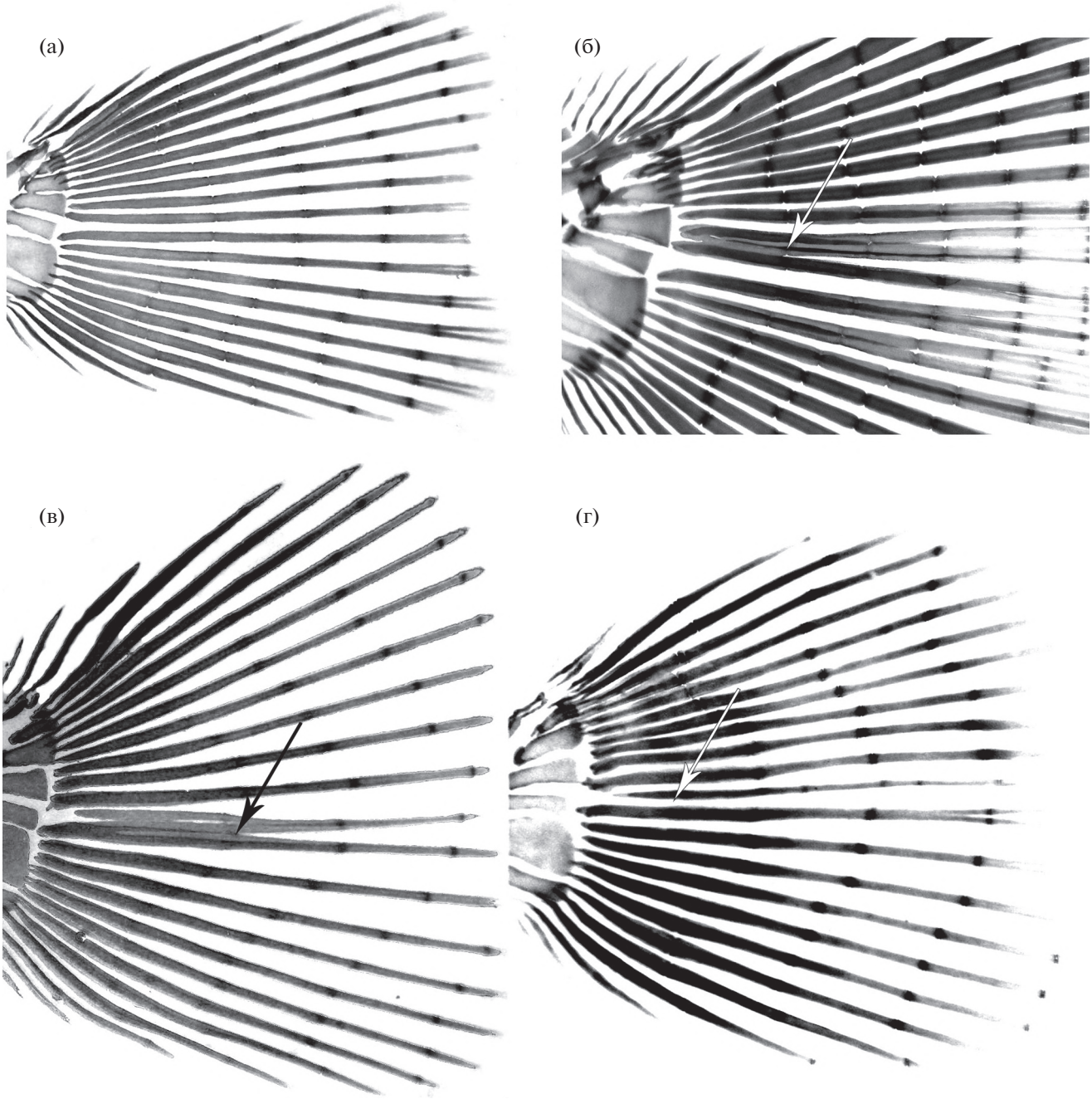


Рис. 5. Аномалии скелета центральных лучей хвостового плавника (→) у личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко: а – нормальный плавник, б – три сросшихся у основания луча, в – два сросшихся на втором членике луча, г – тонкий центральный луч.

длине соседние лучи, уменьшенное или увеличенное число члеников (рис. 5). Доля особей кТО с такими аномалиями в возрасте до одного года составила 27.1% (из 300 просмотренных рыб), в возрасте старше одного года – 35.1% (из 50 рыб). Интересно, что аномалии функционально наиболее важных лучей лопастей *C* встречались единично (0.9%). Отмечен ряд предличинок и личинок (~5–6%), у которых в лучах всех плавников ализарином окрашивался только первый или несколько последующих члеников, т.е. соли кальция не попадали в органический матрикс костей. Такие особи единично даже доживали до малькового периода (рис. 6).

Довольно часто отмечали окрашенные ализарином костные образования различной формы

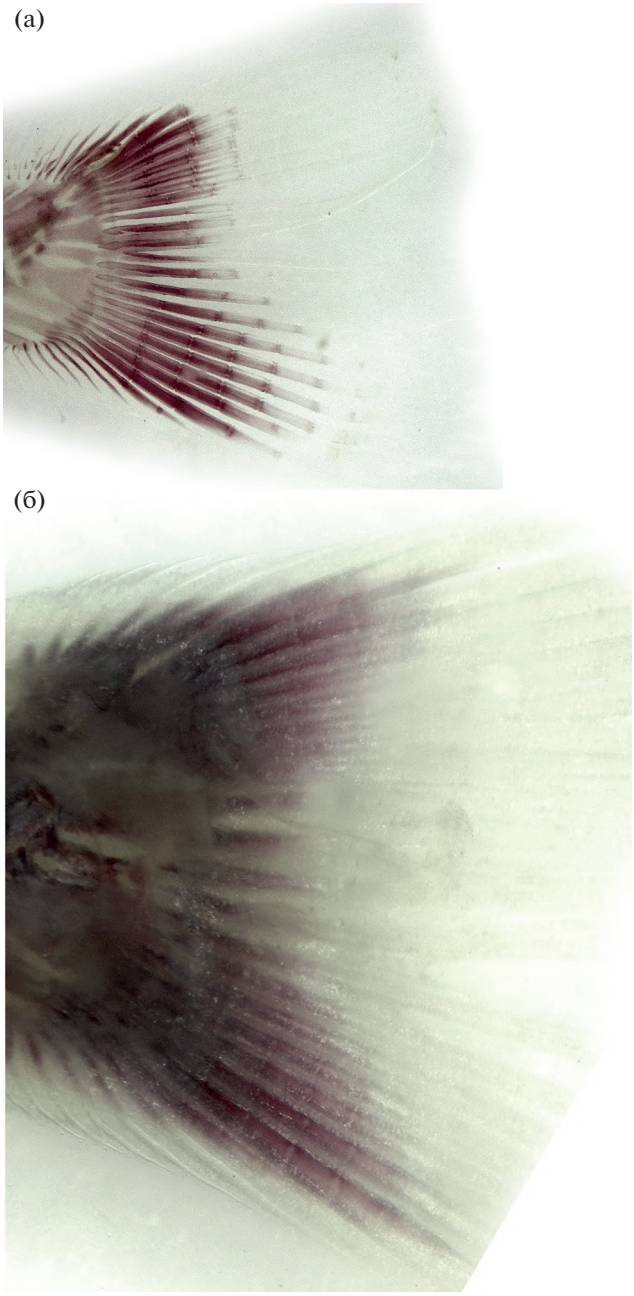


Рис. 6. Хвостовые плавники мальков карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а) и Большое Леприндо (б). В дистальных частях плавниковых лучей частично отсутствуют соли кальция, окрашиваемые ализарином.

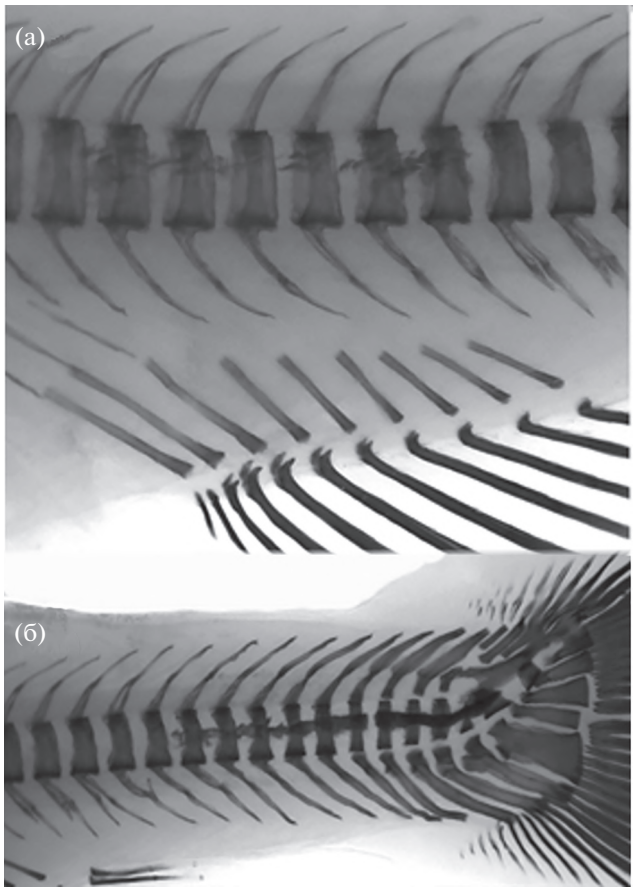


Рис. 7. Аномальные кости в хорде личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко: а – рыхлые, не скреплённые между собой костные фрагменты; б – плотные кости, ограничивающие гибкость хорды и всего хвостового стебля.

внутри хорды (рис. 7). Эти образования были либо рыхло сформированными и, по-видимому, не ограничивали подвижность личинок и мальков (рис. 7а), либо представляли собой плотные неправильной формы кости длиною в несколько позвонков; располагались чаще в хвостовой части тела и ограничивали подвижность хвостового стебля (рис. 7б). Среди особей с незавершённым и полным рядом тел позвонков доля рыб с аномальными костными образованиями в хорде составила соответственно 12.5 и 20.6% (из 126 и 123 просмотренных особей). Единично отмечены рыбы с двумя и даже тремя аномальными костями (костными сгущениями) в разных участках хорды. Реже отмечали неровные сочленовные поверхности тел позвонков (у 2.7% у мальков) и сросшиеся позвонки (2.4% у рыб с полным рядом тел позвонков).

Развитие карликовых гольцов озера Большое Леприндо

Диаметр набухших икринок у разных самок кБЛ варьировал от 3.9–4.7 (4.18) до 4.6–5.2 (4.85) мм, а после удаления неоплодотворённых икринок в 2015 г. составил 4.0–4.7 (4.36) мм, в 2016 г. – 4.0–4.6 (4.26) мм, в 2018 г. – 3.3–5.3 (4.41) мм. В последнем случае распределение икринок по диаметру имело два пика: 42% икринок – 3.3–4.2

(3.8) мм, 58% – 4.5–5.3 (4.8) мм. Цвет икринок бледно-жёлтый (#FFDB8B). Начало появления красных кровяных клеток впервые наблюдали при длине эмбрионов ~7 мм, на 41-е сут от оплодотворения (50 градусо-дней) в 2013 г. и 48-е сут (90 градусо-дней) в 2014 г., а их циркуляцию в чревно-брыжеечной артерии и других крупных сосудах соответственно при 60 и 95 градусо-днях. Пигмент в глазных бокалах появился при 60 (2013) и 100 (2014) градусо-днях. Вылупление кБЛ наблюдали через 3.4–3.6 мес. в 2013 г., 3.8–4.2 мес. – в 2014 г., 2.9–3.8 мес. – в 2015–2016 гг., 3.0–3.5 мес. – в 2018 г. в зависимости от температурного режима инкубации при 235–383 градусо-днях в 2013–2014 гг. и 531–573 градусо-днях в 2018 г. По данным 2013–2014 гг., *TL* свободных эмбрионов составила 13.5–17.0 (16.0) мм ($n = 25$ мм). В 2018 г. в соответствии с двувершинным распределением диаметра икринок 29% свободных эмбрионов имели *TL* 12.5–14.0 (13.3) мм, 71% – 14.6–18.4 (16.4) мм. Для всех вылупившиеся эмбрионов были характерны слабая меланиновая пигментация и малое число зёрен жёлтого пигмента на плавниках и плавниковой кайме. Интенсивность пигментации была выше при более высокой температуре инкубации и подращивания. В течение первого месяца подращивания у большей части предличинок в пробах наблюдали только рост до 18.5–21.0 (19.2) мм, а окрашиваемые ализарином костные закладки отсутствовали. В пробе 2018 г. среди предличинок в возрасте 34 сут была единственная мелкая особь *TL* 15.2 мм с костными зачатками dentale и maxillare соответственно с одним и двумя зубами, praemaxillare, anguloarticulare, parasphenoideum, одной парой жаберных лучей и несколькими лучами во всех плавниках, кроме брюшных (табл. 3).

В течение второго месяца начался остеогенез у всех подросших предличинок. У особей возраста 53–55 сут имелись челюстные кости, parasphenoideum, operculum, три–шесть пар жаберных лучей, парный зачаток язычной кости; лучи, состоящие из одного членика в *P*, *D*, *A* и частично в *V*; лучи из двух–трёх члеников в *C* (табл. 3). В возрасте 64–73 сут несколько особей достигли *TL* 22.3–23.1 мм, основная часть растущих особей – 17.5–20.5 (18.7) мм, а ~1/3 особей не росла и сохраняла *TL* 13.9–15.9 (15.2) мм. Заполнение воздухом плавательного пузыря у 50–60% предличинок отметили в возрасте 62–87 сут Начало внешнего питания наблюдали при кормлении смесью планктонных рачков *Daphnia* и *Diaptomus* за несколько суток до, а при кормлении остракодами (Ostracoda) и мелкими личинками хирономид – вскоре после заполнения плавательного пузыря. В этом возрасте личинки оставались прозрачными, и проглоченная пища хорошо просматривалась в кишечнике (рис. 2в). Переход на этап смешанного питания был растянут до возраста 110 и более суток.

Первые зачатки тел позвонков (два–три уростилярных) появились у особи *FL* 22 мм в возрасте 89 сут, а у большей части личинок – в возрасте 103–116 сут. Именно к этому возрасту покровы личинок утратили прозрачность, потемнели благодаря отдельным меланиновым зёрнам, расположенным на теле и плавниках и сгруппированным в мальковые пятна на боках тела (рис. 2в). Заложились парный зачаток сошника, надглазничные части frontalia, бóльшая часть лучей в плавниках, а в лучах *D* и *A* появился второй членик. Полностью исчезает желточный мешок и начинается массовая гибель не перешедших на экзогенное питание и прекративших питаться особей. В разные годы по этой причине погибало от 50 до 99% предличинок. Жаберные тычинки, ceratobranchiale в нисходящей ветви жаберной дуги, едва различимая головка supraethmoideum у питающихся особей появляются в течение следующего месяца. Ускорения роста и развития у питающихся личинок не отмечено. Закладка последних лучей в *P*, *A* и *V* не завершилась у части личинок даже в возрасте 239–250 сут. У особей *FL* > 28 мм завершена закладка полного ряда тел позвонков. Личинки в возрасте 291–293 и 406–448 сут и частично особь *FL* 32.7 мм в возрасте 525 сут сохраняли слабодифференцированные dentale, anguloarticulare, praeoperculum и frontale с открытым сейсмосенсорным каналом, узкий parasphenoideum без отверстий, operculum с верхней выемкой, малое число (≤ 20) жаберных тычинок (табл. 3). Сошник представлен плоской треугольной пластинкой без зачатков зубов. Личинки сохраняли тёмную с овальными мальковыми пятнами окраску (рис. 8) и малую двигательную и пищевую активность.

У двухлеток (1+) появляется чешуя, окраска заметно бледнеет, исчезает меланин на спинном и хвостовом плавниках (рис. 4в), завершается развитие позвоночника (тела позвонков замыкаются в кольцо, прирастают остистые отростки и рёбра), возрастает пищевая активность, ускоряются рост и остеогенез, наступает мальковый период развития карликов. По-видимому, в этом возрастном интервале происходят подъём в пелагиаль и переход к облигатной планктофагии. Однако полностью серебристой пелагической окраски у поздних личинок и мальков не наблюдали. У выращенного нами малька *FL* 71 мм в возрасте 3 года чешуя окрашивалась ализарином только в канале боковой линии. Эта особь имела 37 жаберных тычинок, хорошо сформированный сошник с впервые появившимися шестью зубами; кости черепа, несущие канал сейсмосенсорной системы, в дефинитивном состоянии и предорсалии, которые не закладывались в течение личиночного периода (табл. 3). Пойманный в озере дикий малёк *FL* 78 мм, возраст которого по отолитам составил 2+ года, по степени развития скелета не отличался от этой лабораторной особи.

Таблица 3. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Большое Леприндо в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)					
	34 (1)	53–55 (5)	94–96 (9)	107–110 (6)	130–142 (21)	161–168 (6)
FL, мм	15.2	19.5–21.5 / 20.5 ± 0.3	17.0–23.0 / 19.9 ± 0.7	20.3–23.5 / 22.0 ± 0.5	21.0–24.5 / 22.9 ± 0.2	22.9–24.2 / 23.4 ± 0.2
P	5	7.8 (5–9)	9.4 (6–12)	8.3 (3–12)	11.3 (9–13)	12.5 (12–13)
D	7	11.0 (8–14)	11.4 (7–14)	12.6 (12–13)	13.7 (10–16)	13.3 (13–14)
A	4	7.8 (5–9)	9.7 (6–12)	11.6 (10–12)	12.1 (10–13)	12.7 (12–13)
V	0	1.0 (0–3)	5.3 (0–8)	6.4 (4–9)	7.8 (6–9)	8.3 (8–9)
Dn	1	1	1.2 (1–2)	1.2 (1–2)	1.7 (1–2)	2
Pn	1	1	1	1	1	1
An	1	1	1.2 (1–2)	1.2 (1–2)	1.6 (1–2)	2
Vn	0	0.8 (0–1)	0.9 (0–1)	0.7 (0–1)	1.0 (1–2)	1.3 (1–2)
*Cn*1	2	2.2 (2–3)	3.2 (2–4)	2.8 (2–4)	3.8 (3–4)	4
*Cn*2	2	2.2 (2–3)	2.3 (1–3)	2.8 (2–4)	3.5 (3–4)	4
*Cn*3	2	2.4 (2–3)	3.2 (2–4)	3.0 (2–4)	4.1 (3–5)	4.7 (4–5)
sp.br.	0	0	0.2 (0–1)	1.7 (0–4)	4.6 (1–8)	4.7 (1–11)
os.br.	0	0	0.3 (0–1)	0.8 (0–1)	1	1
r.br.	1	4.5 (3–6)	7.1 (5–9)	7.8 (7–8)	8.5 (8–9)	9.2 (9–10)
mx	3	4.8 (3–7)	9.6 (6–15)	7.5 (5–10)	10.3 (7–12)	11.2 (10–13)
pmx	1	2.8 (2–4)	5.4 (4–7)	6.3 (4–9)	7.1 (5–9)	7.0 (6–11)
dent	1	3	3	3	3.1 (3–4)	3.3 (3–4)
n_{dent}	0	3.3 (3–4)	9.1 (5–13)	7.0 (6–9)	9.6 (6–15)	10.8 (8–13)
ang	1	1	1.4 (1–2)	1.4 (1–2)	1.6 (1–3)	2.2 (2–3)
pop	0	0.2 (0–1)	1	1	1.2 (1–2)	1.4 (1–2)
psph	1	1.4 (1–2)	2.2 (2–3)	2.5 (2–3)	3	3
v	0	0	0.4 (0–2)	0.5 (0–1)	1.4 (0–2)	1.5 (1–2)
seth	0	0	0	0	0.4 (0–1)	0.8 (0–1)
fr	0	0	0.4 (0–1)	0.8 (0–1)	1.2 (0–2)	1.4 (1–2)
gl	0	1	6.0 (1–11)	7.3 (5–9)	8.3 (4–11)	8.7 (7–13)
vert	0	0	0.7 (0–2)	1.2 (0–2)	2.0 (1–2)	2.2 (2–3)
n_{vert}	0	0	3.6 (0–23)	6.0 (0–16)	16.0 (2–28)	34.5 (14–65)
pred	0	0	0	0	0	0
Dpt	0	0	2.7 (0–10)	1.2 (0–7)	9.5 (0–11)	10.2 (9–11)
Apt	0	0	1.0 (0–5)	0.5 (0–3)	7.4 (0–9)	8.0 (6–10)

Таблица 3. Окончание

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)						
	190–194 (5)	239–250 (13)	264 (4)	291–293 (4)	406–448(5)	525(1)	1095 (1)
FL, мм	23.0–26.3 / 24.3 ± 0.6	23.0–26.0 / 24.8 ± 0.3	24.1–28.3 / 26.7 ± 0.9	28.0–30.5 / 29.7 ± 0.6	28.0–31.0 / 29.5 ± 0.6	32.7	71.0
P	12.0 (11–13)	11.9 (10–13)	12	13 (12–14)	12.6 (12–14)	12	13
D	14.2 (13–15)	14.9 (14–16)	15.5 (14–16)	15.5 (15–16)	15.2 (14–16)	15	15
A	13.0 (12–14)	12.8 (12–13)	13.8 (12–15)	13	13.4 (13–14)	14	14
V	8	8.7 (8–9)	8.8 (8–9)	9	9	8	9
Dn	1.8 (1–2)	2.3 (1–3)	3	3.4 (3–4)	3.2 (2–4)	7	9
Pn	1	1.3 (1–2)	2.0 (1–3)	2.5 (2–3)	2.6 (2–3)	4	9
An	1.8 (1–2)	2.2 (1–3)	2.8 (2–3)	3	2.8 (2–4)	4	10
Vn	1	1.3 (1–2)	2.8 (2–3)	3	2.8 (2–3)	3	9
*Cn*1	3.8 (3–4)	4.5 (3–5)	5.8 (5–6)	6.3 (6–7)	5.6 (5–7)	8	15
*Cn*2	3.8 (3–4)	3.8 (2–4)	13.3 (8–16)	5.5 (5–6)	4.8 (4–6)	7	12
*Cn*3	4.6 (4–5)	5.0 (3–6)	4.8 (4–5)	6.8 (6–7)	6.2 (5–7)	8	15
sp.br.	9.6 (5–16)	10.5 (8–14)	5.8 (5–6)	15.8 (13–17)	16.0 (14–18)	20	37
os.br.	1	1	2.0 (1–3)	2.3 (1–3)	2.2 (2–3)	3	3
r.br.	9.6 (5–16)	9.8 (9–11)	10.5 (9–12)	10.8 (10–11)	11.1 (10–12)	11	12
mx	11.2 (9–13)	12.4 (9–17)	9.8 (7–13)	12.3 (11–14)	12.6 (10–16)	11	21
pmx	7.4 (7–9)	7.9 (6–10)	8.0 (7–9)	7.8 (6–9)	6.6 (6–8)	8	10
dent	3.2 (3–4)	3.1 (3–4)	3.8 (3–4)	4	4	5	6
n_{dent}	9.8 (8–12)	9.6 (7–11)	12.0 (10–13)	10.3 (9–13)	11.4 (10–13)	11	14
ang	2.2 (2–3)	2	2	3	2.8 (2–3)	3	4
pop	1.2 (1–2)	1.4 (1–2)	1.8 (1–2)	2	2	3	3
psph	3	3	3.3 (3–4)	3	3.4 (3–4)	5	5
v	1.8 (1–2)	1.7 (1–2)	2	2	2	2	3
seth	0.6 (0–1)	1.1 (1–2)	1.3 (1–2)	2	2	2	2
fr	2	1.5 (1–2)	2.3 (2–3)	3	3	4	4
gl	7.8 (6–10)	11.7 (8–16)	10.5 (9–12)	10.0 (9–11)	11.8 (9–14)	9	15
vert	2.2 (2–3)	2.3 (2–3)	2.8 (2–3)	3	3	3	4
n_{vert}	48.4 (26–64)	55.5 (26–66)	61.3 (50–66)	64.5 (63–65)	64.6 (64–66)	65	65
pred	0	0	0	0	0	0	16
Dpt	10.8 (10–12)	11.3 (10–12)	11.3 (10–12)	12.3 (12–13)	11.8 (11–13)	12	12
Apt	8.2 (7–9)	9.4 (8–10)	10.0 (9–11)	10	10.0 (9–11)	11	11

Рис. 8. Окраска личинки *FL* 37 мм (возраст 1+, 524 сут) карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Лепридо.

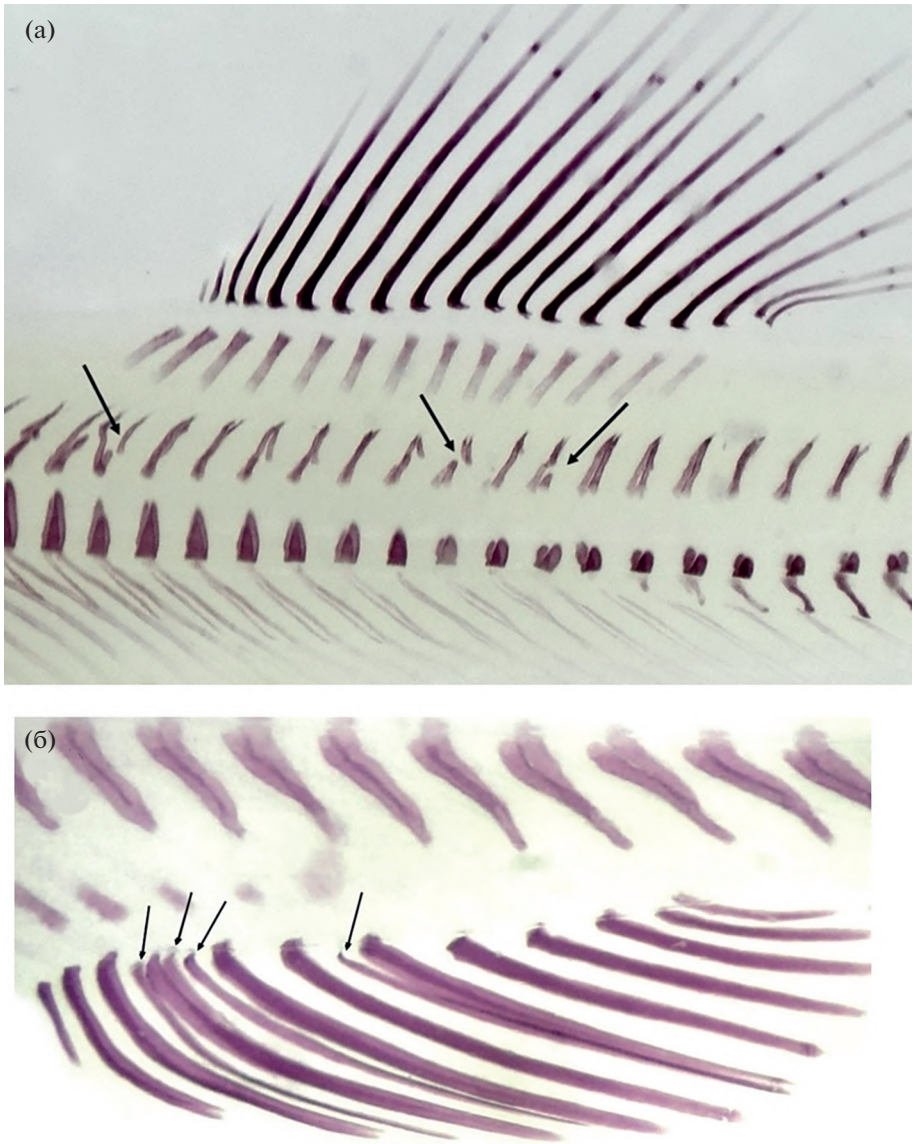


Рис. 9. Аномалии (↓) строения верхних остистых отростков (а) и добавочные лучи (↓)в анальном плавнике (б) личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Лепридо.

Таблица 4. Сравнительные оценки роста и степени развития элементов скелета личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex озёр Токко (кТО) и Большое Лепринди (кБЛ) из одновозрастных выборок

Признак	Возраст после вылупления, сут							
	94–97		130–142		242–264		415–428	
	кТО (8)	кБЛ (14)	кТО (20)	кБЛ (20)	кТО (10)	кБЛ (17)	кТО (3)	кБЛ (5)
FL, мм	**24.0**	**19.9**	**24.2**	**23.0**	**27.1**	**25.2**	**38.3**	**28.3**
P	**11.1**	**8.7**	**11.8**	**11.3**	**12.7**	**12.0**	12.3	12.4
D	**13.1**	**10.6**	**14.0**	**13.7**	15.1	14.9	15.0	15.6
A	10.8	7.8	11.3	12.1	12.9	12.9	12.7	13.4
V	**7.8**	**4.4**	8.1	7.7	**8.3**	**8.7**	8.3	9.0
Dn	**2.0**	**1.1**	**2.3**	**1.7**	**3.4**	**2.3**	**5.7**	**3.0**
Pn	1.2	1.0	**1.3**	**1.0**	**2.6**	**1.4**	**4.0**	**2.2**
An	**1.6**	**0.9**	**2.1**	**1.6**	**3.2**	**2.3**	**5.0**	**2.4**
Vn	**1.3**	**0.7**	**1.8**	**1.0**	**3.0**	**1.6**	**5.3**	**2.4**
*Cn*1	3.8	3.0	**4.4**	**3.8**	**5.6**	**4.7**	**8.3**	**5.2**
*Cn*2	**3.5**	**2.2**	3.8	3.5	**5.1**	**4.1**	**7.0**	**4.6**
*Cn*3	**4.1**	**3.0**	**4.8**	**4.1**	**6.4**	**5.1**	**9.3**	**5.8**
sp.br.	**5.4**	**0.4**	**7.9**	**4.5**	**14.1**	**11.1**	**24.0**	**15.6**
os.br.	**0.9**	**0.4**	1.0	1.0	**2.0**	**1.2**	3.0	1.6
r.br.	**8.6**	**6.6**	**9.5**	**8.5**	**10.6**	**9.9**	11.0	10.8
mx	10.0	8.9	**11.9**	**10.4**	13.5	11.6	**17.0**	**11.6**
pmx	6.3	5.0	7.2	7.2	8.0	7.8	8.0	7.0
dent	**3.8**	**3.0**	**3.6**	**3.1**	**4.5**	**3.4**	**5.5**	**4.2**
n_{dent}	8.6	8.3	**11.8**	**9.6**	**11.9**	**10.2**	13.0	10.8
ang	**2.0**	**1.3**	**2.1**	**1.6**	2.4	2.0	**4.0**	**2.8**
pop	1.4	0.9	1.2	1.1	1.8	1.5	**2.5**	**1.6**
psph	2.6	2.1	**3.3**	**2.9**	**3.8**	**2.9**	4.3	3.6
v	1.0	0.4	1.3	1.4	2.0	1.8	2.0	2.0
seth	0.5	0	0.7	0.4	1.4	1.1	2.0	2.0
fr	**1.5**	**0.4**	1.6	1.2	**2.8**	**1.8**	**4.0**	**2.8**
gl	5.8	5.6	8.4	8.5	**9.1**	**11.2**	9.7	10.2
vert	**1.5**	**0.6**	1.9	2.0	2.5	2.4	3.3	2.8
n_{vert}	**14.0**	**2.5**	**37.4**	**15.7**	53.6	56.9	62.7	62.8
pred	0	0	0	0	**3.9**	**0**	**17.3**	**0**
Dpt	**9.1**	**3.1**	9.2	9.5	11.6	11.2	12.0	12.2
Apt	**7.1**	**1.4**	**7.4**	**7.3**	9.5	9.5	10.0	9.6

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6: для всех признаков приведены средние значения.

Его чешуя также окрашивалась ализарином только в боковой линии. Напротив, выращенные в лаборатории мальки *FL* 81 и 84 мм в возрасте ~3 и 4 лет были полностью покрыты окрашенной ализарином чешуёй и имели 34 и 36 жаберных тычинок.

Аномалии скелета. Наблюдали ряд аномалий в строении центральных лучей хвостового плавника, дополнительных лучей анального плавника, верхних остистых отростков (рис. 5, 9). Однако подобные аномалии у особей кБЛ встречались единично, значительно реже, чем у особей кТО.

К числу аномалий развития нужно отнести описанные выше нарушения кальцификации лучей плавников, которые выявляются по отсутствию ализариновой окраски. Как известно, ализарин окрашивает соли кальция, входящие в состав костной ткани и, таким образом, пониженная кальцификация скелета кБЛ и значительная смертность предличинок и личинок, у которых отсутствовали окрашенные окостенения, связана с нарушениями механизма усвоения костной тканью солей кальция при глубоководной адаптации.

Сравнительный анализ развития гольцов двух карликовых форм

Развитие скелета. Поскольку температурные режимы инкубации икры кТО и кБЛ за ряд лет эксперимента различались, о чём можно судить по вышеприведённым числам градусо-дней от оплодотворения до вылупления, а подращивание каждый год проводили при сходной температуре, провели три сравнительных анализа: между выборками одновозрастных кТО и кБЛ (табл. 4), выборками кТх и кБЛ (табл. 5) и выборками одноразмерных особей кТО и кБЛ без учёта их возраста

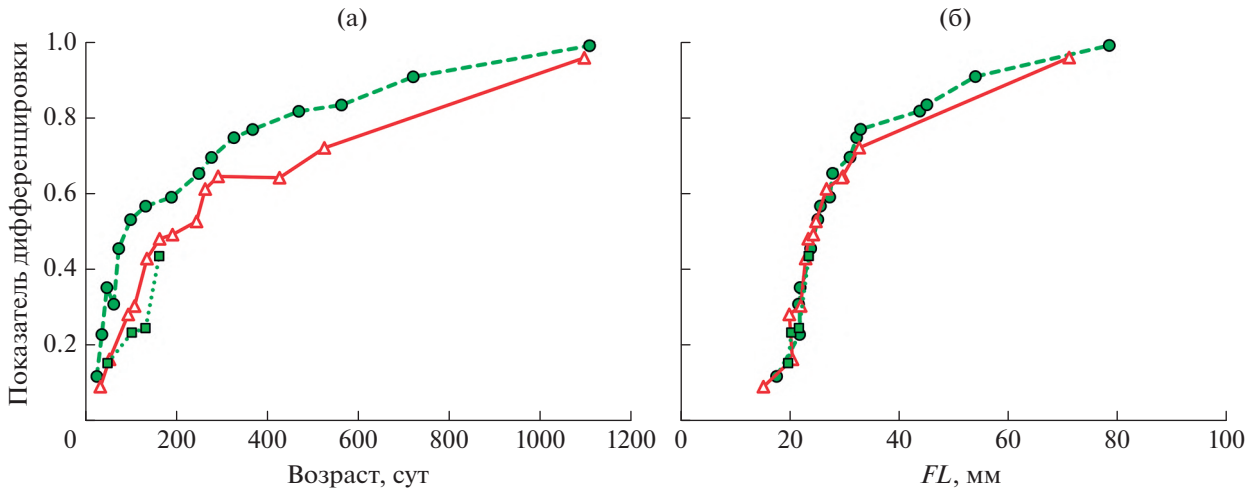


Рис. 10. Изменения среднего показателя степени дифференцировки скелета (30 признаков) выращенной в лаборатории молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (тёплый (- - ● - -) и холодный (••• ■ •••) режимы) и Большое Леприндо (— △ —) в зависимости от возраста (а) и длины тела (б). Каждая точка соответствует среднему значению в выборках из 2–21 особей, сгруппированных по разным возрастным интервалам, за исключением первой и двух последних у рыб из оз. Большое Леприндо, соответствующих одной особи.

(табл. 6). При вылуплении эмбрионы кТО были крупнее кБЛ, и это преимущество сохранялось и даже увеличилось к возрасту 415–428 сут. У первых достоверно быстрее закладывались лучи в *P* и *V* и членики в лучах *D*, *A*, *V* и *C*, а также супраэтмоид, жаберные тычинки и тела позвонков, быстрее дифференцировались dentale, anguloarticulare, praeoperculum и parasphenoideum (*U*-тест: $p < 0.05$). По степени дифференцировки большинства использованных для сравнения элементов скелета развитие личинок кТО в возрасте 242–264 сут не отличалось от такового личинок кБЛ в возрасте 415–428 сут (табл. 4).

При сравнении кТх и кБЛ достоверные различия весьма невелики. У особей кТх раньше заложились praeoperculum и цельное glossohyale. Однако позднее темп остеогенеза кБЛ был выше, и к возрасту 163 сут личинки достоверно не различались ни по одному из использованных для сравнения признаков (табл. 5).

Более продвинутую дифференцировку скелета у личинок и мальков кТО в сравнении с кБЛ и кТх при одинаковом возрасте иллюстрируют графики зависимости суммарного усреднённого показателя дифференцировки по всем признакам от возраста (рис. 10а). Наиболее интересными представляются результаты сравнения одноразмерных особей без учёта их возраста (табл. 6). Особи кТО отличались более дифференцированными dentale и в третьей размерной группе (30.0–32.9 мм) frontale, anguloarticulare и praeoperculum за счёт более развитой защиты сейсмосенсорного канала этих костей, и более развитым parasphenoideum, а также бóльшими числом зубов на всех челюстных и язычной костях и числом члеников в лучах *A*, *V* и *C*. Напротив, у личинок кБЛ, несмотря на более позднее начало закладки тел позвонков, дифференцировка позвоночника происходила быстрее (*vert* достоверно больше в группах 24.0–26.9 мм и 27.0–29.9 мм). Отдельно нужно отметить серию костей предорсалий, которые закладываются у личинок кТО с возраста 242–264 сут (табл. 4) при *FL* 27.0–29.9 мм, а у личинок кБЛ отсутствуют на протяжении всего личиночного развития (табл. 3, 6). В целом же средние темпы дифференцировки по отношению к длине тела по совокупности всех признаков были близки (рис. 10б).

Меристические признаки и длина жаберных тычинок. Дикие взрослые гольцы карликовой формы из озёр Токко и Большое Леприндо значимо различаются по большинству меристических признаков. Наибольшие различия наблюдаются по числу жаберных тычинок, чешуй в боковой линии и позвонков, а различия по числу жаберных лучей, плавниковых лучей и пилорических придатков невелики. Также выявляются различия по длине жаберных тычинок (табл. 7, рис. 11). У взрослых гольцов из оз. Большое Леприндо по сравнению с гольцами из оз. Токко жаберных тычинок в среднем больше на 5.2, но у лабораторной молоди в течение первых полутора лет их число при одинаковом возрасте меньше, чем у молоди из оз. Токко (рис. 12а), а при одинаковой длине – такое же (рис. 12б). К возрасту 3 лет и при длине 70–80 мм они, однако, обгоняют молодь из оз. Токко в среднем на четыре тычинки, при этом

Таблица 5. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы *Salvelinus alpinus* complex озёр Токко, выращенных в холодном режиме (кТх), и Большое Леприндо (кБЛ)

Признак	Возраст после вылупления, сут							
	45–55		103		130–135		163	
	кТх (3)	кБЛ (6)	кТх (4)	кБЛ (5)	кТх (3)	кБЛ (4)	кТх (2)	кБЛ (2)
FL, мм	19.7	20.8	20.3	21.0	21.7	22.4	23.5	24.2
P	5.7	7.7	9.8	11.0	**9.0**	**11.5**	11.5	12.5
D	9.7	11.0	12.0	12.6	11.7	14.2	15.0	13.5
A	**9.0**	**8.0**	**10.0**	**11.6**	**9.3**	**12.0**	12.5	13.0
V	3.3	0.8	7.0	6.4	7.0	7.8	8.0	9.0
Dn	1.0	1.0	1.0	1.4	1.0	1.5	2.5	2.0
Pn	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	1.0
An	1.0	1.0	1.0	1.4	1.0	1.5	2.0	2.0
Vn	0.7	0.3	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	2.0
*Cn*1	2.0	2.3	3.0	3.6	3.0	3.8	4.0	4.0
*Cn*2	2.0	2.3	2.8	3.4	2.3	3.5	3.5	4.0
*Cn*3	3.0	2.5	3.3	3.8	3.0	4.0	4.5	4.0
sp.br.	0	0	0.5	1.4	1.3	3.0	9.0	8.5
os.br.	0	0	**0**	**1.2**	0.3	1.0	1.0	1.0
r.br.	5.7	4.1	7.5	7.2	**7.7**	**8.8**	9.5	9.5
mx	6.3	4.5	8.5	9.8	10.0	9.5	10.5	11.5
pmx	4.0	2.7	5.0	6.0	6.0	7.3	7.5	8.5
dent	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	4.0	3.3
n_{dent}	**5.0**	**3.3**	9.0	7.4	9.0	8.8	8.0	10.5
ang	1.0	1.0	1.5	1.4	1.3	1.3	2.0	2.5
pop	**1.0**	**0.2**	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	1.8
psph	1.0	1.2	3.0	2.4	3.0	2.8	3.5	3.0
v	0	0	**0**	**0.8**	0	1.0	1.5	2.0
seth	0	0	0	0	0	0	1.0	0.5
fr	0.3	0	1.0	1.0	1.0	0.8	2.5	1.8
gl	**3.0**	**0.8**	6.0	6.6	**5.0**	**9.8**	7.0	10.0
vert	0	0	0	1.0	1.2	2.0	2.0	2.5
n_{vert}	0	0	0	6.3	6.0	13.5	40.5	61.0
pred	0	0	0	0	0	0	0	0
Dpt	0	0	5.0	7.6	4.0	7.8	10.0	11.0
Apt	0	0	2.0	4.0	1.3	6.0	9.0	8.5

в обеих сериях на четыре–пять тычинок меньше, чем у взрослых рыб.

Жаберные тычинки закладываются в виде небольших бугорков и затем начинают удлиняться. При этом их относительная длина в % длины головы быстро увеличивается до возраста ~500 сут и *FL* ~60 мм, после чего её увеличение замедляется, индекс стабилизируется (рис. 12в, 12г) и у карликовых гольцов уже мало меняется в течение жизни, а у более крупных форм с ростом начинает снижаться. У мальков кБЛ жаберные тычинки длиннее, чем у мальков кТО, что совпадает с направлением их различий у взрослых рыб, при этом у мальков кБЛ и кТО они пока ещё короче, чем у взрослых особей из того же озера (табл. 7).

Число чешуй в боковой линии близко к дефинитивному лишь у нескольких наиболее крупных лабораторных экземпляров. В обеих партиях оно составляет в среднем ~121.5 чешуй, что примерно на четыре и девять меньше, чем у диких взрослых

Таблица 6. Оценки степени развития элементов скелета личинок карликов арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex озёр Токко (кТО) и Большое Леприндо (кБЛ) из одноразмерных выборок

Признак	Размерная группа (*FL*), мм					
	24.0–26.9		27.0–29.9		30.0–32.9	
	кТО (58)	кБЛ (35)	кТО (35)	кБЛ (12)	кТО (13)	кБЛ (8)
FL, мм	25.2	25.0	28.0	28.2	31.6	31.2
P	11.5	11.7	**12.4**	**11.5**	12.8	12.8
D	14.1	14.6	15.1	14.2	15.0	15.0
A	**11.7**	**12.8**	12.8	12.3	13.3	13.0
V	7.8	8.5	8.9	9.0	8.7	8.9
Dn	2.4	2.2	3.2	2.8	4.5	4.3
Pn	1.3	1.2	2.3	2.0	3.2	2.9
An	2.1	1.9	**3.1**	**2.5**	**4.2**	**3.3**
Vn	**1.8**	**1.5**	2.7	2.5	**4.4**	**3.0**
*Cn*1	4.4	4.3	5.3	5.2	7.0	6.6
*Cn*2	3.8	3.9	4.8	4.4	**6.5**	**5.8**
*Cn*3	4.8	4.7	6.0	5.4	**7.7**	**7.1**
sp.br.	9.9	9.8	14.1	14.0	17.9	17.4
os.br.	1.0	1.1	1.5	1.3	**2.9**	**2.3**
r.br.	9.7	9.6	10.6	10.9	10.8	11.1
mx	12.2	11.5	**14.1**	**10.3**	**14.3**	**10.9**
pmx	7.9	7.7	**8.3**	**7.1**	**9.1**	**6.8**
dent	**4.0**	**3.4**	**4.7**	**3.9**	**5.6**	**4.1**
n_{dent}	**10.8**	**9.5**	12.8	11.8	**13.8**	**10.3**
ang	2.3	2.2	2.9	2.6	**3.8**	**3.0**
pop	1.5	1.3	2.1	1.8	**2.8**	**2.1**
psph	3.1	3.0	3.4	3.0	**4.7**	**3.8**
v	1.7	1.8	2.0	2.0	2.0	2.0
seth	0.7	0.9	1.0	1.4	2.0	2.0
fr	1.7	1.7	2.8	2.7	**3.7**	**3.1**
gl	**8.6**	**9.8**	11.0	11.1	9.9	9.4
vert	**1.9**	**2.2**	**2.6**	**3.0**	3.0	3.1
n_{vert}	**37.5**	**49.0**	**55.7**	**64.5**	**62.4**	**64.8**
pred	0	0	1.4	0	**10.3**	**0**
Dpt	9.6	10.6	11.5	10.9	11.8	12.0
Apt	7.9	8.7	9.3	9.3	9.7	10.0

Примечание. При оценке достоверности различий применяли *U*-критерий Манна–Уитни.

рыб из озёр соответственно Токко (125.3) и Большое Леприндо (130.3). Можно допустить, что у молоди ещё не успели заложиться последние две–три чешуи, но не более, т.е. их окончательное число у кБЛ даже в этом случае было бы меньше, чем в природе. Среднее число позвонков у кБЛ на 0.4, а у кТО на 0.8 меньше, чем у диких гольцов. Эти различия, как и в случае с чешуёй, видимо, объясняются более высокой температурой инкубации и выращивания, чем в природе (Mottley, 1933; Orska, 1962; Lindsey, 1988).

Число жаберных и плавниковых лучей, за исключением числа лучей в брюшном плавнике, у лабораторной молоди кБЛ и кТО не различается, как и число пилорических придатков. Последние удаётся подсчитать у личинок начиная с длины ~27 мм, когда уже заложилась бóльшая их часть (рис. 13а). У личинок кТО длиной 26–30 мм их число меньше, чем у взрослых рыб (размерная группа 121–200 мм), в среднем на семь, и первые значимо отличаются по этому признаку также от особей размерных групп 41–50, 91–100 и 101–120 мм,

Таблица 7. Меристические признаки и индекс длины жаберных тычинок у взрослых особей и молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Большое Леприндо и Токко

Признак	Большое Леприндо		Токко			Наличие различий между выборками		
	1 – взрослые дикие[а]	2 – молодь лабораторная	3 – взрослые дикие[б]	4 – молодь дикая	5 – молодь лабораторная	1–3	3–4	2–5
sp.br.	38–44 (40.8 ± 0.19) / 132–171 (152); 50	34–39 (36.0 ± 0.95) / 67–84 (75); 5	32–38 (35.6 ± 0.15) / 122–198 (163); 71	32–36 (34.2 ± 0.31) / 82–104 (96); 15	28–34 (31.9 ± 0.61) / 60–100 (75); 12	***	***	**
*rb*1	11–14 (12.2 ± 0.10) / 132–171 (152); 50	10–13 (11.3 ± 0.14) / 27–84 (38); 26	10–13 (11.8 ± 0.08) / 122–198 (162); 60	10–12 (11.6 ± 0.17) / 82–104 (96); 14	10–12 (11.4 ± 0.07) / 35–100 (51); 62	**	–	–
*rb*2	10–13 (11.6 ± 0.09) / 132–171 (152); 50	10–12 (10.7 ± 0.19) / 27–84 (43); 14	10–12 (11.1 ± 0.07) / 122–198 (162); 60	10–12 (10.9 ± 0.13) / 82–104 (96); 15	10–12 (10.9 ± 0.06) / 35–100 (51); 43	***	–	–
D		13–16 (14.9 ± 0.36) / 27–84 (38); 27			13–16 (14.9 ± 0.06) / 27–100 (40); 124			–
D(*в*)	9–11 (10.0 ± 0.07) / 132–171 (152); 50	10–10 (10.0 ± 0) / 67–81 (73); 3	10–11 (10.3 ± 0.07) / 122–198 (162); 60	9–11 (9.9 ± 0.17) / 82–104 (96); 15	9–11 (9.7 ± 0.10) / 45–100 (62); 29	**	*	–
A		12–15 (13.2 ± 0.50) / 27–84 (38); 27			11–15 (13.0 ± 0.06) / 27–100 (40); 122			–
A(*в*)	7–9 (8.3 ± 0.07) / 132–171 (152); 50	8–9 (8.7 ± 0.33) / 67–81 (73); 3	8–10 (8.6 ± 0.07) / 122–198 (162); 60	7–9 (8.1 ± 0.17) / 82–104 (96); 14	7–10 (8.3 ± 0.11) / 45–100 (62); 33	***	*	–
P	12–14 (13.2 ± 0.08) / 132–171 (152); 50	12–14 (12.8 ± 0.17) / 30–84 (45); 16	13–14 (13.3 ± 0.06) / 122–198 (162); 60	13–14 (13.2 ± 0.11) / 82–104 (96); 15	12–15 (12.9 ± 0.06) / 30–100 (41); 101	–	–	–
V	9–10 (9.1 ± 0.05) / 132–171 (152); 50	8–9 (8.9 ± 0.05) / 27–84 (38); 27	9–9 (9.0) / 122–198 (162); 60	8–9 (8.9 ± 0.07) / 82–104 (96); 15	8–9 (8.6 ± 0.04) / 27–100 (40); 129	**	–	***
ll	122–142 (130.3 ± 0.62) / 132–171 (152); 50	120–123 (121.3 ± 0.42) / 67–81 (73); 3	119–134 (125.3 ± 0.29) / 129–193 (166); 92	119–126 (123.3 ± 0.55) / 82–104 (96); 15	118–128 (121.7 0.93) / 59–100 (75); 10	***	*	–
pc	31–48 (38.1 ± 0.50) / 132–183 (155); 70	34–45 (38.4 ± 1.10) / 27–84 (42); 13	31–47 (39.1 ± 0.36) / 122–198 (163); 71	36–45 (39.1 ± 0.62) / 82–104 (100); 15	31–42 (38.2 ± 0.63) / 55–85 (65); 20	*	–	–
n_{vert}	63–66 (65.0 ± 0.11) / 132–171 (152); 50	63–66 (64.6 ± 0.12) / 24–84 (34); 40	62–65 (63.9 ± 0.09) / 122–198 (162); 60	63–64 (63.9 ± 0.10) / 82–104 (96); 14	61–66 (63.1 ± 0.10) / 27–100 (41); 115	***	–	***
lsb	10.6–16.3 (12.8 ± 0.29) / 132–171 (152); 50	9.8–12.5 (11.1 ± 0.56) / 67–84 (76); 4	9.2–12.3 (10.6 ± 0.09) / 148–187 (167); 53	8.1–12.5 (10.4 ± 0.34) / 82–104 (96); 15	8.5–10.5 (9.5 ± 0.21) / 60–100 (75); 11	***	–	*

Примечание. По: [а]Alekseyev et al., 2013; [б]Алексеев и др., 2021б; *rb*1, *rb*2 – число жаберных лучей слева и справа; *D*(*в*), *A*(*в*) – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (последние два сближенных луча считали раздельно); *ll* – число чешуй в боковой линии, включая последние одну–три мелкие чешуи без отверстий сейсмосенсорного канала; *pc* – число пилорических придатков, *lsb* – длина наибольшей жаберной тычинки в % длины головы. Ост. обозначения см. в табл. 1. Над чертой – значения признака: за скобками – пределы варьирования, в скобках – среднее и его ошибка; под чертой – длина тела по Смитту (*FL*), мм (пределы варьирования и в скобках среднее значение); число особей в выборке. У лабораторной молоди значения признаков определяли в интервалах длины рыб, в пределах которых они были максимально близки к дефинитивным. Различия между выборками по *U*-критерию Манна–Уитни: значимы при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; "–" – не значимы ($p > 0.05$).

а личинки длиной 31–40 мм – от особей *FL* 101–120 и 121–200 мм (тест Краскела–Уоллиса: в данных попарных сравнениях $p < 0.05$). При *FL* > 40 мм число пилорических придатков близко к дефинитивному, значимых различий по нему между размерными группами от 41–30 до 120–200 мм у кТО нет. В небольшой выборке молоди кБЛ значимых различий по числу пилорических придатков между разными размерными группами и между ними и взрослыми гольцами не выявлено, хотя также прослеживается тенденция к его увеличению с ростом особей (рис. 13б). В сравнении с кТО оно в интервалах длин 26–30 мм и 31–40 мм значимо (*U*-тест: $p < 0.05$) больше у кБЛ, что свидетельствует о более быстрой закладке пилорических придатков по отношению к длине тела в их раннем онтогенезе. В результате среднее число придатков у кБЛ *FL* 27–84 (42) мм такое же, как у более крупной молоди кТО *FL* 55–85 (65) мм (табл. 7).

У дикой молоди кТО *FL* 82–104 мм по сравнению со взрослыми особями ещё не успели заложиться одна–две жаберных тычинки, две чешуи в боковой линии и у половины особей не успел разветвиться последний неветвистый луч в спинном и анальном плавниках. Соответственно по числу жаберных тычинок, чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках она значимо отличается от взрослых рыб, по остальным меристическим признакам и индексу длины жаберных тычинок различия отсутствуют (табл. 7). Таким образом, при длине ~10 см кТО ещё имеют некоторую степень недоразвития отдельных сериальных структур. В нашем распоряжении были лишь 2 экз. дикой молоди кБЛ (*FL* 79 и 114 мм). У них значения признаков укладывались в пределы их варьирования у взрослых рыб, причём число жаберных тычинок (соответственно 42 и 40) превышало таковое у лабораторных кБЛ.

Пропорции тела. Дикие кТО отличаются от кБЛ более массивным, высоким телом с более короткими хвостовым стеблем, парными и анальным плавниками; головой с более длинным рылом, более широким лбом, более массивными челюстями, меньшим диаметром глаза; гольцы из двух озёр легко различаются визуально. При анализе ГК преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов 26 промеров тела кТО и кБЛ кластеры взрослых рыб различаются в пространстве первых двух ГК без перекрывания (рис. 14а). Имеются значимые различия (*t*-тест: $p < 0.05$) как между центроидами обеих ГК, так и между средними значениями преобразованных логарифмов большинства промеров тела за исключением длины головы, заглазничного расстояния, длины верхнечелюстной кости и нижней челюсти, пектовентрального и вентроанального расстояний, длины основания и высоты спинного плавника. Кластеры лабораторной молоди значительно перекрываются (рис. 14б), но центроиды первых

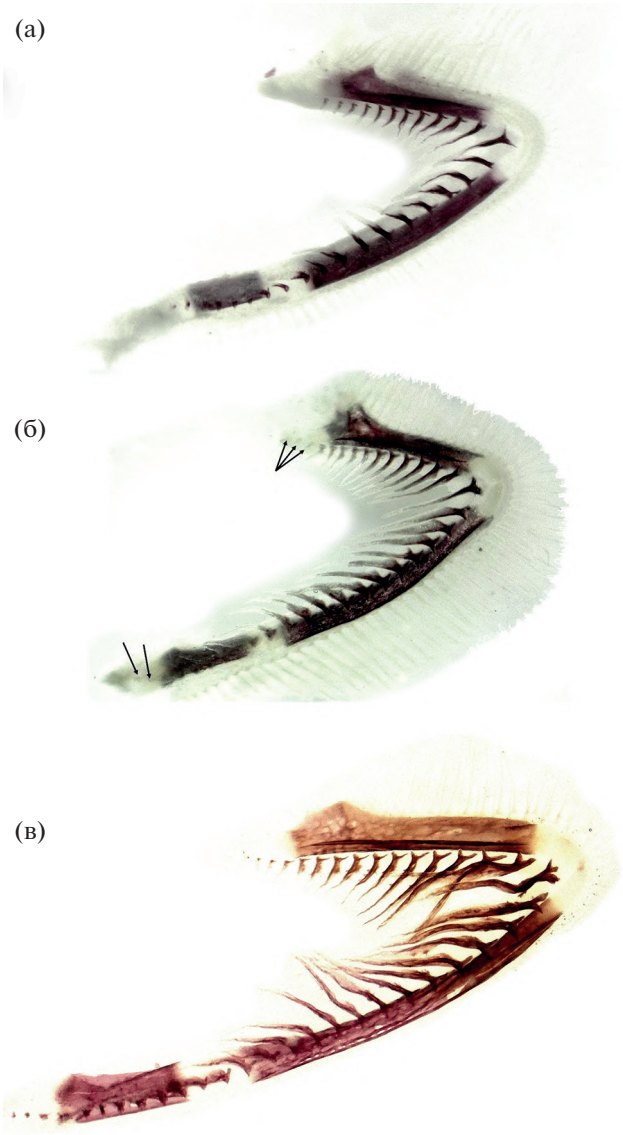


Рис. 11. Жаберные дужки мальков карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а) и Большое Леприндо (б, в): а, б – выращенные в лаборатории: а – *FL* 71 мм, *sp.br.* 30; б – *FL* 72, *sp.br.* 34, ((↓) – неокостеневшие тычинки); в – дикий, *FL* 79 мм, *sp.br.* 42.

трёх ГК значимо различны (*t*-тест: $p < 0.05$); отмечены значимые различия по высоте тела, головы на уровне затылка и глаза, межглазничному расстоянию, пектовентральному расстоянию (значения больше у кТО), высоте анального, длине грудного и брюшного плавников (больше у кБЛ). Эти различия соответствуют по направлению различиям взрослых рыб. В то же время значимые различия по диаметру глаза, постдорсальному расстоянию, длине хвостового стебля и ряду дру-

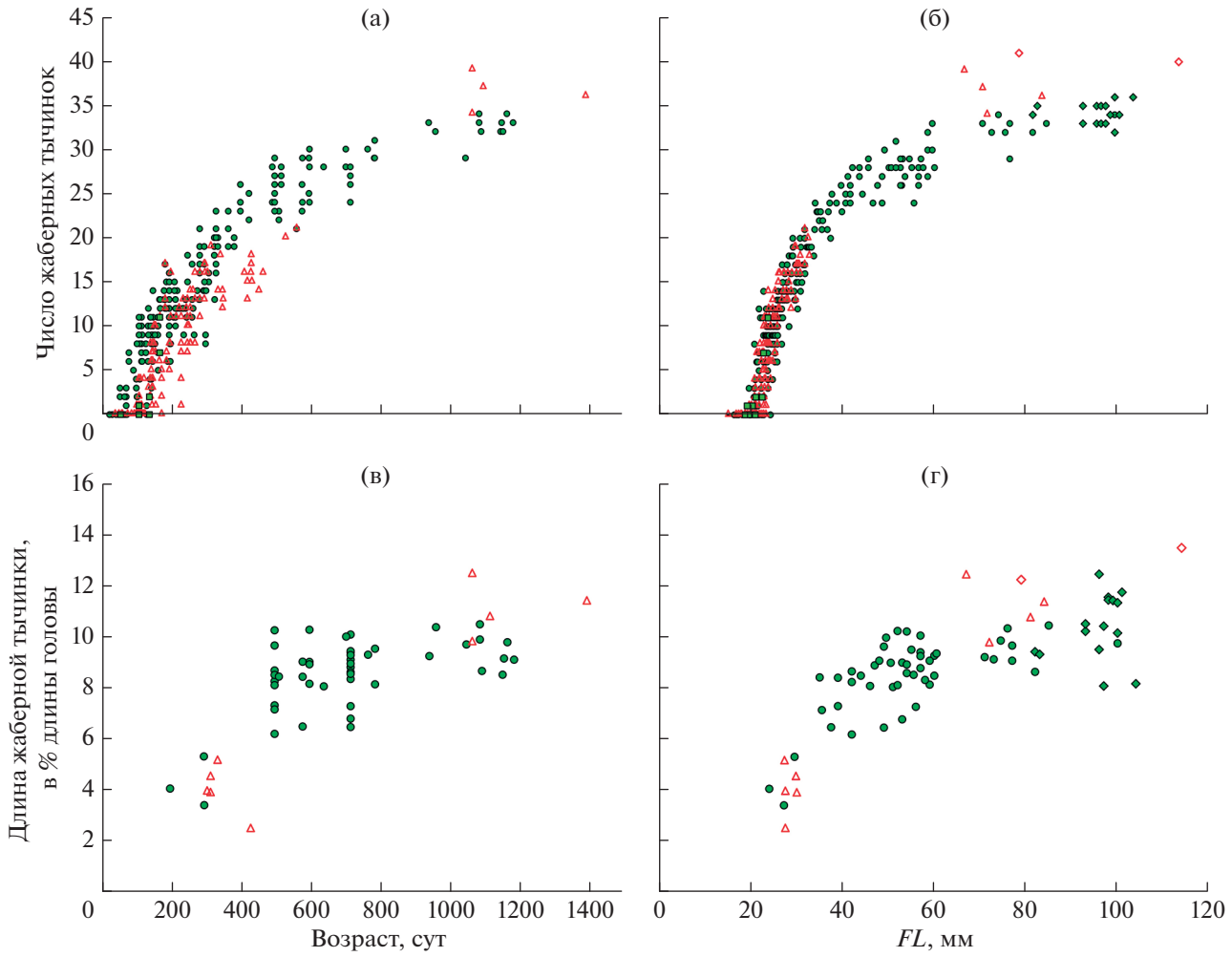


Рис. 12. Динамика изменения числа жаберных тычинок (а, б) и индекса длины наибольшей жаберной тычинки (в, г) в онтогенезе молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (лабораторная (тёплый (●) и холодный (■) режимы) и дикая (◆) молодь) и Большое Леприндо (лабораторная (△) и дикая (◇) молодь) в зависимости от возраста (а, в) и длины тела по Смитту (*FL*) (б, г).

гих признаков, различающихся у взрослых особей, не выявлены. Таким образом, на изученном интервале онтогенеза начинают формироваться некоторые, но не все, особенности внешней морфологии, характерные для взрослых гольцов двух форм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Имеющиеся данные о времени формирования фенотипического своеобразия локальных форм арктического гольца и северной мальмы в онтогенезе указывают на его значительное варьирование между разными популяциями и признаками. Сравнительное исследование остеогенеза мелкой формы с позднеосенним нерестом и карликовой глубоководной формы арктического гольца с летним нерестом из оз. Даватчан (Забайкалье) выявило различия развития костей черепа, жаберных тычинок, плавниковых лучей, тел позвонков, чешуй; гетерохронии закладки и темпа дифференцировки элементов скелета. При этом на всех этапах онтогенеза, начиная с предличиночного, особи этих форм хорошо отличались друг от друга, по крайней мере, по нескольким из изученных остеологических признаков. Было сделано предположение о том, что эти различия стали следствием экологической дифференциации гольцов двух форм по нерестово-выростным участкам (литораль и гиполимнион), а также потребления в начальный период жизни разных кормовых объектов (Пичугин, 2009б). У личинок планктофагов и мелких бентофагов арктического гольца из оз. Тингваллаватн (Исландия) не выявлены различия в морфологии головы до возраста 3 мес. после начала внешнего питания (Horta-Lacueva,

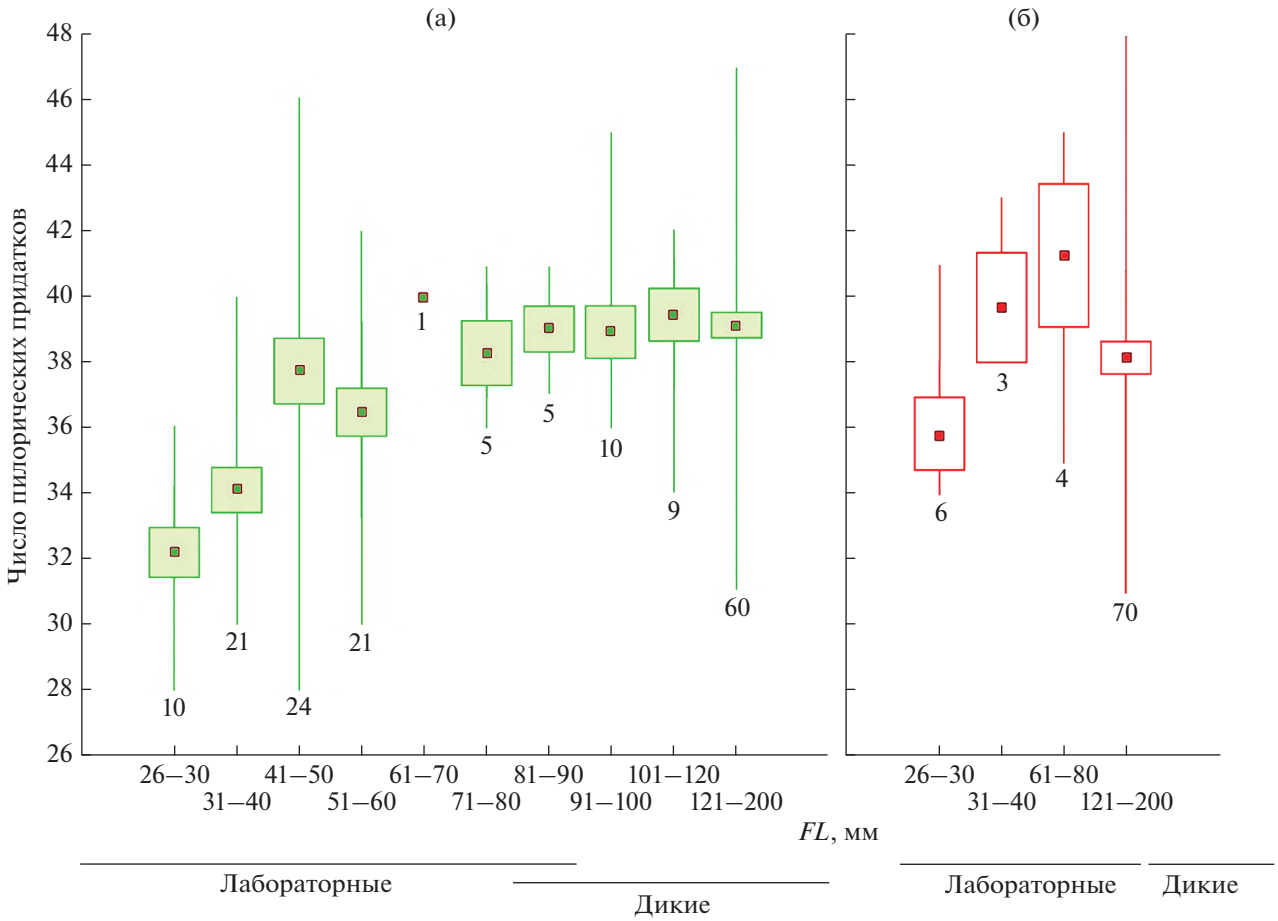


Рис. 13. Изменение числа пилорических придатков в онтогенезе молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а) и Большое Леприндо (б) в зависимости от длины тела по Смитту (*FL*): (■) – средние значения, (▌) – пределы варьирования, (□) – удвоенная ошибка среднего. Цифрами указано число особей.

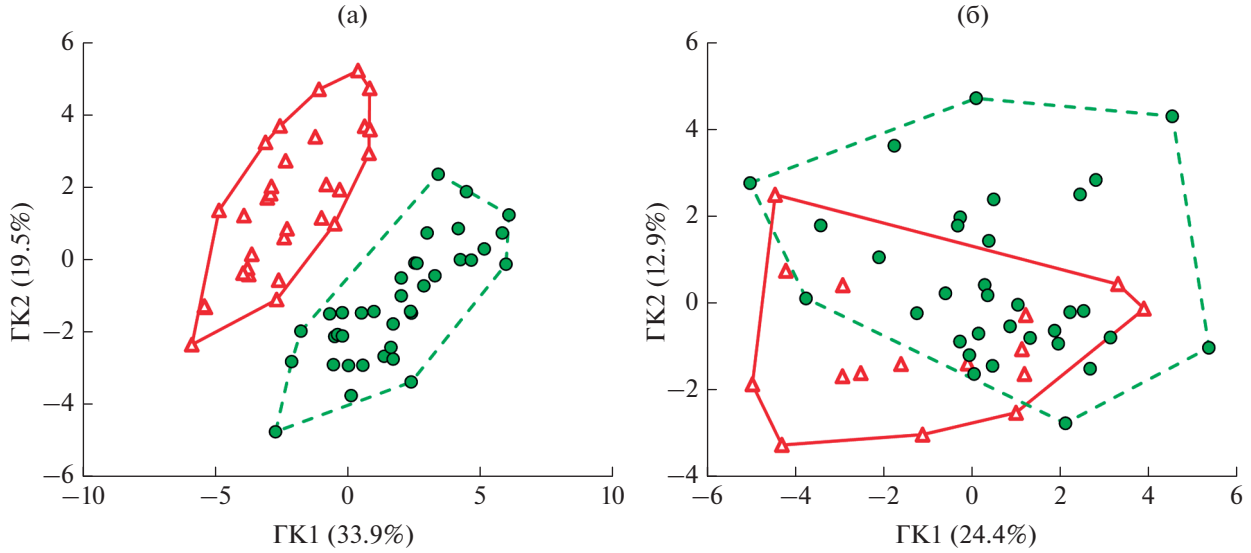


Рис. 14. Распределение диких взрослых особей *FL* 120–200 мм (а) и выращенной в лаборатории молоди *FL* 27–100 мм (б) карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (- - - -, ●) и Большое Леприндо (——, △) в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 промеров тела).

2021). Тем не менее, ранее (Kapralova et al., 2015) различия в развитии хрящевых элементов краниофациальной области были отмечены в позднем органогенезе этих форм ещё до вылупления. Между планктофагами и бентофагами арктического гольца из оз. Лох Раннох (Шотландия) различия по промерам головы выявляли относительно поздно – после наступления малькового периода при *FL* > 78 мм (Adams, Huntingford, 2002). Есин с соавторами (Esin et al., 2021) обнаружили значимые различия (начиная со стадии личинки) в степени дифференцировки костей черепа у северной мальмы и её хищной формы – каменного гольца р. Камчатка. У дикой молоди семи форм северной мальмы Кроноцкого озера при длине 24–58 мм обнаружено формирование характерных признаков взрослых форм за счёт гетерохроний скелетогенеза и аллометрических изменений пропорций тела (Esin et al., 2018). В частности, у сеголеток и двухлеток хищных форм наблюдалась акселерация окостенения и дифференцировки костей крыши черепа, а у форм-бентофагов – озублённых костей. У выращенной в лаборатории молоди малоротого и носатого (N1) гольцов Кроноцкого озера отмечено формирование характерных дефинитивных признаков – укорочение рыла и челюстных костей на стадии поздней личинки (при *FL* ~34 мм) у малоротого и смещение в пасть предчелюстных костей на стадии малька (*FL* ~51–59 мм) у носатого гольца (Пичугин, 2019, 2020).

В нашем исследовании различия в пропорциях тела между кБЛ и кТО начинают формироваться на первом году жизни, но и к концу второго не достигают степени, характерной для взрослых рыб. По темпу линейного роста особи кБЛ значительно отстают от кТО (рис. 3). Средняя скорость дифференцировки костных элементов также замедлена у кБЛ по отношению к кТО сходного возраста, но одинакова по отношению к кТО сходной длины (табл. 6, рис. 10). Отмеченные гетерохронии в развитии отдельных элементов, в первую очередь значительная ретардация закладки предорсалий у кБЛ, не приводят к возникновению различий по этому признаку у взрослых рыб, которые в обеих популяциях имеют одинаково сформированную серию этих костей. Различия между формами по числу позвонков определяются рано – после закладки всех тел позвонков при *FL* 25–30 мм. Напротив, в связи с поздней закладкой чешуи близкое к дефинитивному число чешуй в боковой линии отмечается только к концу второго года при длине > 50–60 мм. В отличие от диких кБЛ и кТО у лабораторной молоди оно не различается и меньше, чем у диких, что, видимо, связано с влиянием условий выращивания. Наиболее важный диагностический признак двух форм – число жаберных тычинок – не различается у них по крайней мере до *FL* 30 мм, а к длине 60–80 мм формируются значительные различия, хотя у обеих форм среднее число тычинок ещё не достигает дефинитивного. У дикой молоди из оз. Токко *FL* 80–100 мм в возрасте 2+ оно ещё значимо меньше такового у взрослых рыб.

Можно предположить, что выявленные различия онтогенезов гольцов двух форм, по крайней мере частично, связаны с разными экологическими условиями их биотопов. Формы кТО и кБЛ размножаются и развиваются в следующих условиях. В оз. Токко зона эффективного нереста кТО начинается на глубине между 5 и 10 м и заканчивается глубиной 20 м, продолжительность нереста – не более 1 мес. Икра кТО развивается примерно 1 мес. при температуре 5.0–7.0°C, следующий месяц при её падении до 3.0–3.5°C и далее при этой температуре подо льдом до вылупления (Алексеев и др., 2021б). В оз. Большое Леприндо нерест проходит на глубине 25–58 м в течение 3.0–3.5 мес. Пик нереста кБЛ приходится на температуру 5.0–6.0°C, в дальнейшем она понижается до 4.0–4.5°C к концу октября и 2.5–3.0°C в ноябре. Существенно, что температурные режимы развития икры кБЛ, отложенной в начале и конце нереста, как и вышедшей из неё молоди, значительно различаются (Алексеев и др., 2019). Отметим, что в обоих озёрах температура в период эмбриогенеза карликовых гольцов постепенно снижается.

Исходя из внешних условий, личинки кТО имеют мало ограничений из-за глубины своих воспроизводственных участков и гнёта мелкой формы гольца, численность которой существенно подорвана, и их рост и развитие обусловлены практически только обилием кормовых объектов (планктонных и бентосных организмов) (*r*-отбор – по: MacArthur, Wilson. 1967). Наличие большого числа аномалий хвостового плавника и аномальных костных элементов в хорде, которые выявляли при экспериментальном выращивании ежегодно при всех вариациях температуры, представляет собой пока не разрешённую загадку. Проникновение скелетогенных клеток в хорду не наблюдалось при выращивании чистых форм гольцов при температуре эксперимента, отличной от нативной (Balon, 1980a, 1980b, 1980c, 1980d; Пичугин, 2009б, 2019, 2020). Подобные, но летальные нарушения обнаружены при выращивании гибрида двух форм арктического гольца – крупного гольца Дрягина и мелкой глубоководной пучеглазки из таймырского оз. Собачье (Пичугин, 2009а). Предполагалось, что летальные аномалии в закладке осевого скелета гибрида – результат конфликта регуляторов раннего развития, которые отвечали за закладку тел позвонков при глубоководном (30 м у гольцов Дрягина и более 90 м у пучеглазок) развитии личинок двух форм. Генетические исследования роли регуляторов были начаты европейскими исследователями (Kapralova,

2014; Kapralova et al., 2015) на несколько лет позже этого эксперимента, проведённого в 1993–1994 гг.

В оз. Большое Леприндо глубина нерестилища создаёт ряд проблем для выживания ранней молоди кБЛ. В лабораторных условиях заглатывание воздуха в плавательный пузырь произошло одновременно с началом смешанного питания. Однако полагаем, что в естественных условиях заполнение пузыря происходит много позже начала питания, при закладке позвоночника, без которого личинки не способны достигнуть поверхности озера с глубины 25–58 м. Очевидно, ранние личинки с большим желточным мешком и без зачатков осевого скелета не смогут подняться к поверхности водоёма вертикально для заглатывания воздуха в плавательный пузырь. А их постепенное переползание ближе к поверхности озера в сторону берега будет значительную часть года ограничено градиентом температур и большим числом рыб, питающихся в литоральной зоне, к которым относятся сиги-пыжьяны *Coregonus lavaretus pidschian* и налимы *Lota lota*.

Мы не знаем, играют ли какую-нибудь роль в заполнении пузыря газы, образующиеся в донных илах. Объём этих газов в глубоких озёрах Забайкалья довольно значителен, что можно наблюдать при образовании ледового покрова. Самые глубоководные арктические гольцы на территории РФ – таймырские пучеглазки, ранний онтогенез которых, по нашим данным, проходит в оз. Собачье (Таймыр) в условиях гомотермии при 2.2°С и которые имеют легко узнаваемый своеобразный облик с большими глазами, низким прогонистым телом и удлинёнными плавниками, свидетельствующий о длительном пребывании в личиночный период на большой глубине. Переползание личинок этой формы к мелководьям исключено из-за отсутствия прибрежной литорали. Крупные мальки и взрослые особи пучеглазок обитают в верхнем слое пелагиали, где проходит и нерест этой формы, после которого икра свободно опускается на большую глубину (Пичугин, 2009а). Аналогично карликовые гольцы оз. Даватчан, нерестящиеся, по нашим данным, на глубине 15–45 м, также имеют субтильную конституцию с большими глазами, которая свидетельствует о длительном пребывании личинок на дне без воздуха в плавательном пузыре. В целом гольцы рода *Salvelinus* – пионеры в семействе Salmonidae по освоению больших глубин (Østbye et al., 2020) – оказались наиболее пластичными в эволюционном преобразовании раннего онтогенеза при обеспечении гидростатической функции.

Очевидно, что получить воздух в плавательный пузырь для личинок гольцов, развивающихся на глубине, весьма сложно. Это требует глобальной перестройки раннего онтогенеза в сторону ускоренного развития осевого скелета и прикреплённой к нему мускулатуры и, соответственно, трансформации системы регуляторов раннего развития. Для этого, по-видимому, притормаживается дифференцировка костей черепа, несущих сейсмосенсорный канал, и parasphenoideum, чем облегчается скелет головы, и энергетика остеогенеза перенаправляется на дифференцировку позвоночника. Помимо этого задерживается рост тела в высоту, с чем связано смещение закладки предорсалий в мальковый период у кБЛ. Высота тела личинок кБЛ в возрасте 89–294 сут составила 7.5–11.1 (в среднем 9.6)% *FL* против 9.8–12.9 (11.2)% в возрасте 68–240 сут у личинок кТО. Возможно, с экономией энергии в пользу развития позвоночника связано также уменьшение числа зубов на всех костях, окружающих пасть (табл. 6).

Мы предположили, что раннее развитие личинок кБЛ протекает вблизи нерестовых участков у дна и переход на этап смешанного питания проходит там же. Возможно, в начале питания поглощается любая доступная пища, в том числе детрит и мелкий бентос, имеющие низкую энергетическую ценность, чем и объясняются низкие темп роста и развития. Отличающимся от планктонного типом питания может объясняться длительная задержка закладки новых тычинок и увеличение их относительной длины. Именно этот этап сопровождался максимальной смертностью предличинок и ранних личинок кБЛ, и даже у перешедших к экзогенному питанию особей не отмечено ускорения соматического роста и развития. Нельзя исключить, что, позволив предличинкам в эксперименте преждевременно заглотить воздух в плавательный пузырь, мы создали регулируемую гетерохронию, изменившую их последующий онтогенез. В нативных условиях переход к пелагическому образу жизни и облигатной планктофагии, по-видимому, наступает к окончанию второго года жизни, в начале малькового периода, когда окраска становится значительно более светлой, пелагической, рот конечным и появляются зубы на сошнике. По устным сообщениям рыбаков, в подлёдный период взрослых особей кБЛ отлавливали с небольшой глубины на удебные снасти в центре озера с небольшой глубины непосредственно из-подо льда. Таким образом, с исчезновением температурного градиента поздние мальки и взрослые карликовые гольцы, полностью перешедшие на планктонный тип питания, поднимаются в зону максимальной концентрации планктона. Косвенно о длительном придонном пребывании личинок кБЛ свидетельствует и тёмная окраска годовиков (рис. 8). У быстрее растущих, по-видимому, в условиях лучшей кормовой базы[2] карликовых гольцов из

[2] В оз. Даватчан, по нашим оценкам, бентофаги-конкуренты – байкалоленский хариус *Thymallus baicalolenensis* и налим – имеют низкую численность.

оз. Даватчан начало малькового периода, переход в пелагиаль и серебристая окраска наблюдались к возрасту 261 сут (Пичугин, 2009а).

Таким образом, проведённое исследование позволило выявить общие черты и популяционные особенности раннего онтогенеза арктических гольцов карликовой формы из двух озёр Забайкалья, различающихся по морфологии, образу жизни и занимаемым биотопам; проследить становление в их онтогенезах характерных признаков взрослых гольцов из этих популяций и определить специфику онтогенеза одной из них (кБЛ), связанную с глубоководным образом жизни. Полученные данные дополняют знания о разнообразии паттернов раннего развития разных форм реликтовой популяционной группировки арктических гольцов Забайкалья. Они также будут служить основой для изучения развития гибридов между разными формами и формирования репродуктивных барьеров между ними. Для этого на настоящем этапе мы получили реципрокных гибридов между кТО и кБЛ (соответственно ТБЛ и БЛТ), результаты изучения особенностей остео- и морфогенеза которых будут представлены в сообщении 2.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны О.В. Вокину, В.К. Помазкину, В.П. Самусенку, В.С. Хлыстову, И.Г. Хорошеву, А.Л. Юрьеву (Иркутский государственный университет) за помощь в сборе материала; двум анонимным рецензентам за ценные замечания и предложения по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт Российского научного фонда, грант № 23-24-00014 (https://rscf.ru/project/23-24-00014/).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, Северное Забайкалье // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 387–412. https://doi.org/10.7868/S0042875214040018

Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др. 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // Там же. Т. 59. № 4. С. 430–447. https://doi.org/10.1134/S0042875219040015

Алексеев С.С., Андреев Р.С., Вокин А.И. и др. 2021а. Исследования арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в Забайкалье: итоги 25-летних работ. Сообщение 1. Распространение, симпатрические формы, морфология, генетика // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 38. С. 3–56. https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3

Алексеев С.С., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2021б. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (Северное Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 65–87. https://doi.org/10.31857/S0042875221010021

Кохменко Л.В. 1965. Питание и пищевые взаимоотношения рода *Salvelinus* с молодью тихоокеанских лососей // Там же. Т. 5. Вып. 2 (35). С. 346–359.

Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 262 с.

Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1993. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 6. С. 753–762.

Пичугин М.Ю. 2009а. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // Там же. Т. 49. № 2. С. 240–253.

Пичугин М.Ю. 2009б. Развитие элементов скелета у молоди карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из озера Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.

Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Там же. Т. 55. № 4. С. 435–452. https://doi.org/10.7868/S0042875215040128

Пичугин М.Ю. 2019. Особенности раннего онтогенеза эндемичной озёрной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) – малоротого гольца Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) // Там же. Т. 59. № 6. С. 681–692. https://doi.org/10.1134/S0042875219040155

Пичугин М.Ю. 2020. Особенности раннего онтогенеза носатого (N1) гольца – эндемичной озёрно-речной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) // Там же. Т. 60. № 5. С. 562–571. https://doi.org/10.31857/S0042875220050082

Пичугин М.Ю. 2021. Развитие искусственного гибрида между двумя глубоководными симпатрическими формами мальмы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) из Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) // Там же. Т. 61. № 6. С. 680–696. https://doi.org/10.31857/S0042875221040159

Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В. 2011. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // Там же. Т. 51. № 2. С. 260–274.

Adams C.E., Huntingford F.A. 2002. Inherited differences in head allometry in polymorphic Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 60. № 3. P. 515–520. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01680.x

Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A. et al. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network as-

sociated with craniofacial divergence in Arctic charr // EvoDevo. V. 5. Article 40.
https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-40

Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P. et al. 2013. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 792–803.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100020

Balon E.K. 1980a. Comparative ontogeny of charrs // Charrs. The Hague: Junk Publ. P. 703–720.

Balon E.K. 1980b. Early ontogeny of the brook char *Salvelinus* (*Baione*) *fontinalis* // Ibid. P. 631–666.

Balon E.K. 1980c. Early ontogeny of the lake charr, *Salvelinus* (*Cristivomer*) *namaycush* // Ibid. P. 485–562.

Balon E.K. 1980d. Early ontogeny of the North American landlocked arctic char – sunapee, *Salvelinus* (*Salvelinus*) *alpinus oquassa* // Ibid. P. 563–606.

Beck S.V., Räsänen K., Ahi E.P. et al. 2019. Gene expression in the phenotypically plastic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a focus on growth and ossification at early stages of development // Evol. Dev. V. 21. № 1. P. 16–30.
https://doi.org/10.1111/ede.12275

Eiríksson G.M., Skúlason S., Snorrason S.S. 2005. Heterochrony in skeletal development and body size in progeny of two morphs of Arctic charr from Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 55. № sA. P. 175–185.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb01054.x

Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu. 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats // J. Evol. Biol. V. 31. № 7. P. 1018–1034.
https://doi.org/10.1111/jeb.13283

Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O. et al. 2021. Natural toxic impact and thyroid signaling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // J. Anim. Ecol. V. 90. № 4. P. 1004–1019.
https://doi.org/10.1111/1365-2656.13429

Gould S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: HUP, 501 p.

Guðbrandsson J., Franzdóttir S.R., Kristjánsson B.K. et al. 2018. Differential gene expression during early development in recently evolved and sympatric Arctic charr morphs // PeerJ. V. 6. Article e4345.
https://doi.org/10.7717/peerj.4345

Hall B.K. 1999. Evolutionary Developmental Biology. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 491 p.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3961-8

Horta-Lacueva Q.J.-B., Snorrason S.S., Morrissey M.B. et al. 2021. Multivariate analysis of morphology, behaviour, growth and developmental timing in hybrids brings new insights into the divergence of sympatric Arctic charr morphs // BMC Ecol. Evol. V. 21. Article 170.
https://doi.org/10.1186/s12862-021-01904-8

Kapralova K.H. 2014. Study of morphogenesis and miRNA expression associated with craniofacial diversity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs: PhD Thesis. Reykjavík: Univ. Iceland, 189 p.

Kapralova K.H., Jónsson Z.O., Palsson A. et al. 2015. Bones in motion: ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs // Dev. Dyn. V. 244. № 9. P. 1168–1178.
https://doi.org/10.1002/dvdy.24302

Lindsey C.C. 1988. Factors controlling meristic variation // Fish physiology. V. 11. Pt. B. San Diego, CA: Acad. Press. P. 197–274.
https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60215-0

MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 203 p.

Mottley C.McC. 1933. The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops trout, *Salmo kamloops* Jordan // Contrib. Can. Biol. Fish. V. 8. № 1. P. 253–263.
https://doi.org/10.1139/f33-020

Orska J. 1962. The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. Pt. I. Temperature-controlled variations of the number of vertebrae in *Salmo irideus* Gibb. // Zool. Pol. V. 12. № 3. P. 309–339.

Østbye K., Hassve M.H., Peris Tamayo A.-M. et al. 2020. "*And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee*": four morphs of Arctic charr adapting to a depth gradient in Lake Tinnsjøen // Evol. Appl. V. 13. № 6. P. 1240–1261.
https://doi.org/10.1111/eva.12983

Parsons K.J., Skúlason S., Ferguson M. 2010. Morphological variation over ontogeny and environments in resource polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Evol. Dev. V. 12. № 3. P. 246–257.
https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2010.00410.x

Parsons K.J., Sheets H.D., Skúlason S., Ferguson M.M. 2011. Phenotypic plasticity, heterochrony and ontogenetic repatterning during juvenile development of divergent arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // J. Evol. Biol. V. 24. № 8. P. 1640–1652.
https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02301.x

Reist J.D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // Can. J. Zool. V. 63. № 6. P. 1429–1439.
https://doi.org/10.1139/z85-213

Rounsefell G.A. 1962. Relationships among North American Salmonidae // Fish. Bull. V. 62. P. 235–270.

Sandlund O.T., Gunnarson K., Jónasson P.M. et al. 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. V. 64. № 1/2. P. 305–351.
https://doi.org/10.2307/3545056

Skúlason S., Noakes D.L.G., Snorrason S.S. 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linn. Soc. V. 38. № 3. P. 281–301.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01579.x

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 704–722

УДК 597.552.51.574.32.575.17

О РАСШИРЕНИИ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* – КУНДЖИ *S. LEUCOMAENIS* И СЕВЕРНОЙ МАЛЬМЫ *S. MALMA* (SALMONIDAE) – В РЕКАХ КАМЧАТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2023 г. К. В. Кузищин[1], *, М. А. Груздева[1], А. В. Семенова[1]

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

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

Поступила в редакцию 20.04.2023 г.
После доработки 16.05.2023 г.
Принята к публикации 17.05.2023 г.

Приведены данные, подтверждающие расширение зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* – кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malm*а на Камчатке. Если ранее гибриды кунджа × северная мальма встречались только в р. Утхолок на северо-западе полуострова, то начиная с 2009 г. массовая гибридизация между этими видами происходит ещё в двух соседних с Утхолоком реках – Квачине и Снатолвееме. Микросателлитный анализ показал, что гибридные особи характеризуются промежуточными значениями аллельного разнообразия по сравнению с представителями родительских видов, а значения средней ожидаемой гетерозиготности гибридов выше, чем мальмы и кунджи. Результаты анализа материнского наследования у гибридных особей из р. Квачина совпадают с результатами исследований, проведёнными ранее в р. Утхолок, – у всех гибридных особей обнаружен один гаплотип, специфичный для кунджи, что указывает на то, что гибриды происходят от самок кунджи и самцов мальмы. Внешний облик и окраска гибридов кунджа × северная мальма из рек Квачина и Снатолвеем подобны таковым особей из р. Утхолок. Весьма сходные характеристики гибридных особей во всех трёх реках дают основания полагать, что механизм их появления в реках Квачина и Снатолвеем сходен с таковым в р. Утхолок – икру кунджи осеменяют карликовые самцы мальмы. В качестве возможной причины нарушения межвидовой изоляции рассматривается повышение локальной продуктивности рек в результате увеличения численности нерестовых стад горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и масштабных изменений климата Северной Пацифики. Весьма вероятно, что эти два фактора привели к улучшению условий нагула мальмы в речной период жизни и как частный результат – к росту численности созревающих в реке самцов мальмы.

Ключевые слова: гибриды, северная мальма, кунджа, зона гибридизации, Северо-Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875223060140, **EDN:** AKSQAR

Выявление закономерностей и путей протекания микроэволюционных процессов у рыб и других животных является актуальной задачей современной фундаментальной биологии. Существенный интерес представляют случаи быстрого видообразования в природных условиях, особенно когда возможно выявление начальных стадий процесса дивергенции и установление его механизма и закономерностей адаптаций новых форм/видов. Одним из путей быстрого (сальтационного) видообразования у рыб является межвидовая гибридизация, лежащая в основе ретикулярного механизма появления новых видов (Arnold, 1992, 1997; Dowling, DeMarais, 1993; Harrison, 1993; Wilson, Bernatchez, 1998; Jiggins, Mallet, 2000; Taylor, 2004; Bougas et al., 2013). Случаи гибридизации между разными видами с последующей интрогрессией чужеродных генов известны у лососёвых рыб семейства Salmonidae (Avise, 1994; Sloss et al., 2008; Hansen, Mensberg, 2009; Hansen et al., 2009; Cooper et al., 2010; Marie et al., 2010, 2011, 2012; Winkler et al., 2011). Среди лососёвых рыб чаще всего межвидовая гибридизация возникает у гольцов рода *Salvelinus* в водоёмах Северной Пацифики и сопредельных регионов, что обусловлено сложными путями постгляциальной колонизации ими водоёмов высоких широт (Hammar et al., 1991; Verspoor, Hammar, 1991; Bernatchez et al., 1995; Baxter et al., 1997; Glémet et al., 1998; Гудков, 2002; Kanda et al., 2002; Радченко, 2004; Davidson et al., 2010; May-McNally et al., 2015). Важнейшей общей чертой большинства описанных случаев гибридизации гольцов является, по сути, интрогрессия, когда само событие межвидового скрещивания происходило тысячи и десятки тысяч лет назад (Wilson, Bernatchez, 1998; Redenbach, Taylor, 2002). Случаи обнаружения гибридов первого поколения (F_1), возникших в на-

ши дни, редки благодаря действию презиготических механизмов изоляции в природных водоёмах у симпатричных видов гольцов (Baxter et al., 1997; Glémet et al., 1998; Yamamoto et al., 2006; Popowich et al., 2011; May-McNally et al., 2015).

На сегодняшний день уникальным случаем межвидового скрещивания у гольцов в дикой природе является масштабная перманентная гибридизация между северной мальмой *S. malma* и кунджей *S. leucomaenis* в р. Утхолок на северо-западе Камчатки. Впервые упоминание о существовании вероятных гибридных особей относится к 1970-му г., однако их достоверное описание не было выполнено (Груздева и др., 2018). Начиная с 2003 г. и по настоящее время гибриды кунджа × северная мальма поколения F_1 в р. Утхолок регистрируют каждый год, они составляют значительную долю в выборках, представлены половозрелыми и неполовозрелыми рыбами разного возраста (Груздева и др., 2018, 2020). Вместе с тем в соседних реках Квачина и Снатолвеем, в которых начиная с 1970-го г. также проводили исследования с той же интенсивностью, что и в р. Утхолок, гибриды до последнего времени не были выявлены. Однако в конце 2010-х гг. особи с фенотипическими чертами гибридов стали встречаться и в этих реках. Таким образом, к настоящему времени появились данные, что р. Утхолок уже не единственная на Камчатке, где происходит массовая гибридизация между кунджей и северной мальмой. В связи с этим цель исследования – охарактеризовать гибридных особей из рек Квачина и Снатолвеем (северо-запад Камчатки) и провести их сравнительный анализ с гибридами из р. Утхолок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали ежегодно в 1994–2022 гг. в трёх реках Северо-Западной Камчатки – Снатолвеем, Квачина и Утхолок (рис. 1). Авторы настоящей публикации принимали непосредственное участие во всех полевых работах во все годы. Указанные три реки расположены недалеко друг от друга и на некотором отдалении от соседних рек. Устье р. Утхолок (57°42′45.42″ с.ш., 156°51′37.75″ в.д.) расположено у южного основания прибрежного хребта Мыс Утхолок, устье р. Квачина (57°47′05.88″ с.ш., 157°06′44.06″ в.д.) – у северной оконечности этого хребта. Река Снатолвеем протекает севернее р. Квачина и имеет с ней общее устье. Все три реки принадлежат к так называемому тундровому типу (табл. 1).

Наиболее крупной и разветвлённой из них является р. Утхолок, которая имеет много притоков, наибольшие уклон ложа, скорость течения и мозаичность биотопов в русле (табл. 1). Реки Квачина и Снатолвеем являются типичными малыми тундровыми реками, характерными для западного побережья Камчатского полуострова (Ресурсы поверхностных вод ..., 1966). Все три реки сильно меандрируют, формируя резкие (90°–180°) изгибы, протекают единым руслом канального типа, параллельные боковые протоки единичны и имеют слабую проточность в межень (Утхолок и Квачина) или отсутствуют (Снатолвеем). В приустьевой зоне, где действует морской прилив, для всех рек характерна пойменная многорукавность. Для всех рек характерны сравнительно длинные и глубокие плёсы (длина 200–500 м, глубина по стрежню 1.4–1.8 м в межень), короткие мелководные перекаты (глубина 0.3–0.6 м в межень) и подперекатные ямы – эрозионные котлы ниже перекатов (глубина 2.0–2.5 м), в которых формируется устойчивая система циркуляционных воротных и встречных течений. В межень вода во всех реках прозрачная, коричневого цвета с красноватым оттенком.

В то же время, несмотря на ряд различий, связанных прежде всего с размером и водностью, строение русла и типы биотопов во всех трёх реках сходные. Участки, на которых проводились работы, охватывают значительные пространства русла рек (13–20% его протяжённости) (рис. 1), в них присутствуют все типичные для рек элементы геоморфологического строения. Существенных различий в строении участков разных рек не выявлено (табл. 1). Таким образом, участки рек, где проводили сбор первичного материала, в полной мере охватывают все типичные биотопы, встречающиеся в каждой из речных систем, тем самым объективно отражают распределение рыб разных видов и их гибридов.

Работы по обследованию рек и отлову рыб осуществляли с конца августа по середину октября, в преднерестовый период, во время нереста и постнерестового расселения гольцов по руслу рек. Материал собирали в строгом соответствии с протоколом, разработанным в 1994 г. и применяемым по настоящее время, которым регламентируется подход к облову участков рек, процедуре отлова рыб и методам сбора биологических проб.

На протяжении всего периода наблюдений отлов рыб осуществляли преимущественно нахлыстовыми удочками. Такой способ позволяет выполнять сбор данных по принципу “поймал–отпусти” и оценить частоты встречаемости разных видов без умерщвления рыб. Применяли жёсткие снасти 8–9 класса по классификации American Fishing Tackle Manufacturers Association (https://acronyms.thefreedictionary.com) в сочетании с искусственными мушками, смонтированными на крючках размерного класса 1/0 и 2/0. Такие снасти позволяют сократить время вываживания рыбы до 1–2 мин, что резко снижает уровень стресса и минимальную вероятность нанесения рыбе травм (Jenkins, 2003; Bartholomew,

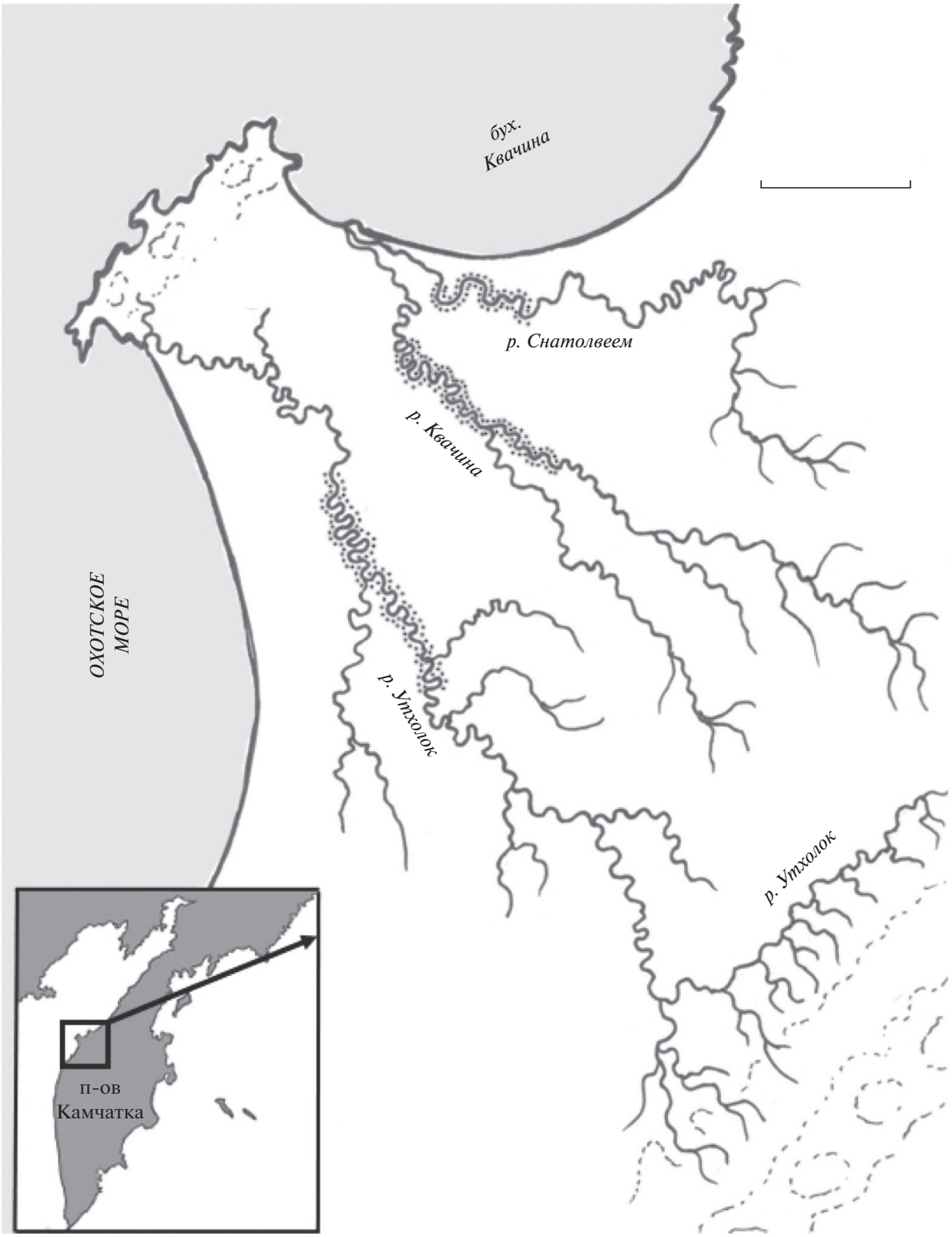


Рис. 1. Карта-схема расположения участков сбора материала (••). Масштаб: 10 км.

Таблица 1. Характеристика рек и участков сбора материала

Параметр	Утхолок	Квачина	Снатолвеем
Тип речной системы	Предгорный в верхнем течении, тундровый в среднем и нижнем; есть много притоков в верхнем и среднем течении	Тундровый на всём протяжении, есть несколько коротких ручьёв-притоков в верхнем течении	Тундровый на всём протяжении, крупных притоков нет
Расположение истоков*	В отрогах Медвежьего хребта, в гористой местности	Среди стланниковых каменно-берёзовых увалов (высота до 200 м), в тундровой местности	Распадки между низкотравными каменно-берёзовыми холмами (высота 50–100 м), среди заболоченной мокрой тундры
Длина реки, км	~ 140	~ 90	~ 55
Ширина в устье, м**	50–55	25–30	20–25
Расход воды в устье, $м^3/с$**	12.3–13.4	3.2–3.6	2.3–2.5
Скорость течения, м/с**	0.48–0.52	0.31–0.41	0.26–0.32
Уклон ложа, м/км	4.2–4.7	3.6–3.9	3.1–3.5
Участок сбора материала:			
– расположение	Среднее течение	Среднее течение	Среднее и нижнее течение реки
– удалённость нижней точки от устья реки, км	27.8	8.1	7.6
– длина участка:			
– в км***	18.2	17.8	7.6
– в % длины реки по основному руслу***	12.9	19.8	13.8
– типы биотопов и их доля по площади****	Плёсы (~49%), перекаты (~22%), эрозионные котлы ниже перекатов (“подперекатные ямы”) (~17%), участки циркуляционного течения вдоль высокого берега (водоворотки) (~12%) на ямах и плёсах	Длинные плёсы (~60–61%) и короткие перекаты (~18%), подперекатные ямы (~12%) и водоворотки (~9–10%) на крутых поворотах реки	Длинные плёсы (~67%) и короткие перекаты (~15%), небольшие подперекатные ямы (~11%), редкие водоворотки (~7%)
– состав грунтов	Гравий и песчано-гравийная смесь на плёсах, галька и валуны на перекатах	Песчано-гравийная смесь на плёсах, гравий и галька, реже валуны на перекатах	Песок на плёсах, гравий на перекатах

Примечание. *Описание расположения истоков Квачины и Снатолвеема по: Любимова, 1961; Нешатаева, 2009; **значения приведены для межени, ***измерения проведены по линии тальвега с учётом меандров реки, ****терминология участков речного русла по: Чалов, 2008.

Bohnsak, 2005; Cooke et al., 2013; Arlinghaus et al., 2017; Twardek et al., 2018). Практика использования такого рода снасти полностью подтвердила свою высокую эффективность при отлове всех видов лососёвых рыб, встречающихся в реке (проходная микижа *Parasalmo* (= *Oncorhynchus*) *mykiss*, кижуч *Oncorhynchus kisutch*, северная мальма (далее по тексту – мальма), кунджа, гибриды кунджа × северная мальма (далее по тексту – гибриды кунджа × мальма) длиной тела по Смитту (*FL*) от 250 до 1000 мм. Отлов проводили силами специально подготовленных инженеров-рыболовов под наблюдением учёных, как правило, группами из трёх–четырёх человек (два–три рыболова и один учёный). Общее усилие составляло пять–шесть рыболовов в день на реках Утхолок и Квачина и три рыболова в день на р. Снатолвеем. Обловы проводили ежедневно в течение 8–10 ч в зависимости от длительности светового дня. Применяли метод подвижного последовательного облова реки по направлению вниз по течению. Таким образом несколько групп рыболовов за

световой день облавливали весь предусмотренный протоколом участок на каждой реке. При поимке каждой рыбы учёный проводил осмотр, определял вид, тем самым фиксируя число пойманных рыб каждого вида и выявляя особей с нетипичным обликом. Применяемая методика облова позволяет с высокой точностью оценивать присутствие рыб, их видовой состав, точно выявлять биотоп, в котором они находятся, относительную численность и выявлять гибридов.

Таким образом, участки рек, охваченные исследованиями, техника лова и рыболовное усилие оставались неизменным с 1994 по 2022 гг. Соответственно материал в разные годы был максимально возможно стандартизован, а полученные результаты можно рассматривать как отражающие реальную ситуацию в динамике в каждой из речных систем.

Часть выловленных особей кунджи и мальмы использовали для полного биологического анализа и морфометрии по модифицированной схеме Правдина (1966; Павлов и др., 2001). Исследовали меристические признаки, используемые в систематике гольцов рода *Salvelinus* (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002). Также были взяты пробы тканей (кусочек брюшного плавника размером ~1 см^2), которые фиксировали в 96%-ном спирте для генетического анализа. Всех особей, имеющих облик гибридов, изымали и подвергали полному биологическому анализу, морфометрии пластических и меристических признаков; у большинства рыб брали пробы тканей для генетических исследований. Возраст мальмы, кунджи и гибридов определяли по отолитам в соответствии с общепринятой методикой с учётом рекомендаций Гудкова и Скопеца (1989), стадии зрелости гонад – по шкале циприноидного типа (Мурза, Христофоров, 1991). Объёмы конкретных выборок на разные виды анализа приведены в соответствующих таблицах и рисунках. Материал обработан методами стандартного унивариантного анализа (Лакин, 1990), для статистических расчётов использована программа Statistica 10.0.

Выборки мальмы и кунджи, а также особи, имеющие облик гибридов, проанализированы методами популяционно-генетического анализа с помощью микросателлитных маркеров ядерной ДНК. Анализ был проведён по девяти локусам, используемым в мировой практике для исследований полиморфизма лососёвых рыб: *Smm*-3, *Smm*-10, *Smm*-17, *Smm*-21, *Omy*301, *SSOSL*456, *Sco*202, *Sco*211, *Sle*6 (Estoup et al., 1993; Slettan et al., 1993; Crane et al., 2004; Dehaan, Arden, 2005; Yamaguchi et al., 2008; Mavarez et al., 2009). Для определения материнской линии гибридов анализировали митохондриальный ген *CO1*, используя универсальный праймер для рыб (Ivanova et al., 2007). Методики выделения ДНК, амплификации и разделения продуктов полимерной цепной реакции (ПЦР), статистической обработки митохондриальных данных были опубликованы ранее (Груздева и др., 2018).

С помощью программы Micro-Checker 2.2.3 данные были исследованы на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004; Woram et al., 2004). Основные статистики аллельного разнообразия (число аллелей, число видоспецифичных аллелей (учитывали только аллели, частота встречаемости которых >0.05); аллельное разнообразие, скорректированное по минимальному объёму выборки; наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность), отклонение от равновесия Харди–Вайнберга, коэффициенты инбридинга и популяционной дифференциации были получены в программах GENEPOP (http://genepop.curtin.edu.au) и FSTAT (http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm).

Число проанализированных особей из р. Снатолвеем было небольшим, а достоверные генетические различия между мальмой, кунджей и гибридами соответственно из рек Квачина и Снатолвеем отсутствуют. В связи с этим выборки разных рек были объединены для дальнейшего анализа.

Для расположения образцов по степени их генетического родства в многомерном пространстве изменчивости на основании многолокусных генотипов был проведён факторный анализ (Factorial Correspondence Analysis) в программе Genetix 4.0 (Belkhir et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Впервые гибриды кунджа × мальма в р. Квачина были обнаружены в октябре 2017 г. – две самки *FL* 476 и 424 мм в возрасте 7+ с гонадами VI–II стадии зрелости. У обеих обнаружены невыметанные икринки в полости тела. Доля гибридов в объединённой выборке гольцов (n = 187) составила ~1%. В сентябре–октябре 2018 г. было поймано уже 11 гибридов, самцов и самок, что составило 6.4% объединённой выборки гольцов (n = 173). В последующие годы гибридов в р. Квачина отлавливали регулярно, и их доля составляла ~4–5% в объединённой выборке гольцов. В р. Снатолвеем первое указание на вероятное обнаружение гибрида относится к 2018-му г. К сожалению, пойманную рыбу не удалось удержать в руках. С формальной точки зрения она не должна была учитываться, тем не менее данный факт заслуживает внимания. Первая достоверная поимка гибрида в р. Снатолвеем состоялась в 2019 г., их отмечали в последующем (табл. 2).

Локализация поимок. В реках Квачина и Снатолвеем все особи-гибриды были пойманы в специфических биотопах. Гибриды приурочены к

Таблица 2. Частота встречаемости гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* ($ЧВ_Г$) в объединённых выборках гольцов из рек Северо-Западной Камчатки в разные годы

Год	Квачина			Снатолвеем		
	Улов, экз	$ЧВ_Г$, %	Соотношение в выборке, экз Г : К : М	Улов, экз	$ЧВ_Г$, %	Соотношение в выборке, экз Г : К : М
2017	187	1.1	2 : 179 : 6	113	0	0 : 105: 8
2018	173	6.4	11 : 133 : 29	125	0*	0 : 118 : 7
2019	146	4.8	7 : 127 : 12	107	0.9	1 : 97 : 9
2021	152	3.9	6 : 128 : 18	116	3.4	4 : 103 : 9

Примечание. Г – гибриды, К – кунджа, М – северная мальма; *была поймана одна рыба с признаками гибрида, однако упущена оператором.

местам, где рядом с основным потоком образуется эрозионный котёл с системой циркуляционных противотечений. Рыбы держатся непосредственно на границе циркуляционного и основного течения. Такие биотопы в реках Квачина и Снатолвеем образуются в местах резкого перехода длинного переката в подперекатный эрозионный котёл, по кромкам небольших речных затонов или в участках асимметричных врезанных излучин речного русла. Из-за разницы в геоморфологии изученных рек количество таких биотопов наибольшее в р. Утхолок, несколько меньше в р. Квачина и относительно невелико в р. Снатолвеем (табл. 1). Вероятнее всего, меньшее число пойманных гибридов в р. Снатолвеем может быть следствием меньшего количества биотопов, предпочитаемых ими.

Диагностические признаки. По внешнему облику и, в первую очередь, по окраске гибриды кунджа × мальма хорошо отличались от родительских видов (рис. 2). Голова тёмно-коричневая, иногда почти чёрная, без пятен; верхняя и нижняя челюсти тёмные, нижняя челюсть по бокам оранжевая; межжаберный промежуток в передней части почти чёрный, в задней – белый; жаберная крышка коричневая или тёмная, жаберные лучи и пасть чёрные. Спина и брюхо бурые или коричневые с округлыми красно-оранжевыми пятнами выше и ниже боковой линии. Эти пятна больше, чем диаметр зрачка, но меньше, чем диаметр глаза, с более светлым по тону ореолом, размытым по краю; ближе к спине пятна мельче. Радужная оболочка глаз коричневато-оранжевая. Плавники серо-коричневые; неветвистые лучи в грудных, брюшных и анальном плавниках утолщённые, белые. По окраске гибридные особи кунджа × мальма из рек Квачина и Снатолвеем сходны с таковыми из р. Утхолок (Груздева и др., 2018).

Длина и масса тела. Половой состав. В уловах разных лет средняя длина тела гибридов из рек Квачина и Снатолвеем была сходная, бóльшая часть особей имела *FL* 400–550 мм; масса тела варьировала в большей степени – от 400 до 1000 г (рис. 3а, 3б). По соотношению длина–масса тела гибриды из обеих рек в целом сходны (рис. 3в). В то же время максимальные значения длины и массы тела установлены у гибридов из р. Снатолвеем (рис. 3).

Возрастной и половой состав. Возраст гибридных особей из р. Квачина варьировал от 5+ до 9+ с модальным классом 6+ (рис. 4). Впервые в 2017 г. были пойманы две особи в возрасте 7+, особи в возрасте 5+ и 6+ попадались начиная с 2018 г., а особь самого старшего возраста (9+) была поймана в 2021 г. Гибриды из р. Снатолвеем имели возраст 6+ (модальный класс, 3 экз.), 7+ (1 экз.) и 9+ (1 экз.). Особь в возрасте 9+ была поймана в 2019 г. Возрастной состав гибридов в обеих реках указывает на то, что, вероятнее всего, межвидовая гибридизация началась в 2009 г.

В выборке из р. Квачина соотношение полов среди гибридных особей было 1 : 1 (по 13 самок и самцов), в р. Снатолвеем пойманы три самки и два самца. Все особи из обеих рек были половозрелыми. В р. Квачина рыбы имели половые железы VI–II стадии зрелости, лишь у одной особи гонады были на III стадии. В полости тела у всех самок с гонадами VI–II стадии зрелости обнаружены остатки невыметанной икры (от 4 до 112 шт., чаще 12–18 шт.), средний диаметр икринок 5.70 (5.54–6.00) мм. Все особи из р. Снатолвеем (и самцы, и самки) имели гонады на стадии зрелости VI–II. В полости тела самок обнаружены невыметанные икринки – от 16 до 34 (чаще 23–25) шт. средним диаметром 5.81 (5.61–6.21) мм. Таким образом, практически все гибридные особи из обеих рек представляли собой постпроизводителей, то есть рыб, которые нерестились в год поимки. Семенники в передней части были наполнены невыметанной семенной жидкостью, в задней части – спавшиеся, без семенной жидкости. Это указывает на то, что гибридные особи достигают половой зрелости и участвуют в нересте.

Меристические признаки. Гибриды кунджа × мальма из рек Квачина и Снатолвеем по меристиче-

Рис. 2. Внешний вид гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* р. Квачина: а – самец длиной тела по Смитту (*FL*) 455 мм, массой 620 г, VI–II стадия зрелости гонад, пойман 03.10.2019 г.; б – самец *FL* 448 мм, 602 г, VI–II, 07.10.2019 г.; в – самка *FL* 435 мм, 525 г, VI–II, 01.10.2021 г.; р. Снатолвеем: г – самка *FL* 445 мм, 590 г, VI–II, 04.10.2021 г.; д – самец *FL* 727 мм, 2250 г, VI–II, 12.10.2021 г. а, б, г – прижизненная окраска; в, д – посмертная.

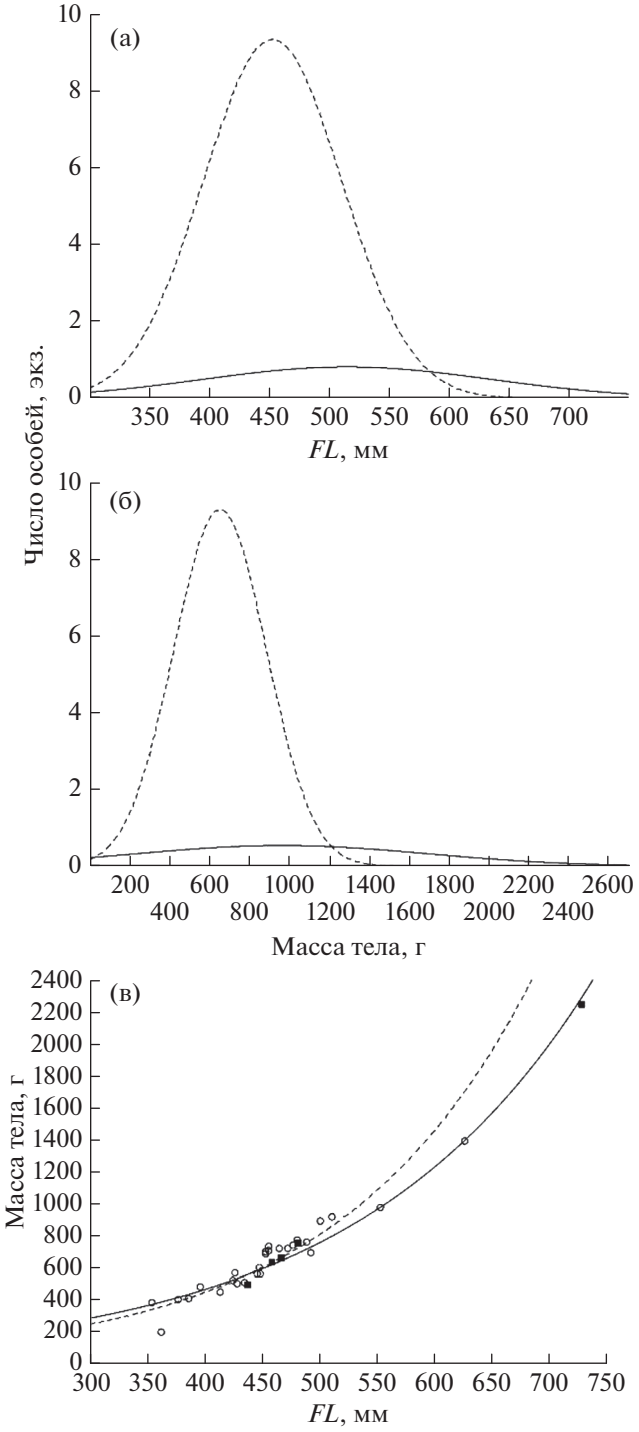


Рис. 3. Распределение гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* из уловов по длине по Смитту (*FL*) (а) и массе тела (б) и соотношение длина–масса тела (в): (-°-°-, ○) – р. Квачина (n = 26), (——, ■) – р. Снатолвеем (n = 5). Коэффициент детерминации (R^2) для уравнения зависимости массы тела от его длины для особей из р. Квачина – 0.95, р. Снатолвеем – 0.89.

ским признакам сходны между собой. По основным диагностическим признакам, используемым в систематике гольцов рода *Salvelinus* – числу чешуй в боковой линии, жаберных тычинок, пилорических придатков и позвонков, гибриды занимают промежуточное положение между родительскими видами. Анализ распределений значений меристических признаков показал существенную трансгрессию рядов изменчивости между выборками из рек Квачина и Снатолвеем по всем показателям (табл. 3). Анализ отношений родительских видов и гибридов из р. Квачина, выполненный методом главных компонент по совокупности меристических признаков показал, что факторная область гибридов занимает промежуточное положение между мальмой и кунджей (рис. 5).

Генетическая характеристика. Внешний облик гибридных особей из рек Квачина и Снатолвеем хорошо соответствует таковому гибридов, обнаруженных ранее в р. Утхолок. В связи с этим есть основания полагать, что их происхождение и генетическая характеристика также будут иметь промежуточный характер. Однако необходимо принять во внимание, что в каждой из рек (Утхолок, Квачина и Снатолвеем) обитают самостоятельные популяции мальмы и кунджи, отличающиеся по комплексу морфологических признаков (Савваитова, 1989; Гриценко и др., 1998; Савваитова и др., 2007). В связи с этим представляется важным провести анализ генетических особенностей гибридов между кунджей и мальмой из новых водоёмов.

Возможных ошибок генотипирования при анализе микросателлитных локусов обнаружено не было. Выборка фенотипически гибридных особей была полиморфна по всем изученным маркерам. Диапазон размеров аллелей в видоспецифичных локусах *Sco*202 и *SSOSL*456 (с неперекрывающимся диапазоном размеров аллелей у мальмы и кунджи) варьировал от минимальных значений, характерных для кунджи, до почти максимальных, описанных у мальмы. Коэффициент инбридинга имел отрицательные значения по большинству локусов, что свидетельствует об избытке гетерозиготных генотипов. В четырёх локусах из девяти избыток гетерозигот был достоверно значим ($p < 0.05$). Гибридные особи характеризуются промежуточными значениями аллельного разнообразия по сравнению с представителями родительских видов в выборках, а значения средней ожидаемой гетерозиготности гибридов выше, чем у мальмы и кунджи (табл. 4).

Выборки кунджи и мальмы сильно генетически дифференцированы и достоверно различаются по частотам аллелей и генотипов по всем локусам ($p < 0.0001$). Между родительскими видами и гибридами различия достоверны в большинстве

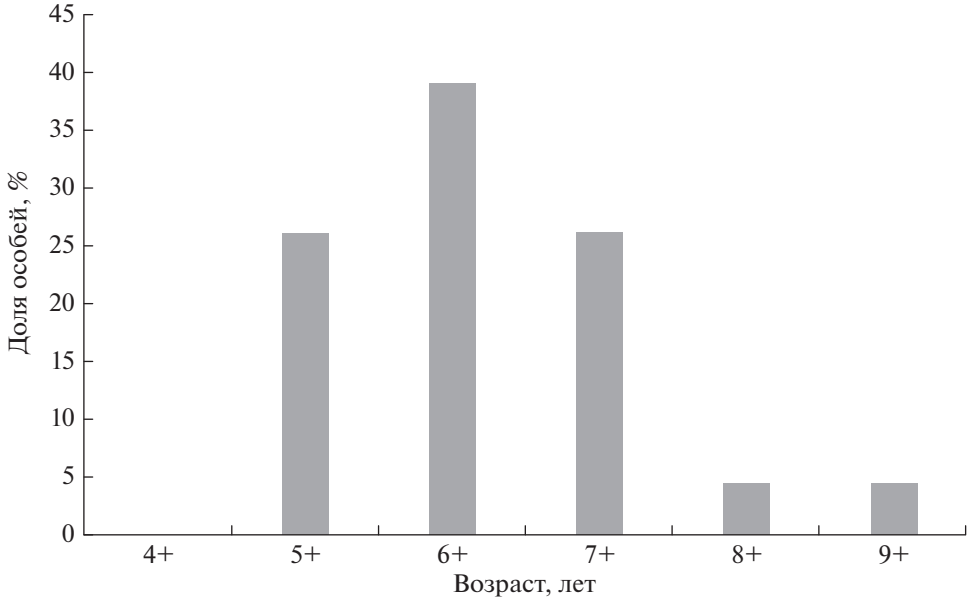


Рис. 4. Возрастной состав гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* из р. Квачина (объединённая выборка за все годы, $n = 23$).

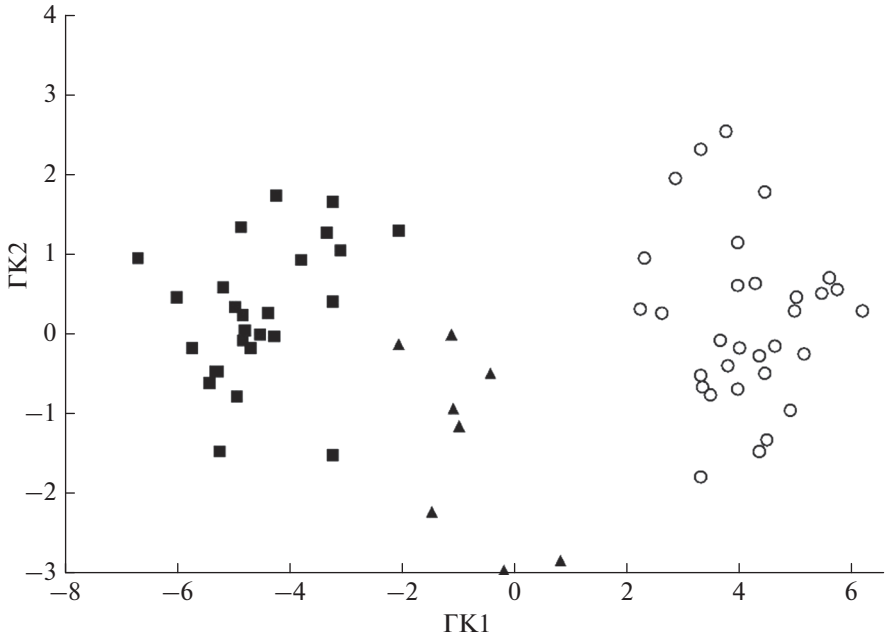


Рис. 5. Фенетические отношения гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* (▲), кунджи (■) и северной мальмы (○) из р. Квачина, оценённые методом главных компонент (ГК1, 2) по совокупности 10 меристических признаков.

попарных сравнений, кроме различий между мальмой и гибридами по *Sco211.*

Результаты факторного анализа генотипов представлены на рис. 6. Генотипы мальмы и кунджи формируют две обособленные факторные области. Гибриды занимают в пространстве промежуточное положение, обособленное от родительских видов.

Результаты анализа материнского наследования у гибридных особей из р. Квачина совпадают с результатами проведённых ранее исследований (Груздева и др., 2020) гибридов из р. Утхолок.

Таблица 3. Меристические признаки гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* из рек Квачина и Снатолвеем

Признак	Квачина			Снатолвеем		
	Кунджа (n = 31)	Гибриды (n = 19)	Мальма (n = 26)	Кунджа (n = 25)	Гибриды (n = 4)	Мальма (n = 11)
ll	123.5 ± 0.28 / 120–126	129.1 ± 0.11 / 127–133	131.6 ± 0.35 / 129–135	122.8 ± 0.21 / 118–125	128.5 ± 0.24 / 123–131	131.9 ± 0.25 / 125–134
D	10.3 ± 0.08 / 10–11	10.3 ± 0.12 / 10–11	10.4 ± 0.10 / 10–11	10.3 ± 0.10 / 10–11	10.1 ± 0.20 / 9–11	10.3 ± 0.17 / 9–11
A	8.0 ± 0.05 / 7–9	8.3 ± 0.12 / 8–9	8.00	8.1 ± 0.10 / 7–9	8.4 ± 0.18 / 8–9	8.1 ± 0.14 / 8–9
P	13.2 ± 0.08 / 12–14	12.8 ± 0.17 / 12–14	13.1 ± 0.10 / 12–14	12.9 ± 0.11 / 12–14	12.8 ± 0.25 / 12–15	13.3 ± 0.21 / 12–15
V	7.8 ± 0.07 / 7–8	7.7 ± 0.09 / 7–8	7.5 ± 0.10 / 7–8	7.8 ± 0.10 / 7–8	7.9 ± 0.18 / 7–8	7.8 ± 0.14 / 7–8
*rb*1	12.4 ± 0.09 / 12–13	12.4 ± 0.13 / 12–13	12.3 ± 0.09 / 12–13	12.5 ± 0.12 / 12–13	12.3 ± 0.22 / 12–14	12.6 ± 0.19 / 12–14
*rb*2	12.1 ± 0.09 / 11–13	12.2 ± 0.12 / 12–13	11.9 ± 0.10 / 11–13	12.2 ± 0.12 / 12–13	12.1 ± 0.20 / 12–13	12.4 ± 0.18 / 12–13
sp.br.	18.6 ± 0.21 / 17–21	21.9 ± 0.18 / 20–24	24.6 ± 0.27 / 23–26	18.4 ± 0.22 / 16–22	22.1 ± 0.25 / 20–25	24.8 ± 0.33 / 23–29
pc	20.2 ± 0.36 / 17–23	24.2 ± 0.26 / 21–26	26.2 ± 0.27 / 23–29	20.8 ± 0.41 / 18–23	25.6 ± 1.03 / 20–27	27.1 ± 0.48 / 22–30
vert.	61.3 ± 0.15 / 60–63	63.1 ± 0.15 / 62–64	63.9 ± 0.19 / 62–66	61.6 ± 0.18 / 60–63	63.3 ± 0.42 / 62–64	63.9 ± 0.27 / 62–66

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования значений признака. *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудных и брюшных плавниках; *rb*1, *rb*2 – число жаберных лучей слева и справа. Здесь и в табл. 5: *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии; *sp.br.* – число жаберных тычинок, *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков. Здесь и в табл. 4, 5: *n* – число изученных особей, экз.

У всех исследованных гибридных особей обнаружен один гаплотип, специфичный для кунджи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведение мониторинговых исследований на реках Северо-Западной Камчатки позволило установить, что описанный нами ранее случай массовой межвидовой гибридизации у гольцов в р. Утхолок уже не является уникальным. Полученный материал указывает на то, что в реках Квачина и Снатолвеем в последние годы на контрольных участках появились гибриды между кунджей и мальмой, которые стали составным элементом ихтиофауны этих рек. Частота встречаемости гибридов в этих реках в 2019–2022 гг. оказалась сравнимой с таковой в р. Утхолок. Более того, применение молекулярно-генетических методов показало, что их важнейшие генетические параметры аналогичны выявленным ранее (Груздева и др., 2020) у особей р. Утхолок, в том числе и их происхождение от самок кунджи (табл. 4, 5; рис. 6). Анализ регистрации поимок гибридов и их возрастного состава указывает на то, что начало межвидовой гибридизации в реках Квачина и Снатолвеем приходится на 2009 г. Нахождение гибридов между кунджей и мальмой в реках Квачина и Снатолвеем означает, что нарушение презиготических механизмов межвидовой изоляции произошло буквально здесь и сейчас.

Новые данные о поимках многочисленных гибридов между кунджей и мальмой в р. Квачина хорошо соответствуют ситуации в р. Утхолок. Сравнительный анализ гибридных особей из рек Квачина и Утхолок показал, что в разных реках они происходят от самок кунджи и самцов мальмы, очень схожи по окраске и габитусу, а по меристическим признакам и аллельному разнообразию микросателлитных локусов занимают промежуточное положение между родительскими

Таблица 4. Генетическая изменчивость северной мальмы *Salvelinus malma*, кунджи *S. leucomaenis* и их гибридов в объединённых выборках рек Квачина и Снатолвеем

Локус	Северная мальма (n = 58)							Кунджа (n = 59)							Гибриды (n = 15)						
	A	A_R	A_{PR}	Длина гена, п.н	H_O	H_E	F_{IS}	A	A_R	A_{PR}	Длина гена, п.н	H_O	H_E	F_{IS}	A	A_R	A_{PR}	Длина гена, п.н	H_O	H_E	F_{IS}
Smm-3	5	2.73	–	116–138	0.561	0.527	–0.06	2	1.42	–	116–120	0.034	0.033	–0.01	4	3.93	–	116–124	1.000	0.650	**–0.56**
Smm-10	22	13.70	2	146–204	0.844	0.908	0.07	2	1.24	–	158–170	0.016	0.016	0.00	11	10.59	–	146–184	0.667	0.806	0.18
Smm-17	13	6.51	1	109–137	0.293	0.469	**0.37**	1	1.00	–	121	0.000	0.000	0.00	3	2.93	–	115–129	0.733	0.503	°0.48
Smm-21	13	9.18	2	115–149	0.827	0.839	0.01	2	1.99	–	113–115	0.322	0.316	–0.01	7	6.80	–	113–147	1.000	0.779	**–0.29**
*Sco*202	3	2.16	1	80–132	0.172	0.160	–0.07	1	1.00	–	76	0.000	0.000	0.00	2	2.00	–	76–80	0.933	0.514	**–0.86**
*Sco*211	43	20.00	–	113–213	0.965	0.971	0.00	27	15.05	–	121–201	0.881	0.935	0.05	17	16.40	–	117–231	0.866	0.949	0.09
*SSOSL*456	15	8.76	1	170–204	0.793	0.746	–0.06	3	2.24	–	156–168	0.457	0.512	0.10	6	5.86	–	156–190	0.933	0.763	–0.23
*Sle*6	9	5.86	–	85–107	0.586	0.655	0.10	2	1.99	–	91–93	0.237	0.326	0.27	5	4.86	–	91–101	0.400	0.491	0.19
*Omy*301	10	6.03	–	66–92	0.672	0.665	–0.01	4	3.71	1	62–74	0.356	0.421	0.15	7	7.00	–	62–90	1.000	0.714	**–0.42**
Все локусы	14.7	8.32	7		0.635	0.660	0.03	4.8	3.29	1		0.256	0.284	0.10	6.8	6.70	–		0.837	0.686	**–0.23**

Примечание. A – число аллелей, A_{PR} – число приватных аллелей, п.н. – число пар нуклеотидов, F_{IS} – коэффициент инбридинга, “–” – приватные аллели не обнаружены. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые отклонения от равновесия Харди–Вайнберга. Здесь и в табл. 5: H_O, H_E – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность; A_R – число аллелей, скорректированное по минимальному объёму выборки.

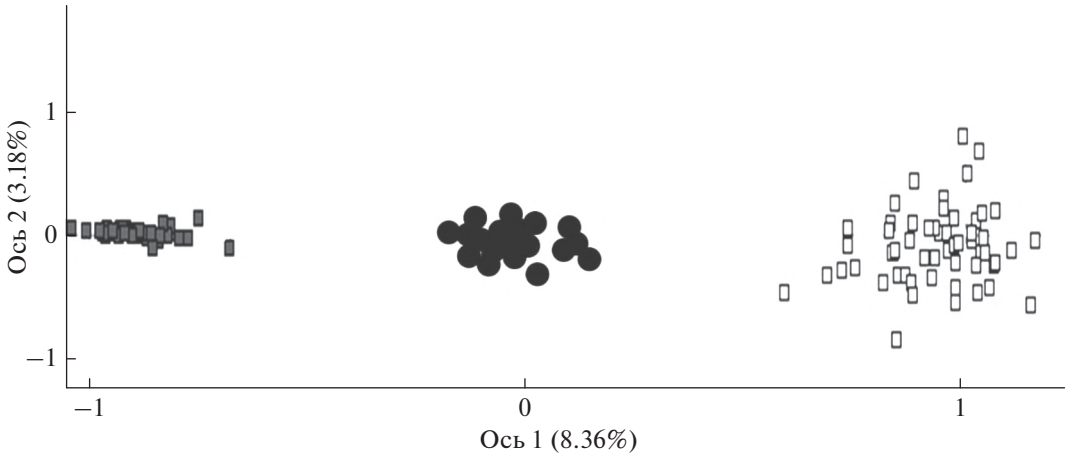


Рис. 6. Результаты факторного анализа в координатах двух осей особей мальмы *Salvelinus malma* (□), кунджи *S. leucomaenis* (■) и их гибридов (●) из рек Квачина и Снатолвеем на основе генотипов по девяти микросателлитным локусам.

видами (табл. 5). Существенным является факт почти полного совпадения биотопов, в которых обнаружены гибридные особи во всех трёх реках, причём частота встречаемости гибридов в целом соответствует числу потенциальных биотопов в реках (табл. 1, 2). Показатели генетической изменчивости (средней гетерозиготности и аллельного разнообразия) гибридов из трёх рек очень сходны (табл. 4, 5).

Представляется важным отметить, что в реках Квачина и Снатолвеем, так же как и в р. Утхолок, гибриды достигают половой зрелости и принимают участие в нересте. Интересен факт, что в реках Квачина и Снатолвеем гибридные особи в районах проведения мониторинговых работ были, как и в р. Утхолок, представлены рыбами, совершившими нерест в данном году. Это говорит о том, что биологические особенности гибридов в трёх

Таблица 5. Сравнительная характеристика гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × северная мальма *S. malma* из рек Северо-Западной Камчатки

Показатель	Утхолок*	Квачина	Снатолвеем
Сбор данных, гг.	2003–2022	2017–2021	2019–2021
Длина по Смитту, мм	242–598 (396)	353–625 (452)	437–727 (513)
Масса тела, г	191–1790 (672)	200–1390 (649)	495–2250 (958)
Возраст, лет	4+...9+ (6+)	6+...9+ (6+)	6+...9+ (6+)
Соотношение полов	1 : 1	1 : 1	~1 : 1**
Окраска (фон тела)	Тёмно-коричневый или чёрный; брюхо грязно-коричневое	Тёмно-коричневый с красноватым отливом, брюхо тёмное	Тёмно-коричневый с красноватым или зеленоватым отливом, брюхо тёмное
Форма и окраска пятен	Округлые, контрастные красно-оранжевые, больше диаметра зрачка, меньше диаметра глаза. На спине нет мраморовидного рисунка		
Стадия зрелости гонад	VI–II (~90%)	VI–II	VI–II
ll	122–142 (129)	127–133 (129)	123–131 (128)
sp.br.	18–25 (22)	20–24 (22)	20–25 (22)
pc	21–30 (24)	21–26 (24)	20–27 (26)
vert.	59–65 (63)	62–64 (63)	62–64 (63)
Материнское происхождение	Кунджа	Кунджа	Нет данных
H_E/H_O	0.696/0.841	0.656/0.787	0.667/0.740
A_R	3.3	3.2	3.0

Примечание. *Данные по р. Утхолок приведены по: Груздева и др., 2018, 2020, с дополнениями за 2019–2021 гг., n = 53 экз.; **соотношение полов приблизительное из-за недостаточности материала.

реках сходные – после нереста гибриды расселяются вниз по течению реки и стремятся занять пространство вплоть до участков приливного подпора. Это указывает на агрессивное освоение жизненного пространства рек гибридными особями.

Весьма сходные характеристики гибридных особей в двух новых реках – Квачине и Снатолвееме – дают основания полагать, что механизм их появления также сходен с таковым в р. Утхолок. Нарушение межвидовой изоляции и массовая гибридизация в р. Утхолок осуществляются за счёт сочетания нескольких уникальных природных факторов. Так, в её притоках нерестилища мальмы и кунджи расположены в непосредственной близости друг от друга (Пичугин и др., 2008; Пичугин, 2015; Павлов и др., 2016; Груздева и др., 2018, 2020), и на этих участках выявлены значительные скопления карликовых самцов мальмы (Павлов и др., 2016). Поэтому наиболее вероятным механизмом межвидового скрещивания мальмы и кунджи в бассейне р. Утхолок является активность карликовых самцов мальмы, осеменяющих икру кунджи (Груздева и др., 2018, 2020). В связи с этим представляется важным более подробно рассмотреть биологические особенности карликовых самцов мальмы и их потенциальные возможности по осеменению икры самок своего вида и самок другого вида – кунджи.

Карликовые самцы (mature male parr) – типичный компонент популяций проходной мальмы в реках Северной Пацифики, их численность, плотность и распределение варьируют в разных реках (Maekawa, Hino, 1986; Kitano, 1996; Черешнев и др., 2002; Behnke, 2002; Павлов и др., 2009, 2016; Груздева и др., 2017; Есин, Маркевич, 2017). На Камчатке, как правило, в реках предгорного типа карликовые самцы мальмы более многочисленны, чем в реках тундрового типа (Павлов и др., 2009, 2016; Груздева и др., 2011а, 2011б, 2014а, 2014б). В малых реках тундрового типа число карликовых самцов мальмы существенно меньше, чем в более крупных реках, например, в р. Квачина карликовых самцов мальмы в 2004–2007 гг. отмечали единично. В малой тундровой р. Кехта карликовые самцы мальмы также весьма малочисленны по сравнению с рядом расположенной предгорной р. Коль (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2022).

Карликовые самцы могут участвовать в нересте с проходными самками, используя репродуктивную тактику подкрадывания (sneaking) или подскока (streaking) (Hino et al., 1990; Maekawa et al., 1994; Koseki, 2004; Dodson et al., 2013). По мнению ряда исследователей, репродуктивный успех карликовых самцов ниже, чем у проходных самцов. Известно, что крупные самцы отгоняют мелких от гнезда, более того, известны случаи, когда даже самки проявляли агрессию по отношению к мелким карликовым самцам (Maekawa, 1983; Maekawa et al., 1993; Koseki, 2004). В то же время даже с учётом агонистического поведения крупных самцов по отношению к карликовым доля вклада последних в воспроизводство популяции оценивается по разным источникам от 8 до 30% (Maekawa, Hino, 1986; Nakano, 1995; Kitano, 1996; Koseki, 2004).

Способность карликовых самцов осеменять спермой икру крупных самок обусловлена несколькими факторами: 1) их высокой численностью и активностью на нерестилищах (Maekawa, 1983; Nakano, 1995; Koseki, 2004; Dodson et al., 2013); 2) переходом в текучее состояние за 3–4 нед. до начала нереста проходных особей и возможностью вымётывать семенную жидкость и осеменять икру в течение 3–8 нед. после нереста проходных рыб (Daye, Glebe, 1984; Hino et al., 1990; Gage et al., 1995; Taborsky, 1998; Koseki, 2004) и 3) свойством одновременно поедать (склёвывать – pecking) икру проходных самок в гнезде или рядом с гнездом и, как показали подводные наблюдения, одновременно вымётывать сперму, что не отмечено у крупных проходных самцов: такой тип поведения позволяет карликовым самцам, вымётывая сперму, образовывать “облако гамет”, оплодотворяющих икру самок (Hino et al., 1990; Maekawa et al., 1994; Kitano, 1996; Koseki, 2004). В конечном счёте репродуктивный успех карликовых самцов зависит от их численности в водоёме (Maekawa, Ozonato, 1986; Maekawa, Hino, 1990; Hino et al., 1990; Nakano, 1995; Koseki, 2004; Dodson et al., 2013). Карликовые самцы мальмы ведут ярко выраженный оседлый и территориальный образ жизни, занимая биотопы, расположенные вблизи своих нерестилищ (Maekawa, 1983; Maekawa, Hino, 1986; Maekawa et al., 1993; Kitano, 1996; Koseki et al., 2002; Koseki, 2004). В то же время для таких видов, как мальма и сима *O. masou*, было показано, что при возрастании численности самцов-карликов зона их обитания в реках заметно расширяется и они могут встречаться на значительном удалении от своих нерестилищ (Maekawa, 1983; Maekawa et al., 1993; Morita, Nagasawa, 2010).

Таким образом, учитывая особенности биологии карликовых самцов мальмы, есть все основания полагать, что в реках Квачина и Снатолвеем межвидовая гибридизация также связана с деятельностью карликовых самцов мальмы. Представляется вероятным, что нарушение механизма презиготической изоляции между разными видами гольцов обусловлено произошедшим в конце первого десятилетия XXI в. увеличением численности карликовых самцов мальмы и перекрыванием зоны их обитания с нерестилищами кунджи. Наиболее вероятной причиной увеличения численности карликовых самцов мальмы в реках Квачина и Снатолвеем представляется улучше-

ние условий обитания и нагула мальмы в речных экосистемах, вызванное масштабными изменениями климата в Северной Пацифике и приходом так называемой “тёплой эпохи” (Overland et al., 2008; Bryant, 2009; Abdul-Aziz et al., 2011; Mauger et al., 2017), из-за которой наблюдаются сдвиги абиотических параметров морских и континентальных экосистем и даже изменения в биологических параметрах разных видов лососёвых рыб (Isaak et al., 2012; Wainwright, Weitkamp, 2013; Isaak et al., 2018; Cline et al., 2019; Zhang et al., 2019).

Весьма вероятно, что небольшое количество карликовых самцов мальмы в малых тундровых реках обусловлено, помимо прочих факторов, относительно низкой продуктивностью рек из-за небольшой численности заходящих в них на нерест тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Известно, что у разных видов лососёвых рыб, и мальмы в частности, численность карликовых самцов и их доля в популяции напрямую зависят от условий нагула в первые годы жизни (Utoh, 1976; Maekawa, Goto, 1982; Maekawa, Onozato, 1986; Thorpe, 1987; Nakano et al., 1996; Morita, Fukuwaka, 2006; Olsen et al., 2006).

Однако, по нашим данным, начиная с 2010 г. в р. Квачина наблюдается заход многочисленных поколений горбуши *O. gorbuscha*, в том числе и в нечётные годы, которые считаются неурожайными для западного побережья Камчатки. По нашим оценкам, в 1994–2000 гг. численность горбуши в р. Квачина была невелика, для размножения она использовала участки среднего течения на удалении > 15 км от устья, нерест заканчивался до начала сентября. Начиная с 2010 г. для нереста горбуша уже использовала всё пространство реки вплоть до участков, где действует приливной подпор, численность её кратно увеличилась, а нерестовый сезон продолжается до 20-х чисел сентября. Сходная картина наблюдается и в р. Снатолвеем. Кроме того, наши наблюдения выявили и сдвиги в термическом режиме рек. В 1994–2000 гг. температура воды в р. Квачина составляла ~ 8°C в начале сентября и снижалась до 4–5°C к середине сентября. Начиная с 2010 г. температура воды в этой реке уже не опускалась ниже 8°C до конца сентября, а охлаждение до 4–5°C наблюдалось не ранее конца первой недели октября. Таким образом, в первой декаде XXI в. произошли и сохраняются до настоящего времени существенные изменения в экосистеме рек Квачина и Снатолвеем: 1) резко увеличилась численность заходящей на нерест горбуши и 2) изменилась динамика температуры воды в реке в сторону увеличения продолжительности тёплого периода.

Весьма вероятно, что эти два фактора привели к улучшению условий нагула мальмы в речной период жизни и, как частный результат, к повышению доли созревающих в реке самцов мальмы. Известно, что созревание части молоди в пресных водах и формирование резидентных карликовых самцов является результатом интенсивного роста в первые годы жизни и достижения половой зрелости в ювенильной стадии развития при небольших размерах – 140–200 мм (Груздева и др., 2013, 2017; Кузищин и др., 2022). Более того, у симы доля карликовых самцов тесно коррелирует с численностью подходов горбуши (Груздева и др., 2013). Разные исследователи показали, что при повышении среднегодовой температуры воды в реках у симы и мальмы наблюдается раннее созревание молоди в пресных водах (Nakano, 1995; Koseki, 2004; Morita, Nagasawa, 2010). Наибольший эффект для созревания в пресных водах и увеличения доли карликовых самцов даёт сочетание повышенной продуктивности речных биотопов и увеличение температуры воды (Takami, Sato, 1998; Jobling, 2002; Morita, Nagasawa, 2010; Morita et al., 2014).

Есть все основания полагать, что в реках Квачина и Снатолвеем на фоне повышения продуктивности рек и удлинения периода нагула произошло увеличение численности карликовых самцов мальмы, что и подтолкнуло их к более широкому расселению по реке. В результате случилось перекрывание зоны обитания карликовых самцов мальмы и нерестилищ кунджи в реках Квачина и Снатолвееми, как следствие, нарушение изолирующих механизмов между кунджей и мальмой и гибридизация между ними. Не исключено, что изменение температурного режима рек также могло способствовать выживанию гибридных особей – ранее было показано, что гибриды между арктическим *S. alpinus* и ручьевым *S. fontinalis* гольцами демонстрируют более высокий темп роста в широком диапазоне температуры по сравнению с родительскими видами (Dumas et al., 1996, 2007).

Таким образом, расширение зоны межвидовой гибридизации гольцов на Северо-Западной Камчатке и появление гибридов в значительном количестве ещё в двух смежных реках могут служить индикатором перестроек структурно-функциональной организации экосистем лососёвых рек Камчатки и являться реакцией на масштабные изменения факторов внешней среды. Полученные нами данные не противоречат существующим представлениям о том, как могли возникать межвидовые гибриды. Большинство исследователей связывают случаи интрогрессивной гибридизации у гольцов со сложной историей постгляциального расселения, когда разные виды проникали в новые экосистемы с неустоявшимися структурно-функциональными связями (Haas, McPhail, 1991; Redenbach, 2000; Taylor et al., 2001; Redenbach, Taylor, 2002; Oleinik et al., 2007). По нашему мнению, основной причиной и предпосылкой к

массовой межвидовой гибридизации в реках Северо-Западной Камчатки стали крупномасштабные возмущения структурно-функциональной организации экосистем малых лососёвых рек под влиянием изменений климата.

Пример гольцов из рек Квачина и Снатолвеем и массовое появление гибридов в них являются иллюстрацией быстрых ответных реакций видов и активизации микроэволюционных процессов, происходящих в меняющейся природной среде. Несомненно, вопрос о гибридизации гольцов в реках Утхолок, Квачина и Снатолвеем требует дополнительных исследований, мониторинга и пристального внимания к проблеме, которая затрагивает не только гибридизацию двух видов, но и состояние экосистем рек на Камчатке. Обращает на себя внимание вопрос успешности существования гибридов в ненарушенных экосистемах рек Северо-Западной Камчатки. Одно из направлений анализа причин экологического успеха гибридов видится в привлечении геномных и транскриптомных методов – требуют решения вопросы о том, какие из аллельных вариантов транскрибируются, какова новая архитектура консервативных частей генома и тому подобное. Уже сейчас есть данные, что среди гибридов кунджа × мальма из р. Утхолок выявлены особи поколения F_2, $F_n > 2$ (Груздева и др., 2020). В связи с этим, а также с расхождением гибридов и родительских видов по разным биотопам можно предположить, что в настоящее время происходят активные микроэволюционные процессы и есть вероятность свершения самых начальных этапов ретикулярного видообразования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой, А.А. Андрюхину, П.А. Козлову, В.А. Козлову, Т.Н. Наумовой, Д.С. Навроцкому (ООО “Kamchatka Trophy Hunts”, г. Елизово, Камчатский край) и всем участникам экспедиций по сбору полевого материала на реках Квачина и Снатолвеем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт Российского научного фонда, грант № 23-24-00021 (https://rscf.ru/project/23-24-00021/) и в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. 1998. О таксономическом положении гольцов рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 189–198.

Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2011а. Видовой состав и распределение молоди лососевых рыб и рыбообразных в продольном континууме основного русла реки Коль (Западная Камчатка) // Матер. XII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 215–218.

Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2011б. О значении придаточной системы лососевой реки как нагульного пространства для молоди лососевых рыб // Там же. С. 94–97.

Груздева М.А., Малютина 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., Малютина А.М. 2014а. Особенности распределения молоди лососёвых рыб в мозаике речных местообитаний в период летнего нагула: к вопросу о динамике группировок // Тез. докл. XV Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 259–263.

Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2014б. Предпочитаемые стации молоди лососёвых рыб в русле реки Коль (Западная Камчатка) // Там же. С. 255–258.

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

Груздева М.А., Кузищин К.В., Семенова А.В. и др. 2018. Редкий случай перманентной интрогрессивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) в реке Утхолок, Западная Камчатка // Биология моря. Т. 44. № 6. С. 381–389. https://doi.org/10.1134/S0134347518060025

Груздева М.А., Семенова А.В., Кузищин К.В. и др. 2020. Генетическая изменчивость мальмы (*Salvelinus malma*), кунджи (*S. leucomaenis*) и межвидовых гибридов из реки Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Генетика. Т. 56. № 1. С. 78–88. https://doi.org/10.31857/S0016675819090066

Гудков П.К. 2002. Гибрид гольца рода *Salvelinus* (Salmonidae) из района Тауйской Губы Охотского моря // Тр. СахНИРО. Т. 4. С. 270–276.

Гудков П.К., Скопец М.Б. 1989. К методике определения возраста первого ската в море и обратного расчисления роста проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 4. С. 601–608.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С. 2022. “Пресноводные компоненты” в популяциях кунджи *Salvelinus leucomaenis* на севере ареала вида (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 5. С. 541–555. https://doi.org/10.31857/S0042875222050125

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

Любимова Е.Л. 1961. Камчатка. Физико-географический очерк. М.: Географгиз, 190 с.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.

Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М.: Т-во науч. изд. КМК, 537 с.

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

Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
https://doi.org/10.7868/S0042875215040128

Пичугин М.Ю., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2008. Особенности нерестовых участков кунджи и описание ее личинок из рек Западной Камчатки // Матер. IX Междунар. науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 103–106.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 322 с.

Радченко О.А. 2004. Интрогрессивная гибридизация гольцов рода *Salvelinus* по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1678–1685.

Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрологическая изученность. 1966. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат, 260 с.

Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю. и др. 2007. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 58–71.

Чалов Р.С. 2008. Русловедение: теория, география, практика. Т. 1. М.: ЛКИ, 608 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.

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. № 9. P. 1660–1680.
https://doi.org/10.1139/f2011-079

Arlinghaus R., Alós J., Beardmore B. et al. 2017. Understanding and managing freshwater recreational fisheries as complex adaptive social-ecological systems // Rev. Fish. Sci. Aquac. V. 25. № 1. P. 1–41.
https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1209160

Arnold M.L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 23. P. 237–261.
https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001321

Arnold M.L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 231 p.

Avise J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. N.Y.: Springer, 511 p.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2381-9

Bartholomew A., Bohnsack J.A. 2005. A review of catch-and-release angling mortality with implications for no-take reserves // Rev. Fish Biol. Fish. V. 15. № 1–2. P. 129–154.
https://doi.org/10.1007/s11160-005-2175-1

Baxter J.S., Taylor E.B., Devlin R.H. et al. 1997. Evidence for natural hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) in a northcentral British Columbia watershed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 2. P. 421–429.
https://doi.org/10.1139/f96-289

Behnke R.J. 2002. Trout and Salmon of North America. N.Y.: Free Press, 360 p.

Belkhir K., Borsa P., Chikhi L. et al. 2004. GENETIX 4.05: population genetics software for Windows TM. Montpellier: Univ. Montpellier II (http://www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/intro.htm. Version 04/2023).

Bernatchez L., Glémet H., Wilson C.C., Danzmann R.G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*S. fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № 1. P. 179–185.
https://doi.org/10.1139/f95-018

Bougas B., Normandeau E., Audet C., Bernatchez L. 2013. Linking transcriptomic and genomic variation to growth in brook charr hybrids (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill) // Heredity. V. 110. № 5. P. 492–500.
https://doi.org/10.1038/hdy.2012.117

Bryant M.D. 2009. Global climate change and potential effects on Pacific salmonids in freshwater ecosystems of southeast Alaska // Clim. Change. V. 95. № 1–2. P. 169–193.
https://doi.org/10.1007/s10584-008-9530-x

Cline T.J., Ohlberger J., Schindler D.E. 2019. Effects of warming climate and competition in the ocean for life-histories of Pacific salmon // Nat. Ecol. Evol. V. 3. № 6. P. 935–942.
https://doi.org/10.1038/s41559-019-0901-7

Cooke S.J., Donaldson M.R., O'connor C.M. et al. 2013. The physiological consequences of catch-and-release angling: perspectives on experimental design, interpretation, extrapolation and relevance to stakeholders // Fish. Manag. Ecol. V. 20. № 2–3. P. 268–287.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2012.00867.x

Cooper A.M., Miller L.M., Kapuscinski A.R. 2010. Conservation of population structure and genetic diversity under captive breeding of remnant coaster brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations // Conserv. Genet. V. 11. № 3. P. 1087–1093.
https://doi.org/10.1007/s10592-009-9841-0

Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer E.J. et al. 2004. Characterization and inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // Ibid. V. 5. № 5. P. 737–741.
https://doi.org/10.1007/s10592-004-1853-1

Davidson W.S., Koop B.F., Jones S.J.M. et al. 2010. Sequencing the genome of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Genome Biol. V. 11. № 9. Article 403.
https://doi.org/10.1186/gb-2010-11-9-403

Daye P.G., Glebe B.D. 1984. Fertilization success and sperm motility of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in acidified water // Aquaculture. V. 43. № 1–3. P. 307–312.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90031-0

Dehaan P.W., Ardren W.R. 2005. Characterization of 20 highly variable tetranucleotide microsatellite loci for bull trout (*Salvelinus confluentus*) and cross-amplification in other *Salvelinus* species // Mol. Ecol. Notes. V. 5. № 3. P. 582–585.
https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00997.x

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

Dowling T.E., DeMarais B.D. 1993. Evolutionary significance of introgressive hybridization in fishes // Nature. V. 362. № 6419. P. 444–446.
https://doi.org/10.1038/362444a0

Dumas S., Blanc J.M., Vallée F. et al. 1996. Survival, growth, sexual maturation and reproduction of brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., and their hybrids // Aquac. Res. V. 27. № 4. P. 245–253.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1996.tb00991.x

Dumas A., France J., Bureau D.P. 2007. Evidence of three growth stanzas in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) across life stages and adaptation of the thermal-unit growth coefficient // Aquaculture. V. 267. № 1–4. P. 139–146.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.01.041

Estoup A., Presa P., Krieg F. et al. 1993. (CT)n and (GT)n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout) // Heredity. V. 71. № 5. P. 488–496.
https://doi.org/10.1038/hdy.1993.167

Gage M.J.G., Stockley P., Parker G.A. 1995. Effects of alternative male mating strategies on characteristics of sperm production in the Atlantic salmon (*Salmo salar*): theoretical and empirical investigations // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 350. № 1334. P. 391–399.
https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0173

Glémet H., Blier P., Bernatchez L. 1998. Geographical extent of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mtDNA introgression in brook char populations (*S. fontinalis*) from eastern Québec, Canada // Mol. Ecol. V. 7. № 12. P. 1655–1662.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00494.x

Haas G.R., McPhail J.D. 1991. Systematics and distributions of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) in North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. № 11. P. 2191–2211.
https://doi.org/10.1139/f91-259

Hammar J., Dempson J.B., Verspoor E. 1991. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brook trout (*S. fontinalis*): evidence from Northern Labrador // Ibid. V. 48. № 8. P. 1437–1445.
https://doi.org/10.1139/f91-171

Hansen M.M., Mensberg K.-L.D. 2009. Admixture analysis of stocked brown trout populations using mapped microsatellite DNA markers: indigenous trout persist in introgressed populations // Biol. Lett. V. 5. № 5. P. 656–659.
https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0214

Hansen M.M., Fraser D.J., Meier K., Mensberg K.-L.D. 2009. Sixty years of anthropogenic pressure: a spatio-temporal genetic analysis of brown trout populations subject to stocking and population declines // Mol. Ecol. V. 18. № 12. P. 2549–2562.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04198.x

Harrison R.G. 1993. Hybrid zones and the evolutionary process. Oxford: Oxford Univ. Press, 222 p.

Hino T., Maekawa K., Reynolds J.B. 1990. Alternative male mating behaviors in landlocked Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in south-central Alaska // J. Ethol. V. 8. № 1. P. 13–20.
https://doi.org/10.1007/BF02350124

Isaak D.J., Wollrab S., Horan D., Chandler G. 2012. Climate change effects on stream and river temperatures across the northwest U.S. from 1980–2009 and implications for salmonid fishes // Clim. Change. V. 113. № 2. P. 499–524.
https://doi.org/10.1007/s10584-011-0326-z

Isaak D.J., Luce C.H., Horan D.L. et al. 2018. Global warming of salmon and trout rivers in the Northwestern U.S.: road to ruin or path through purgatory? // Trans. Am. Fish. Soc. V. 147. № 3. P. 566–587.
https://doi.org/10.1002/tafs.10059

Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Mol. Ecol. Notes. V. 7. № 4. P. 544–548.
https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x

Jenkins T.M. Jr. 2003. Evaluating recent innovations in bait fishing tackle and technique for catch and release of rainbow trout // N. Am. J. Fish. Manag. V. 23. № 4. P. 1098–1107.
https://doi.org/10.1577/M02-040

Jiggins C.D., Mallet J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation // Trends Ecol. Evol. V. 15. № 6. P. 250–255.
https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01873-5

Jobling M. 2002. Environmental factors and rates of development and growth // Handbook of fish biology and fisheries. V. 1. N.Y.: Wiley-Blackwell. P. 97–122.
https://doi.org/10.1002/9780470693803.ch5

Kanda N., Leary R.F., Allendorf F.W. 2002. Evidence of introgressive hybridization between bull trout and brook trout // Trans. Am. Fish. Soc. V. 131. № 4. P. 772–782.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0772:EOIHBB>2.0.CO;2

Kitano S. 1996. Size-related factors causing individual variation in seasonal reproductive success of fluvial male Dolly Varden (*Salvelinus malma*) // Ecol. Freshw. Fish. V. 5. № 2. P. 59–67.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1996.tb00037.x

Koseki Y. 2004. Reproductive characteristics of precocious male parr in salmonids: morphology, physiology, and behavior // Eurasian J. For. Res. V. 7. № 2. P. 87–108.

Koseki Y., Koizumi I., Kobayashi H., Maekawa K. 2002. Does the refuge availability influence the spawning behavior of mature male parr in salmonids? A test in the Miyabe charr // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 87–93.
https://doi.org/10.1023/A:1016096701472

Maekawa K. 1983. Streaking behaviour of mature male parrs of the Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei*, during spawning // Jpn. J. Ichthyol. V. 30. № 3. P. 227–234.
https://doi.org/10.11369/jji1950.30.227

Maekawa K., Goto A. 1982. Two possible ways in the fluvial land-locking from anadromous fish, with special reference

to heterochrony and *r-K* selection theory // Biol. Sci. V. 34. № 2. P. 76–84.

Maekawa K., Hino T. 1986. Spawning behaviour of Dolly Varden in southeastern Alaska, with special reference to the mature male parr // Jpn. J. Ichthyol. V. 32. № 4. P. 454–458. https://doi.org/10.11369/jji1950.32.454

Maekawa K., Hino T. 1990. Spawning tactics of female Miyabe charr (*Salvelinus malma miyabei*) against egg cannibalism // Can. J. Zool. V. 68. № 5. P. 889–894. https://doi.org/10.1139/z90-129

Maekawa K., Onozato H. 1986. Reproductive tactics and fertilization success of mature male Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei* // Environ. Biol. Fish. V. 15. № 2. P. 119–129. https://doi.org/10.1007/BF00005427

Maekawa K., Kitano S., Takeyama S. 1993. Type-assortative mating of Miyabe charr // Jpn. J. Ichthyol. V. 39. № 4. P. 401–403.
https://doi.org/10.11369/jji1950.39.401

Maekawa K., Nakano S., Yamamoto S. 1994. Spawning behaviour and size-assortative mating of Japanese charr in an artificial lake-inlet stream system // Environ. Biol. Fish. V. 39. № 2. P. 109–117.
https://doi.org/10.1007/BF00004927

Marie A.D., Bernatchez L., Garant D. 2010. Loss of genetic integrity correlates with stocking intensity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Mol. Ecol. V. 19. № 10. P. 2025–2037.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04628.x

Marie A.D., Bernatchez L., Garant D. 2011. Empirical assessment of software efficiency and accuracy to detect introgression under variable stocking scenarios in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Conserv. Genet. V. 12. № 5. P. 1215–1227.
https://doi.org/10.1007/s10592-011-0224-y

Marie A.D., Bernatchez L., Garant D. 2012. Environmental factors correlate with hybridization in stocked brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 69. № 5. P. 884–893.
https://doi.org/10.1139/f2012-027

Mauger S., Shaftel R., Leppi J.C., Rinella D.J. 2017. Summer temperature regimes in southcentral Alaska streams: watershed drivers of variation and potential implications for Pacific salmon // Ibid. V. 74. № 5. P. 702–715.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0076

Mavarez J., Audet C., Bernatchez L. 2009. Major disruption of gene expression in hybrids between young sympatric anadromous and resident populations of brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) // J. Evol. Biol. V. 22. № 8. P. 1708–1720.
https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01785.x

May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. 2015. Low level of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden char (*S. malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // Ecol. Evol. V. 5. № 15. P. 3031–3045.
https://doi.org/10.1002/ece3.1583

Morita K., Fukuwaka M.-A. 2006. Does size matter most? The effect of growth history on probabilistic reaction norm for salmon maturation // Evolution. V. 60. № 7. P. 1516–1521.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01230.x

Morita K., Nagasawa T. 2010. Latitudinal variation in the growth and maturation of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 67. № 6. P. 955–965.
https://doi.org/10.1139/F10-028

Morita K., Tamate T., Kuroki M., Nagasawa T. 2014. Temperature-dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish // J. Anim. Ecol. V. 83. № 6. P. 1268–1278.
https://doi.org/10.1111/1365-2656.12240

Nakano S. 1995. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat // Ibid. V. 64. № 1. P. 75–84.
https://doi.org/10.2307/5828

Nakano S., Kitano F., Maekawa K. 1996. Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming // Freshw. Biol. V. 36. № 3. P. 711–722.
https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1996.d01-516.x

Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2007. Divergence of Salvelinus species from northeastern Asia based on mitochondrial DNA // Ecol. Freshw. Fish. V. 16. № 1. P. 87–98.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00187.x

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. № 4. P. 613–619.
https://doi.org/10.1007/s10592-005-9099-0

Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. 2008. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // Prog. Oceanogr. V. 77. № 2–3. P. 92–102.
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.016

Popowich R.C., Venturelli P.A., Stelfox J.D., Taylor E.B. 2011. Validation of morphological characteristics used for field identification of Bull Trout × Brook Trout hybrids // N. Am. J. Fish. Manag. V. 31. № 3. P. 548–553.
https://doi.org/10.1080/02755947.2011.595279

Redenbach Z. 2000. Molecular evidence of current and historical introgressive hybridization between bull trout (*Salvelinus confluentus*) and Dolly Varden (*S. malma*): MS Thesis. Vancouver: Univ. British Columbia, 149 p.

Redenbach Z., Taylor E.B. 2002. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in Northwestern North America // Evolution. V. 56. № 5. P. 1021–1035.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01413.x

Slettan A., Olsaker I., Lie Ø. 1993. Isolation and characterization of variable $(GT)_n$ repetitive sequences from Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Anim. Genet. V. 24. № 3. P. 195–197.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.1993.tb00287.x

Sloss B.L., Jennings M.J., Franckowiak R., Pratt D.M. 2008. Genetic identity of brook trout in Lake Superior south shore streams: potential for genetic monitoring of stocking and rehabilitation efforts // Trans. Am. Fish. Soc. V. 137. № 4. P. 1244–1251.
https://doi.org/10.1577/T05-206.1

Taborsky M. 1998. Sperm competition in fish: “bourgeois” males and parasitic spawning // Trends Ecol. Evol. V. 13. № 6. P. 222–227.
https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01318-9

Takami T., Sato H. 1998. Influence of high water temperature on feeding responses and thermal death of juvenile ma-

su salmon under aquarium settings // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. V. 52. P. 79–82.

Taylor E.B. 2004. Evolution in mixed company – evolutionary influences from studies of natural hybridization in Salmonidae // Evolution illuminated: salmon and their relatives. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 232–263.

Taylor E.B., Redenbach Z.A., Costello A.B. et al. 2001. Nested analysis of genetic diversity in northwestern North American char, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 2. P. 406–420.
https://doi.org/10.1139/f00-262

Thorpe J.E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids // Proc. Int. Symp. "Common strategies of anadromous and catadromous fishes". V. 1. Bethesda: Am. Fis. Soc. P. 244–252.

Twardek W.M., Gagne T.O., Elmer L.K. et al. 2018. Consequences of catch-and-release angling on the physiology, behaviour and survival of wild steelhead *Oncorhynchus mykiss* in the Bulkley River, British Columbia // Fish. Res. V. 206. P. 235–246.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.05.019

Utoh H. 1976. Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and seaward migratory form in masu salmon *Oncorhynchus masou* Brevoort. I. Growth and sexual maturity of the precocious masu salmon parr // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 26. P. 321–326.

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. № 3. P. 535–538.
https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x

Verspoor E., Hammar J. 1991. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // J. Fish Biol. V. 39. № sA. P. 309–334.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05094.x

Wainwright T.C., Weitkamp L.A. 2013. Effects of climate change on Oregon Coast coho salmon: habitat and life-cycle interactions // Northwest Sci. V. 87. № 3. P. 219–242.
https://doi.org/10.3955/046.087.0305

Wilson C.C., Bernatchez L. 1998. The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // Mol. Ecol. V. 7. № 1. P. 127–132.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00302.x

Winkler K.A., Pamminger-Lahnsteiner B., Wanzenböck J., Weiss S. 2011. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments // Ibid. V. 20. № 3. P. 456–472.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04961.x

Woram R.A., McGowan C., Stout J.A. et al. 2004. A genetic linkage map for Arctic char (*Salvelinus alpinus*): evidence for higher recombination rates and segregation distortion in hybrid versus pure strain mapping parents // Genome. V. 47. № 2. P. 304–315.
https://doi.org/10.1139/g03-127

Yamaguchi K., Nakajima M., Taniguchi N. 2008. Development of microsatellite markers in the Japanese char *Salvelinus leucomaenis* and its application to closely related species // Fish Genet. Breed. Sci. V. 38. P. 123–130.

Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K. et al. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // J. Fish Biol. V. 68. № A. P. 68–85.
https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00994.x

Zhang X., Li H.-Y., Zhiqun D., Deng Z.D. et al. 2019. On the variable effects of climate change on Pacific salmon // Ecol. Model. V. 397. P. 95–106.
https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.02.002

УДК 597.08

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПРОГРАММЫ СПАСЕНИЯ ИСЧЕЗАЮЩЕГО ВИДА *CYPRINODON EREMUS* (CYPRINODONTIDAE) В МЕКСИКЕ[#]

© 2023 г. Р. Родригес-Рамирес[1], А. А. Эчель[2], А. Варела-Ромеро[1, *], Х. М. Грихалва-Чонк[1], М. А. Лопес-Торрез[1]

[1]*Университет Соноры, Эрмосильо, Сонора, Мексика*

[2]*Университет штата Оклахома, Стиллуотер, США*

**E-mail: alejandro.varela@unison.mx*

Поступила в редакцию 16.02.2023 г.
После доработки 04.04.2023 г.
Принята к публикации 10.04.2023 г.

Cyprinodon eremus является эндемиком речной системы Сонойта, где дикие популяции составляют две природоохранные единицы: одну в Китобакито-Спрингс, штат Аризона, а другую на небольшом участке реки Сонойта, штат Сонора. Сокращение среды обитания из-за чрезмерной добычи подземных вод угрожает обеим популяциям. Используя семь микросателлитных локусов, мы оценили генетическое разнообразие дикой популяции и группировок из трёх убежищ, в которые были заселены особи из реки. Сравнение с более ранними результатами для дикой популяции показывает, что разнообразие за 12 лет изменилось незначительно. Популяции из двух убежищ, созданных в 2007–2008 гг, имели уровень разнообразия, сопоставимый с таковым дикой популяции, что отражает относительно недавнее их происхождение и обмен с дикой популяцией. Заметно более низкие показатели разнообразия наблюдали у популяции старого убежища, которое было создано в 1988 г. и не имеет обмена с другими популяциями. Представлены предложения по программе генетического обмена *Cyprinodon eremus* для разработки будущих природоохранных мер.

Ключевые слова: Cyprinodon eremus, река Сонойта, убежища, генетическая изменчивость, микросателлиты.

DOI: 10.31857/S0042875223060218, **EDN:** ANOZZY

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 724–730

УДК 597.553.2.57.084.1.57.026.591.557

ЛИЧИНКИ ТРЕМАТОД *DIPLOSTOMUM PSEUDOSPATHACEUM* (DIPLOSTOMIDAE), ПРОНИКАЯ В СЕГОЛЕТОК *ONCORHYNCHUS MYKISS* (SALMONIDAE), МАНИПУЛИРУЮТ ИХ ПОВЕДЕНИЕМ

© 2023 г. В. Н. Михеев*

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

**E-mail: vicnikmik@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.07.2023 г.
После доработки 28.07.2023 г.
Принята к публикации 31.07.2023 г.

Эксперименты с сеголетками *Oncorhynchus mykiss* и церкариями трематод *Diplostomum pseudospathaceum* показали, что первые проникающие в рыбу паразиты оказывают на неё возбуждающее воздействие и в три раза увеличивают скорость поступления церкарий с токами воды через ротовую полость и жабры. Этот эффект рассматривается как манипулирование поведением рыбы на стадии передачи паразита от первого промежуточного хозяина (моллюска) ко второму (рыба). Получены экспериментальные данные о влиянии запаха рыбы на двигательную активность и вертикальное распределение церкарий. Анализ полученных данных позволил определить комплекс условий, обеспечивающих успешное поступление личинок диплостомума в рыбу.

Ключевые слова: система “рыбы–паразиты”, *Oncorhynchus mykiss*, трематоды, церкарии, *Diplostomum pseudospathaceum*, манипулирование поведением хозяина.

DOI: 10.31857/S0042875223060164, **EDN:** ALTEQS

Гетероксенные паразиты, сменяющие в жизненном цикле нескольких хозяев, при каждой смене должны искать и выбирать нового хозяина и проникать в него. Сложность этих задач различна. Например, у трематод попадание личинок (мирацидиев) в первого промежуточного хозяина, моллюска, происходит сравнительно легко. Моллюски малоподвижны и взаимодействие паразит–хозяин происходит, как правило, в придонном слое, где концентрация личинок и моллюсков довольно высока. Гораздо труднее приходится выходящим из моллюска церкариям (расселительные личинки), которые должны попасть во второго промежуточного (у триксенных трематод) или окончательного (у диксенных) хозяина. Таким хозяином для трематод часто служат рыбы, в которых попасть несравнимо труднее, чем в моллюсков. Рыбы быстро двигаются, защищены слизью и чешуёй; они обитают в трёхмерной подвижной среде, что ещё больше усложняет паразиту их поиск.

В рыбе церкарии превращаются в метацеркарий, которые, достигнув инвазионного состояния, должны попасть в окончательного хозяина (чаще всего это рыбоядные птицы). Процент заражённых рыб обычно невысок, и их может съесть не только птица, но и другой хищник, например рыба-ихтиофаг. Паразит при этом погибает. Сложность для паразита на этом этапе заключается в необходимости попасть в “правильного” окончательного хозяина. Что делает заражённую рыбу более заметной и доступной для хищника, пригодного в качестве окончательного хозяина? Согласно гипотезе манипулирования поведением (фенотипом) хозяина (host manipulation) (Bethel, Holmes, 1977; Parker et al., 2009; Poulin, 2010) готовый к заражению (инвазионный) паразит влияет на фенотип промежуточного хозяина, повышая свой успех передачи. Паразит попадает в окончательного хозяина при поедании последним заражённой рыбы.

Этот этап жизненного цикла привлёк наибольшее внимание эволюционных экологов и паразитологов, что обусловлено несколькими обстоятельствами. Во-первых, манипулирование происходит на той стадии жизненного цикла паразита, когда он уже близок к периоду полового размножения и, следовательно, его репродуктивная ценность особенно высока. Во-вторых, эта гипотеза (Bethel, Holmes, 1973, 1977) хорошо согласуется с теоретическими работами (Dawkins, 1999; Parker et al., 2009). Явление манипулирования фенотипом хозяина служит одной из наиболее ярких иллюстраций идеи расширенного фенотипа (extended phenotype – по: Dawkins, 1999), а стимулирование хищничества (predation enhancement) и избегание

хищничества (predation suppression) (Parker et al., 2009) раскрывают механизмы и адаптивное значение явления. Появилось множество работ, подтверждающих гипотезу манипулирования, и обзоров, в которых рассматривают механизмы и эволюционные аспекты этого явления.

Успешное завершение жизненного цикла трематод, промежуточным хозяином которым служат рыбы, зависит не только от финальной стадии, но также и от предшествующей, на которой расселительные личинки, церкарии, – мелкие, обычно малоподвижные существа со слабым сенсорным оснащением – должны попасть в рыбу. Известны две основных тактики: 1) одиночные или объединённые в группу личинки напоминают пищевой объект и попадают в рыбу через пищеварительный тракт (Hendrickson, Kingston, 1974; Odening, Bockhardt, 1976; Combes et al., 1994); 2) одиночные свободно плавающие церкарии сталкиваются с рыбой и проникают в неё через кожные покровы или жабры (Whyte et al., 1991). Могут ли церкарии повлиять на рыбу и повысить вероятность встречи с ней? В первом случае довольно крупные, хотя и немногочисленные, церкарии или их колонии привлекают рыб яркой окраской и движениями, делающими их похожими на объекты питания рыб. Рыбы их легко обнаруживают и проглатывают (Combes et al., 1994). Гораздо труднее приходится мелким одиночным парящим в толще воды личинкам, таким как церкарии *Diplostomum pseudospathaceum*. Целенаправленно они реагируют на рыбу с расстояния всего в несколько миллиметров (Haas et al., 2002), а их концентрация в водной толще мала. После выхода из моллюска они быстро разносятся токами воды и опускаются в придонные слои. Можно предположить, что их привлекает запах рыб, но в ряде работ показано (Smyth, 1966; Combes et al., 2002; Haas et al., 2008), что церкарии *D. pseudospathaceum* при поиске хозяина не реагируют на запах рыбы. Это объясняют тем, что церкарии не могут угнаться за проплывающей рыбой, даже если они почувствовали её запах (Combes et al., 2002).

Задача попадания свободно плавающих церкарий в рыбу представляется крайне сложной. В этой ситуации трудно представить себе какие-то варианты манипулирования поведением рыбы. Однако сравнительно недавно мы обнаружили весьма эффективный способ проникновения церкарий в рыбу (Mikheev et al., 2014). Он связан с вентиляционными токами воды, с помощью которых личинки попадают в ротовую и жаберные полости. Интенсивность вентиляции сильно зависит от различных воздействий на рыбу. Такими воздействиями могут быть снижение концентрации кислорода в воде, появление хищника и другое. Возбуждённая рыба может в разы увеличивать интенсивность вентиляции, что приводит к возрастанию потока паразитов. Могут ли сами паразиты, проникая через покровы или жабры, возбуждать рыбу и тем самым усиливать вентиляцию и соответственно транспорт паразитов? Чтобы этот механизм работал, необходимы следующие условия: 1) существование скоплений паразитов, 2) продолжительное нахождение рыбы в месте скопления.

Основная задача настоящей работы связана с экспериментальной проверкой гипотезы о возможности манипулирования поведением рыб церкариями трематоды *D. pseudospathaceum* на этапе передачи от моллюска (первый промежуточный хозяин) к рыбе (второй промежуточный хозяин). Кроме того, исследованы условия, способствующие образованию скоплений паразитов в толще воды, что делает их доступными для вентиляционных токов рыб, а также рассмотрены ситуации, в которых рыбы особенно уязвимы для паразита.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на биологической станции Конневеси Университета Ювяскюля (Финляндия) в августе 2018 г. Сеголетки *Oncorhynchus mykiss* (средняя длина по Смитту ± стандартное отклонение 10.8 ± 0.65 см) были получены с рыбной фермы, где их содержали в артезианской воде, что предотвращало их заражение паразитами до экспериментов. Рыб содержали в 150-литровом проточном бассейне при температуре 15–16°C и фотопериоде 14 : 10 ч (свет : темнота). Кормили рыб два раза в день гранулированным кормом соответствующего размера. Церкарии *D. pseudospathaceum* были получены от 12 моллюсков *Lymnaea stagnalis* из оз. Конневеси. Моллюсков содержали в темноте в холодильнике при температуре 7°C. За 3–4 ч до экспериментов моллюсков выставляли на свет при температуре 20°C, что стимулировало выделение церкарий. Всех церкарий объединяли в одной ёмкости, взвесь тщательно перемешивали и в десяти пробах по 10 мл подсчитывали под бинокуляром число паразитов. Все эксперименты проходили в пределах 5 ч, в течение которых способность паразитов к заражению оставалась высокой.

Эксперименты по влиянию продолжительности экспозиции на скорость поступления церкарий и заражённость сеголеток *O. mykiss* проводили в 5-литровых аквариумах с профильтрованной озёрной водой при температуре 15–16°C и освещённости 150 лк. В каждый аквариум добавляли по 200 церкарий. Одиночных рыб акклимировали к условиям экспериментального аквариума в течение 30 мин, после чего добавляли воду с церкариями.

Идея этого эксперимента возникла после знакомства с работой (Laitinen et al., 1996), в которой

представлены результаты реагирования рыб на различные стрессирующие воздействия, среди которых были церкарии диплостомума. Через несколько минут после добавления паразитов в ёмкость с рыбой у неё наблюдалось резкое увеличение интенсивности вентиляции. Учитывая роль вентиляции в регулировании потока в рыбу взвешенных в воде паразитов (Mikheev et al., 2014), мы предположили, что проникающие в рыбу церкарии могут увеличивать этот поток. Однако этот эффект должен наблюдаться не сразу после добавления взвеси паразитов, а с некоторой задержкой, связанной со временем, необходимым для встречи рыбы с паразитом и его проникновения. Мы ожидали, что по крайней мере при самой короткой экспозиции (5 мин) возбуждающее воздействие проникающих в рыбу церкарий ещё не проявится. Задачи этого эксперимента – оценить продолжительность этой задержки и величину воздействия первых проникающих в рыбу паразитов на последующую скорость их поступления.

После экспериментов рыб содержали индивидуально в проточных аквариумах, где их кормили в прежнем режиме. Через двое суток, когда все паразиты достигали места локализации (хрусталики глаз) в рыбах, последних усыпляли раствором MS-222 и под бинокуляром подсчитывали число метацеркарий. При каждой экспозиции (5, 10, 20 и 30 мин) было исследовано 10 рыб, т.е. всего 40 экз.

Для предварительной оценки условий, при которых предполагаемый механизм “самоактивации” потока паразитов в рыбу может быть эффективным, были выполнены эксперименты по влиянию запаха рыбы на двигательную активность и вертикальное распределение в толще воды церкарий диплостомума. Противоречивые данные о влиянии запаха рыбы на успех передачи церкарий (Smyth, 1966; Combes et al., 2002) могут быть связаны с тем, что исследователи пытались оценить эффективность целенаправленного перемещения паразита к рыбе. Учитывая различия в локомоторных возможностях церкарий и рыб, трудно представить, что паразит может активно двигаться в направлении рыбы, даже если он почувствовал её запах. Воздействие запаха может приводить к изменению частоты стереотипных вертикальных перемещений, что в свою очередь может повлиять на вертикальное распределение церкарий и накопление их в слое воды, где встреча с рыбой более вероятна.

Двигательную активность индивидуальных церкарий *D. pseudospathaceum* наблюдали в 5-миллилитровой камере под бинокуляром, подсчитывая число “прыжков” за 2 мин. Наблюдения проводили в профильтрованной озёрной воде (контроль) и в такой же воде с добавлением 2 мл воды из 1-литрового аквариума, в котором в течение 15 мин находилась одна особь *O. mykiss* длиной по Смитту 13–15 см при температуре 15°C. В контроле и в опыте было протестировано по 20 экз. церкарий.

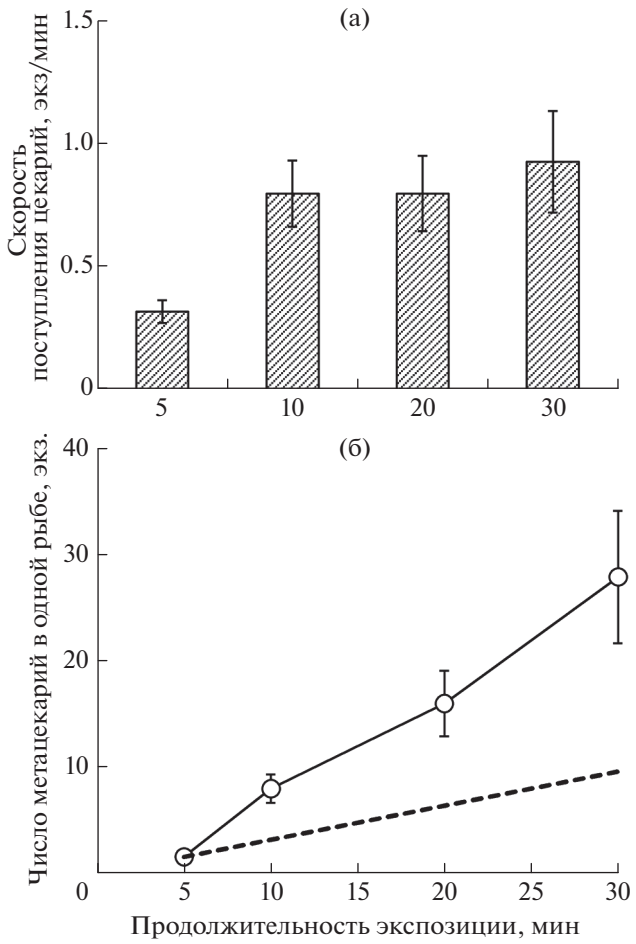
Влияние запаха рыбы на вертикальное распределение церкарий изучали в четырёх колонках высотой 60 см и диаметром 10 см, в которых на трёх уровнях (5, 25 и 55 см над дном) находились трубки с кранами, через которые брали пробы воды для подсчёта церкарий. Средняя концентрация церкарий в колонках составляла 17.5 экз/мл. В первой серии опытов регистрировали изменения распределения церкарий в течение 70 мин (10, 25, 40, 70 мин) в профильтрованной озёрной воде. Учитывая результаты этих экспериментов, во второй серии оценивали вертикальное распределение церкарий через 30 мин после выпуска их в колонки с озёрной водой и последующего добавления воды (100 мл): чистой озёрной (контроль) и из аквариума с рыбой (тест). Воду добавляли через 20 мин после выпуска церкарий через воронку с трубкой, плавно перемещая конец трубки по вертикали.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с применением следующих тестов: однофакторного дисперсионного анализа, теста Краскела–Уоллиса и *U*-теста Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение 5 мин после выпуска церкарий в аквариум с рыбой средняя скорость поступления паразитов в рыбу была невысокой (не более 0.3 экз/мин). Начиная с экспозиции в 10 мин скорость резко возрастала и оставалась в диапазоне 0.8–1.0 экз/мин (рисунок, а). Эффект продолжительности экспозиции был достоверным (тест Краскела–Уоллиса: H (3, n = 40) = 14.58, p = 0.002). Расчёт накопленных рыбой за 30 мин паразитов с учётом скорости поступления церкарий в рыбу, наблюдавшуюся при 5-минутной экспозиции (до активации вентиляционной активности проникающими паразитами), показал, что их численность не должна превышать 10 экз. (рисунок, б). Однако в эксперименте средняя величина достигала почти 30 экз.

В эксперименте по оценке влияния запаха рыбы на двигательную активность церкарий обнаружено, что при добавлении воды из аквариума с особью *O. mykiss* частота “прыжков” парящего в толще воды паразита достоверно возрастала более чем на 20% (*U*-тест Манна–Уитни, p = 0.03). Может ли такое сравнительно небольшое увеличение активности церкарий под влиянием запаха рыбы привести к существенному изменению их вертикального распределения в водной толще?



Скорость поступления церкарий трематоды *Diplostomum pseudospathaceum* в сеголеток *Oncorhynchus mykiss* (а) и число метацеркарий в рыбе (б) при разной продолжительности пребывания рыб ($n = 10$) в среде с паразитами (продолжительность экспозиции): (▨), (○) – средние значения; (⌶) – стандартная ошибка, (---) – расчётные данные, полученные на основе исходной скорости поступления церкарий (до взаимодействия с паразитами) и продолжительности экспозиции.

В первой серии экспериментов по вертикальному распределению церкарий было обнаружено, что со временем всё большее число церкарий погружается в придонный слой (однофакторный дисперсионный анализ, $p < 0.001$). В интервале от 25 до 40 мин около половины общего числа церкарий находилось на глубине. Регистрация вертикального распределения церкарий во второй серии экспериментов показала, что через 30 мин после выпуска паразитов 52% их общего числа в контроле находилось в придонном слое. Добавление воды с запахом рыбы дало существенно иную картину вертикального распределения – в придонном слое оказалось всего лишь 25% церкарий; более 60% концентрировались в среднем слое (~ 25 см ото дна). Влияние запаха на вертикальное распределение было высоко достоверным (однофакторный дисперсионный анализ, $p = 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Рыбы, несмотря на их подвижность и защищённость от паразитов (Poulin, FitzGerald, 1989; Barber et al., 2000; Karvonen et al., 2004; Stumbo et al., 2012; Mikheev et al., 2013), часто служат окончательными или промежуточными хозяевами различным паразитам, среди которых трематоды занимают одно из ведущих мест. Не последнюю роль в освоении трематодами столь ценного ресурса играет их способность манипулировать поведением рыб (Barber et al., 2000; Seppälä et al., 2005; Mikheev et al., 2010; Poulin, 2010), что повышает успех их передачи к следующему хозяину и, следовательно, приспособленность. Подавляющее большинство исследований манипулирования в системе “рыбы–трематоды” выполнено на этапе жизненного цикла паразита, когда он передаётся следующему хозяину при поедании предыдущего. Широко распространённая трематода *D. pseudospathaceum*, хорошо известный манипулятор индивидуальным и групповым поведением рыб (Karvonen et al., 2004; Seppälä et al., 2005; Mikheev et al., 2010), лучше всего изучена на стадии инвазионных метацеркарий, готовых к заражению окончательного хозяина – рыбоядных птиц. Однако приспособленность паразита зависит не только от этого, безусловно, важного отрезка, но и от всех прочих этапов жизненного цикла. Например, преждевременное (для паразита) поедание любым хищником рыбы с незрелыми метацеркариями прерывает жизненный цикл паразита (Шигин, 1986). Отсутствие подходящих условий для попадания свободно плавающих церкарий в подвижных рыб может привести к столь низким показателям экстенсивности и интенсивности заражения промежуточного хозяина, что эффективность передачи диплостомума к окончательному хозяину будет слишком низкой. Для успешного манипулирования в рыбу должно попасть достаточно большое число паразитов. Чем больше паразитов окажется в рыбе, тем быстрее они достигнут инвазионного состояния и с большей вероятностью попадут в следующего хозяина (Gopko et al., 2017).

Идея о более широком диапазоне манипулирования поведением хозяина, чем только повышение его доступности хищнику, привела к гипотезе о манипулировании, направленном на предотвращение преждевременного поедания (защиту) хозяина (predation suppression) на этапе, когда паразит ещё не достиг инвазионности (Parker et al., 2009; Dianne et al., 2011; Weinreich et al., 2012). Рассматриваемая в настоящей статье гипотеза о манипулировании поведением рыбы, повышающем

успех передачи паразита на этапе свободно плавающей расселительной личинки, расширяет представления о манипуляторных возможностях паразита в направлении ещё более ранних стадий его жизненного цикла.

Полученные результаты о резком повышении скорости поступления церкарий *D. pseudospathaceum* в рыбу после того, как в неё проникли первые паразиты, позволяют считать, что внедрившиеся в кожные покровы церкарии возбуждают рыбу и повышают её активность. Проникновение паразитов вызывает увеличение частоты движения жаберных крышек (Laitinen et al., 1996) и усиление потока воды через ротовую и жаберные полости (Mikheev et al., 2014). Этот эффект может быть связан с выделением вещества тревоги (alarm substance) (Poulin et al., 1999) при повреждении паразитом колбочковых клеток (club cells) (Chivers, Smith, 1998). Такой поведенческий механизм возник у рыб для защиты от хищников. Вещество тревоги от повреждённой хищником рыбы служит сигналом опасности для соседей, которые быстро на него реагируют. Паразиты "воспользовались" этим механизмом и, провоцируя сигнал об опасности, вынуждают рыбу усиливать свою активность. Однако больше паразитов попадает в рыбу с усилением потока воды лишь при условии, что их концентрация вблизи рыбы довольно высока. Такие условия могут возникать в прибрежье рек и озёр, где все потенциальные хозяева диплостомума – брюхоногие моллюски, рыбы и птицы – находят подходящие биотопы.

При манипулировании поведением хозяина метацеркариями, которые сначала защищают его от хищников, а затем повышают его доступность для птиц-ихтиофагов, паразиты находятся в постоянном и длительном контакте с рыбой. Для манипулирования на этапе передачи свободно плавающих церкарий должны совпасть следующие обстоятельства: 1) продолжительное нахождение рыбы на небольшом участке; 2) высокая концентрация паразитов на этом участке. Как могут возникать скопления церкарий в толще воды, обеспечивающие эффективную работу механизма "самоактивации" потока паразитов в рыбу с вентиляционными токами воды?

Полученные результаты по оценке влияния запаха рыбы на двигательную активность и вертикальное распределение церкарий показали, что без ольфакторной стимуляции церкарии довольно быстро опускаются в придонный слой. У дна церкарии при низкой активности снижают расход энергии (Sukhdeo, Sukhdeo, 2004). В придонном слое течения слабы и вероятность разноса паразитов и снижения их локальной концентрации невелика. В экспериментах также обнаружено увеличение частоты вертикально ориентированных движений церкарий под влиянием запаха рыбы, что вызывало их подъём из придонного слоя/задержку опускания и накопление в слое ~20–30 см ото дна.

Чтобы значительное число паразитов попало в рыб, запах которых повлиял на активность первых, эти рыбы должны довольно длительное время оставаться на небольшом участке. Причинами такой задержки могут быть питание в скоплении кормовых объектов или конкуренция за индивидуальную территорию с убежищем (Grant, 1997; Johnsson et al., 2000; Михеев, 2006). В последнем случае риск получить большое количество паразитов особенно велик (Mikheev et al., 2020). При определённых условиях продолжительная борьба за привлекательный участок среды, обеспечивающий победителя обильным кормом и убежищем от хищников, может привести к высокому риску заражения церкариями диплостомума. Сильно заражённые особи через 1.0–1.5 мес. становятся особенно уязвимыми для хищников (Шигин, 1986). Неудивительно, что часть рыб, обнаружив присутствие паразитов, отказывается от борьбы за территорию и, объединившись в стаю, покидает опасный участок (Mikheev et al., 2013), тогда как другие продолжают борьбу, несмотря на риски (Mikheev et al., 2010). Эти сведения об экологической роли паразитов позволяют считать их существенным фактором, вызывающим поведенческую дифференциацию в популяциях рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гетерогенность среды разного масштаба и связанное с ней неоднородное распределение ресурсов и рисков могут инициировать поведенческий полиморфизм в популяциях рыб. Высокопродуктивные, но населённые многочисленными хищниками и паразитами низовья рек привлекают на нерест лишь часть популяций многих видов рыб. Другая часть, преодолевая значительные расстояния и препятствия, поднимается в верховья, где риск заразиться паразитами существенно ниже (Михеев и др., 2013). Разделение на группировки оседлых и более подвижных рыб наблюдается и в гораздо меньшем масштабе (Grant, Noakes, 1987). С точки зрения уязвимости для паразитов, личинки которых парят в толще воды, рыбы в постоянно перемещающихся стаях им почти недоступны. Даже почувствовав запах проплывающей рыбы, церкарии не в состоянии за ней угнаться (Sukhdeo, Sukhdeo, 2004). Однако, избегая одних паразитов, рыбы-кочевники могут заражаться другими, получая их при посещении новых биотопов и при питании. Они часто оказываются в незнакомых местах, где размещение ресурсов и рисков им неизвестно. Многие рыбы стремятся использовать другую тактику, поддерживая оседлый образ жизни в высокопродуктивных гетерогенных биотопах, где, конкурируя за участки с

кормом и убежищами, они рискуют получить солидный груз паразитов. В такой ситуации даже парящие в воде церкарии трематод со слабыми сенсорными и локомоторными возможностями способны успешно проникать в рыбу вместе с вентиляционными токами. В настоящей работе приведены экспериментальные результаты, подтверждающие гипотезу о манипулировании поведением рыбы проникающими в неё церкариями. Возбуждая рыбу, первые внедрившиеся церкарии усиливают вентиляцию и повышают скорость проникновения в рыбу других церкарий. Подобная "кооперация" и манипулирование, вероятно, способствуют агрегированному распределению паразитов среди рыб.

Трематоды *D. pseudospathaceum* в качестве второго промежуточного хозяина используют рыб разных видов, но их показатели заражённости сильно различаются. Некоторые виды рыб совсем не заражаются диплостомумом (Шигин, 1986). Причины такой изменчивости могут быть связаны с защитными механизмами, включающими морфологические, физиологические и поведенческие адаптации рыб. Какую роль в этом играют рассмотренные в настоящей работе механизмы, предстоит выяснить в будущих исследованиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счёт Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.

Михеев В.Н., Жохов А.Е., Сливко В.М. 2013. Может ли риск заражения паразитами служить причиной экологической дифференциации в популяции плотвы, *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)? // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 613–620.
https://doi.org/10.7868/S004287521305007X

Шигин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 253 с.

Barber I., Hoare D., Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 2. P. 131–165.
https://doi.org/10.1023/A:1016658224470

Bethel W.M., Holmes J.C. 1973. Altered evasive behavior and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths // J. Parasitol. V. 59. № 6. P. 945–956.
https://doi.org/10.2307/3278623

Bethel W.M., Holmes J.C. 1977. Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans // Can. J. Zool. V. 55. № 1. P. 110–115.
https://doi.org/10.1139/z77-013

Chivers D.P., Smith R.J.F. 1998. Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus // Écoscience. V. 5. № 3. P. 338–352.
https://doi.org/10.1080/11956860.1998.11682471

Combes C., Fournier A., Moné H., Théron A. 1994. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes // Parasitology. V. 109. Suppl. 1. P. S3–S13.
https://doi.org/10.1017/S0031182000085048

Combes C., Bartoli P., Théron A. 2002. Trematode transmission strategies // The behavioural ecology of parasites. Wallingford: CABI Publ. P. 1–12.
https://doi.org/10.1079/9780851996158.0001

Dawkins R. 1999. The extended phenotype: the long reach of the gene. Oxford: Oxford Univ. Press, 336 p.

Dianne L., Perrot-Minnot M.-J., Bauer A. et al. 2011. Protection first then facilitation: a manipulative parasite modulates the vulnerability to predation of its intermediate host according to its own developmental stage // Evolution. V. 65. № 9. P. 2692–2698.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01330.x

Gopko M.V., Mikheev V.N., Taskinen J. 2017. Positive density-dependent growth supports costs sharing hypothesis and population density sensing in a manipulative parasite // Parasitology. V. 144. № 11. P. 1511–1518.
https://doi.org/10.1017/S0031182017001020

Grant J. 1997. Territoriality // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 81–103.

Grant J.W.A., Noakes D.L.G. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // J. Anim. Ecol. V. 56. № 3. P. 1001–1013.
https://doi.org/10.2307/4962

Haas W., Stiegeler P., Keating A. et al. 2002. *Diplostomum spathaceum* cercariae respond to a unique profile of cues during recognition of their fish host // Int. J. Parasitol. V. 32. № 9. P. 1145–1154.
https://doi.org/10.1016/s0020-7519(02)00089-9

Haas W., Beran B., Loy C. 2008. Selection of the host's habitat by cercariae: from laboratory experiments to the field // J. Parasitol. V. 94. № 6. P. 1233–1238.
https://doi.org/10.1645/GE-1192.1

Hendrickson G.L., Kingston N. 1974. *Cercaria laramiensis* sp. n., a freshwater zygocercous cercaria from *Physa gyrina* Say, with a discussion of cercarial aggregation // Ibid. V. 60. № 5. P. 777–781.
https://doi.org/10.2307/3278899

Johnsson J.I., Carlsson M., Sundström L.F. 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 48. № 5. P. 373–377.
https://doi.org/10.1007/s002650000244

Karvonen A., Seppälä O., Valtonen E.T. 2004. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish // Parasitology. V. 129. № 2. P. 159–164.
https://doi.org/10.1017/S0031182004005505

Laitinen M., Siddall R., Valtonen E.T. 1996. Bioelectronic monitoring of parasite-induced stress in brown trout and roach // J. Fish Biol. V. 48. № 2. P. 228–241.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01115.x

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2010. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host // Parasit. Vectors. V. 3. Article 17.
https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-17

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish //

Ibid. V. 6. Article 301.
https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-301

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2014. Increased ventilation by fish leads to a higher risk of parasitism // Ibid. V. 7. Article 281.
https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-281

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Morozov A.Yu., Taskinen J. 2020. Innate antipredator behavior can promote infection in fish even in the absence of predators // Behav. Ecol. V. 31. № 1. P. 267–276.
https://doi.org/10.1093/beheco/arz188

Odening K., Bockhardt I. 1976. On the seasonal occurrence of *Azygia lucii* (Trematoda) in *Esox lucius* (Pisces) // Zool. Anzeiger. V. 196. № 3–4. P. 182–188.

Parker G.A., Ball M.A., Chubb J.C. et al. 2009. When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? // Evolution. V. 63. № 2. P. 448–458.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00565.x

Poulin R. 2010. Parasite manipulation of host behaviour: an update and frequently asked questions // Adv. Stud. Behav. V. 41. P. 151–186.
https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41005-0

Poulin R., FitzGerald G.J. 1989. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks // Can. J. Zool. V. 67. № 1. P. 14–18. https://doi.org/10.1139z89-003

Poulin R., Marcogliese D.J., McLaughlin J.D. 1999. Skin-penetrating parasites and the release of alarm substances in juvenile rainbow trout // J. Fish. Biol. V. 55. № 1. P. 47–53.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00655.x

Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2005. Impaired crypsis of fish infected with a trophically transmitted parasite // Anim. Behav. V. 70. № 4. P. 895–900.
https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.021

Smyth J.D. 1966. The physiology of trematodes. Edinburgh; London: Oliver and Boyd, 256 p.

Stumbo A.D., James C.T., Goater C.P., Wisenden B.D. 2012. Shoaling as an antiparasite defence in minnows (*Pimephales promelas*) exposed to trematode cercariae // J. Anim. Ecol. V. 81. № 6. P. 1319–1326.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02012.x

Sukhdeo M.V.K., Sukhdeo S.C. 2004. Trematode behaviours and the perceptual worlds of parasites // Can. J. Zool. V. 82. № 2. P. 292–315.
https://doi.org/10.1139/z03-212

Weinreich F., Benesh D.P., Milinski M. 2012. Suppression of predation on the intermediate host by two trophically-transmitted parasites when uninfective // Parasitology. V. 140. № 1. P. 129–135.
https://doi.org/10.1017/S0031182012001266

Whyte S.K., Secombes C.J., Chappell L.H. 1991. Studies on the infectivity of *Diplostomum spathaceum* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Helminthol. V. 65. № 3. P. 169–178.
https://doi.org/10.1017/s0022149x0001066x

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 731–739

УДК 597.552.51.574.52.577.175.443

РОЛЬ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ В АДАПТАЦИИ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE) К ВУЛКАНИЧЕСКОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ МЕСТООБИТАНИЙ

© 2023 г. Е. В. Есин[1, *], Е. В. Шульгина[2], Н. С. Павлова[3], Д. В. Зленко[1]

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

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

[3]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

**E-mail: evgesin@gmail.com*

Поступила в редакцию 16.06.2023 г.
После доработки 03.07.2023 г.
Принята к публикации 03.07.2023 г.

Баланс между фенотипической пластичностью и адаптивной специализацией популяций при изменении внешнего воздействия остаётся актуальным вопросом эволюционной биологии. Для рыб мощнейшим фактором воздействия является химическое загрязнение мест обитания. В попытке оценить последствия масштабного загрязнения пресных вод для оседлых рыб мы исследовали камчатских гольцов *Salvelinus malma*, для которых характерен педоморфоз в случае изоляции в ручьях на территории активного вулканизма с избыточным содержанием в воде тяжёлых металлов. Провели тесты на устойчивость гольцов к воздействию смесей металлов: в процессе нормального развития и в шести экспериментальных группах, в которых разными терапевтическими манипуляциями изменяли интенсивность обмена веществ и активность синтеза тиреоидных гормонов. Вода загрязнённых ручьёв оказалась токсична для зародышей и молоди неадаптированных гольцов, вызывая их гибель в семидневных тестах. Успешность акклимации к воздействию была скоррелирована с ростом секреции тиреоидных гормонов. В экспериментах только группа с гипертиреоидным статусом показала достоверное снижение смертности и ослабление окислительного стресса в растворах тяжёлых металлов. В условиях природного загрязнения гипертиреоидизм провоцирует у педоморфных гольцов перераспределение ресурсов организма с соматического роста и морфологической дифференциации на противодействие стрессу и ускоренное половое созревание, необходимые для длительного выживания популяции в условиях увеличившихся рисков индивидуальной гибели. Эксперименты подчёркивают роль тиреоидных гормонов в быстрой ответной реакции рыб на загрязнение среды и последующей адаптации популяций к хроническому ухудшению условий воспроизводства.

Ключевые слова: загрязнение, вулканизм, нейроэндокринная регуляция, физиология, окислительный стресс, лососёвые.

DOI: 10.31857/S0042875223060036, **EDN:** AHAQJF

Анализ механизмов запуска и реализации разных каналов онтогенеза в ответ на воздействия внешних факторов представляет большой интерес для эволюционной биологии развития (Watson et al., 2016; Skúlason et al., 2019; Müller, 2021). Показано, что незначительные, но своевременные изменения в экспрессии отдельных генов или регуляторных факторов могут катализировать автокаскадные процессы развития, приводящие к контрастным фенотипическим вариантам, в том числе имеющим адаптивное значение (Nosil, Feder, 2012; Salisbury, Ruzzante, 2021). Например, у позвоночных изменение скорости дифференцировки соединительных тканей в голове по мере развития приводит к искажению формы костей и в итоге – к изменению формы рта, что обеспечивает возможность эффективного потребления ранее недоступных кормов и генетическую фиксацию адаптаций (Skúlason et al., 2019). Близкородственные группы с разным размером тела и формой (анатомией) рта, которые разделяют доступные ресурсы экосистемы, описаны для рыб, рептилий, птиц и млекопитающих (Bolnick, Fitzpatrick, 2007; Seehausen, Wagner, 2014; Wollenberg Valero et al., 2019).

Модельным объектом для анализа механизмов регуляции развития у анамний традиционно выступают лососёвые рыбы. Для этой группы из-

вестны сотни случаев параллельного образования нескольких адаптивных фенотипов (Schluter, 2000). В частности, гольцы рода *Salvelinus* способны дивергировать в локальном нерестовом бассейне на формы, различающиеся размерами в 50–70 раз (Klemetsen, 2013; Маркевич, Есин, 2018). В ультраолиготрофных и особо глубоких озёрах для гольцов характерно образование популяций чрезвычайно тугорослых особей с педоморфными признаками и анатомической редукцией (Østbye et al., 2020). В Исландии и на Камчатке миниатюрные короткоголовые гольцы, отличающиеся крайним вариантом проявления педоморфоза, обнаружены в верховьях рек территорий активной вулканической деятельности (Kristjánsson et al., 2012; Есин, 2017).

Камчатские популяции миниатюрных гольцов во всех случаях населяют верховья химически загрязнённых "вулканических" ручьёв, изолированных от нижнего течения завалами и дамбами (Есин, 2017). Ниже преград, в зоне разбавления вулканического стока, воспроизводятся родительские популяции крупных мигрантных (в том числе анадромных) гольцов. Для миниатюрного фенотипа показана глубокая специализация метаболизма в ответ на хроническое загрязнение среды растворёнными тяжёлыми металлами, прежде всего, медью, цинком и свинцом (Есин и др., 2018). Энергозатратный физиологический сдвиг обеспечивает противодействие окислительному стрессу и сопровождается ускоренным половым созреванием в ущерб соматическому росту и морфологической дифференциации (Esin et al., 2020). Примечательно, что сходный тип метаболизма имеют популяции, изолированные в удалённых "вулканических" ручьях, различающихся концентрацией металлов и сроками изоляции (Есин и др., 2018).

В ходе полевых исследований удалось обнаружить, что миниатюрные гольцы из химически загрязнённых местообитаний отличаются хроническим гипертиреоидизмом, в то время как уровень гормонов стресса у них снижен (Приложение). Акклимация к растворам тяжёлых металлов у потомков особей крупного мигрантного фенотипа также сопровождалась хроническим ростом концентрации тиреоидных гормонов в организме. Тиреоидные гормоны являются одними из ключевым факторов регуляции и переключения каналов развития у позвоночных. Они имеют мощный плейотропный эффект на все системы тканей и органов (Deal, Volkoff, 2020; Lema, 2020), регулируя у рыб скорость метаболизма и эффективность ассимиляции пищи (Gairin et al., 2022), контролируя рост и поведение (Birnie-Gauvin et al., 2021), участвуя в биохимической детоксикации и поддержании гомеостаза организма (Esin et al., 2021b). Таким образом, вероятно, что тиреоидные гормоны способны регулировать формирование адекватного адаптивного фенотипа из генетически запрограммированного набора в ответ на воздействие определённого сочетания факторов среды.

Продолжая исследования адаптаций гольцов к вулканическому загрязнению местообитаний, мы провели серию экспериментов для подтверждения роли гипертиреоидизма в противодействии окислительному стрессу и в педоморфной миниатюризации. Мы предполагаем, что растворы металлов в местах обитания популяций рыб миниатюрного фенотипа вызывают гибель молоди предковой мигрантной формы. После изоляции потомства мигрантных гольцов молодь массово гибнет от нарушения физиологических функций в течение нескольких поколений. Адаптация популяций происходит за счёт изменения типа развития и сдвига активности специфических метаболических каскадов функций в выжившей части потомства. Это переключение запускается ростом секреторной активности щитовидной железы. Мобилизация организма к противодействию стрессу сопровождается торможением соматического роста и педоморфозом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Подготовка молоди гольцов для экспериментов

В августе 2021 г. на нерестилище в бассейне р. Авача выловили производителей *Salvelinus malma* быстрорастущего мигрантного фенотипа. Путём искусственного оплодотворения получили две серии зародышей (в каждой смесь икры от трёх разных самок, осеменённая смесью спермы от шести самцов с эффективностью >95%). Через 40 ч после оплодотворения икру поместили в аквариальную установку; дальнейшие инкубацию и подращивание осуществляли в 250-литровых ёмкостях при стандартных контролируемых условиях: фильтрация и УФ-стерилизация с интенсивностью 900 л/ч (фильтры со встроенной помпой e902, лампы UV-C 11 Вт, "JBL", Германия), общая жёсткость воды 2.5 ммоль/л, pH 7.8: концентрация кислорода ≥11 мг/л, температура 3.0 ± 0.03°C, освещённость <100 лк. После вылупления молодь рассадили в сетчатые садки, свободно плавающие в ёмкостях, с плотностью 100 особей на 0.004 м^3. Суммарная смертность к этому периоду не превысила 20%.

На 15-й неделе выращивания, когда молодь начала проявлять пищевую активность и заглатывать науплиусов *Artemia salina*, плотность посадки снизили в два раза, суточный режим освещения поменяли на 2000 лм в течение 10 ч и 100 лм ночью (лампы Sun-Glo, "Hagen", Канада), температуру воды подняли до 4.2 ± 0.06°C. Рыб кормили сбалансированным гранулированным кормом

Таблица 1. Качество воды в местах обитания *Salvelinus malma* в августе

Параметр	ПДКрх	Водоток (географические координаты мест отбора проб – с.ш., в.д.)				
		Р. Авача (53°9.1′, 157°55.4″	Руч. Фальшивый* (52°30.2′, 158°13.5′)	Руч. Кищущ* (56°29.5′, 161°35.5′)	Руч. Нижне-Кошелевский** (51°22.5′, 156°35.3′)	Руч. Тройной** (55°17.4′, 157°12.5′)
Cu^{2+}, мг/л	0.001	<0.001	0.013 / 0.01–0.04	0.012	0.014 / 0.01–0.03	0.033 / 0.01–0.04
Zn^{2+}, мг/л	0.010	<0.005	0.042 / 0.02–0.11	0.069 / 0.04–0.10	0.102 / 0.04–0.13	0.048 / 0.02–0.10
Pb^{2+}, мг/л	0.006	<0.001	0.008 / 0.00–0.01	0.033 / 0.02–0.06	0.019 / 0.00–0.03	0.010
Жёсткость, ммоль/л	≤4.25	1.85 / 1.70–3.20	4.00 / 2.95–6.00	3.70 / 3.00–4.05	2.00 / 1.85–2.30	2.50 / 1.95–2.70
pH	≥6.5	7.7 / 7.5–7.8	7.2 / 7.1–7.8	7.2 / 7.1–7.3	7.7 / 7.7–7.9	7.1 / 7.0–7.3

Примечание. Популяции изолированы: *в течение десятилетий, **нескольких веков. ПДКрх – предельно допустимое значение для рыбохозяйственных водоёмов; над чертой – среднее значение, под чертой – пределы варьирования показателя.

("Coppens Vital", Германия) – 5% массы тела в сутки.

Оценка токсичности воды в местах обитания популяций миниатюрных гольцов для экспериментальных особей

В ходе предварительных обследований ручьевой сети территорий активного вулканизма на Камчатке были обнаружены четыре изолированные популяции миниатюрных гольцов. Все они населяют верховья порожистых ручьёв с меженным расходом менее 1.5 м^3/с, протекающих по пирокластическим толщам галогенового возраста. Другие виды рыб, кроме *S. malma*, в "вулканических" ручьях не отмечены. Изоляция популяций гольцов в ручьях Фальшивый и Кущущ обусловлена сходом селей во второй половине XX в.; в ручьях Нижне-Кошелевский и Тройной гольцы населяют участки выше древних задернованных завалов и выходов термальных высокоминерализованных вод. В четырёх местах обитания рыб миниатюрного фенотипа, а также в местах отлова производителей в р. Авача ежегодно в августе с 2017 по 2021 гг. отбирали пробы воды. После фильтрования (гидрофильные мембранные фильтры с размером пор 8 мкм, "Millipore", Германия) воды измеряли pH, общую жёсткость, а также концентрацию ионов Cu, Pb и Zn на масс-спектрометре (Elan-6100, "Perkin Elmer", США; чувствительность ±0.1 мкг/л). На фоне умеренной жёсткости и субоптимального pH средние (и максимальные учтённые) концентрации трёх тяжёлых металлов в "вулканических" ручьях кратно превышали предельно допустимые (ПДК), установленные для рыбохозяйственных водоёмов[1]; вода в р. Авача оставалась химически не загрязнённой (таблица).

На основе данных о природном составе воды "вулканических" водотоков (таблица) в лаборатории подготовили растворы, повторяющие средние концентрации Cu, Zn и Pb в наиболее загрязнённых ручьях Нижне-Кошелевский и Тройной. Для получения раствора #Кош на литр воды общей жёсткостью 2.25 ммоль/л растворяли 0.044 мг $CuSO_4{\cdot}5H_2O$, 0.415 мг $ZnCl_2{\cdot}4H_20$ и 0.050 мг $Pb(CH_3COO)_2{\cdot}3H_2O$. Раствор #Тро получали растворением на литр воды той же жёсткости указанных веществ в количестве соответственно 0.133, 0.375 и 0.025 мг. Также подготовили третий раствор (#Макс) с концентрациями металлов, соответствующими максимальным зарегистрированным среди средних значений в августе в четырёх водотоках: 0.133 мг $CuSO_4{\cdot}5H_2O$, 0.415 мг $ZnCl_2{\cdot}4H_2O$ и 0.066 мг $Pb(CH_3COO)_2{\cdot}3H_2O$ на литр. Концентрации металлов в растворах однократно верифицировали масс-спектрометрически.

Токсичность трёх растворов для экспериментальных гольцов относительно контроля (в чистой воде) была оценена по смертности в 7-суточных тестах на восьми стадиях развития особей

[1] Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативы предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. Приложение к приказу Министерства сельского хозяйства РФ от 13.12.2016 г. № 552 (с изменениями от 12.10.2018 г., 10.03.2020 г.). https://docs.cntd.ru/document/420389120. Version 06/2023.

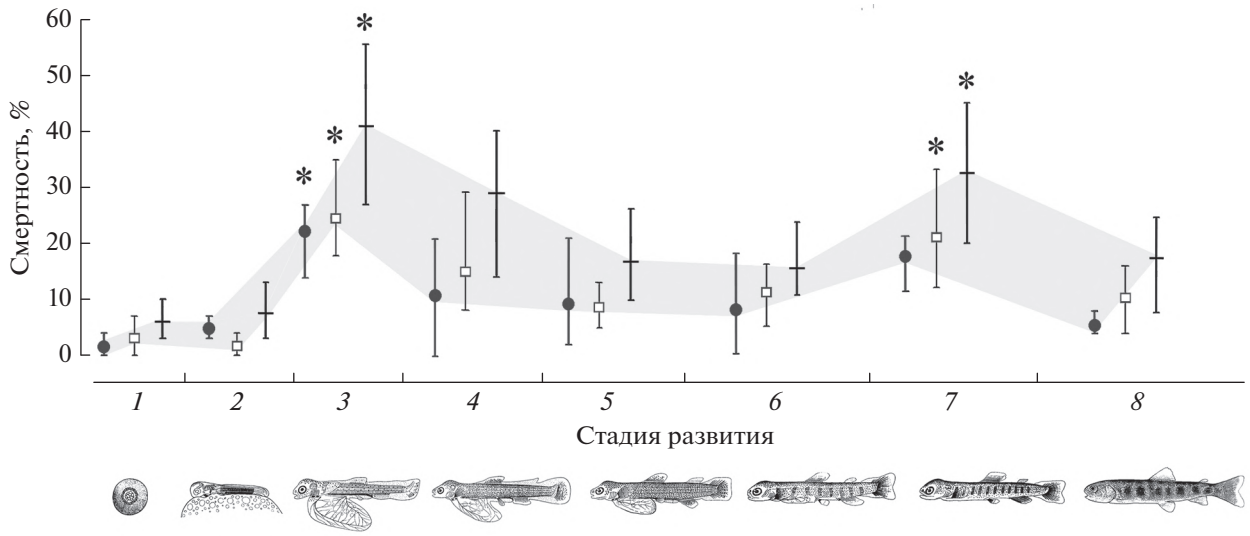


Рис. 1. Изменение смертности в контрольной группе *Salvelinus malma* в 7-суточных тестах по мере смены стадий развития (по: Gorodilov, 1996): *1* – гаструляция, *2* – васкуляризация желтка, *3* – вылупление, *4* – свободный зародыш, *5* – переход на внешнее питание, *6* – смыкание стенок тела вокруг остатков желточного мешка, *7* – малёк, *8* – закладка чешуи и дифференциация основного ряда мальковых пятен (пестрятка). Средние значения для растворов, мг/л: (●) – #Кош (0.014 Cu, 0.102 Zn, 0.019 Pb), (□) – #Тро (0.033 Cu, 0.048 Zn, 0.010 Pb), (–) – #Макс (0.033 Cu, 0.102 Zn, 0.033 Pb); (⊥), (■) – пределы варьирования и диапазон средневзвешенных значений; (*) – тесты, в которых смертность достоверно выше (дисперсионный анализ, тест Тьюки, $p \leq 0.05$), чем на ближайших стадиях развития.

(рис. 1), которые определяли согласно критериям, предложенным Есиным с соавторами (Esin et al., 2021a. Table S1. Fig. S5). Каждый тест проводили в трёх повторностях для каждой экспериментальной серии, которые не смешивали в течение всего периода работ. Использовали 2-литровые ёмкости с интенсивностью фильтрации 100 л/ч и принудительной аэрацией. В каждом тесте участвовало по 20 экз. (питающуюся молодь за сутки до тестов прекращали кормить). Смертность в группах сравнивали Post Hoc-тестами дисперсионного анализа в программе Statistica 10.

Манипуляции по изменению устойчивости экспериментальных гольцов к токсичности растворов

С момента перехода на внешнее питание молодь обеих серий была разделена на семь экспериментальных групп, которых далее при разных терапиях эндокринной системы выращивали 12 нед. (~350 градусо-дней) до полного исчезновения провизорных органов. Стимулирующие и тормозящие воздействия были проведены на трёх уровнях регуляции метаболизма.

1) Анаболизм и общий обмен веществ активировали (группа Insu) путём интенсивного кормления (+30% к рациону) и микроинъекций (1 мкл каждые 4 сут пневмоинъектором MPPI-3, “ASI”, Япония) суспензией, содержащей 7.2 мкмоль мононкомпонентного инсулина (“Медсинтез”, Россия; интенсификация гликолиза) и 2.0 нг ипаморелина (cas 170851-70-4, “Sigma”, США; стимулятор секреции грелина и факторов роста). Угнетение анаболизма (группа Sita) достигали путём ограничения подачи корма (−30% рациона), добавления в воду 33 мг/л ситаглиптина (cas 486460-32-6, “Акрихин”, Россия; ингибитор дипептидилпептидазы, деградирующей инсулинотропные глюкогонные пептиды) и микроинъекций каждые 4 сут по 2.0 нг сунитиниба (cas 341031-54-7, “Pfizer”, США; неспецифический ингибитор тирозинкиназ, обеспечивающих сродство факторов роста к рецепторам).

2) Активность тиреоидной регуляции обмена веществ повышали (группа Thyr) путём постоянного содержания молоди в растворе 1.0 мкг/л трийодтиронина (T_3) (cas 6893-02-3, “Sigma”; биологически активная форма тиреоидных гормонов) и дополнительно добавления в воду иопановой кислоты (cas 96-83-3, “Sigma”; ингибитор дейодиназ) из расчёта 2.0 мкг на 1 г рыбы. Угнетение активности щитовидной железы (группа Thio) проводили добавлением в воду 0.2 г/л тиомочевины (cas 62-56-6, “Solins”, Россия; неспецифический гойтроген).

3) Активность нейроэндокринной стимуляции щитовидной железы повышали (группа HTP) добавлением в воду 75 мг/л гидрокситриптофана (“Эвалар”, Россия; прямой предшественник серотонина, стимулирует тубероинфундибулярный путь (Лычкова, 2013)). Угнетение регуляторов пе-

редней доли гипофиза (группа PCPA) достигали добавлением в воду 1.7 мг/л парахлорфенилаланина (cas 7424-00-2, “Sigma”; ингибитор триптофангидроксилазы, тормозит синтез серотонина).

Прочие условия выращивания были стандартными. Полную замену воды с действующими веществами выполняли каждые семь дней. Концентрации действующих веществ были подобраны исходя из результатов предварительных экспериментов и предписаний для лечения человека; все препараты в используемых концентрациях показали отсутствие острой токсичной реакции для молоди гольца.

Седьмую группу (контроль) содержали в чистой воде без терапевтических манипуляций.

Наличие эффекта терапевтических манипуляций проверяли через 12 нед. по изменению (относительно контроля) скорости роста рыб, показателя рутинного метаболизма (РПМ) и концентрации T_3 в теле. Длину тела по Смитту (*FL*) измеряли линейкой у 10–15 экз. каждой группы обеих серий. РПМ оценивали в середине светового дня по потреблению кислорода в покое у рыб, голодающих сутки (Eliason, Farrell, 2015). Для этого по четыре–пять мальков известной массы каждой серии дважды помещали в герметичную ёмкость объёмом 350 мл без пузырьков воздуха на 30 мин и измеряли падение концентрации кислорода в воде (датчик HI 9146-04, “Hanna Inst.”, Канада). Экстракцию T_3 из тела 5–6 экз. каждой серии выполняли, соблюдая общепринятый протокол (Holzer et al., 2017). Содержание гормона оценивали методом иммуноферментного анализа с использованием коммерческого набора (“Monobind”, США) в соответствии с инструкцией производителя. Статистические сравнения выборок проводили Post Hoc-тестами дисперсионного анализа.

Через неделю после завершения терапевтических манипуляций во всех группах провели стандартные 7-суточные тесты на выживаемость в растворе #Макс (в трёх повторностях для каждой группы обеих серий). Дополнительно из всех групп первой серии перед тестами и сразу по их завершении отобрали по 5 экз. без явных нарушений поведения для анализа интенсивности перекисного окисления липидов (показатель силы окислительного стресса (Schlenk et al., 2008; Eyckmans et al., 2011)). Содержание продуктов окисления, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-активные продукты), определяли спектрофотометрически (RT-2100C, “Rayto”, Китай) в супернатантах (2900 g 5 мин, Velocity-6μ, “Dynamica”, Великобритания), полученных из тел мальков с головой и жабрами без полостных органов, подвергшихся гомогенизации с добавлением фосфатно-солевого буфера в массовом отношении с пробой 1 : 1 (“Tissuelisser LT, Quagen”, Германия). Для определения количества ТБК-активных соединений использовали коммерческие наборы реагентов (“Агат-мед”, Россия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание в растворах, повторяющих средние августовские концентрации Cu, Zn и Pb в ручьях Нижне-Кошелевский и Тройной, оказалось летальным для экспериментальной молоди *S. malma* быстрорастущего мигрантного фенотипа на всех стадиях развития. Поскольку результаты тестов были сходны для обеих экспериментальных серий, в анализе их объединили по стадиям развития. Смертность зародышей и молоди в растворах в 7-суточных тестах достигала 5–35%, оставаясь нулевой при содержании в чистой воде. Более 2/3 рыб во всех тестах погибали в течение первых 72 ч. Раствор с максимальным превышением ПДК по меди (#Тро) в среднем проявлял бóльшую токсичность, чем раствор с максимальным превышением ПДК по цинку (#Кош). В растворе #Макс, повторяющем максимальные средние концентрации меди, цинка и свинца в ручьях, гибло в 1.5 раза больше особей, чем в #Тро. Тесты показали достоверные скачки смертности особей на стадиях вылупления и исчезновения провизорных органов во всех растворах (рис. 1).

Терапевтические манипуляции молоди обеспечили регистрируемый морфофизиологический эффект во всех шести группах. В соответствии с ожидаемым эффектом хронической активации и/или угнетения метаболизма группы PCPA, Thio и Sita продемонстрировали достоверное снижение РПМ, группы HTP, Thyr и Insu – повышение РПМ относительно контроля (рис. 2а). Для групп PCPA и Thio (HTP и Thyr) удалось добиться снижения (повышения) тиреоидного статуса (рис. 2б). В паре Situ–Insu эффект изменения тиреоидного статуса был противоположным и недостоверным. Вероятно, в этой паре имело место компенсаторное изменение активности гипоталамо-тиреоидной оси в ответ на терапию. Имея сходный размер (в среднем 20.0 ± 0.22 мм), рыбы из групп PCPA и Sita через 12 нед. прибавили в росте достоверно меньше контрольных, а из групп HTP и Insu – достоверно больше (рис. 2в). Также обращает на себя внимание достоверное замедление роста особей группы Thyr, отличающейся максимальным тиреоидным статусом и РПМ.

В 7-суточных тестах в растворе #Макс с самыми высокими концентрациями металлов экспериментальные группы после терапевтических манипуляций показали изменение выживаемости относительно контроля. Результаты тестов были сходны для обеих экспериментальных серий, и их объединили по группам. Группы со сниженным тиреоидным статусом PCPA – Thio, а также Insu – и угнетённым метаболизмом Sita характеризовались повышенной смертностью. Группы с повы-

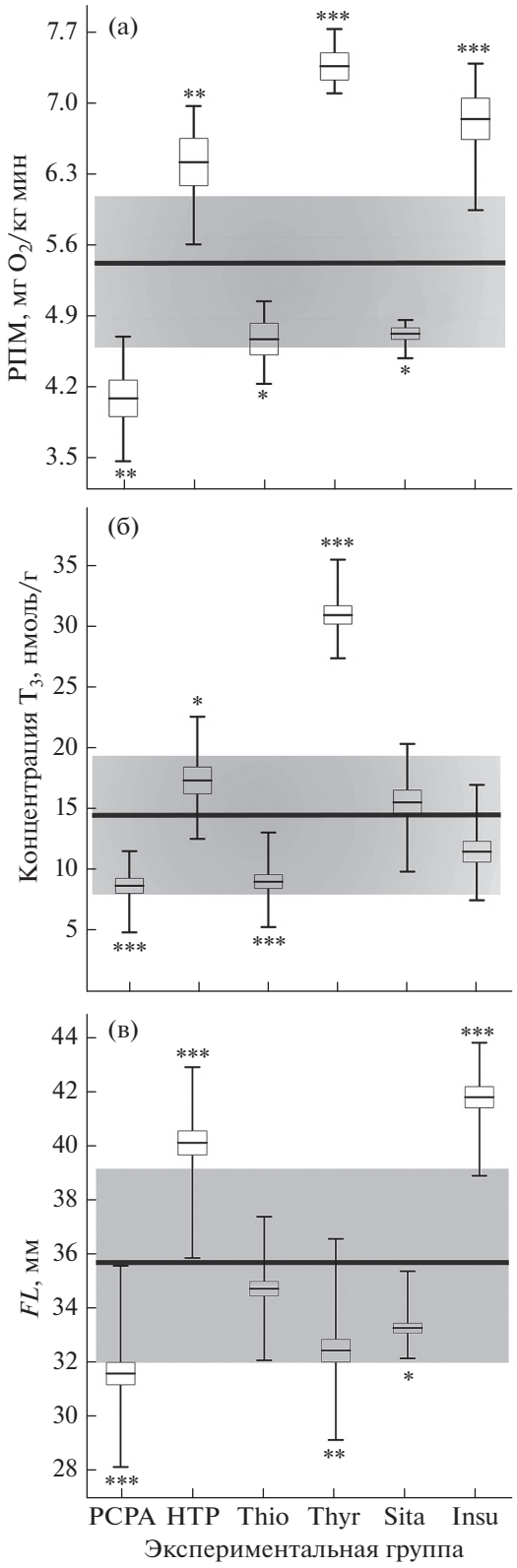


Рис. 2. Показатели эффекта терапевтических манипуляций в шести экспериментальных группах *Salvelinus malma* относительно контроля: а – рутинный уровень метаболизма (РПМ), б – концентрация трийодтиронина (T_3) в организме, в – длина тела по Смитту (*FL*); (–) – среднее, (□) – ошибка среднего, (⊥) – пределы варьирования; (—), (■) – среднее значение и пределы варьирования в контрольной группе; (*) – группы, достоверно отличающиеся (дисперсионный анализ, тест Тьюки) от контроля по РПМ ($F_{6;42}$ = 46.1), *FL* ($F_{6;159}$ = 108.8) и концентрации T_3 ($F_{6;89}$ = 68.1) при *p*: * ≤0.05, ** ≤0.01 и *** ≤0.001. Условия выращивания экспериментальных групп (PCPA, HTP, Thio, Thyr, Sita, Insu) и описание терапевтических воздействий см. в рубрике “Материал и методика”.

шенным тиреоидным статусом HTP, особенно Thyr, продемонстрировали лучшую устойчивость к воздействию, чем контроль (рис. 3). Для групп HTP и Thyr была зарегистрирована не только лучшая выживаемость, но и минимальный рост средней концентрации ТБК-активных соединений в 7-суточных тестах, свидетельствующий о сравнительно слабом развитии окислительного стресса у выживших особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Камчатские гольцы *S. malma* поднимаются на нерест в верховья водотоков, дренирующих территории активного вулканизма, где размножаются в воде с многократным превышением ПДК меди, цинка и свинца для рыбохозяйственных водоёмов. Смеси этих металлов в избыточных концентрациях вызывают окислительный стресс, нарушения биохимических циклов и расходование резервов организма на поддержание гомеостаза (Olsson et al., 1998; Голованова, 2008; Eyckmans et al., 2011). Природные концентрации металлов “вулканических” ручьёв не препятствуют нересту производителей гольцов, которые сразу после размножения мигрируют вниз по течению в зону разбавления вулканического стока (наши наблюдения). В это же время зародыши и ранняя молодь гольцов высокочувствительны к воздействию и гибнут от окислительного стресса, особенно на стадии вылупления. К моменту достижения следующей критической стадии, т.е. окончательному переходу на внешнее питание, молодь в норме скатывается из зоны загрязнения. Судя по результатам наших тестов, во время раннего развития на нерестилищах в “вулканических” ручьях гибнет более половины поколения. Природные условия близки к границе предела выносливости вида. По всей видимости, в случае нереста в ручье с концентрациями металлов, соответствующими раствору #Макс (0.03 мг/л Cu, 0.10 мг/л Zn и 0.03 мг/л Pb), погибли бы все зародыши. Безрыбные, сильно загрязнённые (так называемые кислые) ручьи обнаружены вблизи всех мест обитания миниатюрных гольцов (Чалов, Есин, 2015).

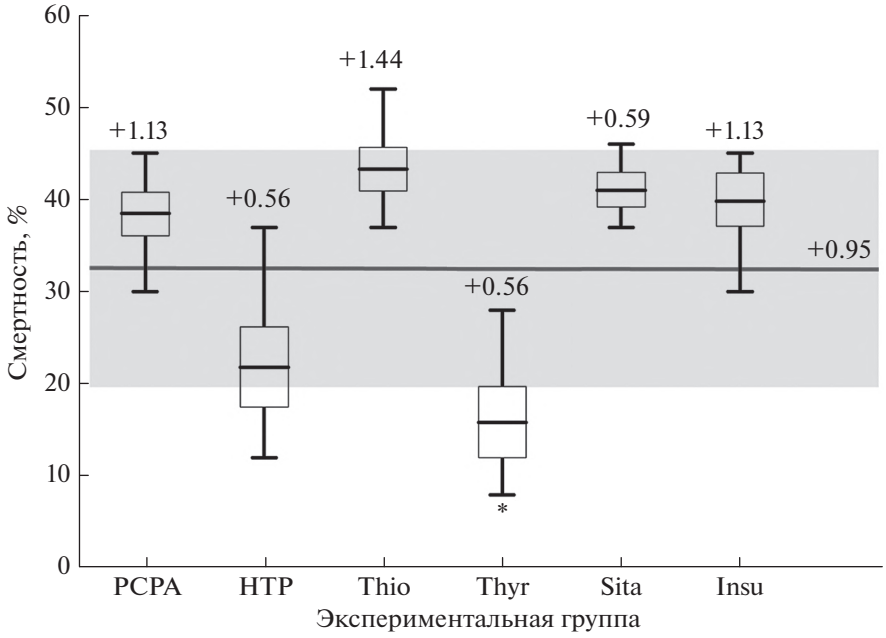


Рис. 3. Смертность в шести экспериментальных группах *Salvelinus malma* в 7-суточных тестах в растворе #Макс после завершения терапевтических манипуляций относительно смертности в контроле: (*) – группа, достоверно отличающаяся по смертности от контроля (дисперсионный анализ, тест Тьюки, $p = 0.011$). Над диаграммами размаха показаны величины повышения средней концентрации продуктов перекисного окисления липидов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (мкмоль/л), в тканях у мальков, выживших в тестах. Ост. обозначения см. на рис. 2.

Тем не менее в части “вулканических” ручьёв без непреодолимых преград происходит ежегодный нерест *S. malma* мигрантного фенотипа.

Выживание молоди гольцов происходит на фоне роста её тиреоидного статуса (собственные данные). Тиреоидные гормоны не только участвуют в регуляции гомеостаза организма (McAninch, Bianco, 2014; Lema, 2020), но также способствуют антиоксидантной активности тканей и защите от перекисного окисления липидов (Sreejith, Oommen, 2008; Deal, Volkoff, 2020; Esin et al., 2021b). В ходе экспериментов удалось получить шесть групп с разными вариантами метаболизма и активности щитовидной железы. Проведённые опыты показывают, что сама по себе интенсификация метаболизма (группа Insu) не приводит к повышению устойчивости к воздействию тяжёлых металлов и гибель рыб в тестах остаётся на уровне экспериментальных групп с подавленной интенсивностью обмена веществ (Sita). При этом группы с угнетённым тиреоидным статусом (PCPA, Thio) максимально чувствительны к токсическому воздействию, в то время как терапевтические манипуляции, позволившие разными способами повысить тиреоидный статус (стимуляцией активности гипофиза и щитовидной железы в группах соответственно HTP и Thyr), обеспечили снижение остроты стресса и рост выживаемости в растворах тяжёлых металлов. Именно группа с самым высоким уровнем тиреоидных гормонов (Thyr) в тестах показала достоверное снижение смертности относительно контроля (рис. 3). Наши результаты также согласуются с данными о повышении уровня тиреоидных гормонов в организме *Oncorhynchus mykiss* и *Perca fluviatilis* в ответ на загрязнение воды тяжёлыми металлами (Hontela et al., 1995; Bleau et al., 1996).

В литературе имеются отрывочные сведения о том, что тяжёлые металлы вызывают дисфункции щитовидной железы (Jancic, Stosic, 2014; Kar et al., 2021) и в некоторых случаях подавляют тиреоидную активность (Brown et al., 2004). В связи с этим рост тиреоидного статуса у рыб, обитающих в местах хронического загрязнения воды тяжёлыми металлами, может являться компенсаторной реакцией организма на окислительный стресс и может запускать специфический физиологический ответ.

Протекающие по склонам вулканов ручьи нередко оказываются перегорожены селями и обвалами. Мы обнаружили четыре водотока, в которых потомки мигрантных гольцов были заперты выше преград и стали созревать и размножаться в зоне максимального химического загрязнения. Популяции различаются сроками изоляции (от десятков лет до, вероятно, тысячи лет) и интенсивностью загрязнения местообитаний, при этом для всех них характерны сильный гипертиреоидизм, высокая антиоксидантная активность тканей (Есин и др., 2018), а также педоморфная ми-

ниатюризация фенотипа. В то время как средняя масса нерестящихся самок мигрантной *S. malma* из нижнего течения водотоков территорий активного вулканизма достигает 500–700 г, у гольцов, изолированных в химически загрязнённых местообитаниях, этот показатель составляет 22–26 г (Есин, 2017). Нерест смещается с возраста 5–6 лет на третий–четвёртый годы жизни (Esin et al., 2020). Многолетние исследования гольцов из руч. Фальшивый, оказавшихся изолированными в 1996 г. (Esin et al., 2020), позволили подтвердить, что в течение нескольких первых поколений такие популяции проходят этап катастрофического сокращения численности, после чего возникает миниатюрная форма с канализированным развитием и сниженной дисперсией всех морфологических признаков.

У рыб, которые не скатились с нерестилищ ранними мальками, химическое загрязнение, вероятно, провоцирует максимальную активность щитовидной железы на протяжении всей жизни. Эта активность оказывается под позитивным давлением отбора, и гипертиреоидизм быстро фиксируется в популяции (этому также способствует эффект “бутылочного горлышка” сразу после изоляции). Постоянная высокая концентрация тиреоидных гормонов вызывает ускоренное развитие, раннее созревание и педоморфоз на фоне торможения соматического роста. Замедление роста рыб с повышенным тиреоидным статусом удалось зафиксировать даже в ходе 12-недельного эксперимента. Ускорение жизненного цикла позволяет снизить риски гибели популяции в неблагоприятной среде. В случае исчезновения преград для миграции особей крупного фенотипа к нерестилищам в верховьях “вулканических” ручьёв гибридизация миниатюрных и крупных гольцов должна приводить к обогащению генофонда популяционной системы аллельными вариантами устойчивости к отравлению тяжёлыми металлами. С большой вероятностью генетическая фиксация канала развития миниатюрного фенотипа неоднократно происходила у *S. malma* на Камчатке.

Таким образом, тиреоидные гормоны участвуют у *S. malma* в формировании специфического адаптивного фенотипа в ответ на неблагоприятное воздействие внешних факторов. Как регуляторный фактор развития тиреоидные гормоны выполняют и экологическую функцию контроля эволюционной специализации. Длительное выживание миниатюрных гольцов с гипертиреоидным статусом в нескольких загрязнённых водотоках указывает на универсальный характер данной адаптации. Сходные реакции, вероятно, стоит ожидать в многочисленных популяциях пресноводных рыб, оказавшихся в условиях прогрессирующего антропогенного загрязнения среды обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы работы выражают благодарность за помощь в сборе материалов, обработке и осмыслении данных своим коллегам Ф.Н. Шкилю, Г.Н. Маркевичу (ИПЭЭ РАН) и Ю.В. Сорокину (ВНИРО).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт Российского научного фонда, проект № 22-24-00724.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: https://doi.org/10.31857/S0042875223060036.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голованова И.Л. 2008. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биология внутр. вод. № 1. С. 99–108.

Есин Е.В. 2017. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 190–200.
https://doi.org/10.7868/S0042875217010064

Есин Е.В., Шульгина Е.В., Широков Д.А. и др. 2018. Физиологическая адаптация молоди гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) к обитанию в загрязненных реках вулканических территорий Камчатки // Биология внутр. вод. № 2. С. 57–69.
https://doi.org/10.7868/S0320965218020079

Лычкова А.Э. 2013. Нервная регуляция функции щитовидной железы // Вестн. РАМН. Т. 68. № 6. С. 49–55.
https://doi.org/10.15690/vramn.v68i6.673

Маркевич Г.Н., Есин Е.В. 2018. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Симпатрическая внутриозёрная диверсификация (экологические черты и эволюционные механизмы с примерами из разных групп рыб) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 292–312.
https://doi.org/10.7868/S0042875218030074

Чалов С.Р., Есин Е.В. 2015. Принципы экологической классификации рек районов современного вулканизма // География и природ. ресурсы. № 1. С. 80–87.

Birnie-Gauvin K., Bordeleau X., Cooke S.J. et al. 2021. Life-history strategies in salmonids: the role of physiology and its consequences // Biol. Rev. V. 96. № 5. P. 2304–2320.
https://doi.org/10.1111/brv.12753

Bleau H., Daniel C., Chevalier G. et al. 1996. Effects of acute exposure to mercury chloride and methylmercury on plasma cortisol, T3, T4, glucose and liver glycogen in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquat. Toxicol. V. 34. № 3. P. 221–235.
https://doi.org/10.1016/0166-445X(95)00040-B

Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 38. P. 459–487.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095804

Brown S.B., Adams B.A., Cyr D.G., Eales J.G. 2004. Contaminant effects on the teleost fish thyroid // Environ. Tox-

icol. Chem. V. 23. № 7. P. 1680–1701.
https://doi.org/10.1897/03-242

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

Eliason E.J., Farrell A.P. 2015. Oxygen uptake in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp.: when ecology and physiology meet // J. Fish Biol. V. 88. № 1. P. 359–388.
https://doi.org/10.1111/jfb.12790

Esin E.V., Markevich G.N., Shkil F.N. 2020. Rapid miniaturization of *Salvelinus* fish as an adaptation to the volcanic impact // Hydrobiologia. V. 847. № 13. P. 2947–2962.
https://doi.org/10.1007/s10750-020-04296-w

Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O. et al. 2021a. Ambient temperature as a factor contributing to the developmental divergence in sympatric salmonids // PLoS ONE. V. 16. № 10. Article e0258536.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258536

Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O. et al. 2021b. Natural toxic impact and thyroid signaling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // J. Anim. Ecol. V. 90. № 4. P. 1004–1019.
https://doi.org/10.1111/1365-2656.13429

Eyckmans M., Celis N., Horemans N. et al. 2011. Exposure to waterborne copper reveals differences in oxidative stress response in three freshwater fish species // Aquat. Toxicol. V. 103. № 1–2. P. 112–120.
https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.02.010

Gairin E., Dussenne M., Mercader M. et al. 2022. Harbours as unique environmental sites of multiple anthropogenic stresses on fish hormonal systems // Mol. Cell. Endocrinol. V. 555. Article 111727.
https://doi.org/10.1016/j.mce.2022.111727

Gorodilov Y.N. 1996. Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification // Environ. Biol. Fish. V. 47. № 2. P. 109–127.
https://doi.org/10.1007/BF00005034

Holzer G., Besson M., Lambert A. et al. 2017. Fish larval recruitment to reefs is a thyroid hormone-mediated metamorphosis sensitive to the pesticide chlorpyrifos // eLife. V. 6. Article e27595.
https://doi.org/10.7554/eLife.27595

Hontela A., Dumont P., Duclos D., Fortin R. 1995. Endocrine and metabolic dysfunction in yellow perch, *Perca flavescens*, exposed to organic contaminants and heavy metals in the St. Lawrence River // Environ. Toxicol. Chem. V. 14. № 4. P. 725–731.
https://doi.org/10.1002/etc.5620140421

Jancic S.A., Stosic B.Z. 2014. Cadmium effects on the thyroid gland // Vitam. Horm. V. 94. P. 391–425.
https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800095-3.00014-6

Kar S., Sangem P., Anusha N., Senthilkumaran B. 2021. Endocrine disruptors in teleosts: evaluating environmental risks and biomarkers // Aquac. Fish. V. 6. № 1. P. 1–26.
https://doi.org/10.1016/j.aaf.2020.07.013

Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100044

Kristjánsson B.K., Skúlason S., Snorrason S.S., Noakes D.L. 2012. Fine-scale parallel patterns in diversity of small benthic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in relation to the ecology of lava/groundwater habitats // Ecol. Evol. V. 2. № 6. P. 1099–1112.
https://doi.org/10.1002/ece3.235

Lema S.C. 2020. Hormones, developmental plasticity, and adaptive evolution: endocrine flexibility as a catalyst for "plasticity-first" phenotypic divergence // Mol. Cell. Endocrinol. V. 502. Article 110678.
https://doi.org/10.1016/j.mce.2019.110678

McAninch E.A., Bianco A.C. 2014. Thyroid hormone signaling in energy homeostasis and energy metabolism // Ann. N. Y. Acad. Sci. V. 1311. № 1. P. 77–87.
https://doi.org/10.1111/nyas.12374

Müller G.B. 2021. Evo-devo's contributions to the extended evolutionary synthesis // Evolutionary developmental biology. Cham: Springer. P. 1127–1138.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-32979-6_39

Nosil P., Feder J.L. 2012. Genomic divergence during speciation: causes and consequences // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 367. № 1587. P. 332–342.
https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0263

Olsson P.-E., Kling P., Hogstrand C. 1998. Mechanisms of heavy metal accumulation and toxicity in fish // Metal metabolism in aquatic environments. Boston: Springer. P. 321–350.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2761-6_10

Østbye K., Hassve M.H., Peris Tamayo A.-M.T. et al. 2020. "*And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee*": four morphs of Arctic charr adapting to a depth-gradient in Lake Tinnsjøen // Evol. Appl. V. 13. № 6. P. 1240–1261.
https://doi.org/10.1111/eva.12983

Salisbury S.J., Ruzzante D.E. 2022. Genetic causes and consequences of sympatric morph divergence in Salmonidae: a search for mechanisms // Annu. Rev. Anim. Biosci. V. 10. P. 81–106.
https://doi.org/10.1146/annurev-animal-051021-080709

Schlenk D., Handy R., Steinert S. et al. 2008. Biomarkers // The toxicology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 683–733.

Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford: OUP, 296 p.

Seehausen O., Wagner C.E. 2014. Speciation in freshwater fishes // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 45. P. 621–651.
https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091818

Skúlason S., Parsons K.J., Svanbäck R. et al. 2019. A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems // Biol. Rev. V. 94. № 5. P. 1786–1808.
https://doi.org/10.1111/brv.12534

Sreejith P., Oommen O.V. 2008. Tri-iodothyronine alters superoxide dismutase expression in a teleost *Anabas testudineus* // Indian J. Biochem. Biophys. V. 45. № 6. P. 393–398.

Watson R.A., Mills R., Buckley C.L. et al. 2016. Evolutionary connectionism: algorithmic principles underlying the evolution of biological organisation in evo-devo, evo-eco and evolutionary transitions // Evol. Biol. V. 43. № 4. P. 553–581.
https://doi.org/10.1007/s11692-015-9358-z

Wollenberg Valero K.C., Marshall J.C., Bastiaans E. et al. 2019. Patterns, mechanisms and genetics of speciation in reptiles and amphibians // Genes. V. 10. № 9. Article 646.
https://doi.org/10.3390/genes10090646

УДК 597.08

ВЫЗВАННЫЕ ГОЛОДАНИЕМ ХРОНИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНО-ТЕСТИКУЛЯРНОЙ ОСИ У МОЗАМБИКСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS MOSSAMBICUS* (CICHLIDAE)[#]

© 2023 г. М. Гоуда[1], *, С. Б. Ганеш[1]

[1]*Университет Карнатака, Дхарвад, Индия*

**E-mail: ganeshkcd@gmail.com*

Поступила в редакцию 30.01.2023 г.
После доработки 13.06.2023 г.
Принята к публикации 14.06.2023 г.

Хотя рыбы часто подвергаются ограничениям в питании в естественных условиях или при выращивании на аквафермах, взаимосвязь между изменением энергетического статуса и размножением изучена недостаточно хорошо. Целью настоящего исследования было выяснить влияние хронической нехватки пищи на энергетический статус и репродуктивную ось самцов мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus*. Контрольные особи получали пищу в неограниченном количестве, а рыбы из опытной группы были лишены пищи в течение 21 сут. У голодавших рыб по сравнению с контрольной группой в печени наблюдали значительно более высокий уровень глюконеогенеза и содержания триглицеридов, в то время как уровень глюкозы в крови и содержание общего белка в печени были значительно ниже. Кроме того, в опыте у рыб среднее количество сперматогенных клеток, таких как сперматогонии А, первичные сперматоциты, вторичные сперматоциты, ранние сперматиды и поздние сперматиды, было значительно меньше, но количество сперматогоний В оставалось таким же, как в контроле. У голодавших рыб наблюдалось значительное увеличение апоптоза половых клеток на разных стадиях развития, сопровождающееся слабой иммунореактивностью рецепторов андрогенов в клетках Сертоли. Кроме того, доля волокон, иммунореактивных к гонадотропин-рилизинг-гормону, и содержание иммунореактивного лютеинизирующего гормона в проксимальной части дистального отдела гипофиза было значительно ниже у голодавших рыб по сравнению с контрольной группой. В совокупности эти результаты свидетельствуют о том, что снижение энергетического статуса негативно влияет на ось гонадотропин-рилизинг-гормон → лютеинизирующий гормон→семенники, приводя к ингибированию сперматогенеза до вступления половых клеток в мейоз через усиление апоптоза и снижение экспрессии рецепторов андрогенов в семенниках мозамбикской тиляпии.

Ключевые слова: глюконеогенез, голодание, сперматогенез, апоптоз, андрогенный рецептор, *Oreochromis mossambicus.*

DOI: 10.31857/S0042875223060103, **EDN:** AJOYJU

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 741–747

УДК 597.556.331.5.577.175.44.572.521

ВЛИЯНИЕ ГИПОТИРЕОИДИЗМА НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРОТИНОИДНОЙ ОКРАСКИ У САМОК *AMATITLANIA NIGROFASCIATA* (CICHLIDAE)

© 2023 г. Д. В. Праздников*

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

**E-mail: pdvfish3409@rambler.ru*

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.
После доработки 07.04.2023 г.
Принята к публикации 17.04.2023 г.

Показано, что гипотиреоидизм, вызванный обработкой рыб тиомочевиной, влияет на развитие обратного полового дихроматизма у *Amatitlania nigrofasciata* – неотропической цихлиды, у которой самки, в отличие от самцов, имеют яркую каротиноидную окраску. У гипотиреоидных рыб выявлено замедление темпов метаморфных преобразований пигментного рисунка, приводящее к росту фенотипической изменчивости. Взрослая окраска на основе каротиноидов начинала развиваться у самок только после прекращения подавления синтеза эндогенных тиреоидных гормонов. Полученные данные указывают на потенциально важную роль гормонально опосредованной пластичности в диверсификации каротиноидной окраски у неотропических цихлид.

Ключевые слова: тиреоидные гормоны, пигментный рисунок, фенотипическая изменчивость, половой дихроматизм, цихлиды.

DOI: 10.31857/S0042875223060206, **EDN:** ANLUEE

Цихлиды (Cichlidae) среди костистых рыб (Teleostei) отличаются большим разнообразием пигментных рисунков, что связано с важной ролью этого морфологического признака в адаптации и видообразовании этой многочисленной группы (Salzburger, 2009; Maan, Sefc, 2013; Ronco et al., 2021).

Каротиноидные пигменты ответственны за многие жёлтые, оранжевые и красные оттенки кожных покровов рыб и запасаются в ксантофорах и эритрофорах (Sefc et al., 2014). Среди неотропических цихлид есть виды с обратным половым дихроматизмом, у которых самки имеют на основе каротиноидов окраску, которой нет у самцов (Tobler, 2007). Ярким представителем таких видов является *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867), самки которой имеют в пигментном рисунке расположенные преимущественно в вентральной части тела ксантофорные (жёлто-оранжевые) пятна, цвет которых обусловлен главным образом каротиноидами (Brown et al., 2013; Prazdnikov, 2022). Меланистический рисунок, обусловленный чёрно-коричневыми меланофорами, у особей *A. nigrofasciata* обоих полов состоит из восьми посткраниальных вертикальных полос и пятна на жаберной крышке, обычно имеет незначительную вариабельность (Říčan et al., 2005; Праздников, 2020). Каротиноидная окраска у самок *A. nigrofasciata* может варьировать в зависимости от окружающей среды и выполнять сигнальную функцию в меж- и внутривидовых взаимодействиях (Beeching et al., 1998; Anderson et al., 2016; Earley et al., 2020).

Тиреоидные гормоны (ТГ) являются важными сигнальными молекулами, которые регулируют многие онтогенетические процессы и действуют как связующее звено между окружающей средой и фенотипическим развитием костистых рыб (Deal, Volkoff, 2020; Lema, 2020). Тиреоидная сигнализация координирует широкий спектр процессов морфологического развития, включая метаморфоз, в основном за счёт связывания с ядерными рецепторами наиболее активного ТГ – трийодтиронина, что приводит к изменению транскрипции генов в различных тканях (Blanton, Specker, 2007; Campinho, 2019; Vancamp et al., 2019). ТГ могут влиять на развитие хроматофоров как прямо, так и опосредованно через каскад межклеточных взаимодействий, тем самым формируя различные пигментные рисунки у взрослых рыб (Saunders et al., 2019; Parichy, Liang, 2021). Например, у гипотиреоидных *Danio rerio* развивается избыток меланофоров, так как их пролиферация не ограничена, и, наоборот, недостаток дифференцированных ксантофоров вследствие неспособности этих клеток накапливать каротиноиды, необходимые для формирования жёлто-

оранжевой окраски, приводит к изменению меланистического рисунка (McMenamin et al., 2014; Saunders et al., 2019).

Сходный механизм наблюдается у гипотиреоидных *Andinoacara rivulatus*, у которых по мере развития взрослого пигментного рисунка увеличивается клеточная популяция меланофоров и резко уменьшается популяция ксантофоров (Праздников, Шкиль, 2019). Ранее было показано, что дефицит ТГ у *A. nigrofasciata* в процессе развития приводит к увеличению числа элементов меланистического рисунка и отсутствию обратного полового дихроматизма (Prazdnikov, Shkil, 2019). Кроме этого, каротиноидная окраска у самок неотропических цихлид может зависеть от гормональных изменений меланистического рисунка (Prazdnikov, 2022). Однако формирование каротиноидной окраски у самок *A. nigrofasciata* после отмены подавления синтеза эндогенных ТГ остаётся малоизученным. Изучение вопросов, связанных с влиянием ТГ на выраженность полового дихроматизма, способствует нашему пониманию роли эндокринной сигнализации в эволюции пигментного рисунка у цихлид. Цель настоящей работы – изучить развитие каротиноидной окраски у самок *A. nigrofasciata*, выращенных в условиях гипотиреоидизма до формирования дефинитивного меланистического рисунка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лабораторную линию *A. nigrofasciata*, использованную в экспериментальной работе, приобрели в зоомагазине. Кладку оплодотворённой икры, полученную в результате естественного нереста, разделили на две равные группы (по 80 икринок в каждой), эмбриональное и постэмбриональное развитие которых до стадии поздней личинки проходило в одинаковых условиях. Затем рыб выращивали в разных гормональных режимах: эутиреоидном (контрольная группа – естественный уровень ТГ) и гипотиреоидном (дефицит ТГ). Состояние гипотиреоидизма у рыб достигали подавлением активности синтеза эндогенных ТГ за счёт растворения до концентрации 0.035% в аквариумной воде гойтрогена – тиомочевины ($CS(NH_2)_2$). Тиомочевина хорошо зарекомендовала себя в многочисленных работах как соединение, которое ингибирует синтез ТГ у рыб и вызывает устойчивое состояние гипотиреоидизма (Blanton, Specker, 2007). Рыб обрабатывали гойтрогеном до окончательного формирования взрослого меланистического пигментного рисунка. Концентрация тиомочевины и время обработки, используемые в настоящей работе, были подобраны на основе серии предварительных экспериментов по изучению влияния ТГ на изменчивость рисунка у *A. nigrofasciata* (Prazdnikov, Shkil, 2019). Более высокая концентрация тиомочевины (≥0.04%) сильно задерживала развитие, включая метаморфные преобразования, вплоть до остановки формирования взрослого рисунка, в то время как более низкая концентрация тиомочевины (≤0.01%) не способствовала заметным изменениям в онтогенезе и пигментном рисунке. Концентрация тиомочевины 0.035% в воде всегда примерно в два раза снижала уровень трийодтиронина в гипотиреоидной группе рыб по сравнению с эутиреоидной. Каждые три дня 1/2 объёма воды в аквариумах заменяли с добавлением тиомочевины до необходимой концентрации в ёмкости с опытной группой. В остальном условия эксперимента были одинаковыми для обеих групп.

В развитии *A. nigrofasciata* выделяли пять стадий: зародыш – от оплодотворения до вылупления; ранняя личинка – до полной резорбции желточного мешка; поздняя личинка – до формирования брюшных плавников; малёк – до появления полового диморфизма; взрослая рыба (рис. 1). В качестве временнóй характеристики онтогенеза для сравнения формирования пигментного рисунка между гормональными группами использовали сутки после оплодотворения (сут п.о.).

Фотографировали рыб цифровой камерой Canon EOS 100D, особей на ранних стадиях развития – под стереомикроскопом Leica MS5, взрослых – непосредственно в аквариуме. Стандартную длину рыб (*SL*) измеряли с точностью до 0.1 мм. Самок из каждой гормональной группы фотографировали после первого нереста. Этот период считали окончанием формирования каротиноидной окраски. Тип хроматофоров определяли по цвету пигмента. Для элементов меланистического рисунка была использована классификация, предложенная ранее для неотропических цихлид (Říčan et al., 2005), согласно которой дополнительные вертикальные полосы в зависимости от расположения обозначали как антериорная (^{a}) и постериорная (^{p}).

В пигментном рисунке самок оценивали изменение числа меланистических элементов, а также площадь, занимаемую ксантофорными (жёлто-оранжевыми) пятнами на теле. В связи с тем, что основная популяция ксантофоров у самок располагается в вентральной части тела, была проведена количественная оценка относительной площади меланофорных и ксантофорных элементов в пределах определённого региона (рис. 1д), который был выбран в ходе предыдущих исследований (Brown et al., 2013; Prazdnikov, 2022). Для измерений элементов пигментного рисунка самок использовали программу Fiji (Schindelin et al., 2012). Полученные статистические данные оценивали с использованием непараметрического *U*-критерия Манна–Уитни.

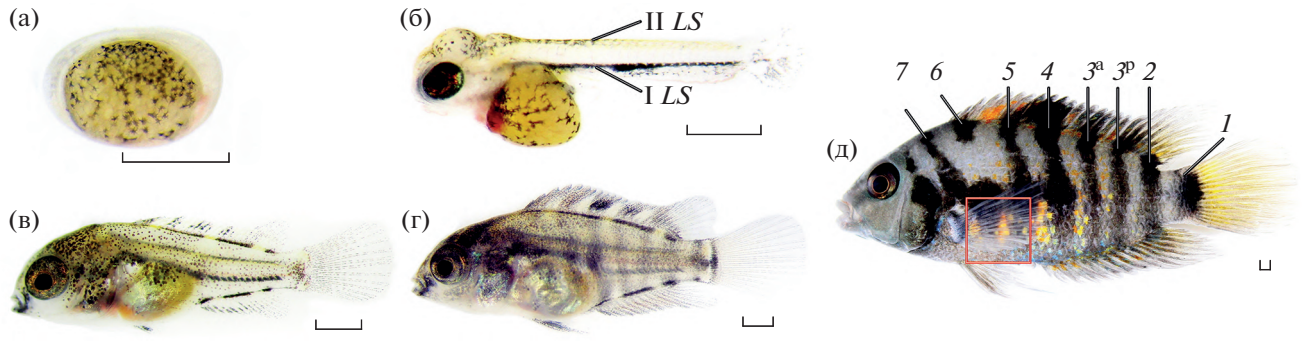


Рис. 1. Развитие пигментного рисунка у *Amatitlania nigrofasciata*: а – зародыш, б – ранняя личинка, в – поздняя личинка, г – малёк, д – взрослая самка; I *LS,* II *LS* – личиночные полосы; *1–7* – взрослые меланистические элементы (вертикальные полосы), (^{a}, ^{p}) – антериорная и постериорная полосы; (□) – область тела, используемая для количественной оценки относительной площади, занимаемой ксантофорными и меланофорными элементами. Масштаб: 1 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В контрольной группе *A. nigrofasciata* участки меланофорных вертикальных полос начинали формироваться с поздней личиночной стадии (рис. 1в). Во время личиночно-мальковых преобразований, сопровождающихся сменой личиночных элементов пигментного рисунка на взрослые элементы, происходило формирование всех регионов вертикальных полос, которое завершилось к 40-м сут п.о. (рис. 1г). Меланистический рисунок на теле, состоящий из восьми посткраниальных вертикальных полос, окончательно развился к концу мальковой стадии, к 95-м сут п.о. (рис. 2а). Между рыбами не наблюдали различий по числу полос. Ксантофорные пятна на спинном плавнике и вентральной части тела самок начали появляться к 124-м сут п.о. (рис. 2а, 2б). Формирование обратного полового дихроматизма у большинства особей завершилось к 190 сут п.о. (рис. 2в). Для самок из контрольной группы была характерна межиндивидуальная изменчивость по занимаемой площади меланофорными (коэффициент вариации 21.18%) и ксантофорными (37.51%) элементами на вентральном участке, а также ксантофорными пятнами на теле в целом (24.10%).

В гипотиреоидной группе наблюдалось замедление темпов личиночно-мальковых преобразований (рис. 2а). Формирование всех регионов вертикальных полос завершилось к 90-м сут п.о. Меланистический рисунок окончательно развился к 180-м сут п.о. Рисунок состоял из восьми–десяти посткраниальных полос и пятен (таблица). У рыб наблюдали следующие варианты расщепления полос: 1 (12.50%), 3^{a} (31.25%), 5 (31.25%), 1 и 3^{a} (6.25%), 3^{a} и 5 (18.75%). При этом полосы обычно сливались между собой в центральной части тела (рис. 2г). Первые скопления ксантофоров на спинном плавнике и вентральной части тела появились у большинства самок через 60 сут после прекращения подавления синтеза эндогенных ТГ, к 240-м сут п.о. (рис. 2а). Ксантофорные пятна, как правило, развивались в межполосном пространстве и редко распространялись на участки, занятые меланофорными вертикальными полосами. Формирование обратного полового дихроматизма завершилось к 290-м сут п.о. (рис. 2д). У гипотиреоидных самок межиндивидуальная изменчивость по занимаемой площади анализируемых элементов рисунка была выше, чем у эутиреоидных самок из контрольной группы; коэффициент вариации для меланофорных и ксантофорных элементов на вентральном участке составил соответственно 23.01 и 47.08%, а для ксантофорных пятен по всему телу – 50.51%.

Между двумя гормональными группами самок обнаружены статистически достоверные различия по площади меланофорных и ксантофорных элементов в вентральной части тела ($p < 0.01$, *U*-критерий Манна–Уитни) (рис. 3а), а также по общей площади, занимаемой ксантофорными пятнами на теле ($p < 0.01$, *U*-критерий Манна–Уитни) (рис. 3б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что гипотиреоидизм у *A. nigrofasciata* приводил к замедлению темпов метаморфных преобразований личиночного пигментного рисунка во взрослый, что в свою очередь влияло на формирование обратного полового дихроматизма (рис. 2). В пигментном рисунке самок ксантофорные элементы начинали развиваться только после отмены подавления синтеза эндогенных ТГ. Ранее было показано, что гипотиреоидизм полностью подавляет развитие взрослой линии ксантофоров у *A. nigrofasciata* (Prazdnikov, Shkil, 2019). Эти данные свидетельствуют в пользу того, что ТГ могут напрямую участвовать в регуляции клеточной популяции ксантофоров у цихлид, вероятно, регулируя терминальную дифференцировку и накопление

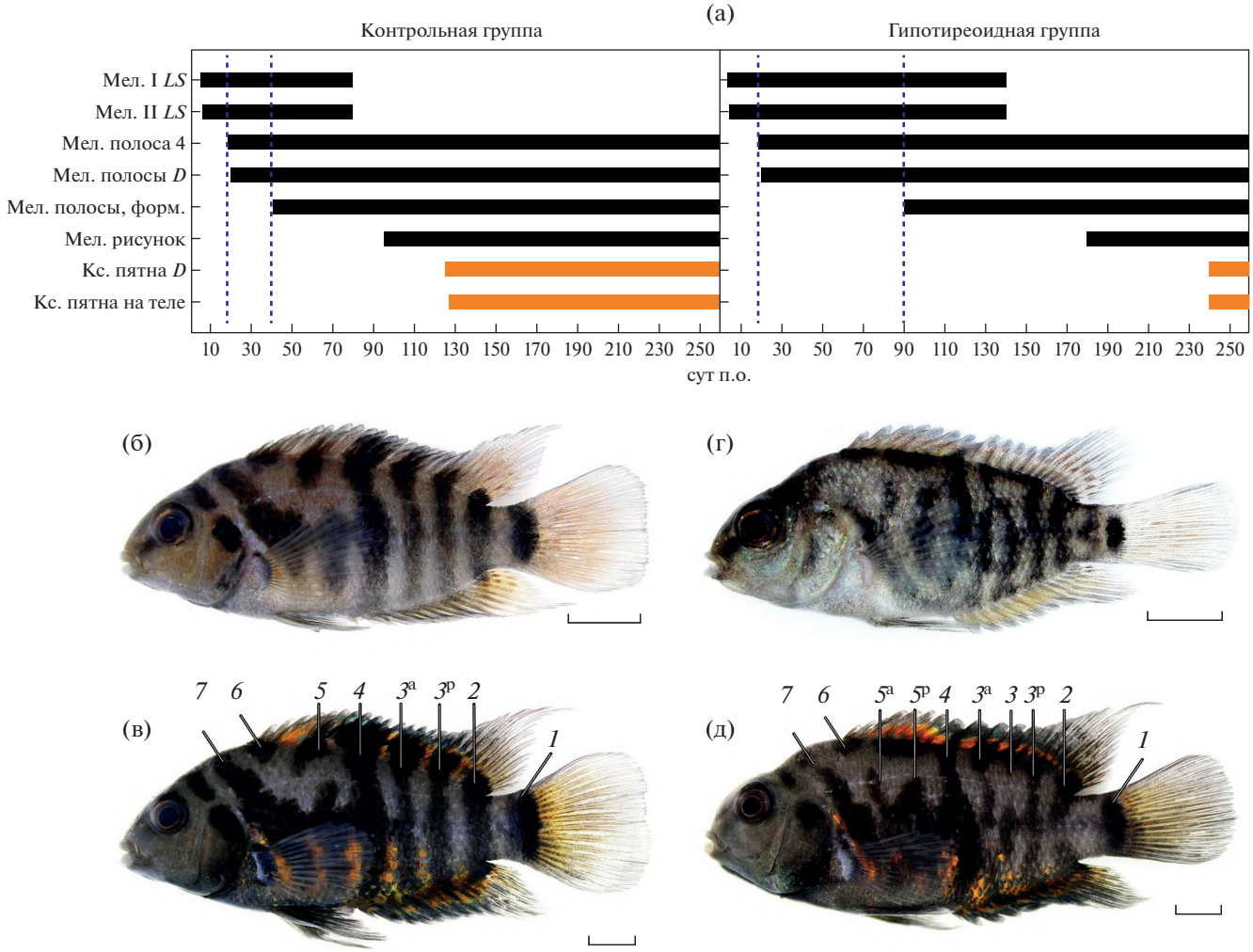


Рис. 2. Последовательность появления элементов в пигментном рисунке (а) и формирование каротиноидной окраски (б–д) у самок *Amatitlania nigrofasciata*, выращенных в разных гормональных режимах: б, в – контрольная группа; г, д – гипотиреоидная группа; *D* – спинной плавник, Мел. – меланофоры, Кс. – ксантофоры, форм. – формирование регионов, сут п.о. – сутки после оплодотворения; (¦¦) – период личиночно-мальковых преобразований в каждой группе. Ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 5 мм.

каротиноидов во время формирования взрослого пигментного рисунка теми же путями, что и у *Danio rerio* (Saunders et al., 2019).

Формирование меланистических вертикальных полос у цихлид связано с обширной дорсальной и вентральной миграцией недифференцированных меланофоров в коже с последующим увеличением плотности в результате пролиферации и синтеза меланина относительно межполосного пространства (Říčan et al., 2005; Hendrick et al., 2019; Liang et al., 2020). Изменения в миграции меланофоров и их пролиферации приводят к слиянию или расщеплению формирующихся участков полос, что в свою очередь вызывает изменчивость по числу полос и их расположению на теле во взрослом рисунке. Увеличение числа полос в рисунке гипотиреоидных *A. nigrofasciata* чаще всего было связано с расщеплением полос 3[а] и 5. Эти вертикальные полосы наряду с полосами 2 и 4 демонстрируют вариации в развитии и несут ответственность за бóльшую часть разнообразия меланистического рисунка у неотропических цихлид (Říčan et al., 2005, 2016). В глобальный контроль поведения хроматофоров во время формирования рисунка вовлечены не только ТГ, но и другие гормональные системы, связанные через гипоталамо-гипофизарный путь (Eskova et al., 2020; Bertolesi, McFarlane, 2021). В этой связи можно предположить, что ТГ могут участвовать в регуляции меланофоров путём разделения сигнальных путей с другими гормонами и совместного влияния на активность и распределение этих пигментных клеток.

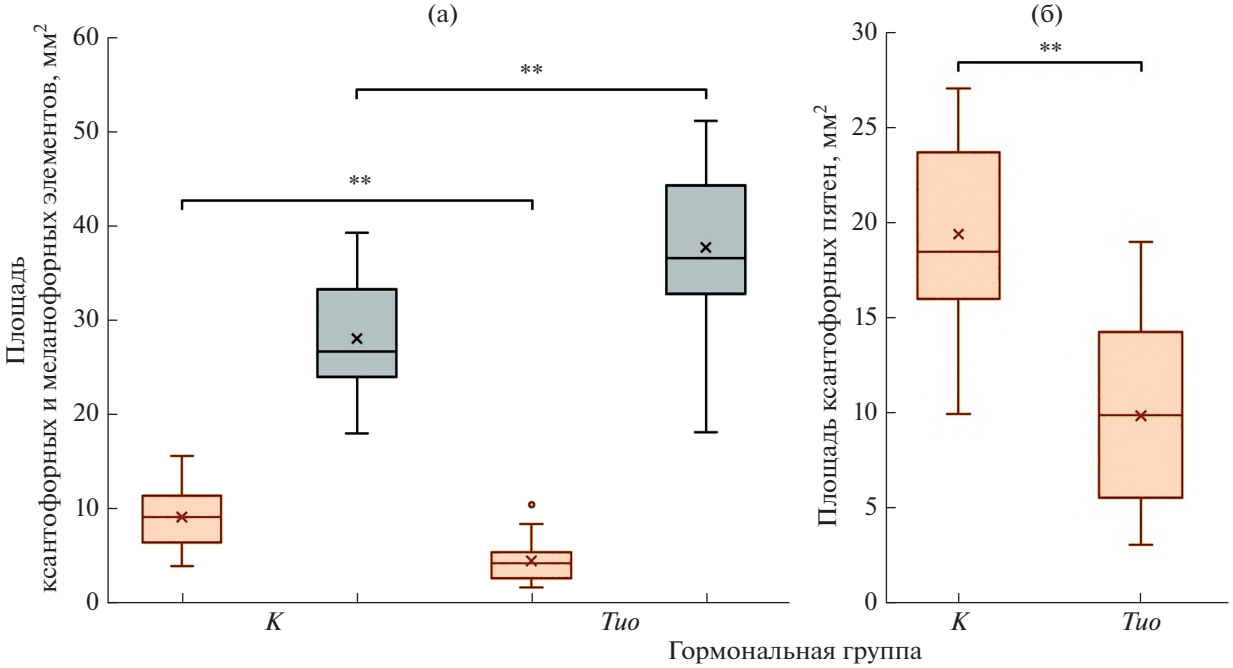


Рис. 3. Относительная площадь ксантофорных (□) и меланофорных (■) элементов пигментного рисунка в вентральной части тела (а) и общая площадь ксантофорных пятен на теле у самок *Amatitlania nigrofasciata*, выращенных в разных гормональных режимах (б): *K* – контрольная группа (25 экз.), *Tuo* – гипотиреоидная группа (18 экз.). Показаны межквартильный диапазон (25–75%), (—) – медиана, (×) – среднее, (⊥) – минимальное и максимальное значения, (○) – выброс; **различия достоверны при $p < 0.01$.

Расширение популяции ксантофоров во время развития каротиноидной окраски у самок *A. nigrofasciata*, по-видимому, ограничивается ранее сформированными меланистическими элементами на теле, как было показано для гипертиреоидных самок этого вида (Prazdnikov, 2022). Статистически значимые различия по площади, занимаемой ксантофорными пятнами на теле, могут быть связаны с увеличением количества меланистических элементов в пигментном рисунке гипотиреоидных самок. Изменения гормонального статуса у *A. nigrofasciata* приводят к росту изменчивости каротиноидной окраски, что может быть связано как с прямым влиянием ТГ на ксантофоры, так и с опосредованным влиянием через каскад межклеточных взаимодействий и другие гормональные системы, необходимые для формирования взрослого пигментного рисунка. Изменение взаимодействия между хроматофорами, в частности между меланофорами и ксантофорами, а также иридофорами влияет на форму элементов пигментного рисунка и может играть важную роль в эволюции окраски у костистых рыб (Patterson, Parichy, 2019; Salis et al., 2019; Parichy, 2021). Полученные к настоящему времени данные по развитию хроматофоров у разных видов цихлид (Roberts et al., 2017; Hendrick et al., 2019; Liang et al., 2020; Prazdnikov, 2022) свидетельствуют как о схо-

Частота встречаемости (ЧВ) вертикальных полос на теле самок *Amatitlania nigrofasciata*, выращенных в разных гормональных режимах, и их стандартная длина (*SL*)

Число полос	Группа			
	контрольная (n = 25)		гипотиреоидная (n = 18)	
	ЧВ, %	*SL*, мм	ЧВ, %	*SL*, мм
8	100	46.9 ± 6.6 (38.3–58.4)	11.1	45.4 ± 4.9 (40.5–50.3)
9	0		66.6	41.7 ± 3.0 (38.1–47.1)
10	0		22.3	42.4 ± 2.4 (38.8–45.5)

Примечание. *n* – число рыб; для *SL* приведены среднее значение, стандартное отклонение и (в скобках) пределы варьирования показателя.

жих с другими таксономическими группами рыб общих механизмах в межклеточных взаимодействиях, так и отличных, с совершенно другой динамикой. В связи с большим разнообразием пигментных рисунков у цихлид и типов их развития изучение механизмов взаимодействия между пигментными клетками и эндокринными осями у этой группы рыб требует дальнейших экспериментальных исследований.

Предполагается, что изменения относительных сроков развития (гетерохронии) и места дифференцировки хроматофоров (гетеротопии) могут играть важную роль в диверсификации пигментных рисунков у различных групп костистых рыб: неотропических цихлид (Праздников, Шкиль, 2019; Prazdnikov, Shkil, 2019), данио *Danio* (Parichy, Liang, 2021) и гуппи *Poecilia* (Prazdnikov, 2021). Так, гормонально индуцированные гетерохронии влияли на выраженность каротиноидной окраски у гипертиреоидных самок *A. nigrofasciata* и приводили к появлению фенотипов схожих с другими видами неотропических цихлид с обратным половым дихроматизмом (Prazdnikov, 2022). Отсутствие или уменьшение площади, занимаемой ксантофорными пятнами в пигментном рисунке гипотиреоидных самок *A. nigrofasciata* сходно с фенотипическими изменениями в природных популяциях самок из рода *Amatitlania*, у которых в зависимости от репродуктивного статуса, а также усиления поведенческих взаимодействий с хищниками и гетероспецифическими конкурентами каротиноидная окраска может значительно уменьшаться вплоть до полного её отсутствия во время ухаживания за потомством (Anderson et al., 2015; Robart, Sinervo, 2018). Принимая во внимание, что ТГ, обладая плейотропным действием, позволяют костистым рыбам осуществлять комплексные адаптивные фенотипические ответы на изменения среды обитания (Lema, 2020), можно предположить, что тиреоидная сигнализация участвует в перераспределении каротиноидов между кожными покровами и внутренними органами.

Гормонально опосредованная пластичность может способствовать возникновению новых фенотипов и лежать в основе эволюционных изменений у разных таксономических групп костистых рыб. Например, изменения в тиреоидной сигнализации сыграли важную роль в постледниковой адаптивной эволюции колюшек *Gasterosteus* (Kitano et al., 2010), в морфологической диверсификации больших африканских усачей *Labeobarbus* (Smirnov et al., 2012) и некоторых американских групп карпозубых рыб *Cyprinodon* (Lema, 2020), а также в адаптивной дивергенции зрительной системы *Amphilophus citrinellus* (Karagic et al., 2022).

Результаты настоящей работы вместе с другими ранее полученными данными по влиянию ТГ на формирование окраски цихлид (Праздников, Шкиль, 2019; Prazdnikov, Shkil, 2019; Prazdnikov, 2022) позволяют предположить, что гормонально опосредованная пластичность может способствовать возникновению новых вариантов развития окраски с появлением очень разных фенотипов и играть важную роль в эволюции пигментного рисунка у неотропических цихлид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Праздников Д.В. 2020. Влияние тиреоидных гормонов на развитие асимметричного пигментного рисунка у костистых рыб: экспериментальные данные на примере *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae) и *Poecilia wingei* (Poeciliidae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 205–212. https://doi.org/10.31857/S000233292002006X

Праздников Д.В., Шкиль Ф.Н. 2019. Роль гетерохроний в эволюции пигментного рисунка американских цихлид (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae): экспериментальный подход // Там же. № 1. С. 62–71. https://doi.org/10.1134/S0002332919010107

Anderson C., Wong S.C., Fuller A. et al. 2015. Carotenoid-based coloration is associated with predation risk, competition, and breeding status in female convict cichlids (*Amatitlania siquia*) under field conditions // Environ. Biol. Fish. V. 98. № 4. P. 1005–1013. https://doi.org/10.1007/s10641-014-0333-9

Anderson C., Jones R., Moscicki M. et al. 2016. Seeing orange: breeding convict cichlids exhibit heightened aggression against more colorful intruders // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 70. № 5. P. 647–657. https://doi.org/10.1007/s00265-016-2085-3

Beeching S.C., Gross S.H., Bretz H.S., Hariatis E. 1998. Sexual dichromatism in convict cichlids: the ethological significance of female ventral coloration // Anim. Behav. V. 56. № 4. P. 1021–1026. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0868

Bertolesi G.E., McFarlane S. 2021. Melanin-concentrating hormone like and somatolactin. A teleost-specific hypothalamic-hypophyseal axis system linking physiological and morphological pigmentation // Pigment Cell Melanoma Res. V. 34. № 3. P. 564–574. https://doi.org/10.1111/pcmr.12924

Blanton M.L., Specker J.L. 2007. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction // Crit. Rev. Toxicol. V. 37. № 1–2. P. 97–115. https://doi.org/10.1080/10408440601123529

Brown A.C., McGraw K.J., Clotfelter E.D. 2013. Dietary carotenoids increase yellow nonpigment coloration of female convict cichlids (*Amantitlania nigrofasciata*) // Physiol. Biochem. Zool. V. 86. № 3. P. 312–322. https://doi.org/10.1086/670734

Campinho M.A. 2019. Teleost metamorphosis: the role of thyroid hormone // Front. Endocrinol. V. 10. Article 383. https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00383

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

Earley R.L., Anderson C.T., Moscicki M.K. et al. 2020. Carotenoid availability and tradeoffs in female convict cichlids, a reverse sexually-dichromatic fish // Environ. Biol.

Fish. V. 103. № 12. P. 1541–1552.
https://doi.org/10.1007/s10641-020-01036-w

Eskova A., Frohnhöfer H.G., Nüsslein-Volhard C., Irion U. 2020. Galanin signaling in the brain regulates color pattern formation in zebrafish // Curr. Biol. V. 30. № 2. P. 298–303.e3.
https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.033

Hendrick L.A., Carter G.A., Hilbrands E.H. et al. 2019. Bar, stripe and spot development in sand-dwelling cichlids from Lake Malawi // EvoDevo. V. 10. № 1. Article 18.
https://doi.org/10.1186/s13227-019-0132-7

Karagic N., Härer A., Meyer A., Torres-Dowdall J. 2022. Thyroid hormone tinkering elicits integrated phenotypic changes potentially explaining rapid adaptation of color vision in cichlid fish // Evolution. V. 76. № 4. P. 837–845.
https://doi.org/10.1111/evo.14455

Kitano J., Lema S.C., Luckenbach J.A. et al. 2010. Adaptive divergence in the thyroid hormone signaling pathway in the stickleback radiation // Curr. Biol. V. 20. № 23. P. 2124–2130.
https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.10.050

Lema S.C. 2020. Hormones, developmental plasticity, and adaptive evolution: endocrine flexibility as a catalyst for 'plasticity-first' phenotypic divergence // Mol. Cell. Endocrinol. V. 502. Article 110678.
https://doi.org/10.1016/j.mce.2019.110678

Liang Y., Gerwin J., Meyer A., Kratochwil C.F. 2020. Developmental and cellular basis of vertical bar color patterns in the East African cichlid fish *Haplochromis latifasciatus* // Front. Cell Dev. Biol. V. 8. Article 62.
https://doi.org/10.3389/fcell.2020.00062

Maan M.E., Sefc K.M. 2013. Colour variation in cichlid fish: developmental mechanisms, selective pressures and evolutionary consequences // Semin. Cell Dev. Biol. V. 24. № 6–7. P. 516–528.
https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.05.003

McMenamin S.K., Bain E.J., McCann A.E. et al. 2014. Thyroid hormone–dependent adult pigment cell lineage and pattern in zebrafish // Science. V. 345. № 6202. P. 1358–1361.
https://doi.org/10.1126/science.1256251

Parichy D.M. 2021. Evolution of pigment cells and patterns: recent insights from teleost fishes // Curr. Opin. Genet. Dev. V. 69. P. 88–96.
https://doi.org/10.1016/j.gde.2021.02.006

Parichy D.M., Liang Y. 2021. Evolution of pigment pattern formation in teleosts // Pigments, pigment cells and pigment patterns. Singapore: Springer. P. 309–342.
https://doi.org/10.1007/978-981-16-1490-3_10

Patterson L.B., Parichy D.M. 2019. Zebrafish pigment pattern formation: insights into the development and evolution of adult form // Annu. Rev. Genet. V. 53. P. 505–530.
https://doi.org/10.1146/annurev-genet-112618-043741

Prazdnikov D.V. 2021. Role of thyroid hormones in color diversity of male guppies: experimental data on Endler's guppy (*Poecilia wingei*) // Environ. Biol. Fish. V. 104. № 6. P. 675–688.
https://doi.org/10.1007/s10641-021-01102-x

Prazdnikov D.V. 2022. Thyroid hormone signaling in the evolution of carotenoid coloration in Neotropical cichlids with reversed sexual dichromatism // Ibid. V. 105. №. 11. P. 1659–1672.
https://doi.org/10.1007/s10641-022-01364-z

Prazdnikov D.V., Shkil F.N. 2019. Experimental evidence of the role of heterochrony in evolution of the Mesoamerican cichlids pigment patterns // Evol. Dev. V. 21. № 1. P. 3–15.
https://doi.org/10.1111/ede.12272

Říčan O., Musilová Z., Muška M., Novák J. 2005. Development of coloration patterns in Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae) // Folia Zool. V. 54. Monogr. 1. 46 p.

Říčan O., Piálek L., Dragová K., Novák J. 2016. Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification // Vertebr. Zool. V. 66. № 1. P. 1–102.
https://doi.org/10.3897/vz.66.e31534

Robart A.R., Sinervo B. 2018. Parental response to intruder females altered by ornamentation and mate quality in a biparental fish // Behav. Ecol. V. 29. № 3. P. 701–710.
https://doi.org/10.1093/beheco/ary028

Roberts R.B., Moore E.C., Kocher T.D. 2017. An allelic series at *pax7a* is associated with colour polymorphism diversity in Lake Malawi cichlid fish // Mol. Ecol. V. 26. № 10. P. 2625–2639.
https://doi.org/10.1111/mec.13975

Ronco F., Matschiner M., Böhne A. et al. 2021. Drivers and dynamics of a massive adaptive radiation in cichlid fishes // Nature. V. 589. № 7840. P. 76–81.
https://doi.org/10.1038/s41586-020-2930-4

Salis P., Lorin T., Laudet V., Frédérich B. 2019. Magic traits in magic fish: understanding color pattern evolution using reef fish // Trends Genet. V. 35. № 4. P. 265–278.
https://doi.org/10.1016/j.tig.2019.01.006

Salzburger W. 2009. The interaction of sexually and naturally selected traits in the adaptive radiations of cichlid fishes // Mol. Ecol. V. 18. № 2. P. 169–185.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03981.x

Saunders L.M., Mishra A.K., Aman A.J. et al. 2019. Thyroid hormone regulates distinct paths to maturation in pigment cell lineages // eLife. V. 8. Article e45181.
https://doi.org/10.7554/eLife.45181

Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E. et al. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // Nat. Methods. V. 9. № 7. P. 676–682.
https://doi.org/10.1038/nmeth.2019

Sefc K.M., Brown A.C., Clotfelter E.D. 2014. Carotenoid-based coloration in cichlid fishes // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 173. P. 42–51.
https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.03.006

Smirnov S.V., Kapitanova D.V., Borisov V.B. et al. 2012. Lake Tana large barbs diversity: developmental and hormonal bases // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 861–880.
https://doi.org/10.1134/S0032945212110082

Tobler M. 2007. Reversed sexual dimorphism and courtship by females in the Topaz cichlid, *Archocentrus myrnae* (Cichlidae, Teleostei), from Costa Rica // Southwest. Nat. V. 52. № 3. P. 371–377.
https://doi.org/10.1894/0038-4909(2007)52[371:RSDACB]2.0.CO;2

Vancamp P., Houbrechts A.M., Darras V.M. 2019. Insights from zebrafish deficiency models to understand the impact of local thyroid hormone regulator action on early development // Gen. Comp. Endocrinol. V. 279. P. 45–52.
https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.09.011

УДК 597.08

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГЕНЕРАЦИИ СПИННОГО МОЗГА У ВЗРОСЛОЙ ПУСТЫННОЙ АФАНИИ *APHANIUS HORMUZENSIS* (APHANIIDAE)[#]

© 2023 г. М. Мотамеди[1, *], А. Р. Золтани[1], А. Теймори[1]

[1]*Университет Шахида Бахонара, Керман, Иран*

**E-mail: m.motamedi@uk.ac.ir*

Поступила в редакцию 05.05.2023 г.
После доработки 26.06.2023 г.
Принята к публикации 28.06.2023 г.

Морфологическая характеристика процесса регенерации после травмирования поясничного отдела спинного мозга была получена для пустынной афании *Aphaniops hormuzensis* с использованием окрашивания гематоксилин-эозином. После нанесения травмы были взяты образцы повреждённой ткани. Сразу после повреждения спинного мозга было обнаружено образование сгустка крови в эпицентре повреждения и в эпендимальном слое, а через 6 ч после нанесения травмы произошло воспаление и образование полости. Накопление нервных клеток и начальные признаки регенерации спинного мозга были обнаружены вблизи эпендимального и субэпендимального слоёв через сутки после травмирования. Через 2 сут после нанесения травмы наблюдали прогрессивное восстановление и регенерацию тканей. Восстановление эпендимального канала произошло на 3 сут после травмы, на 5-е сут процесс регенерации завершился. Способность к регенерации спинного мозга у *A. hormuzensis* относительно выше, чем у других традиционных модельных рыб. Изучение процесса регенерации этой интересной рыбы является новым, поэтому необходимы дальнейшие исследования для получения дополнительной информации о различных аспектах регенерации тканей. Это исследование важно, поскольку пустынная афания имеет короткую продолжительность жизни, демонстрирует высокую устойчивость к изменениям окружающей среды и проста в содержании и разведении в лабораторных условиях.

Ключевые слова: нейрогенез, повреждение спинного мозга, регенерация, гистомикроскопия, карпозубые, Иран.

DOI: 10.31857/S0042875223060188, **EDN:** ALYVLV

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ У СКАТОВ-ХВОСТОКОЛОВ (DASYATIDAE) ОСТРОВА РАМЕСВАРАМ, ЮЖНАЯ ИНДИЯ#

© 2023 г. М. Ёсува[1, *], Д. Джеяпрагаш[2], А. Тибуртиус[1], Р. Джеябаскаран[3], Н. Раджендран[4]

[1]*Ченнайская зональная база рыбохозяйственной службы Индии, Ченнаи, Индия*

[2]*Центр океанических исследований, Отделение науки и техники о Земле МЧС, Исследовательский парк полковника Джеппиаара, Институт науки и технологии Сатьябама, Ченнаи, Индия*

[3]*Рыбохозяйственная служба Индии, Мумбаи, Индия*

[4]*Научный отдел зоологии, Государственный колледж искусств, Чидамбарам, Индия*

**E-mail: yjyosuva@gmail.com*

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.
После доработки 07.06.2023 г.
Принята к публикации 07.06.2023 г.

Настоящее сообщение посвящено описанию аномалий у двух разных видов скатов-хвостоколов – *Maculabatis bineesh* и *Neotrygon kuhlii*, обитающих в водах о-ва Рамесварам. Впервые в водах побережья Индии, в центре выгрузки уловов Памбан-Теркувади, зарегистрирована структурная деформация у вида *M. bineeshi*, выражающаяся в наличии неравномерной выемки в ростральной области на правом крае диска от переднего края рыла до первого жаберного отверстия. У *N. kuhlii* из Кунтукальского центра выгрузки уловов отмечена деформация позвоночного столба от грудного пояса до области хвоста с выраженным сколиозом–кифозом–лордозом и изогнутым хвостом.

Ключевые слова: Dasyatidae, аномалия, позвоночный столб, рыло, остров Рамесварам.

DOI: 10.31857/S0042875223060061, **EDN:** AIULTY

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 750–753

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.551.2.591.545.591.53

НОВЫЕ ДАННЫЕ О БИОЛОГИИ СИБИРСКОГО УСАТОГО ГОЛЬЦА *BARBATULA TONI* (NEMACHEILIDAE) РЕКИ ЛАНГЕРИ (САХАЛИН)

© 2023 г. Е. А. Кириллова[1, 2, *], П. И. Кириллов[2]

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

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

**E-mail: kirillova@kamniro.ru*

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.
После доработки 12.05.2023 г.
Принята к публикации 15.05.2023 г.

Представлены новые сведения о размерном составе, питании и сроках нереста сибирского усатого гольца *Barbatula toni* в крупном водотоке на северо-востоке о-ва Сахалин. Максимальная зарегистрированная абсолютная длина тела составила 200 мм, масса – 53.3 г. Выявлены хищничество и каннибализм у крупных особей.

Ключевые слова: сибирский усатый голец *Barbatula toni*, длина и масса тела, питание, воспроизводство, река Лангери, Сахалин.

DOI: 10.31857/S0042875223060139, **EDN:** AKEDZM

Сибирский усатый голец *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) – широко распространённый и многочисленный вид в пресных водоёмах Азии (Черешнев и др., 2001; Атлас ..., 2003; Прокофьев, 2007). Незначительная его хозяйственная ценность, по-видимому, была причиной того, что вид долгое время оставался неизученным. В силу высокой морфологической изменчивости (Прокофьев, 2007) и особенностей распространения в пределах нативного ареала при крайне ограниченных возможностях к расселению в другие водоёмы – на Чукотке встречается только в районе, граничащем с Якутией (Черешнев и др., 2001; Атлас ..., 2003; Черешнев, 2008), а на Камчатке появился в результате случайной инвазии (Токранов, 2006; Токранов, Бонк, 2015), – в последние два десятилетия сибирский голец стал модельным объектом био- и филогеографических, а также популяционно-генетических исследований (Yu et al., 2015; Семенченко и др., 2017; Chen et al., 2019; Yang et al., 2019). Благодаря локальным фаунистическим обследованиям отдельных регионов или водных объектов получены сведения по морфологии, биометрическим характеристикам и питанию сибирских гольцов (Кириллов, 1972; Гундризер и др., 1984; Сафронов, Ни, 1999; Прокофьев, 2007; Кирюнина, 2011; Горлачева, 2014а, 2014б; Токранов, Бонк, 2015; Chen et al., 2019). Тем не менее следует признать, что данные о биологии этого вида весьма фрагментарны, причём в наименьшей степени он изучен в водоёмах о-ва Сахалин. Более того, поднят вопрос о необходимости ревизии таксономического статуса сибирского усатого гольца из рек Сахалина (Dyldin, Orlov, 2016; Жидков, 2018; Dyldin et al., 2021), в связи с чем авторы предлагают его видовое название указывать как *Barbatula* cf. *toni* или *Barbatula* sp. Цель настоящего сообщения – представить новые сведения о биологии сибирского усатого гольца в р. Лангери – крупном водотоке о-ва Сахалин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на северо-восточном побережье о-ва Сахалин при проведении рыбохозяйственного обследования р. Лангери (координаты устья 50°22′20″ с.ш., 143°46′04″ в.д.). В этом водотоке, как и повсеместно на Сахалине, сибирский усатый голец является обычным компонентом ихтиофауны (Сафронов, Никифоров, 2003; Кириллова, Кириллов, 2019). Протяжённость Лангери составляет 101 км (Государственный водный реестр, 2023). Русло реки носит горный характер в верхнем течении и предгорный – в среднем и нижнем. Равнинный участок в нижнем течении слабо выражен, его протяжённость не превышает ~1% общей длины водотока. В верхнем и среднем течении Лангери русло разрушено в результате разработки золотоносных месторождений и представляет собой череду бывших выработок,

карьеров и отстойников, соединённых канализированными руслами.

Сибирский голец был объектом прилова при отлове молоди лососёвых рыб (Salmonidae). В зависимости от гидрологических условий и геоморфологии отдельных участков русла применяли мелкоячеистые ставные сети (ячея 15 мм, длина стенки 5 м, высота 1.5 м), ловушки вентерного типа (ячея 6 мм) и сеть (сачок) Киналёва (ячея 4 мм). Однократную массовую выборку (272 экз.) сибирского гольца собрали 16.07.2017 г. в низовье Лангери. У пойманных рыб измеряли абсолютную длину (*TL*) и массу тела, определяли качественный состав пищи в желудочно-кишечном тракте.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В р. Лангери сибирский голец обитает преимущественно в нижнем и среднем течении, в верхнем течении его численность невелика, однако единичные особи встречаются и в самом верховье. Сибирский голец общепризнанно считается реофильным видом и избегает равнинных участков рек (Кириллов, 1972; Гундризер и др., 1984; Визер, Дорогин, 2019), однако при этом обитает и в озёрах (Гундризер и др., 1984; Матвеев и др., 2006). В искусственно созданных слабопроточных водоёмах (бывших карьерах и отстойниках) сибирский голец встречается единично. Вероятно, численность сибирского гольца в этих водоёмах низка, так как он не выдерживает конкуренции с массовым видом – маньчжурским гольяном *Rhynchocypris mantschuricus* (Сафронов, Никифоров, 2003; Кириллова, Кириллов, 2019).

Длина и масса сибирских гольцов варьируют в широких пределах (таблица), что обусловлено наличием нескольких возрастных групп. Согласно данным литературы, продолжительность жизни представителей вида может достигать 17–18 лет (Гундризер и др., 1984; Атлас ..., 2003; Попов, 2007; Кирюнина, 2011). Темп роста сибирского гольца невелик – годовой прирост за первый год жизни составляет ~45 мм, в последующие годы – 10–25 мм (Атлас..., 2003; Кирюнина, 2011). В р. Лангери основную долю (~60%) составляют особи *TL* 30–45 мм (рисунок), что соответствует возрастной группе 1+. Сеголетки (0+), по-видимому, попали в выборку в небольшом количестве (~1%) из-за размерной селективности орудий лова.

При этом в нижнем течении реки встречались отдельные представители вида *TL* > 160 мм. Так, 18–30.06.2017 г. были пойманы пять особей *TL* 162–200 мм, массой 37.1–53.3 г. Сибирские гольцы столь крупных размеров зарегистрированы в реках Горного Алтая, о-ва Хоккайдо, в оз. Байкал и р. Камчатка (Гундризер и др., 1984; Матвеев и др., 2006; Токранов, Бонк, 2015; Yamamoto et al., 2022).

Длина и масса тела сибирского усатого гольца *Barbatula toni* в выборке (272 экз.) от 16.07.2017 г. из нижнего течения р. Лангери

Признак	*M*	min	max	σ	*CV*
TL, мм	46.4	27.8	126.5	12.75	27.5
Масса, г	0.72	0.11	16.0	1.43	198.6

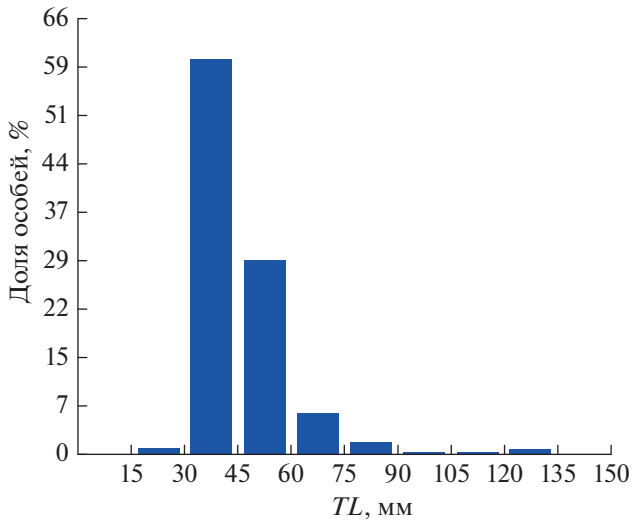
Примечание. *TL* – абсолютная длина; *M*, min, max – соответственно среднее, минимальное и максимальное значение; σ – стандартное отклонение, *CV* – коэффициент вариации.

Нерест сибирских гольцов в р. Лангери проходит в третьей–шестой пятидневках июня. В это время в уловах встречались особи со зрелыми половыми продуктами (IV–V стадия зрелости гонад), в конце июня – отнерестившиеся (выбитые).

Нерестилища расположены в водоёмах придаточной системы – неглубоких протоках с замедленным течением и в закосьях, зачастую пересыхающих в межень. Грунт на нерестилищах состоит из смеси гальки и песка со значительной примесью ила. В силу тёмного цвета субстрата и слабой проточности вода в таких водоёмах быстро прогревается в ясную погоду.

Эмбриогенез сибирского гольца от стадии двух бластомеров до вылупления при температуре 13–16°C длится 7 сут, а через 3 сут после вылупления личинки начинают активно плавать (Kobayashi, Moriyama, 1957). В Лангери продолжительность развития, по-видимому, сопоставима: нерест проходит при температуре 7–14°C, ранний онтогенез – при 7–18 (в среднем 13)°C. Сеголетки в летний период массово встречаются в хорошо прогреваемом мелководном прибрежье реки и в водоёмах придаточной системы.

Обнаружено, что перед нерестом крупные половозрелые самки могут переходить на хищничество. Так, в желудках двух самок *TL* 162 и 192 мм, пойманных 19.06.2017 г. в утренние часы после рассвета, находились соответственно шесть и два свежезаглоченных малька горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* длиной ~ 30 мм каждый (Приложение). Также был зарегистрирован случай каннибализма – у отнерестившейся самки *TL* 200 мм, пойманной 01.07.2017 г., в желудке были икра и зародыши сибирского усатого гольца разных стадий развития. Сведений о питании сибирского гольца рыбой и икрой мы не обнаружили: среди исследователей (Кириллов, 1972; Гундризер и др., 1984; Атлас ..., 2003; Горлачева, 2014а, 2014б; Токранов, Бонк, 2015; Визер, Дорогин, 2019) укрепилось мнение, что вид является типичным бентофагом. В целом наши наблюдения подтверждают, что основными объектами питания сибирского гольца являются водные беспозвоночные – бокоплавы (Amphipoda), личинки веснянок (Plecoptera) и подёнок (Ephemeroptera), а также личинки комаров-звонцов (Chironomidae, Diptera).



Распределение особей сибирского гольца *Barbatula toni* (272 экз.) по абсолютной длине (*TL*) в выборке от 16.07.2017 г. из нижнего течения р. Лангери.

Строение тела и положение рта не позволяют сибирским гольцам активно преследовать и хватать молодь горбуши в толще воды. Известно, что последние с началом рассвета завершают покатную миграцию и перемещаются из приповерхностного слоя на дно реки, где распределяются среди грунта (Павлов и др., 2019). По-видимому, в этот период мальки горбуши становятся лёгкой добычей для сибирских гольцов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные сведения о распределении сибирского гольца в р. Лангери, размерных показателях и воспроизводстве в целом показали сходство этих аспектов биологии вида с описанными ранее в пределах его ареала. При этом выявленное в Лангери хищничество в период массовой покатной миграции молоди горбуши является уникальной особенностью биологии сибирских гольцов в лососёвой реке – для крупных особей рыбная пища выступает источником белка, липидов и каротиноидов, необходимых для компенсации энергетических затрат на созревание гонад. Каннибализм в период нереста позволяет дополнить спектр питания высокоэнергетическими и богатыми незаменимыми веществами кормовыми объектами. Не исключено, что в других реках о-ва Сахалин и в целом Дальнего Востока подобные явления нередки, но для выяснения этого необходимы специальные исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность двум анонимным рецензентам за проявленное внимание к рукописи и ценные замечания и предложения, которые, несомненно, позволили повысить качество работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при проведении хозяйственно-договорных научно-исследовательских работ в рамках соглашений между ИПЭЭ РАН и НКО “Ассоциация устойчивого рыболовства северо-востока Сахалина”. Анализ материала и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015 “Механизмы миграционного поведения рыб и рыбообразных в речных системах. Роль экологических и физиологических факторов”.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: https://doi.org/10.31857/S0042875223060139.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. 2003. М.: Наука. С. 356–358.

Визер А.М., Дорогин М.А. 2019. Распространение и биология сибирского гольца-усача (*Barbatula toni* (Dyb.)) реки нижний Сузун // Матер. V Междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Новосибирск: Изд-во НГАУ. С. 26–29.

Горлачева Е.П. 2014а. Питание и трофические взаимоотношения рыб в реке Унда (Забайкальский край) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 159–164.

Горлачева Е.П. 2014б. Питание сибирского гольца *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) из некоторых рек Забайкальского края // Уч. зап. ЗабГУ. № 1(54). С. 76–81.

Государственный водный реестр РФ. 2023. Река Лангери (https://goo.su/92Ds. Version 10/03/2023).

Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кривощеков Г.М. 1984. Рыбы Западной Сибири: Учебное пособие. Томск: Изд-во ТГУ, 121 с.

Жидков З.В. 2018. Морфологическая изменчивость усатого гольца *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) в реках Дальнего Востока России // Матер. III науч. шк. молодых учёных и специалистов по рыб. хоз-ву и экологии “Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 85.

Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019. Современный состав ихтиофауны р. Лангери (северо-восток о-ва Сахалин) // Тез. докл. VIII Всерос. конф. “Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова”. Владивосток: Изд-во ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 39.

Кирюнина Е.Ю. 2011. К биологии гольца сибирского *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) некоторых рек бассейна реки Енисей (Красноярский край) // Матер. VII Всерос. науч.-тех. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных “Молодёжь и наука”. Красноярск: Изд-во СФУ. (https://elib.sfu-kras.ru/handle/2311/5741. Version 10/03/2023)

Матвеев А.И., Самусенок В.П., Карпов Ю.В., Андреев Р.С. 2006. Новые данные о распространении и размноже-

нии сибирского гольца (*Barbatula toni* (Dybowski, 1869)) и сибирской щиповки (*Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925) в оз. Байкал // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. № 2(48). С. 91–92.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019. Активный выход молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в поток для пассивной покатной миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 724–731. https://doi.org/10.1134/S0042875219060134

Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НГУ, 526 с.

Прокофьев А.М. 2007. Морфология, систематика и происхождение усатых гольцов рода *Orthrias* (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae). М.: Т-во науч. изд. КМК, 110 с.

Сафронов С.Н., Ни Н.К. 1999. Морфометрическая характеристика и распределение сибирского гольца *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) (Balitoridae, Pisces) Сахалина // Тез. докл. II регион. конф. по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 126–127.

Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 42–53.

Семенченко А.А., Зырянова Н.А., Веляев О.А. 2017. Предварительные данные по филогеографии сибирских усатых гольцов *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) (Cypriniformes, Nemacheilidae) юга российского Дальнего Востока // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 7. С. 213–226.

Токранов А.М. 2006. Распространение и некоторые черты биологии сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Balitoridae) в бассейне реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. С. 760–766.

Токранов А.М., Бонк А.А. 2015. Сибирский усатый голец *Barbatula toni* в бассейне реки Камчатки // Сб. матер. Всерос. науч. конф. “Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 119–123.

Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 128 с.

Chen H., Zhang H., Chen Y., Freyhof J. 2019. A review of the *Barbatula* loaches (Teleostei: Nemacheilidae) from northeastern China, with the description of four new species // Zootaxa. V. 4565. № 1. P. 1–36. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4565.1.1

Dyldin Y.V., Orlov A.M. 2016. Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: an annotated list with taxonomic comments: 2. Cyprinidae–Salmonidae families // J. Ichthyol. V. 56. № 5. P. 656–693. https://doi.org/10.1134/S0032945216050040

Dyldin Y.V., Fricke R., Hanel L. et al. 2021. Freshwater and brackish water fishes of Sakhalin Island (Russia) in inland and coastal waters: an annotated checklist with taxonomic comments // Zootaxa. V. 5065. № 1. P. 1–92. https://doi.org/10.11646/zootaxa.5065.1.1

Kobayashi H., Moriyama S. 1957. On the development of loach, *Barbatula toni oreas* (Jordan et Fowler) // Jpn. J. Ichthyol. V. 6. № 4–6. P. 177–183. https://doi.org/10.11369/jji1950.6.177

Yamamoto A., Tabata K., Fukushige T. et al. 2022. Length–weight relations of ten freshwater fish species (Actinopterygii) from Abashiri River basin, eastern Hokkaido, Japan // Acta Ichthyol. Piscat. V. 52. № 2. P. 95–99. https://doi.org/10.3897/aiep.52.81301

Yang Y., Chen H., Chen Y. 2019. The complete mitochondrial genome of *Barbatula nuda* and *B. toni* (Teleostei: Nemacheilidae) // Mitochondrial DNA B: Resour. V. 4. № 2. P. 2585–2587. https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1641435

Yu J.-N., Jun J., Lim C.E., Kim S. 2015. Sequence and organization of the complete mitogenome of a Siberian stone loach, *Barbatula toni* (Dybowsky, 1869) (Cypriniformes: Balitoridae) // Mitochondrial DNA A: DNA Mapp. Seq. Anal. V. 27. № 3. P. 1798–1799. https://doi.org/10.3109/19401736.2014.963818

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 6, с. 754–758

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.541.591.167

О ГЕРМАФРОДИТИЗМЕ У БАЛТИЙСКОЙ СЕЛЬДИ (САЛАКИ) *CLUPEA HARENGUS MEMBRAS* (CLUPEIDAE) В ФИНСКОМ ЗАЛИВЕ

© 2023 г. А. Ф. Кузнецов*

Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

**E-mail: kaf1980@yandex.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2023 г.
После доработки 31.05.2023 г.
Принята к публикации 05.06.2023 г.

Описаны впервые обнаруженные в восточной части Финского залива два экземпляра салаки *Clupea harengus membras* с анатомически различными признаками синхронного гермафродитизма. По остальным биологическим характеристикам и внешне особи с аномальными гонадами не отличались от обычных представителей вида. Обсуждаются возможные причины нарушения репродуктивных функций салаки в исследованном регионе.

Ключевые слова: синхронный гермафродит, балтийская сельдь, салака, *Clupea harengus membras*, восточная часть Финского залива, Балтийское море.

DOI: 10.31857/S0042875223060152, **EDN:** ALARTS

Балтийская сельдь (салака) *Clupea harengus membras* является одним из основных промысловых видов рыб Балтийского моря и его заливов. Салака занимает ведущее место в ихтиоценозе Финского залива (Кудерский, 2013б). Многолетние наблюдения показывают, что этот вид является лидирующим по численности среди промысловых видов рыб. При проведении ихтиологических наблюдений весной 2022 г. среди половозрелых особей весенненерестящейся салаки был обнаружен один гермафродит. Зимой, во время наблюдений за промысловым скоплением салаки, был обнаружен второй экземпляр с признаками гермафродитизма. Как известно, отклонения от нормы в развитии воспроизводительной системы могут быть использованы в качестве индикаторов определения степени благополучия существования той или иной популяции (Решетников и др., 2000).

Цель нашего исследования – описать впервые обнаруженных в восточной части Финского залива гермафродитов салаки и провести их сравнительный анализ с нормальными особями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2022 г. с малых рыболовных траулеров кормовых в порту Усть-Луга при приёмке улова на береговые перерабатывающие заводы. Сбор и обработку биологического материала проводили в соответствии со стандартными методиками (Правдин, 1966; Карпушевский и др., 2013). Массу гонад измеряли с точностью до 0.1 г. Гонадосоматический индекс рассчитывали как отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первый гермафродит салаки был найден 15.05.2022 г. в пробе из тралового улова (общей массой 14 т). Промысел осуществляли в 32-м подрайоне по классификации Международного совета по исследованию моря (ИКЕС), в координатах 59°49′ с.ш., 27°22′ в.д. (рис. 1). Провели неполный биологический анализ 282 экз. весенненерестящейся салаки общей массой 4950 г, отобранных из улова выборочным методом (случайная выборка и репрезентативная проба как часть улова) (Карпушевский и др., 2013). Среди отобранных рыб были 146 самок, 131 самец, четыре ювенильные особи, один гермафродит.

У гермафродитной особи левая гонада выглядела как семенник III стадии зрелости, правая соответствовала яичнику III стадии зрелости (рис. 2а). Общая длина (*TL*) особи находилась в пределах размерной группы 16.00–16.49 см. Масса гермафродита составила 19.0 г, наполнение желудка – 1 балл (переваренная пища), жирность – 0 баллов. Нормальные особи салаки из указанной размерной группы имели сходные биологические показатели: жирность 0 баллов, наполнение же-

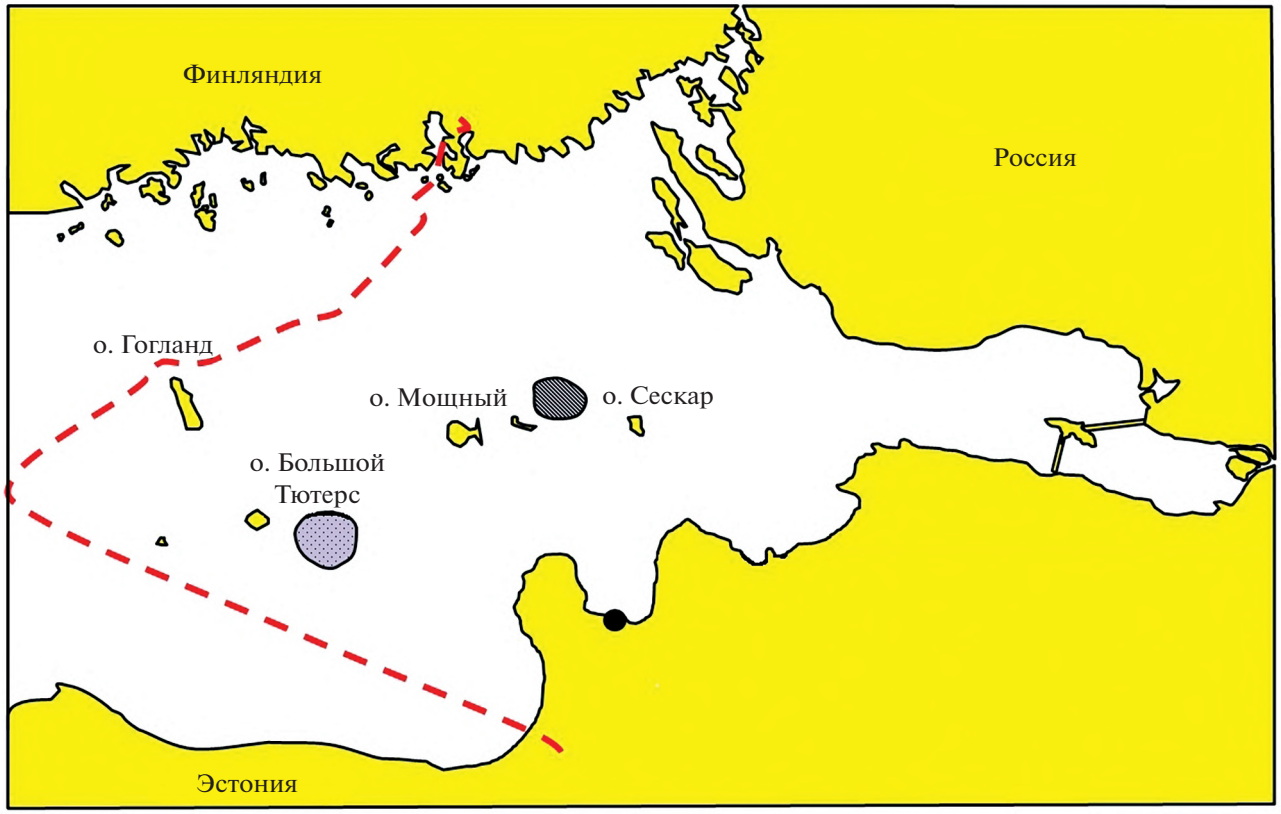


Рис. 1. Районы вылова двух гермафродитов салаки *Clupea harengus membras* в восточной части Финского залива: (▩) – в мае 2022 г., (▧) – в декабре 2022 г.; (– –) – граница территориальных вод России, (●) – порт Усть-Луга.

лудка 0–2 балла (переваренная пища), стадия зрелости гонад самцов и самок варьировала от III до IV. Масса самцов в среднем составляла 18.8 г, самок – 19.3 г.

Второй гермафродит был обнаружен 10.12.2022 г. при проведении полного биологического анализа пробы из 55 разноразмерных особей, отобранных из тралового улова (22 т), в том числе и для определения возрастного состава популяции. Промысел вели в том же подрайоне ИКЕС, в координатах 60°02′ с.ш., 28°06′ в.д. Возраст особи составил 3+, *TL* 15.0 см, масса 21.3 г. Особь с аномальными гонадами по биологическим характеристикам не отличалась от обычных особей (таблица). Обе гонады у неё выглядели в краниальной части как семенники IV стадии зрелости, в каудальной – как яичники III–IV стадии зрелости (рис 2б).

Случаи гермафродитизма среди представителей отряда сельдеобразных (Clupeiformes) в 1949 г. были описаны (Jafri, Melvin, 1988) у индийской тенуалозы *Tenualosa* (= *Hilsa*) *ilisha*. Согласно описанию, строение её гонад аналогично таковым у гермафродита салаки, которого мы обнаружили в декабре 2022 г.

Впервые гермафродитная особь салаки зарегистрирована в восточной части Балтийского моря – Рижском заливе, в траловых уловах зимней путины 1977 г. (Оявеер, 1988). Состояние гонад трёхгодовалого гермафродита автор описывает следующим образом (С. 71): “... в краниальной части левой гонады оказались икринки, а в каудальной – молоки; в краниальной и каудальной частях правой гонады были молоки, а в средней трети – икринки. Все части гонад оказались на III стадии зрелости” (рис. 2в). Другие случаи гермафродитизма салаки Оявеер отмечал уже на нерестилищах Рижского залива.

Гермафродит салаки также был зарегистрирован в 2012 г. финскими ихтиологами в районе Аландского архипелага (Rajasilta et al., 2016). Как отмечают авторы, за период исследований с 1987 по 2014 гг. в северной части Балтийского моря и Ботнического залива это был единственный экземпляр среди 37000 изученных особей. Согласно морфологическому описанию, левая доля его аномальных гонад выглядела как небольшой семенник в краниальной части, занимавший не более одной трети нормального размера; правая гонада представляла собой увеличенный (гипертрофированный) яичник. По визуальной оценке все

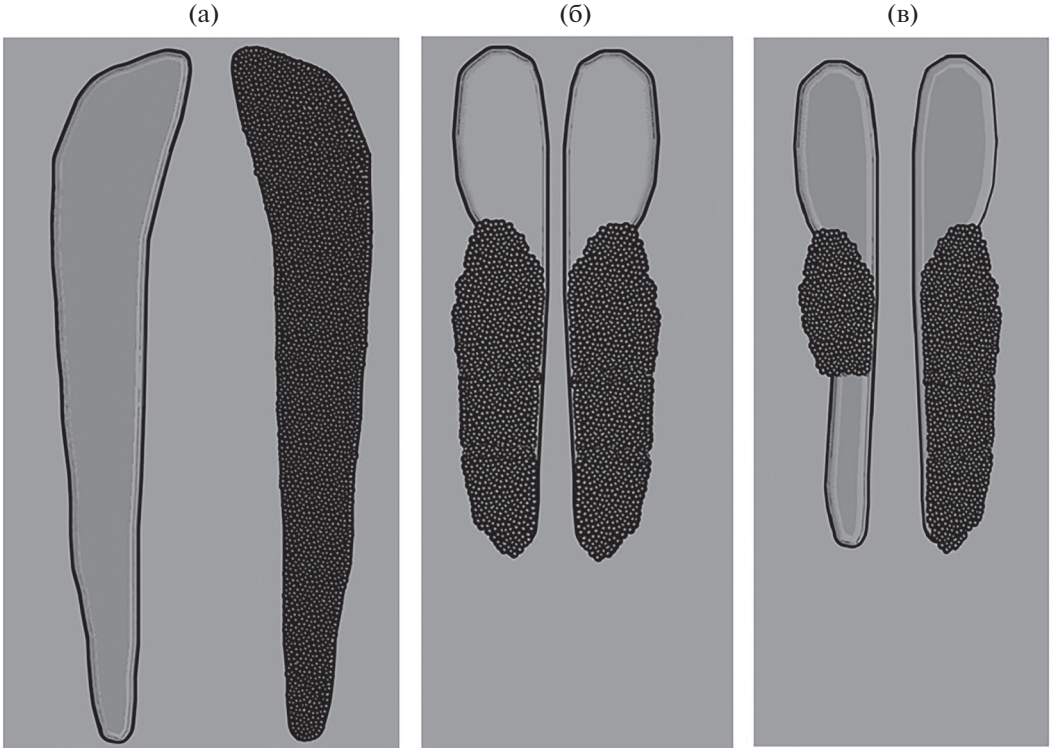


Рис. 2. Анатомические типы половых желёз гермафродитов салаки *Clupea harengus membras*, обнаруженных в Финском (а, б) и Рижском (в) заливах Балтийского моря: а – одна гонада – семенник, вторая – яичник (май 2022 г.); б – одна часть гонады – семенник, другая – яичник (декабрь 2022 г.); в – фрагменты тканей семенника и яичника мозаично распределены по всей гонаде (февраль 1977 г., по: Оявеер, 1988).

части гонад гермафродита были на III–IV стадии зрелости.

В нашей работе описан первый зарегистрированный случай гермафродитизма у салаки Финского залива, где траловый промысел и ихтиологический мониторинг проводят с весны 1951 г.[1] (Телегин, 1955). В течение пятилетнего периода (2018–2022 гг.) мы проанализировали 4809 экз. салаки. Среди них гермафродитизм был обнаружен только у двух особей в 2022 г. При этом биологические характеристики и фактически подтверждённый возраст одного экземпляра могут косвенно указывать на то, что причину выявленных аномалий у салаки следует искать в 2018–2019 гг.

Морфология аномальных гонад у обнаруженных 2 экз. салаки свидетельствует об их бисексуальном характере: в разных участках половых желёз созревают одновременно мужские и женские половые клетки (рис. 3). Несмотря на отсутствие гистологической картины происходящих процессов в гонадах этих рыб, визуально мы можем предположить синхронный гермафродитизм (так как у особей созревание разных половых продуктов происходит одновременно). Это наиболее распространённая форма гермафродитизма у рыб в бореальных регионах (Pla et al., 2021).

Более ранние сведения о гермафродитизме салаки в восточной части Финского залива отсутствуют. Среди массовых видов рыб указанной акватории единичные случаи гермафродитизма отмечали у корюшки *Osmerus eperlanus* (Подаруева, 1967), тогда как у ерша *Gymnocephalus cernua* это явления было массовым (Буцкая, 1976). В условиях рыбоводного хозяйства в пределах Ленинградской области в 2001 и 2002 гг. наблюдали случаи гермафродитизма у сига *Coregonus lavaretus* (Bogdanova, 2004a, 2004b).

Известно (Остов, 1971; Попов, 2006), что восточная часть Финского залива отличается от остальной части Балтийского моря в первую очередь гидрологическим режимом: более высокой температурой воды как на поверхности, так и в придонных горизонтах в летний период; более низкой, а зачастую и отрицательной температурой воды в зимнее время; относительно низкой солёностью (2–4‰ в поверхностных слоях и 4–6‰ в придонных горизонтах). С 1949 г. по 2018 г. отмечены восходящие тренды температуры поверхности воды в центральной части акватории

[1] *Морозова П.Н., Быкова В.К.* 1952. Промыслово-биологическая характеристика салаки в Финском заливе // Отчёт наблюдательного пункта за 1952 г. Фонды ГосНИОРХ, 32 с.

Средние значения некоторых признаков салаки *Clupea harengus membras* – нормальных особей и гермафродита сходной размерной группы (15.00–15.49 см) из улова в Финском заливе Балтийского моря в декабре 2022 г.

Признак	Нормальные особи		Гермафродит
	самцы	самки	
Длина тела, см:			
– общая	15.1	15.2	15.0
– по Смитту	13.2	13.5	13.4
– стандартная	12.5	12.7	12.6
Масса тела, г:			
– общая	23.8	23.3	21.3
– без внутренностей	18.4	19.8	16.8
Масса гонад, г	4.1	1.9	3.4
Гонадосоматический индекс, %	22.14	9.82	20.24
Стадия зрелости гонад	III	III	IV/III–IV
Возраст, лет	3+	3+	3+
Наполнение желудка, балл	0	0	0
Жирность, балл	1	1	0
Число рыб, экз.	7	11	1

Балтийского моря и в Финском заливе. Вклад этих трендов в общую изменчивость температуры воды Балтийского моря составил соответственно 38 и 47% (Педченко, Бойцов, 2020).

С начала 2000-х годов в восточной части Финского залива проводят крупномасштабные работы, такие как строительство комплекса защитных сооружений (Кудерский, 2013в), западного скоростного диаметра; морских портовых терминалов вблизи городов Приморск (нефтяной терминал), Кронштадт (контейнерный терминал), Ломоносов (порт Бронка), а также в крупнейшем в Балтийском море порту Усть-Луга, включающим в себя множество терминалов, в том числе угольный и нефтяной, протяжённостью (в настоящее время) от устья р. Луга до д. Вистино и далее (строительство продолжается). Соответственно с увеличением числа портовой инфраструктуры многократно возрос и судовой трафик в акватории залива. В дополнение к этому следует отметить и добычу песка в море на месторождении в районе Стирсудденских банок, и намыв территорий в акватории мелководной Невской губы в г. Санкт-Петербург (дампинг грунта) (Кудерский, 2013а), а также строительство Северных потоков-1 и 2.

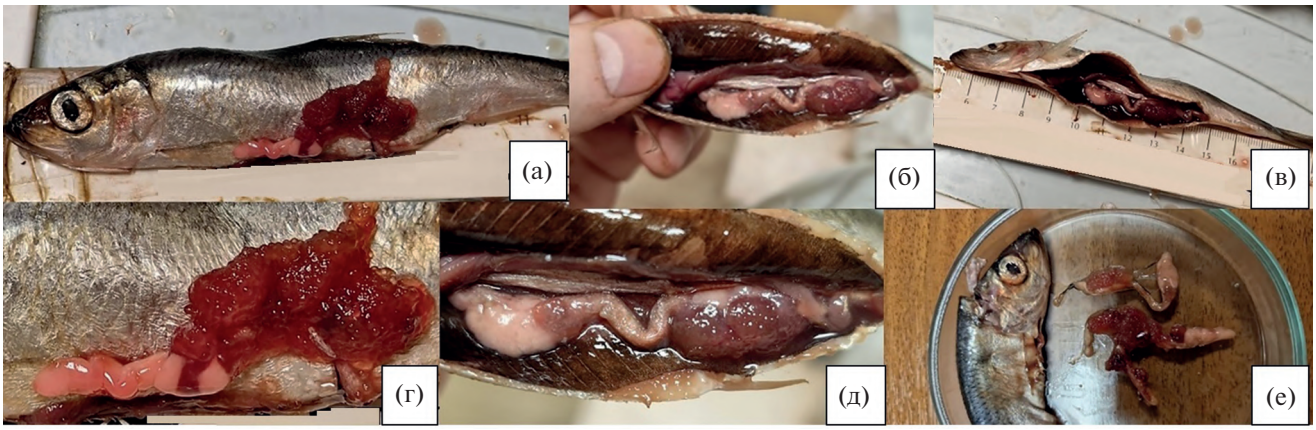


Рис. 3. Гонады гермафродитной особи салаки *Clupea harengus membras*, выловленной в декабре 2022 г.: а, г – левая гонада, извлечённая из полости тела; б, в, д – правая гонада в полости тела; е – общий вид гонад, извлечённых из полости тела.

С 2003 по 2014 гг. уловы салаки в восточной части Финского залива не превышали 3.7 тыс. т и находились на самом низком уровне, однако с 2016 г. основу уловов сформировали высокоурожайные поколения 2014 г. и среднеурожайного поколения 2015 г., что обусловило увеличение запаса вида до 25–30 тыс. т (Боркин и др., 2019).

Учитывая положительную динамику роста температуры воды в Финском заливе и значительный пресс антропогенного воздействия на его акваторию, обнаруженные случаи гермафродитизма могут свидетельствовать о нарушении репродуктивных функций особей основного промыслового вида восточной части этого залива – салаки, которая отличается неприхотливостью к ряду гидрологических факторов.

Это нарушение в форме синхронного гермафродитизма может являться следствием: 1) влияния гидрологических факторов на фоне восходящего тренда температуры воды в нерестовый период; 2) повышения плотности популяции салаки в восточной части Финского залива в последние годы; 3) влияния загрязнения, вызванного антропогенным воздействием на акватории залива в 2018–2019 гг. Указанные факторы могут оказывать как раздельное, так и комплексное воздействие на развитие воспроизводительной системы салаки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боркин И.В., Шурухин А.С., Богданов Д.В. 2019. Промысел и современное состояние запаса балтийской сельди *Clupea harengus membras* (Linnaeus, 1758) в российских водах Финского залива // Рыб. хоз-во. № 1. С. 52–55.

Буцкая Н.А. 1976. О массовой интерсексуальности у ерша *Acerina cernua* (L.) восточной части Финского залива // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 5 (100). С. 812–821.

Карпушевский И.В., Константинов В.В., Амосова В.М. и др. 2013. Методическое пособие по сбору и первичной обработке биостатистических материалов на промысловых судах в юго-восточной части Балтийского моря. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 84 с.

Кудерский Л.А. 2013а. Влияние сбросов грунтовых масс (дампинга) на экосистему восточной части Финского залива // Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Т. 3. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 131–135.

Кудерский Л.А. 2013б. Состояние рыбного населения в восточной части Финского залива в 1946–2009 гг. в связи с природными и антропогенными факторами // Там же. С. 57–79.

Кудерский Л.А. 2013в. Что происходит с рыбными запасами в восточной части Финского залива: есть ли связь со строительством защитных сооружений г. Санкт-Петербурга от наводнений // Там же. С. 119–130.

Остов И.М. 1971. Характерные особенности гидрологического и гидрохимического режима Финского залива как основа его рыбохозяйственного освоения // Изв. ГосНИОРХ. Т. 76. С. 18–45.

Оявеер Э.А. 1988. Балтийские сельди (биология и промысел). М.: Агропромиздат, 205 с.

Педченко А.П., Бойцов В.Д. 2020. Особенности многолетней динамики климата и её влияние на распределение и промысел сельдевых видов рыб Балтийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 180. С. 44–59. https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-180-44-59

Подаруева З.С. 1967. О гермафродитизме у корюшки *Osmerus eperlanus eperlanus* (L.) // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 3 (44). С. 571–572.

Попов А.Н. 2006. Многолетняя динамика состояния запасов салаки (*Clupea harengus membras* L.) восточной части Финского залива и определяющие ее факторы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 331. Т. 2. С. 119–139.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 373 с.

Решетников Ю.С., Акимова Н.В., Попова О.А. 2000. Аномалии в системе воспроизводства рыб при антропогенном воздействии // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 2. № 2. С. 274–282.

Телегин К.Ф. 1955. Траловый лов салаки в восточной части Финского залива // Рыб. хоз-во. № 2. С. 25–26.

Bogdanova V.A. 2004a. Early gametogenesis of the Volkhov whitefish, *Coregonus lavaretus baeri* // Ann. Zool. Fennici. V. 41. № 1. P. 99–104.

Bogdanova V.A. 2004b. Mass hermaphroditism in forms of *Coregonus lavaretus* (L) as a reaction to high water temperature // Ecohydrol. Hydrobiol. V. 4. № 4. P. 527–534.

Jafri H., Melvin G.D. 1988. An annotated bibliography (1803–1987) of the Indian Shad, *Tenualosa ilisha* (Ham.) (Clupeidae: Teleostei) // MS Rep. IDRC-MR178e. Ottawa: IDRC, 84 p.

Pla S., Maynou F., Piferrer F. 2021. Hermaphroditism in fish: incidence, distribution and associations with abiotic environmental factors // Rev. Fish Biol. Fish. V. 31. № 4. P. 935–955. https://doi.org/10.1007/s11160-021-09681-9

Rajasilta M., Elfving M., Hänninen J. et al. 2016. Morphological abnormalities in gonads of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*): description of types and prevalence in the northern Baltic Sea // Ambio. V. 45. № 2. P. 205–214. https://doi.org/10.1007/s13280-015-0717-x