



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



Журнал печатает оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам ихтиологии и биологическим основам рыбного хозяйства



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 64, Номер 6, 2024

Видовое разнообразие, диагностические признаки и распространение трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae). I. Новый вид бычка-цуцика из водоёмов восточного побережья Чёрного моря

Е. Д. Васильева 651

Морфологическая изменчивость дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius* (Leuciscidae)

Н. С. Романов 662

Европейская барракуда *Sphyræna sphyraena* (Sphyrænidae) в Чёрном море: сравнительное описание новой находки и перспективы натурализации

И. Ю. Тамойкин, Д. Н. Куцын, И. В. Вдодович, П. И. Дончик 674

Резидентная речная минога *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) и условия её обитания в верховьях притоков рек Пола и Мста

А. В. Колотей, А. В. Кучерявый, А. О. Звездин, Д. С. Павлов 681

Пространственная дифференциация гибридов кунджа × мальма (*Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*, Salmonidae) и родительских видов гольцов в реке Утхолок (Северо-Западная Камчатка). Специфические биотопы как индикатор микроэволюционных процессов при массовой межвидовой гибридизации в природных условиях

К. В. Кузицин, М. А. Груздева 692

Особенности распределения рыб по результатам гидроакустических исследований в озёрных и речных биотопах Братского водохранилища

Ю. В. Герасимов, Э. С. Борисенко, Д. Д. Павлов, И. В. Шляпкин, А. И. Цветков, Д. С. Павлов 716

Пространственная организация нерестилища бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae) в северной части Охотского моря

Ю. А. Зуев, С. М. Русяев, Д. В. Гусев 734

Состояние половых желёз сеголеток кумжи *Salmo trutta* (Salmonidae) реки Алатся (Карелия)

А. Г. Буш, В. В. Костин, М. А. Ручьёв, Д. С. Павлов 743

Раннее развитие идентифицированного с применением метода ДНК-баркодинга *Monodactylus argenteus* (Monodactylidae) из прибрежных вод Центрального Вьетнама

А. М. Шадрин, А. В. Семенова, Нгуен Тхи Хай Тхань

750

Термоизбирание у симпатрических многопёров: сенегальского *Polypterus senegalus* и Эндлихера *P. endlicherii* (Polypteridae)

В. В. Зданович, В. В. Сатаева, А. О. Касумян

763

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О поимке парусников *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) у западного побережья острова Кунашир (Охотское море) в сентябре 2023 г.

Ю. Н. Полтев, В. Г. Самарский

773

НЕКРОЛОГ

Памяти Сергея Сергеевича Алексева (16.06.1959—11.10.2024)

А. С. Голубцов, Н. Б. Коростелев, М. Ю. Пичугин, В. П. Самусенок

781

УДК 597.556.333.1

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТРУБКОНОСЫХ БЫЧКОВ РОДА *PROTERORHINUS* (GOBIIDAE). I. НОВЫЙ ВИД БЫЧКА-ЦУЦИКА ИЗ ВОДОЁМОВ ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2024 г. Е. Д. Васильева^{1, *}

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2024 г.

После доработки 27.03.2024 г.

Принята к публикации 01.04.2024 г.

Описан новый вид трубконосого бычка, обнаруженный в ряде рек и озёр черноморского побережья Грузии и Абхазии. В отличие от широко распространённого в бассейне северо-восточной части Чёрного моря *Proterorhinus marmoratus* s. stricto у нового вида во втором спинном плавнике как правило не более 16½ ветвистых лучей (у *P. marmoratus* обычно не менее 17½ лучей), в анальном плавнике обычно 13½ лучей (у *P. marmoratus* как правило не менее 14½); общее число чешуй вдоль середины бока не превышает 50 (у *P. marmoratus* варьирует от 47 до 57); у особей стандартной длиной от 40 мм расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника превышает 50% *SL* (у *P. marmoratus* обычно меньше 50% *SL*), а расстояние до начала анального плавника – более 56% *SL* (у *P. marmoratus* меньше 56% *SL*).

Ключевые слова: бычки, новый вид, *Proterorhinus*, бассейн Чёрного моря.

DOI: 10.31857/S0042875224060015 EDN: QSOXHO

Трубконосые бычки рода *Proterorhinus* Smitt, 1900 – группа понто-каспийских эндемиков, характеризующихся уникальным для всех средиземноморско-атлантических представителей семейства Gobiidae признаком – удлинёнными в виде усиковидных трубочек передними ноздрями, свешивающимися вниз над верхней губой. Ранее считали, что в водоёмах бассейнов Чёрного и Каспийского морей, а также в реках северного побережья Эгейского моря этот род представлен всего одним видом – *P. marmoratus* (Pallas, 1814) (The freshwater fishes ..., 2004). Однако в результате анализа изменчивости митохондриального гена цитохрома *b* Степлен с соавторами (Stepien et al., 2005; Stepien, Tumeo, 2006) выявили существенные различия между изученными “пресноводными” и “морскими” экземплярами и пришли к выводу, что они относятся к двум разным видам: 1) “морскому” *P. marmoratus* sensu stricto в бассейне Чёрного моря и 2) “пресноводному” *P. semilunaris* (Heckel, 1837), обитающему в бассейне Чёрного моря и завезённому в

Северную Америку. Затем на основе морфологических исследований был описан новый пресноводный вид *P. tataricus* Freyhof et Naseka, 2007 из р. Чёрная на Крымском полуострове в районе г. Севастополь (Freyhof, Naseka, 2007). В этой же работе авторы отнесли “морских” бычков из бассейна Каспийского моря к самостоятельному виду *P. nasalis* (Filippi, 1863).

Указанные исследования привели к формулировке новой таксономической концепции рода как политипического таксона, представленного, по меньшей мере, четырьмя видами (Kottelat, Freyhof, 2007): 1) *P. semilunaris* распространён в западной части Черноморского бассейна и в восточной части бассейна Эгейского моря, проник в водоёмы бассейна Северного моря и завезён с балластными водами в Северную Америку в 1991 г.; 2) *P. marmoratus* населяет солоноватые воды в районе Севастополя (Крымский п-ов) и никогда не заходит в пресные воды; 3) *P. tataricus* – пресноводный вид, эндемик р. Чёрная на Крымском п-ове; 4) *P. nasalis*

распространён в бассейнах Азовского и Каспийского морей и, скорее всего, также на западном побережье Кавказа в России и Грузии. Для идентификации этих видов был предложен набор из пяти признаков, включающий число лучей в анальном плавнике, общее число чешуй в серии вдоль середины бока, относительные значения длины головы, диаметра глаза и межглазничного расстояния (Kottelat, Freyhof, 2007). Сомнительность этой концепции и пригодности предложенных ключей для идентификации видов рода уже была отмечена (Васильева, 2007).

И, действительно, в результате последующих генетических и морфологических исследований (Neilson, Stepien, 2009) была выявлена значительная генетическая и морфологическая дифференциация между пресноводными линиями из бассейнов Чёрного и Каспийского морей. Авторы показали, что “морские” каспийские бычки представляют собой отдельный вид *P. nasalis*, отличный от пресноводного каспийского, определяемого как *P. semipellucidus* (Kessler, 1877), и высказали предположение о существовании самостоятельной филетической линии в пределах Кумо-Манычской впадины (*Proterorhinus* sp.). Одновременно было показано, что “ключевые признаки”, представленные ранее (Kottelat, Freyhof, 2007), имеют очень низкую диагностическую ценность даже в пределах не очень большого количества изученных материалов (Neilson, Stepien, 2009).

В этой связи мы начали исследования для определения структуры рода *Proterorhinus*, выявления диагностических видовых характеристик и оценки ареалов видов на основе генетического анализа и морфологического изучения ваучерных проб из локальных популяций и материалов из музейных коллекций. В результате анализа изменчивости фрагмента гена цитохрома *b* (~ 408 пар нуклеотидов) было показано, что в бассейне Чёрного моря изученные бычки, называемые цуциками, представлены двумя эвригалинными видами, исторически распространёнными в разных районах: *P. semilunaris* в северо-западной части и *P. marmoratus* – в северо-восточной; в некоторых водоёмах Крыма встречается *P. semilunaris*, по-видимому, проникший сюда из бассейна Днепра через Северо-Крымский канал; генетические данные не подтверждают самостоятельный видовой статус *P. tataricus* (Sorokin et al., 2011).

К сожалению, дальнейшие исследования были прерваны по субъективным причинам. Однако последующий период был весьма успеш-

ным в плане накопления нового материала из разных бассейнов для молекулярно-генетического и морфологического анализов. Кроме этого, появились новые публикации о генетической структуре ряда локальных популяций (Слынько и др., 2013; Zarei et al., 2022) и современном распространении видов (Cammaerts et al., 2012), вносящие существенный вклад в решение указанных проблем. К настоящему времени предложенная для широкого применения гипотеза о видовой структуре рода *Proterorhinus* предполагает валидность пяти видов: 1) *P. nasalis*, распространённый в бассейне южной части Каспийского моря; 2) *P. semipellucidus* с нативным ареалом в пресных и солоноватых водах бассейнов Каспийского и Азовского морей и последующей инвазией в систему р. Волга и в северо-восточную часть Балтийского моря; 3) *P. marmoratus*, населяющий пресные, солоноватые и морские воды в бассейне северо-западной части Чёрного моря; 4) *P. semilunaris* с нативным ареалом в пресных и солоноватых водах бассейна Чёрного моря; 5) *P. tataricus* – эндемик р. Чёрная в Крыму (Fricke et al., 2024). К сожалению, эта гипотеза очень плохо согласуется с генетическими данными (Neilson, Stepien, 2009; Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022), а также с попыткой морфологической дифференциации цуциков (Kottelat, Freyhof, 2007) и не способствует чёткому определению видовых ареалов.

Настоящая работа открывает серию публикаций, посвящённых ревизии структуры рода *Proterorhinus* на основе современных морфогенетических данных, разработке системы диагностических признаков и ключа по генетически определённым ваучерным выборкам, оценке ареалов видов с учётом данных современных сборов и музейных коллекций. Цель данной работы – описать новый вид трубконосых бычков, обнаруженный в водоёмах восточного побережья Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для проведения исследований использовали все пробы трубконосых бычков (род *Proterorhinus*) из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ), включающие как авторские сборы последних лет, так и исторические коллекции. Подробная характеристика материалов с восточного побережья Чёрного моря, отнесённых к новому виду, представлена в описании вида. При морфологической дифференциации нового

таксона от распространённого в бассейне северо-восточной части Чёрного моря *P. marmoratus* s. stricto использовали следующие ваучерные пробы для ДНК-анализа из сборов В.П. Васильева и Е.Д. Васильевой с подтверждённым видовым статусом (Sorokin et al., 2011). ЗММУ: P-21347 – два самца стандартной длиной тела (*SL*) 52.0 и 52.5 мм, Крым, Чёрная речка, 11.07.2004 г.; P-22152 – 3 экз. молоди *SL* 26.0–32.7 мм, Крым, Казачья бухта, Севастополь, 12.07.2008 г.; P-22153 – 3 экз. молоди *SL* 23.6–28.5 мм, Крым, Стрелецкая бухта, Севастополь, 18.07.2008 г.; P-22154 – 7 экз. молоди *SL* 23.5–27.0 мм, Крым, низовье р. Чёрная, 15.07.2008 г.; P-22155 – 28 экз., включая двух крупных самцов *SL* 45.9 и 52.2 мм и двух вскрытых особей *SL* 49.6 и 50.4 мм с неопределённым полом, Крым, Чёрное море у устья р. Чёрная, 14.07.2008 г. На основе морфологических характеристик к *P. marmoratus* s. stricto отнесли пробу ЗММУ P-16839 – 23 экз., включающих 11 самцов *SL* 30.2–49.7 мм, 10 самок *SL* 29.0–39.5 мм и двух самок *SL* 26.0 и 26.6 мм из р. Келасури (= Кяласур) близ г. Сухуми, 26.06.1985 г., сборщик В.П. Васильев.

Для оценки морфологической дивергенции между новым видом и обитающим в бассейне западной части Чёрного моря *P. semilunaris* в настоящей работе использовали только музейные пробы из рек, в которых обитание *P. semilunaris* было доказано с применением генетического анализа (Zarei et al., 2022). Из бассейна р. Днестр: P-18540 – 9 экз., включая шесть самцов и самок *SL* 38.0–48.7 мм и двух самцов и одну самку *SL* 34.5–37.0 мм, р. Мурафа, бассейн Днестра, 16.04.1989 г., сборщик В.П. Васильев; P-18541 – 15 экз., включая пять самцов и самок *SL* 39.9–44.7 мм и 10 самцов и самок *SL* 29.5–39.7 мм, р. Днестр, 9 км выше пос. Маяки, биостанция Одесского гос. ун-та, 22–24.04.1989 г., сборщик В.П. Васильев. Из бассейна р. Дунай: P-22465 – 21 экз. молоди *SL* 23.5–32.5 мм, р. Дунай, г. Измаил, у базы отдыха “Дунай”, Одесская обл., 45°20.276' с.ш., 28°49.088' в.д., 26.06.2010 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22778 – 10 экз. молоди *SL* 23.0–36.3 мм, р. Дунай, г. Измаил, Одесская обл., 45°20.342' с.ш., 28°48.576' в.д., 29.06–02.07.2011 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22779 – 7 экз., включая двух самок *SL* 41.3 и 44.0 мм и 5 экз. *SL* 21.3–30.6 мм, р. Дунай, Килийский рукав перед пос. Кислица, Одесская обл., Килийский район, 45°22.303' с.ш., 28°58.831' в.д., 05.07.2011 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева.

У большинства особей (за исключением отдельных мелких экземпляров *SL* <30 мм) подсчитывали число лучей в первом (*D1*) и втором (*D2*) спинном и анальном (*A*) плавниках; при подсчёте числа ветвистых лучей два последних луча, прилежащих к одному птеригофору, учитывали как $1\frac{1}{2}$ (Kottelat, Freyhof, 2007). Подсчитывали общее число чешуй в серии вдоль середины бока от конца головы до хвостового плавника, включая чешуи на хвостовом плавнике, при этом следует отметить, что этот признак субъективен из-за того, что чешуи не образуют чёткие правильные ряды, особенно в передней части (у головы), где они заметно мельче остальных чешуй на теле. Также у многих особей определяли число генипор в нижнем продольном ряду на жаберной крышке o_i (Freyhof, Naseka, 2007). У особей, достигающих *SL* >39 мм, анализировали морфометрические признаки, обычно используемые в исследованиях по таксономии и морфологической изменчивости бычков (The freshwater fishes ..., 2004). Все измерения выполняли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по схеме “от точки до точки”. На основе полученных измерений рассчитали 23 морфометрических индекса. Статистическую обработку данных выполняли с применением программного пакета MS Excel. У мелких рыб *SL* <39 мм оценивали диагностическое значение только тех индексов, по которым были выявлены межвидовые различия у крупных особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительные исследования трубконосых бычков из выборок бассейна северо-восточной части Чёрного моря показали, что изученные особи из рек Кинтриши и Чорохи и озёр Кахабери (Западная Грузия) и Инкити (Абхазия) существенно отличаются от экземпляров из ваучерных проб, чья принадлежность к *P. marmoratus* s. stricto подтверждена ДНК-анализом (Sorokin et al., 2011), а также из выборки из р. Келасури меньшим числом ветвистых лучей во втором спинном и анальном плавниках, у них брюшные плавники, как правило, далеко не доходят до анального отверстия, в целом меньше общее число чешуй в серии вдоль середины бока, больше расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника (*aD2*) и преанальное расстояние (*aA*), короче основание второго спинного плавника и больше длина головы. У бычков *SL* >39 мм значения *aD2* и *aA* в двух группах не перекрываются (табл. 1). У мелких особей различия по морфометрическим признакам выражены слабее (табл. 2).

Таблица 1. Морфометрические характеристики трубконосых бычков (род *Proterorhinus*) из водоёмов бассейна северо-восточной части Чёрного моря

Признак	<i>P. victori</i>				<i>P. marmoratus</i>		
	Оз. Кахабери		Р. Кинтриши		Р. Чорохи	Р. Келасури	Чёрное море у р. Чёрная
	Самки (n = 10)	Самцы (n = 5)	Голотип	Паратип	Самец (n = 1)	Самцы (n = 8)	Оба пола (n = 4)
<i>TL</i> , мм	<u>50.2–59.0</u> 55.7 ± 1.02	<u>52.8–64.0</u> 57.6	58.2	50.2	79.0	<u>50.1–63.5</u> 56.5	<u>56.0–66.3</u> 62.2
<i>SL</i> , мм	<u>40.3–48.0</u> 44.8 ± 0.87	<u>42.0–51.8</u> 46.6	46.7	40.0	60.4	<u>39.3–49.7</u> 43.9	<u>45.9–52.2</u> 49.5
В % <i>SL</i>							
<i>aD1</i>	<u>34.9–38.9</u> 36.4 ± 0.45	<u>35.1–38.0</u> 36.2	35.3	34.0	35.9	<u>32.6–35.5</u> 34.1	<u>31.6–33.3</u> 32.7
<i>aD2</i>	<u>51.0–55.8</u> 53.3 ± 0.46	<u>51.5–52.9</u> 52.1	52.9	50.8	53.2	<u>46.4–50.4</u> 48.8	<u>47.7–50.0</u> 48.9
<i>aV</i>	<u>28.0–32.5</u> 30.3 ± 0.46	<u>27.8–31.0</u> 29.5	29.3	26.3	31.3	<u>26.0–29.7</u> 27.7	<u>28.2–32.6</u> 29.7
<i>aA</i>	<u>57.4–61.1</u> 59.6 ± 0.45	<u>56.3–59.3</u> 57.9	57.8	57.5	57.5	<u>52.6–55.3</u> 53.6	<u>52.4–55.8</u> 54.4
<i>a-anus</i>	<u>53.2–58.1</u> 55.6 ± 0.54	<u>52.4–55.2</u> 54.3	54.0	52.0	53.8	<u>46.5–50.7</u> 48.7	<u>51.9–53.6</u> 52.5
<i>lpc</i>	<u>12.8–17.3</u> 14.3 ± 0.45	<u>14.3–16.1</u> 15.3	13.5	11.3	14.2	<u>13.7–17.5</u> 15.9	<u>15.1–17.0</u> 15.9
<i>H</i>	<u>20.7–25.8</u> 22.4 ± 0.45	<u>20.7–22.8</u> 21.7	24.0	21.3	23.2	<u>21.0–23.7</u> 22.3	<u>20.7–21.8</u> 21.2
<i>h</i>	<u>9.2–10.7</u> 9.9 ± 0.16	<u>9.9–11.9</u> 10.8	11.8	10.3	12.4	<u>11.2–13.1</u> 11.9	<u>11.1–13.2</u> 12.2
<i>lD1</i>	<u>13.5–18.4</u> 16.3 ± 0.47	<u>14.5–17.7</u> 15.9	15.4	15.5	18.1	<u>15.4–18.3</u> 16.5	<u>15.3–15.9</u> 15.6
<i>lD2</i>	<u>34.0–41.9</u> 38.4 ± 0.79	<u>36.0–38.8</u> 37.6	39.2	41.8	38.3	<u>37.4–43.4</u> 40.9	<u>40.3–45.1</u> 42.9
<i>lA</i>	<u>26.6–31.8</u> 28.9 ± 0.60	<u>25.2–30.0</u> 27.8	30.2	36.0	31.8	<u>28.3–32.2</u> 30.7	<u>29.2–36.6</u> 33.8
<i>lP</i>	<u>25.1–29.9</u> 27.6 ± 0.63	<u>24.7–30.4</u> 27.5	29.8	30.0	34.9	<u>26.5–31.0</u> 29.3	<u>27.0–31.2</u> 28.6
<i>lV</i>	<u>19.5–25.2</u> 22.1 ± 0.55	<u>21.2–23.4</u> 22.1	22.5	25.5	23.8	<u>23.3–25.7</u> 24.0	<u>20.4–22.2</u> 21.5
<i>lC</i>	<u>23.5–26.1</u> 24.9 ± 0.26	<u>21.7–25.2*</u> 23.7	24.0	26.3	28.3	<u>26.1–28.5</u> 27.6	<u>22.0–26.8</u> 25.3
<i>w</i>	<u>5.2–7.9</u> 6.3 ± 0.25	<u>5.1–7.1</u> 6.2	6.0	6.8	7.1	<u>5.5–7.6</u> 6.2	<u>5.5–6.1</u> 5.9
<i>c</i>	<u>31.3–35.1</u> 33.3 ± 0.38	<u>32.1–33.8</u> 33.0	31.9	32.5	32.6	<u>29.8–31.0</u> 30.4	<u>28.8–32.2</u> 30.1

Таблица 1. Окончание.

Признак	<i>P. victori</i>					<i>P. marmoratus</i>	
	Оз. Кахабери		Р. Кинтриши		Р. Чорохи	Р. Келасури	Чёрное море у р. Чёрная
	Самки (n = 10)	Самцы (n = 5)	Голотип	Паратип	Самец (n = 1)	Самцы (n = 8)	Оба пола (n = 4)
	<i>V % c</i>						
<i>ao</i>	$\frac{23.2-33.3}{28.6 \pm 0.99}$	$\frac{29.8-31.7}{30.6}$	32.2	30.0	35.0	$\frac{28.9-36.2}{32.3}$	$\frac{23.8-31.8}{29.5}$
<i>o</i>	$\frac{20.3-26.7}{23.6 \pm 0.74}$	$\frac{19.8-22.9}{21.6}$	21.5	24.6	21.3	$\frac{17.2-24.4}{21.4}$	$\frac{15.5-22.0}{19.0}$
<i>io</i>	$\frac{12.7-20.3}{15.2 \pm 0.82}$	$\frac{13.4-17.5}{15.7}$	14.8	16.2	18.3	$\frac{10.3-17.3}{14.5}$	$\frac{11.0-14.6}{12.6}$
<i>hc</i>	$\frac{57.0-69.3}{62.0 \pm 1.16}$	$\frac{60.3-64.2}{62.0}$	67.8	61.5	76.7	$\frac{63.1-69.7}{66.7}$	$\frac{64.3-68.9}{66.3}$
<i>hw</i>	$\frac{56.3-66.7}{60.5 \pm 1.01}$	$\frac{56.7-64.5}{59.2}$	66.4	56.2	76.7	$\frac{55.7-63.1}{59.4}$	$\frac{54.8-62.1}{57.8}$
<i>ln</i>	$\frac{9.3-14.9}{11.9 \pm 0.68}$	$\frac{7.2-14.9}{11.0}$	7.4	9.2	10.2	$\frac{8.8-14.1}{11.5}$	$\frac{5.3-11.9}{8.3}$
<i>io/o, %</i>	$\frac{49.8-84.0}{64.5 \pm 3.34}$	$\frac{61.5-80.3}{72.6}$	68.8	65.9	85.9	$\frac{46.7-90.5}{69.0}$	$\frac{55.3-78.9}{67.4}$

Примечание. *TL, SL* – общая и стандартная длина тела; *aD1, aD2, aV, aA* и *a-anus* – расстояния от переднего конца рыла до начала соответственно первого и второго спинных, брюшных и анального плавников и до анального отверстия; *lpc* – длина хвостового стебля; *H* – наибольшая высота тела перед спинным плавником, *h* – высота хвостового стебля; *ID1, ID2, IA* – длина основания соответственно первого и второго спинных и анального плавников; *IP, IV, IC* – длина соответственно грудного, брюшных и хвостового плавников; *w* – толщина хвостового стебля; *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *io* – межглазничное расстояние, *hc* – высота головы на уровне затылка, *hw* – наибольшая толщина головы, *ln* – длина носовых трубочек. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка; *n* – число исследованных особей, экз.; **n* = 4.

Ранее на основе анализа изменчивости митохондриального гена *COI* была выявлена самостоятельная филетическая линия трубконосых бычков, включающая гаплотипы особей из р. Кинтриши в Грузии и р. Мчишта (Чёрная) в Абхазии, обозначенная авторами (Zarei et al., 2022. P. 133) как “*P. sp.*”. Эта линия обнаруживает существенную генетическую дивергенцию от линии собственно бычка-цуцика *P. marmoratus s. stricto* и наиболее близка к филетической линии *Proterorhinus sp.*, представленной гаплотипом единственного экземпляра из Кумо-Маньчской впадины (Neilson, Stepien, 2009). Гаплотипы другой части особей из рек восточной части Черноморского бассейна (реки Кодори, Кинтриши) попали в одну филетическую линию, определяемую как *P. semilunaris*, с гаплотипами особей из бассейна западной части Чёрного моря (бассейн Дуная, Днестра, Одесский залив, Кучурганское водохранилище, Симферополь), водоёмов Греции, и цуциков, акклиматизировавшихся в озёрах Северной Америки (Zarei et al., 2022).

Таким образом, выявленная морфологическая гетерогенность изученных трубконосых бычков из бассейна северо-восточной части Чёрного моря соответствует генетическим данным и свидетельствует о том, что они представлены здесь двумя видами, диагностируемыми по совокупности морфологических признаков. Описание нового вида представлено ниже.

***Proterorhinus victori sp. nova* –
трубконосый бычок Виктора**

(рис. 1–3, табл. 1, 2)

Proterorhinus marmoratus (non Pallas, 1814): Барач, 1941. С. 262 (partim: Батуми); Берг, 1949. С. 1100 (partim: Чёрное море – partim); Эланидзе, 1983. С. 258 (partim: р. Чорохи, оз. Инкити); Kottelat, 1997. P. 181 (partim); Pinchuk et al., 2004. P. 72 (partim: Чёрное море – partim); Васильева, 2007. С. 172 (partim: восточная часть Чёрного моря – partim); Парин и др., 2014. С. 502 (partim).

Таблица 2. Некоторые морфометрические характеристики мелких трубконосых бычков (род *Proterorhinus*) из бассейна северо-восточной части Чёрного моря

Признак	<i>P. victori</i>		<i>P. marmoratus</i>		
	Р. Кинтриши	Р. Инкити	Р. Келасури	Казачья бухта	Стрелецкая бухта
	(<i>n</i> = 2)	(<i>n</i> = 10)	(<i>n</i> = 12)	(<i>n</i> = 3)	(<i>n</i> = 3)
<i>SL</i> , мм	<u>20.5–21.5</u> 21.0	<u>27.5–34.2</u> 30.7 ± 0.63	<u>29.0–38.0</u> 32.8 ± 0.83	<u>26.0–32.7</u> 28.2	<u>23.6–28.5</u> 25.9
В % <i>SL</i>					
<i>aD2</i>	<u>52.1–56.1</u> 54.1	<u>48.1–53.3</u> 50.4 ± 0.54	<u>48.0–51.5</u> 49.6 ± 0.30	<u>45.0–47.7</u> 46.4	<u>49.2–50.9</u> 50.0
<i>aA</i>	<u>57.2–60.0</u> 58.6	<u>54.9–59.7</u> 57.9 ± 0.52	<u>53.3–57.2</u> 55.7 ± 0.36	<u>54.6–59.0</u> 56.1	<u>51.2–54.2</u> 53.0
<i>lD2</i>	<u>32.7–40.5</u> 36.6	<u>35.4–46.6</u> 39.5 ± 0.97	<u>38.3–41.2</u> 40.0 ± 0.22	<u>43.5–47.7</u> 45.5	<u>47.0–49.2</u> 48.4
<i>c</i>	<u>35.1–35.8</u> 35.5	<u>31.6–36.1</u> 33.5 ± 0.49	<u>29.9–32.4</u> 31.3 ± 0.22	<u>27.3–31.2</u> 29.0	<u>29.3–32.6</u> 31.2
В % <i>c</i>					
<i>o</i>	<u>29.2–29.9</u> 29.6	<u>19.8–26.8</u> 22.9 ± 0.65	<u>20.8–27.7</u> 24.4 ± 0.67	<u>22.0–29.2</u> 26.8	<u>24.4–25.3</u> 24.8
<i>io</i>	<u>13.0–14.6</u> 13.8	<u>11.9–19.6</u> 16.4 ± 0.86	<u>11.8–18.2</u> 16.0 ± 0.62	<u>12.4–14.1</u> 13.1	<u>11.1–13.3</u> 12.5
<i>io/o</i> , %	<u>43.5–50.0</u> 46.8	<u>50.0–90.5</u> 72.6 ± 4.75	<u>50.0–81.8</u> 67.5 ± 3.72	<u>47.6–58.5</u> 51.2	<u>45.5–52.6</u> 50.2

Примечание. Обозначения признаков см. в табл. 1.

Proterorhinus nasalis (non De Filippi, 1863): Kottelat, Freyhof, 2007. P. 589 (partim: западное побережье Кавказа в России и Грузии – partim).

Proterorhinus sp.: Zarei et al., 2022. P. 133.

Голотип. ЗММУ Р-24619 – самка, общая длина тела (*TL*) 58.2 мм, *SL* 46.7 мм, р. Кинтриши у с. Хуцубани, 06.07.1987 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева.

Паратипы. ЗММУ Р-17487 – 15 экз.: 10 самок *TL* 50.2–59.0 мм, *SL* 40.3–48.0 мм, пять самцов *TL* 52.8–64.0 мм, *SL* 42.0–51.8 мм, оз. Кахабери (район Батуми), 23.07.1960 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе; Р-24620 – 1 экз., самка *TL* 50.2 мм, *SL* 40.0 мм, собран вместе с голотипом.

Дополнительный материал. ЗММУ Р-3024 – 1 экз., самка *SL* 33.0 мм, низовье р. Кинтриши, 03.09.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (экземпляр пересушен); ЗММУ Р-17483 – 44 экз. *SL* 18.0–34.2 мм, оз. Инкити, 01.07.1961 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе; Р-19061 – 1 экз., зрелый вскрытый самец с тёмной окраской, с повреждённой урогенитальной папиллой, *SL* 60.4 мм,

р. Чорохи, 25.04.1961 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе; Р-19335 – 2 экз., самки *SL* 20.5 и 21.5 мм, собраны вместе с голотипом.

Диагноз. Во втором спинном плавнике, как правило, не более 16½ ветвистых лучей, в анальном плавнике обычно 13½; общее число чешуй в серии вдоль середины бока, включая чешуи на хвостовом плавнике, не превышает 50; брюшные плавники не достигают анального отверстия, как правило, далеко не доходят; у особей *SL* ≥ 40 мм расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника превышает 50% *SL*, а до начала анального плавника – более 56% *SL*; длина головы (*c*) 31–35% *SL*; глаз большой, как правило, более 20% *c*, всегда заметно больше межглазничного расстояния, обычно не достигающего 20% *c*.

Описание. Общий внешний вид представлен на рис. 1–3. Мелкий бычок, по данным Эланидзе (1983), *TL* самых крупных самцов из р. Чорохи не превышала 90.5 мм, самок – 76.0 мм. Тело сжато с боков, голова конической формы, содер-

жится 2.8–3.2 раза в *SL*, толщина головы чаще меньше её высоты; наибольшая высота тела перед первым спинным плавником содержится 3.9–4.8 раза в *SL*, после начала первого спинного плавника тело постепенно понижается, минимальная высота тела на уровне хвостового стебля содержится 8.1–10.9 раза в *SL*. Хвостовой стебель высокий, относительно короткий, сильно сжат с боков. Глаза большие, выступают над верхним профилем головы, горизонтальный диаметр глаза, как правило, превышает 20% длины головы (у всех изученных особей из рек Кинтриши, Чорохи и оз. Инкити и у 93.3% рыб из оз. Кахабери). Межглазничное расстояние заметно меньше горизонтального диаметра глаза. Длина трубочек передних ноздрей варьирует, верхняя челюсть несколько нависает над нижней.

D1 (V) VI (VII), *D2* I (14½) 15½–16½ (17½), *A* I (12½) 13½ (14½); пять лучей в первом спинном плавнике обнаружены у 1 экз. из р. Кинтриши (25%) и у 1 экз. из оз. Кахабери (6.7%), семь лучей – у 1 экз. из оз. Кахабери (6.7%); во втором

спинном плавнике 17½ ветвистых лучей обнаружено только у голотипа. В анальном плавнике 14½ ветвистых лучей было у паратипа из р. Кинтриши, одного паратипа из оз. Кахабери (6.7%) и у самца из р. Чорохи. В брюшных плавниках по шесть лучей, в грудном – 15–16 лучей. Плавниковая кайма задней части первого и кайма передней части второго спинного плавника у особей из р. Кинтриши не соприкасаются, разделены выраженным промежутком (рис. 1, 2г). У единственного изученного зрелого самца из р. Чорохи они сливаются (рис. 3); у бычков из оз. Кахабери они сливаются у большей части особей (53.3%), среди остальных чаще (26.6%) встречаются особи с небольшим промежутком между плавниками, как и у большинства (60%) изученных наиболее крупных особей из оз. Инкити. Воротник присоски брюшных плавников без лопастинок, длина брюшных плавников содержится 3.9–5.1 раза в *SL*; у всех изученных бычков плавники не достигают анального отверстия, обычно оканчиваясь на значительном расстоянии: у половины особей

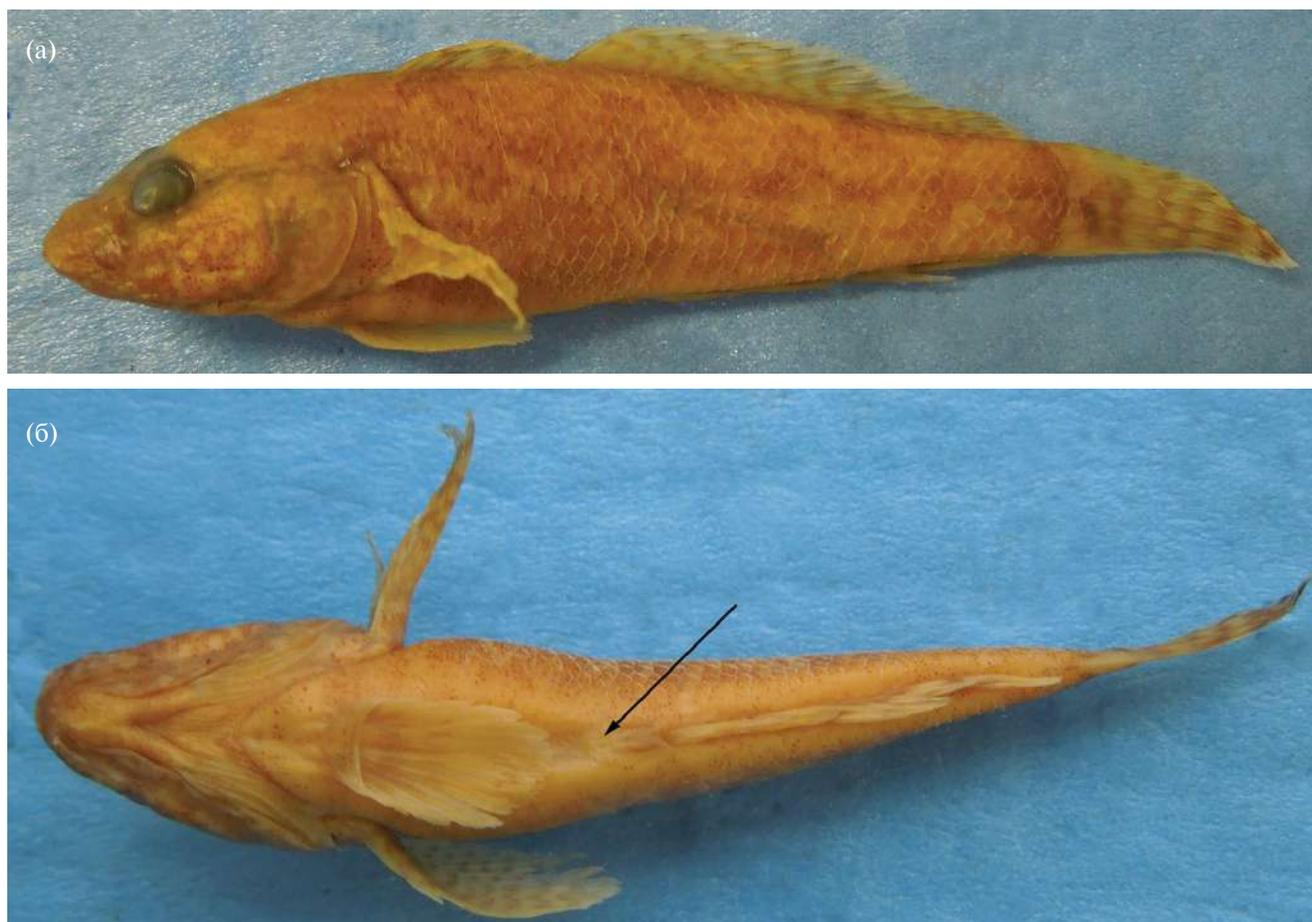


Рис. 1. *Proterorhinus victori* sp. nova, голотип, ЗММУ Р-24619, р. Кинтриши, самка *SL* 46.7 мм, вид: а – сбоку, б – снизу; здесь и на рис. 2: (→) – анальное отверстие.

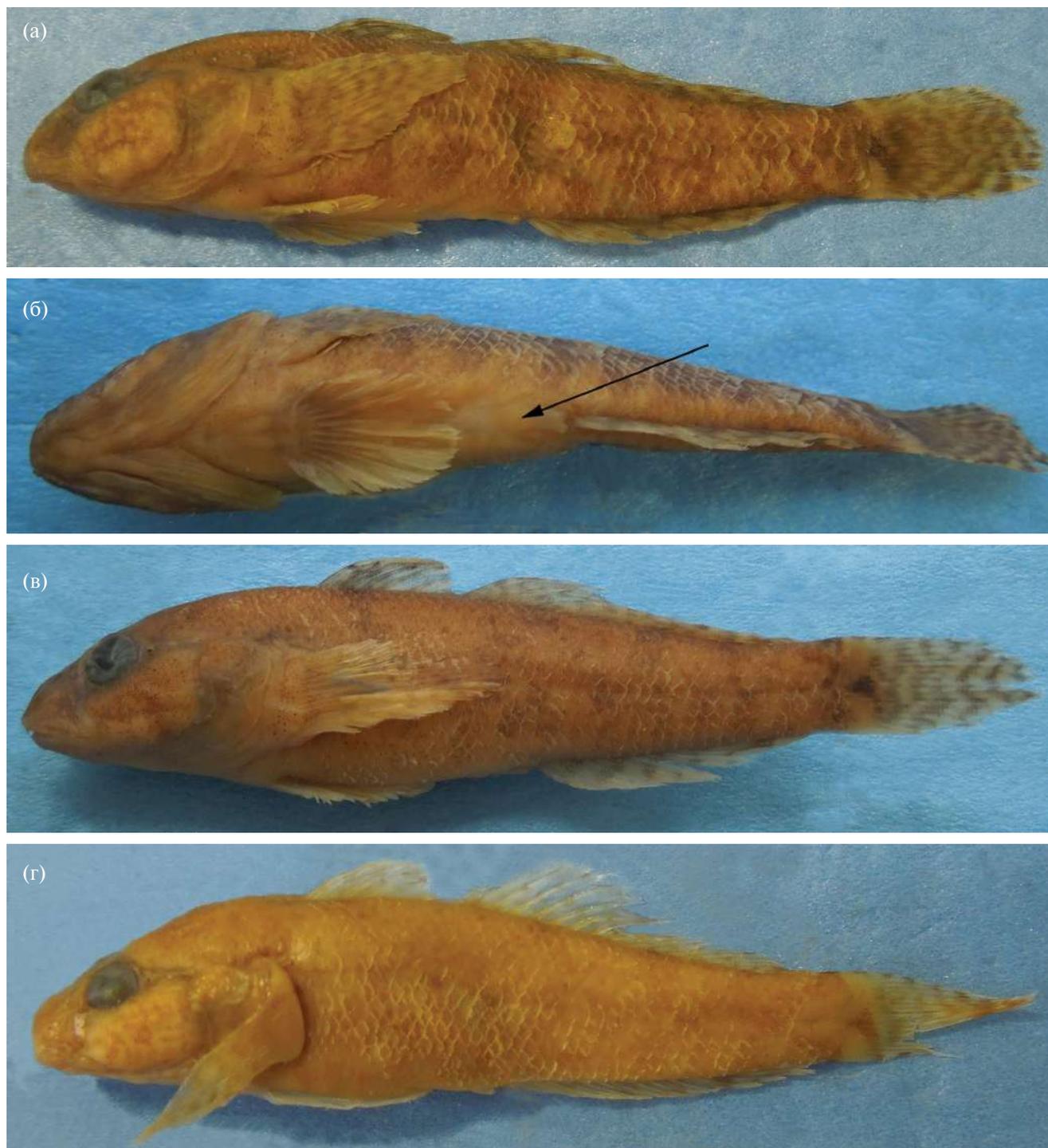


Рис. 2. *Proterorhinus victori* sp. nova, паратипы: а–в – ЗММУ P-17487, оз. Кахабери: а, б – самка SL 47.5 мм, вид соответственно сбоку и снизу; в – самка SL 45.0 мм; г – P-24620, р. Кинтриши, самка SL 40.0 мм.

из р. Кинтриши, включая голотип (рис. 1б), всех бычков из оз. Кахабери (рис. 2б) и р. Чорохи и большей части рыб из оз. Инкити (90%).

Тело покрыто ктеноидной чешуёй, общее число чешуй в серии вдоль середины бока у особей из р. Кинтриши варьировало от 42 до 48, у

особи из р. Чорохи их было около 44, как и у изученных особей из оз. Инкити, а у бычков из оз. Кахабери варьировало от 44 до 50, у большинства особей (53.3%) было около 49–50 чешуй. Затылок, верхняя часть жаберных крышек, стебли грудных плавников, грудь и брюхо покрыты циклоидной чешуёй. Система сейсмодатчиков



Рис. 3. *Proterorhinus victori* sp. nova, половозрелый самец SL 60.4 мм из р. Чорохи, ЗММУ Р-19061.

каналов и генипор головы соответствует данному ранее описанию (Ahnelt, Duchkowitsch, 2001), число генипор в ряду o ; варьировало у изученных рыб от 6 до 16, при этом часто наблюдалась явная асимметрия: так, у экземпляра из р. Чорохи на левой стороне было семь генипор, на правой — девять. Эти результаты очень сходны с данными предыдущих исследователей (Ahnelt, Duchkowitsch, 2001). Морфометрические признаки даны в табл. 1 и 2. Согласно данным Эланидзе (1983) и особенностям внешних характеристик зрелого крупного самца из р. Чорохи (рис. 3), во время нереста плавники у бычков удлиняются, особенно у самцов.

Окраска. У фиксированных особей общая окраска тела песчаная (р. Кинтриши) или светло-бежевая (оз. Кахабери). Нижняя часть головы, горло и брюхо до анального плавника однотонно окрашены. По бокам тела разбросаны тёмные коричневые поперечные полосы-пятна неправильной формы, образующие мраморный рисунок. Перед хвостовым плавником тёмная поперечная полоса в виде скобки, за ней тёмно-коричневое треугольное пятно с направленной вперёд вершиной, окаймлённое по бокам двумя светлыми пятнами. На голове тёмная полоса, идущая от нижнего края глаза к верхней челюсти, расширяющаяся книзу, на щеках сетчатый рисунок, тёмная полоса идёт от заднего края глаза к верхнему краю жаберной крышки. На всех плавниках (кроме брюшной присоски) неправильные полосы из мелких тёмных пятнышек (рис. 1, 2). У крупного самца из р. Чорохи всё тело и все плавники равномерно окрашены в тёмно-коричневый цвет (рис. 3), небольшая светлая кайма заметна по верхней части второго спинного плавника и на концах лучей хвостового плавника.

Распространение. К настоящему времени *P. victori* обнаружен в реках и озёрах северо-восточного побережья Чёрного моря на территории Грузии и Абхазии: реки Чорохи, Кинтриши, Мчишта, озёра Кахабери и Инкити. Эланидзе (1983) отмечал присутствие бычков рода *Proterorhinus* в нижнем течении р. Риони, в устьях рек Кодори, Бзыби, в оз. Палеостоми. Таксономический статус этих популяций пока не определён, обнаруженные нами в нижнем течении р. Келасури бычки по морфологическим признакам отнесены к виду *P. marmoratus* s. stricto.

Этимология. Вид назван в честь Виктора Павловича Васильева (23.10.1943—13.01.2024) — ведущего специалиста в области эволюционной кариологии рыб, проблем сетчатой и полиплоидной эволюции у позвоночных животных, внёсшего большой вклад в разработку теории видообразования и таксономию ряда групп рыб, включая бычков (Gobiidae) Кавказского региона.

Сравнительные замечания. Как отмечено выше, новый вид *P. victori* относится к самостоятельной филетической ветви трубконосых бычков рода *Proterorhinus*. Он обнаруживает высокий уровень генетической дивергенции от широко распространённого в бассейне северо-восточной части Чёрного моря бычка-цуцика *P. marmoratus* s. stricto, с которым наиболее сходен по внешним морфологическим признакам. Несмотря на это сходство, два вида легко диагностируются по следующему набору признаков. У *P. victori* во втором спинном плавнике, как правило, не более $16\frac{1}{2}$ ветвистых лучей, в анальном плавнике обычно $13\frac{1}{2}$; общее число чешуй в серии вдоль середины бока не превышает 50; у особей $SL \geq 40$ мм расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника превышает 50% SL , а до начала анального плавника — более

56% *SL*. У *P. marmoratus* s. stricto во втором спинном плавнике обычно не менее 17½ ветвистых лучей, в анальном плавнике, как правило, не менее 14½; общее число чешуй в серии вдоль середины бока варьирует от 47 до 57; у особей *SL* ≥ 40 мм расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника обычно меньше 50% *SL*, а расстояние до начала анального плавника меньше 56% *SL*.

От более близкого по митохондриальному геному *P. semilunaris*, также представляющему независимую филетическую линию, отдельные гаплотипы которой были отмечены в бассейне восточной части Чёрного моря (Zarei et al., 2022), новый вид отличается по следующим признакам. В анальном плавнике у *P. semilunaris* часто бывает 14½ ветвистых лучей: от 40.0–44.4% особей в изученных выборках из бассейна Днестра до 100.0% в отдельных выборках из бассейна Дуная – P-22778 и P-22779, тогда как в выборках *P. victori* преобладают особи, у которых 13½ ветвистых лучей в плавнике, а доля экземпляров с 14½ ветвистых лучей составляет от 0 до 6.7%. Брюшные плавники у *P. semilunaris* нередко доходят до анального отверстия (53.3% в пробе P-18541 из бассейна Днестра, 42.9% в пробе P-22779 из бассейна Дуная) или даже заходят за него (42.9% в пробе P-22779), а если не доходят, то оканчиваются близ анального отверстия, а у *P. victori* брюшные плавники никогда не достигают анального отверстия и, как правило, далеко до него не доходят (рис. 16). Плавниковая кайма задней части первого спинного и кайма передней части второго спинного плавника у всех изученных особей *P. semilunaris* сливаются (отмечено для этого вида также Фрейхофом и Насекой (Freyhof, Naseka, 2007)), тогда как у многих экземпляров *P. victori* плавники разделены выраженным промежутком (от 26.6% бычков из оз. Кахабери до 60–100% крупных особей из оз. Инкити и из р. Кинтриши). У особей *P. semilunaris* *SL* ≥ 40 мм длина головы 27.1–32.6% *SL*, в среднем 29.9–30.6%, а у *P. victori* – 31–35% *SL*, в среднем 33.0–33.3%. У всех особей *P. semilunaris* с сохранившейся пигментацией хорошо выражены тёмные поперечные полосы неправильной формы в передней части боков, и полоса под передней частью первого спинного плавника продолжается на спинной плавник, образуя чёткое большое тёмное пятно в передней его части; у всех изученных экземпляров *P. victori* нет аналогичных хорошо выраженных тёмных полос в передней части тела и характерного для *P. semilunaris* тёмного пятна в передней части первого спинного

плавника (рис. 1–3). Здесь следует отметить, что пятно на первом спинном плавнике, аналогичное таковому у *P. semilunaris*, приведено в описании *P. tataricus* (Freyhof, Naseka, 2007. P. 330) и хорошо видно в цитируемой работе на ряде фотографий (Fig. 2, 4).

По совокупности морфологических признаков, включённых в диагноз *P. victori*, этот новый вид хорошо дифференцируется и от других видов рода, исторически распространённых в бассейне Понто-Каспия, переописания которых на основе генетически подтверждённых популяций будут представлены в последующих публикациях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко благодарен анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся автором в рамках государственного задания Московского государственного университета № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барач Г.П. 1941. Фауна Грузии. Т. 1. Рыбы пресных вод. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 287 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 929–1382.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А., Гуровский А.Н. 2013. Филогеография и происхождение пресноводных популяций трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) Понто-Каспийского бассейна // Генетика. Т. 49. № 11. P. 1311–1321. <https://doi.org/10.7868/S0016675813110052>
- Эланидзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 319 с.
- Ahnelt H., Duchkowitz M. 2001. The lateral line system of two Ponto-Caspian gobiid species (Gobiidae, Teleostei): a comparison // Folia Zool. V. 50. № 3. P. 217–230.
- Cammaerts R., Spikmans F., van Kessel N. et al. 2012. Colonization of the Border Meuse area (the Netherlands and Belgium) by the non-native western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) (Teleostei, Gobiidae) // Aquat. Invasions. V. 7. № 2. P. 251–258. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.2.011>
- Freyhof J., Naseka A.M. 2007. *Proterorhinus tataricus*, a new tubenose goby from Crimea, Ukraine (Teleostei: Gobiidae) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 18. № 4. P. 325–334.

- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2024).
- Kottelat M. 1997. European freshwater fishes // *Biologia* (Bratislava). V. 52. Suppl. 5. 271 p.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Neilson M.E., Stepien C.A. 2009. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 96. № 3. P. 664–684. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01135.x>
- Pinchuk V.I., Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Miller P.J. 2004. *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) // The freshwater fishes of Europe. V. 8. Pt. II. Gobiidae. 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P. 72–93.
- Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D. 2011. Further studies on mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 41. № 2. P. 95–104. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.2.04>
- Stepien C.A., Tumeo M.A. 2006. Invasion genetics of Ponto-Caspian gobies in the Great Lakes: A 'cryptic' species, absence of founder effects, and comparative risk analysis // *Biol. Invasions.* V. 8. № 1. P. 61–78. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0237-x>
- Stepien C.A., Brown J.E., Neilson M.E., Tumeo M.A. 2005. Genetic diversity of invasive species in the Great Lakes versus their Eurasian source populations: insights for risk analysis // *Risk Analysis.* V. 25. № 4. P. 1043–1060. <https://doi.org/10.1111/j.1539-6924.2005.00655.x>
- The freshwater fishes of Europe. 2004. V. 8. Pt. II. Gobiidae. 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 478 p.
- Zarei F., Esmaeili H.R., Schliewen U.K., Abbasi K. 2022. Taxonomic diversity and distribution of the genus *Proterorhinus* (Teleostei: Gobiidae) in the Caucasus biodiversity hotspot with conservation implications // *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* V. 32. № 1. P. 129–138. <https://doi.org/10.1002/aqc.3728>

SPECIES DIVERSITY, DIAGNOSTIC CHARACTERS, AND DISTRIBUTION OF THE TUBENOSE GOBIES OF GENUS *PROTERORHINUS* (GOBIIDAE). I. A NEW SPECIES OF THE TUBENOSE GOBY FROM THE WATER BODIES OF THE EASTERN COAST OF THE BLACK SEA

E. D. Vasil'eva^{1, *}

¹*Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

A new species of the tubenose goby is described, found in some rivers and lakes of the Black Sea coast of Georgia and Abkhazia. In contrast to the widely distributed in the basin of the northeastern part of the Black Sea *Proterorhinus marmoratus* s. stricto, the new species typically has no more than 16½ branched rays in the dorsal fin (typically no less than 17½ rays in *P. marmoratus*), typically 13½ rays in anal fin (typically no less than 14½ rays in *P. marmoratus*); total number of scales along the mid-lateral is no more than 50 (varies from 47 to 57 in *P. marmoratus*); in specimens *SL* 40 mm or more, the distance from the anterior tip of the snout to the origin of the second dorsal fin longer than 50% *SL* (typically shorter than 50% *SL* in *P. marmoratus*) and the distance to the origin of anal fin longer than 56% *SL* (shorter than 56% *SL* in *P. marmoratus*).

Keywords: gobies, new species, *Proterorhinus*, Black Sea basin.

УДК 597.551.2.591.4.575.21

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КРАСНОПЁРОК РОДА *PSEUDASPIUS* (LEUCISCIDAE)

© 2024 г. Н. С. Романов^{1, *}

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

*E-mail: n_romanov@inbox.ru

Поступила в редакцию 29.11.2023 г.

После доработки 16.02.2024 г.

Принята к публикации 07.03.2024 г.

Впервые исследована межвидовая изменчивость флуктуирующей асимметрии, средних значений и коэффициентов вариации семи признаков у дальневосточных краснопёрок: мелкочешуйной *Pseudaspius brandtii* (Dybowski, 1872), сахалинской *P. sachalinensis* (Nikolskii, 1889), крупночешуйной *P. hakonensis* (Günther, 1877) и *P. aff. hakonensis*. Число различий между ними по разным показателям значительно варьирует. Наименьшее число различий по всем показателям характерно при сравнении крупночешуйной краснопёрки и *P. aff. hakonensis*, заметно больше – между мелкочешуйной и сахалинской, наибольшее – при сравнении последних с крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*. Последняя отличается от мелкочешуйной в меньшем числе случаев, чем крупночешуйная, что может быть результатом её происхождения путём гибридизации крупночешуйной краснопёрки с мелкочешуйной. Наименьшая сумма дисперсий флуктуирующей асимметрии по всем признакам отмечена для мелкочешуйной краснопёрки, очевидно, это связано с более высоким уровнем стабильности развития, обусловленным лучшей адаптированностью её к местам размножения.

Ключевые слова: дальневосточные краснопёрки, *Pseudaspius*, флуктуирующая асимметрия, коэффициент вариации, средние значения признаков, изменчивость.

DOI: 10.31857/S0042875224060026 EDN: QSLMJ1

Род *Tribolodon*, дальневосточные краснопёрки-угаи, Соваж описал в 1883 г. (Sauvage, 1883). По результатам генетических исследований последних лет дальневосточные краснопёрки включены в род *Pseudaspius* Dybowski, 1869 – амурские плоскоголовые жерехи (Dyldin et al., 2020; Sakai et al., 2020; Dyldin, Orlov, 2021; Fricke et al., 2024). Эти рыбы, эндемики Дальнего Востока, привлекают внимание исследователей в первую очередь тем, что являются единственной группой среди карпообразных рыб (Cypriniformes), способной длительное время обитать в воде с океанической солёностью. Дальневосточные краснопёрки заходят в реки на нерест весной и в начале лета, после этого скатываются в море, где дальних миграций не совершают. Осенью, в октябре–ноябре, краснопёрки перемещаются на зимовку в низовья крупных рек или в солоноватоводные озёра. Весной производители скатываются на короткое время в море, таким образом нерестовый ход наблюдается не с мест зимовки, а из

моря. В изолированных озёрах могут образовывать жилые формы. Личинки краснопёрок после выхода из грунта скатываются из рек. Часть из них во время ската задерживается непродолжительное время на прогреваемых мелководьях у кос, где активно питается. До наступления половой зрелости краснопёрки в летние месяцы нагуливаются в прибрежных участках моря (Берг, 1949; Гриценко, 1982, 2002; Атлас ..., 2003). В отличие от мелкочешуйной *P. brandtii* (Dybowski, 1872) и сахалинской *P. sachalinensis* (Nikolskii, 1889) крупночешуйная краснопёрка *P. hakonensis* (Günther, 1877) неоднородна как вид и состоит из двух форм – северной и южной. Эти формы были выделены на основе генетических данных (Семина и др., 2006; Семина, 2008; Брыков и др., 2011; Рязанова, Полякова, 2012) и подтверждены результатами морфологического анализа (Гудков и др., 2010). Актуальность исследования морфологической изменчивости не вызывает сомнений и представляет значительный инте-

рес, так как позволяет оценить норму реакции того или иного вида, его адаптивные возможности. Масштабные исследования морфологической изменчивости реально демонстрируют диапазоны варьирования значений тех или иных признаков, а значит, позволяют внести изменения или дополнения в диагностические таблицы и таксономические описания видов.

Ранее были проведены исследования как межвидовой изменчивости сигов – *Coregonus*, *Coregonidae* (Канеп, 1976), гольцов – *Salvelinus*, *Salmonidae* (Романов и др., 2011; Павлов и др., 2013), дафний – *Cladocera*, *Daphniidae* (Зуйкова, Бочкарев, 2016), малоротых корюшек – *Hypomesus*, *Osmeridae* (Бу, Картавцев, 2017; Романов, 2023), так и межродовой *Sebastes*, *Sebastolobus* (*Scorpaenidae*), *Hypomesus*, *Osmerus* (*Osmeridae*) (Романов, 1999, 2023), *Huso*, *Acipenser* (*Acipenseridae*) (Крылова, Соколов, 1981; Романов, Скирин, 2011). В этих исследованиях чаще всего использовали средние значения признаков, реже коэффициент вариации. Последний служит надёжным показателем изменчивости (Яблоков, 1966, 1968; Яблоков, Этин, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Кроме этого используют флуктуирующую асимметрию, которая нашла применение как в популяционных, так и мони-

торинговых исследованиях (Суле, 1984; Захаров, 1987; Parsons, 1992; Биотест..., 1993; Romanov, 1995; Романов, 2001; Zakharov et al., 2020; Graham, 2021). Применение совокупности трёх этих показателей особенно важно при использовании небольшого числа признаков (Романов, 2013, 2017, 2022, 2023). Цель данной работы – проанализировать межвидовую изменчивость средних значений, показателей флуктуирующей асимметрии и коэффициентов вариации использованных признаков, выявить сходства и различия между видами и формами дальневосточных краснопёрок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили многолетние сборы краснопёрок из водоёмов Дальнего Востока (Романов, Ковалев, 2005; Романов, 2019, 2024). Объём материала представлен в табл. 1, места его сбора – на рис. 1. Исходя из молекулярно-генетических данных, которые указывают на существование генетической изоляции между формами крупночешуйной краснопёрки на протяжении многих поколений (Семина и др., 2006; Семина, 2008; Брыков и др., 2011; Рязанова, Полякова, 2012), северная и южная формы *P. hakonensis* рассмотрены отдельно. Северная

Таблица 1. Объём изученного материала, доля асимметричных и асимметричных по числу признаков особей, число морф и доля редких морф дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius*

Параметр	Вид, форма			
	<i>P. brandtii</i>	<i>P. hakonensis</i>	<i>P. aff. hakonensis</i>	<i>P. sachalinensis</i>
Число:				
выборок	7	6	5	5
рыб, экз.	614	320	359	261
Асимметричные особи, %	87.9 ± 1.3	93.0 ± 1.4	88.0 ± 1.9	95.4 ± 1.3
Асимметричные по числу признаков, %:				
1	33.8 ± 1.9	34.2 ± 2.7	36.5 ± 2.8	25.3 ± 2.7
2	33.0 ± 1.9	36.5 ± 2.7	33.2 ± 2.7	28.5 ± 2.8
3	20.2 ± 1.7	23.2 ± 2.4	19.7 ± 2.3	28.9 ± 2.8
4	10.4 ± 1.3	4.4 ± 1.1	8.1 ± 1.6	14.9 ± 2.2
5	1.7 ± 0.5	1.7 ± 0.7	2.5 ± 0.9	2.0 ± 0.9
6	0.7 ± 0.3	0	0	0.4 ± 0.4
7	0.2 ± 0.02	0	0	0
Число морф	4.422 ± 0.14	4.276 ± 0.10	4.279 ± 0.10	4.688 ± 0.15
Доля редких морф	0.368 ± 0.02	0.145 ± 0.02	0.144 ± 0.02	0.219 ± 0.03

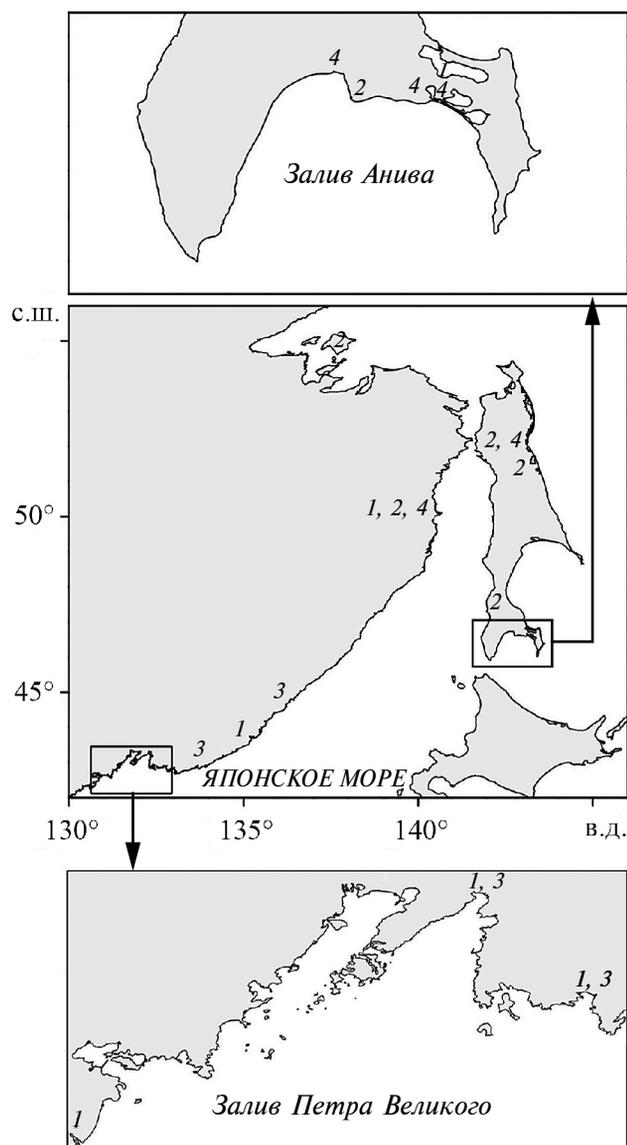


Рис. 1. Карта-схема района исследований и места сбора проб дальневосточных краснопёрок: 1 – *Pseudaspius brandtii*, 2 – *P. hakonensis*, 3 – *P. aff. hakonensis*, 4 – *P. sachalinensis*.

форма согласно первоописанию обозначена как *P. hakonensis*, южная – как *P. aff. hakonensis*.

Для анализа использовали следующие билатеральные признаки: число ветвистых лучей в грудных (*P*) и брюшных (*V*) плавниках, число заглазничных (*porb*) и подглазничных (*iorb*) костей, число каналов (сейсмодатчикной системы) второго порядка на первой заглазничной (*porb-1*), слёзной (*lacr*) и предкрышечной (*pop*) костях. Эти признаки выбраны не случайно, так как они хорошо просчитываются и вероятность ошибки при этом очень мала в отличии, например, от такого признака, как число чешуй в бо-

ковой линии. Кроме того, и парные плавники, и сейсмодатчикная система закладываются и формируются довольно рано, в течение жизни число лучей в плавниках и число каналов и пор сейсмодатчикной системы не изменяются (Дислер, 1960; Неелов, 1979; Гриценко, 2002). Возможности применения сейсмодатчикной системы в систематике рыб показаны Нееловым (1979).

Выборки сравнивали по средним значениям признаков и коэффициенту вариации, который рассчитывали по формуле: $CV = 100\sigma/M$, где σ – среднее квадратическое отклонение, M – среднее арифметическое значение признака. Ошибку коэффициента вариации вычисляли по формуле:

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

Размах изменчивости того или иного показателя рассчитывали как разницу между минимумом и максимумом. Под размерностью того или иного признака понимали величину оценки признака, в данном случае это среднее арифметическое значение для всех использованных особей.

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

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

где $A_i = (R_i - L_i)$, A_i – асимметрия i -той особи, R_i – значение признака справа, L_i – значение признака слева. В связи с ненормальным распределением значений признаков применён метод Шеффе–Бокса с нормализующим преобразованием Бокса–Кокса (Sokal, Rohlf, 1981; Palmer, Strobeck, 1986; Graham et al., 1993). Для данного преобразования использовали формулу: $d' = (|d| + 0.00005)^{0.33}$, где $d = R_i - L_i$. Таким

образом, в основной формуле для расчисления дисперсии флуктуирующей асимметрии A_i заменили на d' .

Данная формула дисперсии флуктуирующей асимметрии учитывает мерность признаков, что позволяет сравнивать уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки. Просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получаем интегральную оценку флуктуирующей асимметрии, по которой можно сравнить разные выборки между собой. При оценке доли асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке использовали показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам (Животовский, 1982). Среднее число морф в популяции вычисляли по формуле: $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$, где $p_1, p_2 \dots p$ – выборочные значения частот, m – число морф в популяции. Долю редких морф вычисляли по формуле: $h = 1 - \mu/m$. Показатель сходства (r), который является мерой попарного сходства и может быть интерпретирован как частота общих морф в сравниваемых популяциях, вычисляли по формуле: $r = \sqrt{p_1q_1} + \sqrt{p_2q_2} + \dots + \sqrt{p_mq_m}$, где $p_1, p_2 \dots p_m$ – выборочные значения частот в первой, $q_1, q_2 \dots q_m$ – во второй популяциях. Критерий идентичности популяций I , основанный на r , вычисляли по формуле:

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4}\right),$$

где N_1 и N_2 – численность 1-й и 2-й выборок, p^0 – сумма частот морф 1-й выборки, не представленных во 2-й выборке; аналогично q^0 – сумма частот тех морф, которые отсутствуют в 1-й. Величина I распределена как χ^2 с $m - 1$ степенями свободы при нулевой гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. Достоверность различий средних значений и коэффициентов вариации признаков, различий по μ и h оценивали по величине t -критерия Стьюдента (Плохинский, 1970).

При сравнении долей их ошибки вычисляли по формуле:

$$p = \sqrt{\frac{P(100 - P)}{n - 1}},$$

где p – ошибка доли; P – доля, %; n – число особей. Была применена статистическая программа Systat 5.0 (Wilkinson et al., 1992a, 1992b).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Флуктуирующая асимметрия

Наибольшая доля асимметричных особей отмечается у сахалинской краснопёрки, которая по этому показателю отличается от мелкочешуйной, крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*. Наименьшая доля характерна для мелкочешуйной, которая отличается от крупночешуйной и которая в свою очередь отличается от *P. aff. hakonensis*. Минимальная доля особей, асимметричных по одному признаку, свойственна сахалинской краснопёрке, которая отличается от всех других. Кроме того, для сахалинской краснопёрки характерны минимальная доля рыб, асимметричных по двум, и максимальная – по трём и четырём признакам. В первом случае она отличается от крупночешуйной, во втором – от мелкочешуйной и *P. aff. hakonensis*, в третьем – от всех, а мелкочешуйная – от крупночешуйной. По доле особей, асимметричных по пяти признакам, различия недостоверны. Рыбы, асимметричные по шести признакам, выявлены только у сахалинской и мелкочешуйной краснопёрок, по семи – только у последней (табл. 1). Кластеризация краснопёрок по доле асимметричных по числу признаков показывает разбиение на два кластера. Один образуют крупночешуйная краснопёрка, *P. aff. hakonensis* и мелкочешуйная, второй – сахалинская (рис. 2а).

При рассмотрении доли рыб, асимметричных по числу признаков, отмечается наибольшее среднее число морф у сахалинской краснопёрки, этим она достоверно отличается от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*. Максимальная доля редких морф характерна для мелкочешуйной краснопёрки, минимальная – для крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*. Мелкочешуйная и сахалинская краснопёрки достоверно различаются между собой и отличаются от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*, впрочем, как и по показателю сходства и критерию идентичности (табл. 1–3). Из 28 достоверных различий по доле асимметричных особей и асимметричных по числу признаков одно обнаруживается при сравнении крупночешуйной краснопёрки и *P. aff. hakonensis*, пять и два – соответственно при сравнении последних с мелкочешуйной, шесть – при её сравнении с сахалинской, которая в восьми и шести случаях отличается соответственно от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*.

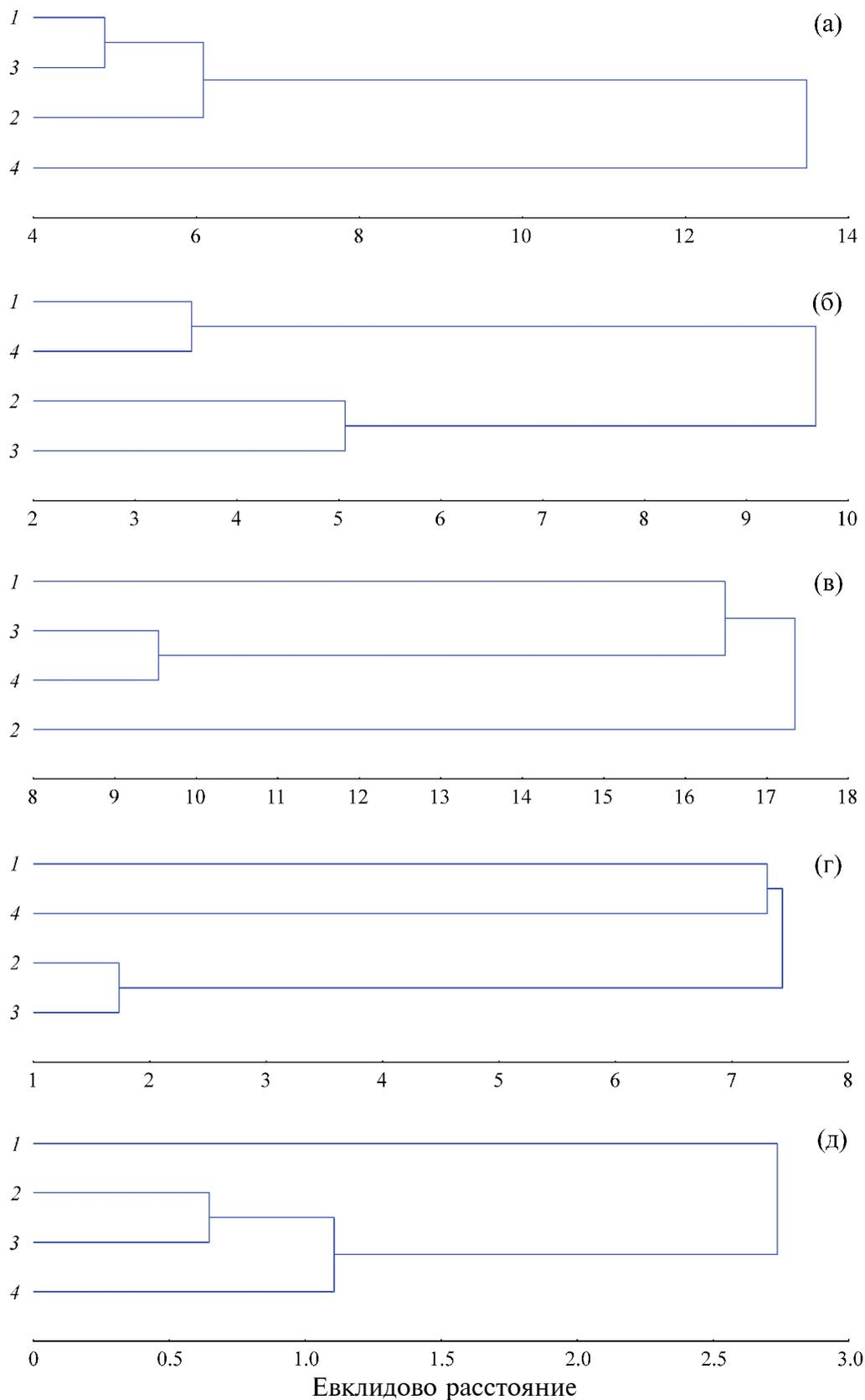


Рис. 2. Дендрограмма сходства дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius* по: а, б – доле особей, асимметричных по: а – числу признаков, б – каждому отдельному признаку; в–д – соответственно дисперсии флуктуирующей асимметрии, коэффициенту вариации и средним значениям использованных признаков. Обозначения см. на рис. 1.

Таблица 2. Попарное сравнение выборок дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius* по среднему числу морф (над диагональю) и доле редких морф (под диагональю)

Вид, форма	1	2	3	4
1		0.8	0.8	1.3
2	7.9***		0.1	2.3*
3	7.9***	0		2.3*
4	4.1***	11.5***	18.1***	

Примечание. Здесь и в табл. 3, 6, 9, 10: 1 – *P. brandtii*, 2 – *P. hakonensis*, 3 – *P. aff. hakonensis*, 4 – *P. sachalinensis*. Здесь и в табл. 3, 6, 9: различия достоверны при *p*: * <0.05, ** <0.01, *** <0.001.

Таблица 3. Попарное сравнение выборок дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius* по показателю сходства (над диагональю) и критерию идентичности (под диагональю)

Вид, форма	1	2	3	4
1		0.977 ± 0.007	0.972 ± 0.008	0.964 ± 0.009
2	36.2***		1.000	0.989 ± 0.006
3	43.4***	0		0.983 ± 0.007
4	52.4***	11.5*	18.1**	

По доле асимметричных особей по числу заглазничных и подглазничных костей от числа асимметричных случаев мелкочешуйная и сахалинская краснопёрка схожи и отличаются от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis* по числу заглазничных костей. По числу подглазничных костей сахалинская отличается от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*. По этому показателю достоверных различий между краснопёрками намного меньше – шесть: крупночешуйная, как и *P. aff. hakonensis*, в одном случае отличается от мелкочешуйной краснопёрки и в двух от сахалинской. По остальным признакам краснопёрки по этому показателю не различаются, а кластеризация показывает разбиение на два кластера: один объединяет мелкочешуйную и сахалинскую краснопёрок, а второй – крупночешуйную и *P. aff. hakonensis* (табл. 4, рис. 2б).

По дисперсии флуктуирующей асимметрии по числу ветвистых лучей в грудных плавниках достоверные различия между видами и формами краснопёрок отсутствуют, а по числу лучей в брюшных плавниках для мелкочешуйной характерно наименьшее значение, что отличает её от крупночешуйной и сахалинской. По числу заглазничных костей крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* характеризуются наименьшей, а по числу подглазничных – наибольшей дисперсией, по которым они достоверно отличаются от мелкочешуйной и сахалинской краснопёрки.

По числу каналов на первой заглазничной кости мелкочешуйная отличается от всех наименьшим значением, крупночешуйная отличается от *P. aff. hakonensis*, а сахалинская краснопёрка – от крупночешуйной. По числу каналов на слёзной кости минимальное значение дисперсии характерно для мелкочешуйной краснопёрки, которым она отличается от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*, а сахалинская отличается от крупночешуйной. По числу каналов на предкрышечной кости мелкочешуйная имеет минимальное значение дисперсии и этим отличается от всех остальных. Минимальная сумма дисперсий по всем признакам характерна для мелкочешуйной краснопёрки, что отличает её от всех, а крупночешуйная краснопёрка отличается от *P. aff. hakonensis* и сахалинской (табл. 5, 6). По данному показателю между видами и формами отмечается 27 различий – крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* различаются в двух случаях: от мелкочешуйной они отличаются соответственно в семи и шести, а от сахалинской – в пяти и двух случаях. Между мелкочешуйной и сахалинской отмечается пять различий. Кластеризация по дисперсии флуктуирующей асимметрии всех признаков показывает разбиение на три кластера: один образуют *P. aff. hakonensis* и сахалинская краснопёрка, другой – мелкочешуйная. Обособленно располагается кластер крупночешуйной краснопёрки (рис. 2в).

Таблица 4. Флуктуирующая асимметрия у особей дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius*

Вид, форма	Доля асимметричных рыб, % числа случаев асимметрии						
	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>
<i>P. brandtii</i>	18.6 ± 1.6	7.0 ± 1.3	14.0 ± 1.4	1.4 ± 0.2	18.5 ± 1.6	18.5 ± 1.6	22.0 ± 1.7
<i>P. hakonensis</i>	21.9 ± 2.3	8.3 ± 1.5	4.1 ± 1.1	3.2 ± 1.0	15.5 ± 2.0	22.3 ± 2.3	24.7 ± 2.4
<i>P. aff. hakonensis</i>	21.7 ± 2.4	8.1 ± 1.6	6.1 ± 1.4	3.4 ± 1.0	17.9 ± 2.2	22.1 ± 2.4	20.7 ± 2.3
<i>P. sachalinensis</i>	18.8 ± 2.4	7.2 ± 1.6	15.5 ± 2.2	1.0 ± 0.4	20.3 ± 2.5	16.0 ± 2.3	21.2 ± 2.5

Примечание. Здесь и в табл. 5–9: *P* и *V* – число ветвистых лучей в грудных и брюшных плавниках; *porb*, *iorb* – число заглазничных и подглазничных костей; *porb-1*, *lacr*, *pop* – число каналов (сейсмодатчиков) второго порядка соответственно на первой заглазничной, слёзной и предкрышечной костях.

Таблица 5. Дисперсия флуктуирующей асимметрии ($\times 10^{-3}$) некоторых признаков у дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius*

Вид, форма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>	Сумма
<i>P. brandtii</i>	0.744	1.526	14.285	4.612	11.175	9.579	2.463	44.38
<i>P. hakonensis</i>	0.881	1.909	9.273	8.093	48.053	14.898	5.258	88.37
<i>P. aff. hakonensis</i>	0.833	1.748	10.482	8.544	30.906	12.852	4.307	69.67
<i>P. sachalinensis</i>	0.891	2.090	17.241	3.272	27.117	11.123	4.547	66.28

Изменчивость признаков

По коэффициентам вариации по числу лучей в грудных плавниках мелкочешуйная краснопёрка достоверно отличается от крупночешуйной и сахалинской, а *P. aff. hakonensis* – от последней и крупночешуйной краснопёрки. По числу лучей в брюшных плавниках мелкочешуйная и сахалинская краснопёрки схожи, но отличаются как от крупночешуйной, так и от *P. aff. hakonensis*. По числу заглазничных костей мелкочешуйная и сахалинская краснопёрки отличаются от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*, которая отличается от крупночешуйной краснопёрки. По числу подглазничных костей, каналов на слёзной и предкрышечных костях мелкочешуйная и сахалинская краснопёрки отличаются от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*. По числу каналов на первой заглазничной кости мелкочешуйная отличается от всех, а сахалинская – от *P. aff. hakonensis*. По сумме коэффициентов вариации всех признаков можно отметить наименьшее значение этого показателя у мелкочешуйной краснопёрки, наибольшее – у *P. aff. hakonensis*, а сахалинская и крупночешуйная занимают промежуточное положение (табл. 6, 7). При сравнении по коэффициенту вариации между краснопёрками отмечается 36 различий: в наибольшей степени крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* от-

личаются от мелкочешуйной – соответственно восемь и семь случаев – и от сахалинской – пять и семь случаев. Сахалинская в шести случаях отличается от мелкочешуйной. Крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* различаются между собой в трёх случаях. Кластеризация по коэффициентам вариации всех признаков демонстрирует деление на три кластера: один объединяет крупночешуйную краснопёрку и *P. aff. hakonensis*, а два других образуют мелкочешуйная и сахалинская (рис. 2г).

Средние значения признаков

Сравнение по средним значениям признаков показывает, что все виды краснопёрок и *P. aff. hakonensis* достоверно различаются по числу лучей в брюшных плавниках и за одним исключением по числу лучей в грудных – крупночешуйная не отличается от сахалинской. По числу заглазничных костей мелкочешуйная и сахалинская отличаются от крупночешуйной и *P. aff. hakonensis*, а по числу подглазничных костей сахалинская и мелкочешуйная отличаются от крупночешуйной. По числу каналов на первой заглазничной, слёзной и предкрышечной костях все виды и *P. aff. hakonensis* различаются между собой с высоким уровнем значимости. По средним значениям признаков можно отметить 36 различий

Таблица 6. Значимые различия между видами и формами дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius* по дисперсии флуктуирующей асимметрии (над диагональю) и коэффициентам вариации признаков (под диагональю)

Вид, форма	1	2	3	4
1		$V^*, porb^{**}, iorb^{***}, porb-1^{***}, lacr^{**}, pop^{***}, \Sigma^{***}$	$porb^*, iorb^{***}, porb-1^{***}, lacr^*, pop^{***}, \Sigma^{**}$	$V^*, iorb^{**}, porb-1^{***}, pop^{***}, \Sigma^{**}$
2	$P^*, V^{***}, porb^{***}, iorb^{***}, porb-1^{***}, lacr^*, pop^{***}, \Sigma^{***}$		$porb-1^{**}, \Sigma^*$	$porb^{***}, iorb^{***}, porb-1^{***}, lacr^*, \Sigma^*$
3	$V^{***}, porb^{***}, iorb^{***}, porb-1^{***}, lacr^*, pop^{***}, \Sigma^{***}$	$P^{**}, porb^{***}, \Sigma^*$		$porb^{**}, iorb^{***}$
4	$P^*, V^{**}, iorb^{***}, porb-1^{***}, pop^*, \Sigma^{***}$	$V^{***}, porb^{***}, iorb^{***}, pop^{***}, \Sigma^{***}$	$P^{**}, V^{***}, porb^{***}, iorb^{***}, porb-1^*, pop^{**}, \Sigma^{***}$	

Таблица 7. Коэффициент вариации значений признаков у дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius*

Вид, форма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>	Сумма
<i>P. brandtii</i>	4.61 ± 0.13	4.04 ± 0.12	14.78 ± 0.44	6.31 ± 0.18	15.60 ± 0.46	13.48 ± 0.40	10.00 ± 0.29	68.82 ± 0.29
<i>P. hakonensis</i>	4.98 ± 0.14	5.40 ± 0.15	7.60 ± 0.21	8.30 ± 0.23	24.24 ± 0.72	14.95 ± 0.43	13.22 ± 0.38	78.69 ± 0.32
<i>P. aff. hakonensis</i>	4.47 ± 0.13	5.79 ± 0.17	8.86 ± 0.26	8.49 ± 0.24	24.91 ± 0.75	14.67 ± 0.42	12.55 ± 0.36	79.74 ± 0.33
<i>P. sachalinensis</i>	5.08 ± 0.16	4.61 ± 0.14	14.87 ± 0.47	5.30 ± 0.16	22.65 ± 0.74	14.36 ± 0.45	11.13 ± 0.35	78.00 ± 0.35

Таблица 8. Значения признаков у дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius*

Вид, форма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>
<i>P. brandtii</i>	$\frac{16.56 \pm 0.02}{14-19}$	$\frac{8.89 \pm 0.01}{7-11}$	$\frac{3.41 \pm 0.02}{2-4}$	$\frac{2.01 \pm 0.01}{1-3}$	$\frac{4.40 \pm 0.02}{2-7}$	$\frac{4.78 \pm 0.02}{3-7}$	$\frac{9.68 \pm 0.03}{7-13}$
<i>P. hakonensis</i>	$\frac{16.08 \pm 0.04}{13-19}$	$\frac{8.06 \pm 0.02}{6-10}$	$\frac{3.00 \pm 0.01}{2-4}$	$\frac{2.03 \pm 0.01}{2-3}$	$\frac{2.26 \pm 0.02}{1-6}$	$\frac{4.14 \pm 0.03}{2-6}$	$\frac{6.70 \pm 0.04}{5-11}$
<i>P. aff. hakonensis</i>	$\frac{16.45 \pm 0.03}{15-18}$	$\frac{8.22 \pm 0.02}{6-9}$	$\frac{3.02 \pm 0.01}{2-4}$	$\frac{2.02 \pm 0.01}{1-3}$	$\frac{2.54 \pm 0.03}{1-6}$	$\frac{4.39 \pm 0.02}{2-6}$	$\frac{7.04 \pm 0.04}{7-11}$
<i>P. sachalinensis</i>	$\frac{16.14 \pm 0.04}{14-18}$	$\frac{7.96 \pm 0.02}{7-9}$	$\frac{3.58 \pm 0.02}{2-5}$	$\frac{2.01 \pm 0.01}{2-3}$	$\frac{3.29 \pm 0.03}{1-6}$	$\frac{4.61 \pm 0.03}{3-7}$	$\frac{7.41 \pm 0.04}{5-10}$

Примечание. Под чертой – пределы варьирования значений признака.

между краснопёрками: крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* отличаются от мелкочешуйной – соответственно семь и шесть отличий – и от сахалинской – по шесть отличий, которая в шести случаях отличается от мелкочешуйной. Крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* различаются между собой в пяти случаях (табл. 8, 9). Кластеризация по средним значениям признаков показывает разбиение на два кластера: в один входят крупночешуйная, *P. aff. hakonensis* и сахалинская краснопёрки, обособленно располагается кластер мелкочешуйной краснопёрки (рис. 2д).

Суммирование выше указанных чисел различий по всем показателям даёт следующие результаты: максимальное число различий отмечается при сравнении крупночешуйной краснопёрки с мелкочешуйной и сахалинской – соответственно 28 и 26. Значительно меньше – 22 и 23 – при сравнении *P. aff. hakonensis* соответственно с мелкочешуйной и сахалинской краснопёрками, которые различаются между собой в 23 случаях. Меньше всего различий (11) отмечается между крупночешуйной краснопёркой и *P. aff. hakonensis* (табл. 10). Факторный анализ методом главных компонент показал похожую картину (рис. 3).

Таблица 9. Значимые различия между видами и формами дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius* по средним значениям признаков

Вид, форма	2	3	4
1	<i>P***, V***, porb***, iorb*, porb-1***, lacr***, pop***</i>	<i>P***, V***, porb***, porb-1***, lacr***, pop***</i>	<i>P***, V***, porb***, porb-1***, lacr***, pop***</i>
2		<i>P***, V***, porb-1***, lacr***, pop***</i>	<i>V***, porb***, iorb*, porb-1**, lacr**, pop***</i>
3			<i>P***, V***, porb***, porb-1***, lacr***, pop***</i>

Таблица 10. Число различий между видами и формами дальневосточных краснопёрок рода *Pseudaspius*

Вид, форма	2	3	4	Число отличий от других видов и форм
1	28	22	23	73
2		11	26	65
3			23	56
4				72
Суммарное число различий		133		

ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе различий между краснопёрками обращает на себя внимание тот факт, что их число по разным показателям значительно различается. Наименьшее число различий отмечается по доле асимметричных особей по признакам от числа случаев асимметрии, при этом крупночешуйная краснопёрка и *P. aff. hakonensis*, а также мелкочешуйная и сахалинская между собой не различаются. Почти в три раза больше различий по доле асимметричных и асимметричных по числу признаков особей, а также по дисперсии флуктуирующей асимметрии. Наибольшее число различий между краснопёрками отмечается по коэффициентам вариации и средним значениям признаков. Применение этих показателей при исследовании как внутри-, так и межвидовой изменчивости показало хороший результат и может считаться перспективным в дальнейших исследованиях. По четырём показателям из пяти крупночешуйная и *P. aff. hakonensis* входят в один кластер, а по дисперсии флуктуирующей асимметрии *P. aff. hakonensis* объединяется с сахалинской, что можно объяснить небольшим числом различий между ними по этому показателю.

Наименьшее число различий по всем показателям характерно при сравнении крупночешуйной краснопёрки и *P. aff. hakonensis*, заметно больше — между мелкочешуйной и сахалинской,

а наибольшее — при сравнении последних с крупночешуйной краснопёркой и *P. aff. hakonensis*. Такая картина совпадает с данными по митохондриальной ДНК: различия между крупночешуйной краснопёркой и двумя другими видами — мелкочешуйной и сахалинской — составляют 10.9%, а между мелкочешуйной и сахалинской — 8.5% (Брыков и др., 2013). *P. aff. hakonensis* отличается от мелкочешуйной в меньшем числе случаев, чем крупночешуйная, что может быть результатом её происхождения путём гибридизации крупночешуйной краснопёрки с мелкочешуйной (Семина и др., 2006; Семина, 2008). Картины взаимоотношений дальневосточных краснопёрок, полученные в настоящем исследовании методами одномерной статистики и методом главных компонент, довольно схожи. Похожая схема была получена при сравнении дальневосточных краснопёрок с использованием пластических признаков с применением канонического дискриминантного анализа (Золотова, Картавец, 2022). Отличия заключаются в следующем: крупночешуйная краснопёрка (общая выборка северной и южной форм) оказалась ближе к мелкочешуйной, а не к сахалинской, как в настоящем исследовании. Значительный интерес в исследовании указанных авторов представляет также сравнение пяти выборок крупночешуйной краснопёрки, в результате которого они разделились на три группы: одна — из двух рек северо-востока Сахалина,

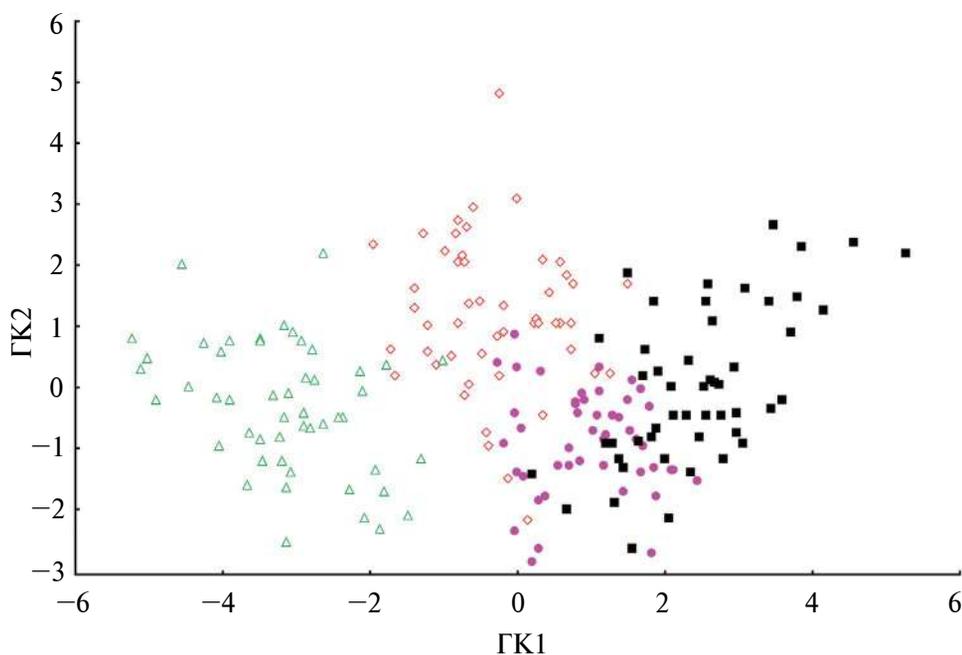


Рис. 3. Распределение видов дальневосточных краснопёрок в пространстве первых двух главных компонент (ГК) по семи использованным признакам: (△) – *Pseudaspius brandtii*, (■) – *P. hakonensis*, (●) – *P. aff. hakonensis*, (◇) – *P. sachalinensis*.

другая – из двух рек Южного Сахалина и третья, далеко отстоящая от первых двух, из Приморья (*P. aff. hakonensis* по классификации, использованной в настоящем исследовании).

Наименьшая сумма дисперсий флуктуирующей асимметрии по всем признакам характерна для мелкочешуйной краснопёрки, очевидно, это связано с более высоким уровнем стабильности развития, обусловленным лучшей адаптированностью к местам размножения. Это может проявляться даже при сравнении нерестящихся в одной реке видов. Так, сумма дисперсий по всем признакам у сахалинской и крупночешуйной краснопёрки из р. Тумнин заметно больше, чем у мелкочешуйной из этой же реки (Романов, 2024). Наименьшая сумма коэффициентов вариации всех признаков может говорить об относительной морфологической стабильности мелкочешуйной краснопёрки в ареале, что может быть связано с наличием у неё единственной экологической формы – амфидромной. Остальные виды краснопёрок имеют по две экологические формы – амфидромную и жилую (Гриценко, 2002; Долганов, 2021).

Наибольший вклад в различия между дальневосточными краснопёрками внесли признаки сейсмодатированной системы, это указывает на перспективность их использования в дальнейших исследованиях и на представителях других родов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу благодарность А.А. Баланову, М.Ю. Ковалеву, А.Д. Кухлевскому, И.Н. Моревой (ННЦМБ), В.А. Шевлякову (ТИНРО) и С.Н. Сафронову (СахГУ) за содействие в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука., 379 с.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–925.

Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. 1993. М.: Мос. отд. междунар. фонда “Биотест”, 68 с.

Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. 2011. Филогеографический анализ выявляет два периода дивергенции у крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. Т. 47. № 11. С. 1491–1500.

Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. 2013. Сравнительный анализ изменчивости митохондриальной ДНК у четырех видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Там же. Т. 49. № 3. С. 355–365.
<https://doi.org/10.7868/S0016675813030041>

Бу К.Т., Картавцев Ю.Ф. 2017. Морфометрические различия малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) и *H. nipponensis* (McAllister, 1963) (Pisces: Osmeridae) из северо-западной части Японского моря // Биология моря. Т. 43. № 6. С. 403–412.

- Гриценко О.Ф. 1982. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 22. № 6. С. 1015–1028.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 247 с.
- Гудков П.К., Полякова Н.Е., Семина А.В., Назаркин М.В. 2010. Сравнительный морфологический анализ крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* Günther, 1877 (Cyprinidae, Cypriniformes) Сахалина и южного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 772–776.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 309 с.
- Долганов В.Н. 2021. Формирование биологического разнообразия дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Биология моря. Т. 47. № 6. С. 369–380.
<https://doi.org/10.31857/S013434752106005X>
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–44.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М.: Наука, 216 с.
- Золотова А.О., Картавец Ю.Ф. 2022. Идентификация трех видов дальневосточных красноперок рода *Pseudaspius* (Osteichthyes: Cyprinidae) на основе многомерного анализа пластических признаков // Биология моря. Т. 48. № 5. С. 315–327.
<https://doi.org/10.31857/S0134347522050114>
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2016. Популяционная и межвидовая морфологическая изменчивость видов рода *Daphnia* O.F. Müller 1785 (Cladocera, Daphniidae) // Зоол. журн. Т. 95. № 7. С. 805–814.
<https://doi.org/10.7868/S0044513416050160>
- Канен С.В. 1976. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (семейство Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. № 4. С. 610–623.
- Крылова В.Д., Соколов Л.И. 1981. Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов: методические рекомендации. М.: ВНИРО, 49 с.
- Неелов А.В. 1979. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Mucocephalinae, Arteidiellinae). Л.: Наука, 208 с.
- Павлов С.Д., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озёрно-речной системы Кроноцкая (Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–670.
<https://doi.org/10.7868/S004287521306009X>
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Романов Н.С. 1999. Морфологическая изменчивость некоторых скорпеновых рыб родов *Sebastes* и *Sebastobius* (Scorpaenidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 569–572.
- Романов Н.С. 2001. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 328–335.
- Романов Н.С. 2013. Морфологическая изменчивость зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae, Pisces) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 48–56.
- Романов Н.С. 2017. Морфологическая изменчивость обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Osmeridae) из некоторых водоёмов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 15–23.
<https://doi.org/10.7868/S004287521701012X>
- Романов Н.С. 2019. Морфологическая изменчивость крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae) // Там же. Т. 59. № 3. С. 258–267.
<https://doi.org/10.1134/S004287521902022X>
- Романов Н.С. 2022. Морфологическая изменчивость японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963 (Osmeriformes, Osmeridae) Дальнего Востока // Биология моря. Т. 48. № 4. С. 273–282.
<https://doi.org/10.31857/S013434752204009X>
- Романов Н.С. 2023. Морфологическая изменчивость корюшек Osmeriformes: Osmeridae) Дальнего Востока России // Там же. Т. 49. № 1. С. 66–72.
<https://doi.org/10.31857/S0134347523010060>
- Романов Н.С. 2024. Флуктуирующая асимметрия некоторых признаков у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) (Cypriniformes, Leuciscidae) Дальнего Востока России // Там же. Т. 50. № 2. С. 123–134.
<https://doi.org/10.31857/S0134347524020031>
- Романов Н.С., Ковалев М.Ю. 2005. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Cyprinidae) из некоторых водоёмов Дальнего Востока // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 483–491.
- Романов Н.С., Скирин В.И. 2011. Морфологическая изменчивость некоторых осетровых рыб и их искусственных гибридов // Изв. ТИНРО. Т. 165. С. 283–296.
- Романов Н.С., Фролов С.В., Никаноров А.П., Репин М.Ю. 2011. Некоторые аспекты морфологической изменчивости гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. С. 458–463.
- Рязанова И.Н., Полякова Н.Е. 2012. Дифференциация крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Pisces: Cyprinidae) на российской части ареала по данным кариологического анализа и ПЦР-ПДФ-анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 48. № 2. С. 225–234.
- Семина А.В. 2008. Молекулярная эволюция и филогенетические отношения в двух группах рыб семейств Mugilidae и Cyprinidae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 23 с.
- Семина А.В., Полякова Н.Е., Брыков В.А. 2006. Генетический анализ выявляет криптический вид у дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* // Докл. РАН. Т. 407. № 4. С. 571–573.
- Суле М. 1984. Аллометрическая изменчивость: теория и следствие // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 1. С. 16–26.

- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 278 с.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 364 с.
- Яблоков А.В. 1968. Популяционная морфология животных // Зоол. журн. Т. 47. № 12. С. 1749–1765.
- Яблоков А.В., Этин В.Я. 1968. Изменчивость мери-стических признаков нутрии (*Myocastor coypus* Mol.) Азербайджана и Таджикистана // Там же. Т. 47. № 1. С. 116–121.
- Dyldin Y.V., Orlov A.M. 2021. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 1. Families Petromyzontidae–Salmonidae // J. Ichthyol. V. 61. № 1. P. 48–79.
<https://doi.org/10.1134/S0032945221010057>
- Dyldin Y.V., Hanel L., Fricke R. et al. 2020. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 45. P. 47–116.
<https://doi.org/10.5134/251251>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 07/2024).
- Graham J.H. 2021. Fluctuating asymmetry and developmental instability, a guide to best practice // Symmetry. V. 13. № 1. Article 9.
<https://doi.org/10.3390/sym13010009>
- Graham J.H., Freeman D.C., Emlen J.M. 1993. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis // Genetica. V. 89. № 1–3. P. 121–137.
<https://doi.org/10.1007/BF02424509>
- Palmer A.R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. № 17. P. 391–421.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002135>
- Parsons P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. V. 68. № 4. P. 361–364.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1992.51>
- Romanov N.S. 1995. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. V. 35. № 9. P. 171–182.
- Sakai H., Watanabe K., Goto A. 2020. A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius* // Ichthyol. Res. V. 67. № 2. P. 330–334.
<https://doi.org/10.1007/s10228-019-00726-5>
- Sauvage H.E. 1883. Sur une collection de poissons recueillie dans le lac Biwako (Japon) par M. F. Steenackers // Bull. Soc. Philomath. Paris. Ser. 7. V. 7. P. 144–150.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1981. Biometry. N.Y.: Freeman and Co., 859 p.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeuel G.K. 1992a. SYSTAT for Windows: statistics, version 5. Evanston: Systat Inc., 750 p.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Miceli S. et al. 1992b. SYSTAT for Windows: graphics, version 5. Evanston: Systat Inc., 636 p.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. 2020. Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach // Symmetry. V. 12. № 8. Article 1376.
<https://doi.org/10.3390/sym12081376>

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF FAR EASTERN REDFINS OF THE GENUS *PSEUDASPIUS* (LEUCISCIDAE)

N. S. Romanov^{1, *}

¹Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

*E-mail: n_romanov@inbox.ru

The interspecific variability of the fluctuating asymmetry, mean values, and coefficients of variation of seven characters in Far Eastern redfins (Pacific redfin *Pseudaspius brandtii* (Dybowski, 1872), Sakhalin redfin *P. sachalinensis* (Nikolskii, 1889), big-scaled redfin *P. hakonensis* (Gunther, 1877), and its southern form) have been studied for the first time. The number of differences between them can significantly vary in different indicators. The lowest number of differences in all indicators is observed between big-scaled redfin and its southern form, significantly more differences are recorded between Pacific and Sakhalin redfins, and the largest number of differences between the latter and big-scaled redfin and its southern form. The southern form of big-scaled redfin differs from the Pacific redfin in smaller cases than big-scaled redfin, which may be determined by its origin through the hybridization of big-scaled redfin with Pacific redfin. The lowest sum of variances of fluctuating asymmetry and coefficients of variation is characteristic of Pacific redfin, which is obviously associated with more stable conditions of embryonic and early post-embryonic development in the former case and may indicate its relative morphological stability in the area in the latter case.

Keywords: Far Eastern redfins, *Pseudaspius*, fluctuating asymmetry, coefficient of variation, mean values of characters, variance.

УДК 597.556.334.1(262.5)

ЕВРОПЕЙСКАЯ БАРРАКУДА *SPHYRAENA SPHYRAENA* (SPHYRAENIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ: СРАВНИТЕЛЬНОЕ ОПИСАНИЕ НОВОЙ НАХОДКИ И ПЕРСПЕКТИВЫ НАТУРАЛИЗАЦИИ

© 2024 г. И. Ю. Тамойкин¹, *, Д. Н. Куцын¹, И. В. Вдодович¹, П. И. Дончик¹

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

*E-mail: igortamoikin@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024 г.

После доработки 19.02.2024 г.

Принята к публикации 26.02.2024 г.

Европейскую барракуду *Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758) регистрируют в Чёрном море единично, однако в XXI веке её находки участились. В работе приведены результаты биологического анализа пойманной у берегов Крыма (г. Севастополь) в 2022 г. половозрелой самки барракуды общей длиной 35.4 см, массой 196.4 г в возрасте 4+. Ооциты в яйцниках массой 1.999 г были на стадии резорбции. В пищеварительном тракте обнаружены фрагменты позвоночника неидентифицированной рыбы. По литературным данным приведены биологические характеристики ранее зарегистрированных в Чёрном море особей барракуды. Оценены перспективы освоения этим видом акватории Чёрного моря; отмечено, что при сохранении тенденции изменения климата в сторону потепления вероятность успешной натурализации барракуды будет увеличиваться.

Ключевые слова: европейская барракуда *Sphyraena sphyraena*, инвазивный вид, размеры, возраст, питание, медитерранизация, Чёрное море, Крым.

DOI: 10.31857/S0042875224060037 EDN: QSJXNC

Европейская барракуда *Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758) – неритический, пелагический вид рыб семейства Sphyraenidae, широко распространённый в тропической и субтропической частях Атлантического океана, в том числе и в Средиземном море (Carpenter, De Angelis, 2016; Froese, Pauly, 2024). Во всех частях Чёрного моря с конца XIX в. отмечаются единичные поимки вида, тогда как в Азовском море его никогда не обнаруживали (Световидов, 1964; Васильева, 2007; Васильева, Лужняк, 2013; de Morais et al., 2015; Болтачев, Карпова, 2017). Европейская барракуда ранее числилась в списке чужеродных видов Черноморского бассейна (Yankova et al., 2013), однако позже была из него исключена (Black Sea ..., 2017).

В Средиземноморском бассейне рассматриваемый вид – хищник сублиторальной зоны, питающийся преимущественно пелагической и бентопелагической мелкой рыбой на глубинах до 50 м, формирующий стаи в первые годы жизни, но по мере достижения наибольших размеров переходящий к одиночному образу

жизни (Kalogirou, 2012; de Morais et al., 2015). В Средиземном море средний размер особей в уловах составляет 30–50 см, возраст – 3–4 года (Kalogirou, 2012; Ferri, Brzica, 2022). В этом море европейская барракуда имеет большое рыбопромысловое и коммерческое значение, особенно в южных и восточных районах (Allam et al., 2005; de Morais et al., 2015; Yedier, 2021). Несмотря на это, является малоизученным видом в пределах всего ареала (de Morais et al., 2015; Yedier, 2021).

В настоящее время происходят широкомасштабные сукцессии морских экосистем, связанные с изменением климата. В этих условиях наблюдаются широтные сдвиги в распределении видов, проявляющиеся в перемещении рыб тропических и субтропических регионов к более высоким широтам (Raitos et al., 2010; McKenzie et al., 2021). В случае с Чёрным морем, имеющим связь со Средиземным через пролив Босфор, процесс расселения и натурализации средиземноморских видов (медитерранизация черноморской ихтиофауны) интенсифицирует-

ся (Yankova et al., 2013; Öztürk, 2021). В последние десятилетия европейскую барракуду всё чаще регистрируют в Чёрном море (Болтачев и др., 2009; Uzunova, 2018; Maltsev et al., 2022), что может являться проявлением вышеуказанного процесса.

Цель исследования — описать экземпляр европейской барракуды, пойманный в прибрежной акватории Чёрного моря (у Крыма, г. Севастополь) в 2022 г., провести ревизию предыдущих находок вида, оценить перспективы освоения им вод Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экземпляр барракуды был пойман 28.10.2022 г. в прибрежной акватории Чёрного моря у г. Севастополь на выходе из бух. Стрелецкая (44°56' с.ш., 34°06' в.д.) ставным неводом, установленным на глубине 12 м (рис. 1). Температуру воды оценивали по показаниям эхолота Lowrance HOOK2 4X Bullet Scimmer (“Navico Inc.”, США) с точностью до 1°C. После поимки особь заморозили, затем передали авторам настоящей публикации для исследований. Идентификацию видовой принадлежности осуществляли по каталогам-определителям (Световидов, 1964; Васильева, 2007; Carpenter, De Angelis, 2016). Длину тела — общую (*TL*), стандартную (*SL*) и по Сми-ту (*FL*), измерили с точностью до 0.1 см, массу тела (общую и без внутренностей) — до 0.01 г, массу гонад и печени — до 0.001 г. Гонадосоматический индекс вычислили отношением массы гонад к массе тела без внутренностей и выразили в процентах.

Отолиты (сагитты) измерили штангенциркулем в трёх проекциях (длина, толщина, высо-

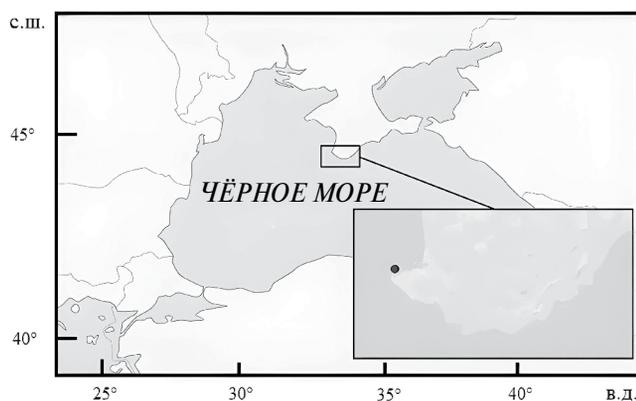


Рис. 1. Место поимки (•) *Sphyraena sphyraena* 28.10.2022 г.

та) с точностью 0.001 см, их массу определили с точностью 0.001 г. Для установления возраста особи отолиты просматривали в падающем свете на тёмном фоне под стереоскопическим микроскопом с применением цифровой камеры. Годовым приростом на отолите считали сочетание опаковой и транслюцентной зон (Ferri, Brzica, 2022). Для описания индивидуального роста провели обратные расчисления длины по формуле (Vigliola, Meekan, 2009): $L_i = S_i L_c / S_c$, где L_i — длина рыбы в возрасте i ; S_i — радиус годового кольца, соответствующего возрасту i ; L_c — TL рыбы при поимке, S_c — радиус отолита.

Питание изучали в соответствии с “Руководством ...” (1961). Названия видов приведены согласно Всемирному реестру морских видов (WoRMS ..., 2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Место поимки. Европейская барракуда была поймана в прибрежной зоне над каменисто-песчаным дном и выходами скал. Глубина в районе лова 12 м, температура поверхностного слоя воды 20°C.

Морфологическое описание, зрелость, возраст и индивидуальный рост. Характерные видовые признаки пойманной особи соответствовали приведённым в определителях. При визуальном обследовании покровов и внутренних органов признаков патологии у добытого экземпляра барракуды не выявлено (рис. 2а, 2б). Основные характеристики особи: самка TL 35.4, FL 32.7, SL 31.8 см; общая масса тела 196.4, без внутренностей — 162.2 г; масса гонад 1.999 (рис. 2в), печени — 2.744 г.

Гонадосоматический индекс 1.23%, при этом в яичниках визуализировали резорбирующие ооциты (рис. 2г), что соответствует стадии регенерации после нереста (Villegas-Hernández et al., 2014). Однако делать вывод об успешном размножении барракуды в Чёрном море преждевременно, так как молодь этого вида в рассматриваемой акватории пока не зарегистрирована, а резорбция ооцитов может происходить и в отсутствие нереста. Кроме того, исследованная особь могла попасть в Чёрное море уже после размножения за его пределами.

Сагитты пойманного экземпляра веретенообразной формы, с коротким рострумом и слабовыраженным антирострумом (рис. 3). Длина, высота и толщина левой сагитты соответственно 1.100, 0.355 и 0.160 см, правой — 1.095, 0.350 и

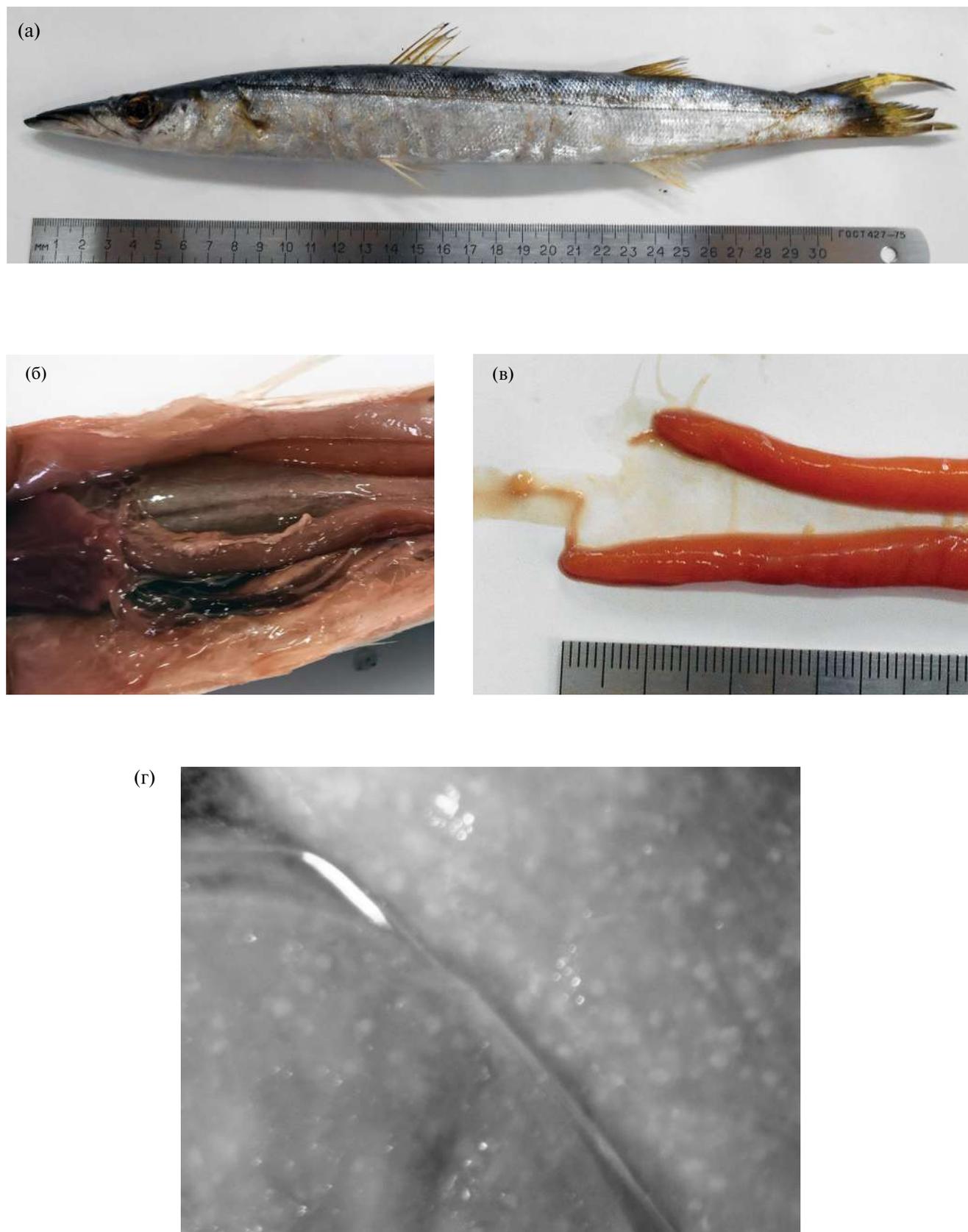


Рис. 2. *Sphyaena sphyraena* TL 35.4 см, пойманная 28.10.2022 г. у берегов Крыма (г. Севастополь): а – внешний вид, б – вскрытая брюшная полость, в – гонады, г – резорбирующие ооциты.

0.165 см. Масса каждого отолита 0.047 г. Возраст особи 4+; согласно обратным расчислениям, её рост (*TL*) проходил следующим образом: 16.5, 24.5, 29.1 и 33.2 см к концу соответственно первого, второго, третьего и четвёртого года жизни. Согласно немногочисленным опубликованным данным, европейская барракуда у берегов Египта и Хорватии в среднем растёт быстрее в первые три года жизни, однако к концу четвёртого достигает близких размеров – 33.4 см у Египта и 34.0 см у Хорватии (Allam et al., 2005; Ferri, Brzica, 2022).

Содержимое желудочно-кишечного тракта. В пищевом комке исследуемого образца было обнаружено два фрагмента позвоночника и идентифицированной рыбы: длина первого – 14 мм, масса 0.02 г; второго – 35.5 мм и 0.03 г (Приложение 1). Степень разрушения варьировала от 76 до 95% по (Чучукало, Напазаков, 2002).

Согласно данным по биомеханике питания, представители семейства Sphyraenidae, в частности *S. barracuda*, являются хищниками-засадчиками с морфологией тела, подходящей для резкого ускорения и захвата рыбы быстрым таранным ударом (Grubich et al., 2008; Nabegger et al., 2011). Найденный в исследуемом образце позвонок, возможно, был сломан и искривлён именно в результате такого удара.

Европейская барракуда – рыба-хищник (Kalogirou et al., 2012; Iveša et al., 2021). Так, рацион барракуд, выловленных в восточной части Средиземного моря (у о-ва Родос), на 99% состоял из рыб, при этом ~ 80% жертв имели высокую степень разрушения без возможности идентификации вида (Kalogirou et al., 2012). Было установлено, что такие виды, как *Atherina boyeri*, *Spicara smaris*, *Sardina pilchardus* и *Boops boops*, вносили преимущественный вклад в рацион европейской барракуды. В Чёрном море первые два вида обычны (Шляхова и др., 2021), что создаёт вполне благоприятные кормовые условия для *S. sphyraena*.

Предыдущие находки европейской барракуды в Чёрном море. Описание всех задокументированных случаев поимки барракуд в акватории Чёрного моря, начиная с первой регистрации в 1925 г., приведено в таблице. Согласно размерам, возраст зарегистрированных рыб мог варьировать от 3 до 6 лет (Ferri, Brzica, 2022) и, вероятно, эти особи являлись половозрелыми (Chemmam-Abdelkader et al., 2007). Возраст особи, выловленной у Карадага, был определён как 1+ (Maltsev et al., 2022), что, на наш взгляд, явля-

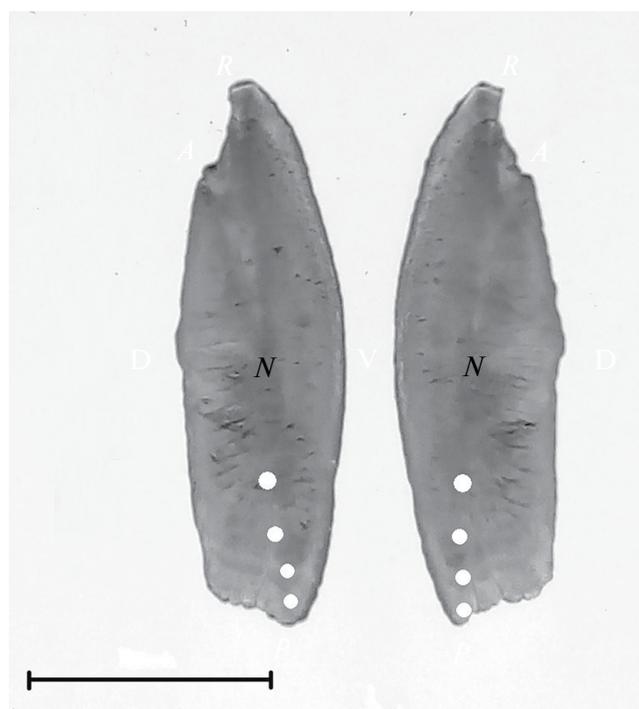


Рис. 3. Отолиты (сагитты) *Sphyraena sphyraena* *TL* 35.4 см, выловленной у берегов Крыма 28.10.2022 г.: D, V – дорсальная и вентральная стороны; R – роострум, A – антероострум, P – постероострум, N – ядро (нуклеус), (●) – годовое кольцо. Масштаб: 5 мм.

ется спорным, поскольку возраст определён по чешуе. Чешуя барракуд малоприспособна для определения их возраста (Kadison et al., 2010), поэтому её редко используют в качестве регистрирующей структуры. Общие длины выловленных в Чёрном море барракуд выше модальных значений длин особей, обитающих у берегов Египта (30.0–32.0 см) (Allam et al., 2005), при этом близки к средним значениям длин барракуд (34.6 см) из более северного Адриатического моря (Ferri, Brzica, 2022).

Сообщений об обнаружении взрослых особей вида с 2007 г. стало заметно больше (Болтачев, Карпова, 2017), о чём свидетельствуют и данные таблицы. Так, в конце октября 2022 г., примерно в то же время, когда была поймана описываемая в статье особь, у берегов Крыма (внешний рейд г. Балаклава) в ставные сети попался другой экземпляр европейской барракуды схожих размеров. Рыбаки её сфотографировали и отпустили, не измерив (Приложение 2). Увеличение числа поимок барракуды может быть обусловлено как её постепенным освоением вод Чёрного моря, так и интенсификацией исследований. Следует отметить, что в рассматриваемой акватории

Сведения о местах поимки и биологические характеристики пойманных в Чёрном море особей европейской барракуды *Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758)

Показатель	Дата поимки					
	24.05.1925	17.09.1946	25.09.2007	28.08.2014 или 28.09.2014	27.09.2021	28.10.2022
Место поимки	г. Аджиджа	г. Одесса	Крым (г. Севастополь)	г. Варна	Крым (Карадаг)	Крым (г. Севастополь)
Район Чёрного моря	запад	северо-запад	север	запад	север	север
Максимальная глубина в месте поимки, м					12	12
Длина тела, см:						
– общая	33.0	37.0	33.0	34.5	35.8	35.4
– стандартная			27.2	30.5	32.0	31.8
Масса, г:						
– тела		150.0	121.0	148.0	171.3	196.0
– гонад						1.999
Пол						самка
Возраст, лет					1+	4+
Источник информации	Borsea, 1927	Кротов, 1949	Болтачев и др., 2009	Uzunova, 2018	Maltsev et al, 2022	Наши данные

к настоящему времени не удалось обнаружить икру и/или личинок вида.

Перспективы освоения барракудой акватории Чёрного моря. Спорадическое обнаружение взрослых особей европейской барракуды в Чёрном море может быть связано с экологической пластичностью и миграционной активностью вида. Осваивая воды умеренных широт, европейская барракуда демонстрирует высокую устойчивость к низким температурам по сравнению с другими видами рода *Sphyraena*, зарегистрированными в Средиземном море (Villegas-Hernández et al., 2014; Ferri, Brzica, 2022). Способность этого вида обитать в распреснённых эстуарных районах определяет преадаптацию барракуды к условиям низкой солёности. Наличие в Чёрном море привычной кормовой базы создаёт благоприятные предпосылки для распространения этого вида. Тем не менее говорить об успешном освоении европейской барракудой экосистемы Чёрного моря преждевременно. Сведения об успешном её размножении или зимовке к настоящему времени отсутствуют.

По всей видимости, основными сдерживающими факторами для размножения и успешной натурализации барракуды в Чёрном море являются сравнительно низкие температура (зимой) (Wright, Trippel, 2009) и солёность. Однако гидрометеорологические условия Чёрного моря существенно меняются в ходе глобального потепления. Тренд повышения температуры поверхности Чёрного моря в настоящее время составляет 0.06°C в год (Sakalli, Başusta, 2018). Солёность в определённых слоях воды (75–100 м) в 1951–2008 гг. увеличивалась с трендом 0.05‰ за 10 лет (Полонский и др., 2013) и, вероятно, продолжит повышаться в связи со снижением объёма речного стока. Следует ожидать, что изменение температурных условий и солёности в Чёрном море будет увеличивать вероятность натурализации средиземноморских тропических видов, в том числе европейской барракуды.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложения доступны онлайн по адресу:
<https://doi.org/10.31857/S0042875224060037>

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику Института РАН, ведущему инженеру отдела флота Центра коллективного пользования “НИС Профессор Водяницкий” С.И. Перепелице за организацию добычи водных биоресурсов; рыболовецкой бригаде “ИП Шагинов” и лично Ю.И. Шагинову – за предоставленный экземпляр барракуды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по теме государственного задания Института биологии южных морей РАН № 1023032000049-6-1.6.21 “Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2017. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 376 с.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Данилюк О.Н. 2009. Находки новых и редких видов рыб в прибрежной зоне Крыма (Чёрное море) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 3. С. 318–332.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 272 чс.
- Кротов А.В. 1949. Жизнь Чёрного моря. Одесса: Обл. изд-во, 127 с.
- Полонский А.Б., Шокурова И.Г., Белокопытов В.Н. 2013. Десятилетняя изменчивость температуры и солёности в Чёрном море // *Мор. гидрофиз. журн.* № 6. С. 27–41.
- Шляхова О.В., Ефанов А.Д., Исачков А.Е. и др. 2021. Промыслово-биологические показатели морского прибрежного промысла атерины, кефали, смариды и состояние их запасов в Азово-Черноморском рыбохозяйственном бассейне в 2018–2020 гг. // *Тр. АзНИИРХ*. Т. 3. С. 9–22.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 264 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Чёрного моря. М.: Наука, 552 с.
- Чучукало В.И., Напасаков В.В. 2002. Питание и трофологический статус массовых видов скатов (Rajidae) западной части Берингова моря // *Изв. ТИНРО*. Т.130. Ч. 1. С. 422–428.
- Allam S.M., Faltas S.M., Ragheb E. 2005. Stock assessment of barracuda, genus *Sphyraena*, along the Egyptian Mediterranean coast // *Egypt J. Aquat. Res.* V. 31. № 2. P. 281–292.
- Black Sea non-indigenous species. 2017. Black Sea Commission publication (<https://www.cbd.int/doc/meetings/mar/ebsaws-2017-01/other/ebsaws-2017-01-03-submission-03-en.pdf>. Version 01/2024).
- Borsea I. 1927. Données sommaires sur la faune de la Mer Noire (Littoral de Romania) // *Ann. Sci. Univ. Jassy*. V. XIV. № 3–4. P. 536–581.
- Carpenter K.E., De Angelis N. 2016. The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4: Bony fishes. Pt. 2 (Perciformes to Tetraodontiformes) and Sea turtles // *FAO species identification guide for fishery purposes*. Rome: FAO. P. 2343–3124.
- Chemmam-Abdelkader B., Ezzeddine-Najai S., Kraiem M.N. 2007. Période de ponte, sex-ratio et maturité sexuelle du brochet de mer *Sphyraena sphyraena* (Teleostei, Sphyraenidae) au nord et à l’est de la cote Tunisienne (Méditerranée occidentale et centrale) // *INSTM Bull. Mar. Freshw. Sci.* V. 34. P. 5–8.
- De Morais L., Smith-Vaniz W.F., Kara M. et al. 2015. *Sphyraena sphyraena* // *The IUCN Red list of threatened species 2015*: e.T198565A15596165. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T198565A15596165.en>
- Iveša N., Piria M., Gelli M. et al. 2021. Feeding habits of predatory thermophilic fish species and species with subtropical affinity from recently extended distributional range in northeast Adriatic Sea, Croatia // *Diversity*. V. 13. № 8. Article 357. <https://doi.org/10.3390/d13080357>
- Ferri J., Brzica, A. 2022. Age, growth, and utility of otolith morphometrics as predictors of age in the European barracuda, *Sphyraena sphyraena* (Sphyraenidae): preliminary data // *Fishes*. V. 7. № 2. Article 68. <https://doi.org/10.3390/fishes7020068>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2024. FishBase. World wide web electronic publication (www.fishbase.org. Version 01/2024).
- Grubich J.R., Rice A.N., Westneat M.W. 2008. Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyraena barracuda*) // *Zoology*. V. 111. № 1. P. 16–29. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.003>
- Habegger M.L., Motta P.J., Huber D.R., Deban S.M. 2011. Feeding biomechanics in the great barracuda during ontogeny // *J. Zool.* V. 283. № 1. P. 63–72. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00745.x>
- Kadison E., D’Alessandro E.K., Davis G.O., Hood P.B. 2010. Age, growth, and reproductive patterns of the great barracuda, *Sphyraena barracuda*, from the Florida Keys // *Bull. Mar. Sci.* V. 86. № 4. P. 773–784. <https://doi.org/10.5343/bms.2009.1070>
- Kalogirou S., Mittermayer F., Pihl L., Wennhage H. 2012. Feeding ecology of indigenous and non-indigenous fish species within the family Sphyraenidae // *J. Fish Biol.* V. 80. № 7. P. 2528–2548. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03306.x>
- Maltsev V.I., Beletskaya M.A., Petrova A.N. 2022. The first finding of the European barracuda *Sphyraena sphyraena* (Sphyraenidae) in the north eastern part of the Black Sea near the Crimea coast // *Вестн. КГМУ*. № 2. С. 25–32.

- McKenzie D.J., Geffroy B., Farrell A.P. 2021. Effects of global warming on fishes and fisheries // *J. Fish Biol.* V. 98. № 6. P. 1489–1492.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14762>
- Öztürk B. 2021. Non-indigenous species in the Mediterranean and the Black Sea // *Stud. Rev.* № 87. 89 p.
<https://doi.org/10.4060/cb5949en>
- Raitsos D.E., Beaugrand G., Georgopoulos D. et al. 2010. Global climate change amplifies the entry of tropical species into the eastern Mediterranean Sea // *Limnol. Oceanogr.* V. 55. №. 4. P. 1478–1484.
<https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.4.1478>
- Sakalli A., Başusta N. 2018. Sea surface temperature change in the Black Sea under climate change: a simulation of the sea surface temperature up to 2100 // *Int. J. Climatol.* V. 38. № 13. P. 4687–4698.
<https://doi.org/10.1002/joc.5688>
- Uzunova S. 2018. A new record of *Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758) from the Bulgarian Black Sea coastal area // *Proc. Book Int. Mar. Freshw. Sci. Symp. Kemer; Antalya: s.n.* P. 71–74.
- Vigliola L., Meekan M.G. 2009. The back-calculation of fish growth from otoliths // *Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology.* Dordrecht: Springer. P. 174–211.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5775-5_6
- Villegas-Hernández H., Muñoz M., Lloret J. 2014. Life-history traits of temperate and thermophilic barracudas (Teleostei: Sphyraenidae) in the context of sea warming in the Mediterranean Sea // *J. Fish Biol.* V. 84. № 6. P. 1940–1957.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12411>
- Wright P.J., Trippel E.A. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success // *Fish Fish.* V. 10. № 3. P. 283–304.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00322.x>
- WoRMS Editorial Board. 2024. World register of marine species. <https://doi.org/10.14284/170>
- Yankova M., Pavlov D., Ivanova P. et al. 2013. Annotated check list of the non-native fish species (Pisces) of the Black Sea // *J. Black Sea/Mediterr. Environ.* V. 19. № 2. P. 247–255.
- Yedier S. 2021. Otolith shape analysis and relationships between total length and otolith dimensions of European barracuda, *Sphyraena sphyraena* in the Mediterranean Sea // *Iran. J. Fish. Sci.* V. 20. № 4. P. 1080–1096.
<https://doi.org/10.22092/ijfs.2021.124429>

EUROPEAN BARRACUDA *SPHYRAENA SPHYRAENA* (SPHYRAENIDAE) IN THE BLACK SEA: COMPARATIVE DESCRIPTION OF A NEW FIND AND NATURALIZATION PROSPECTS

I. Yu. Tamoikin^{1, *}, D. N. Kutsyn¹, I. V. Vdodovich¹, and P. I. Donchik¹

¹*Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

*E-mail: igortamoikin@ibss-ras.ru

The European barracuda *Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758) is occasionally recorded in the Black Sea, however its findings in the 21st century have become more frequent. This paper presents the results of biological analysis of a mature female barracuda with a total length of 35.4 cm and weight of 196.4 g, aged 4+ years, caught off the coast of Crimea (Sevastopol) in 2022. Oocytes in the ovaries (weight of 1.999 g) are at the resorption stage. Fragments of the spine of an unidentified fish have been found in the digestive tract of the specimen. Based on literary data, biological characteristics of barracuda individuals previously recorded in the Black Sea are presented. The prospects for the development of the Black Sea waters by this species are assessed; if the climate change trend towards warming persists, the possibility of successful naturalization of the barracuda will increase.

Keywords: European barracuda *Sphyraena sphyraena*, invasive species, size, age, nutrition, Mediterraneanization, Black Sea, Crimea.

УДК 597.21.574.3

РЕЗИДЕНТНАЯ РЕЧНАЯ МИНОГА *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) И УСЛОВИЯ ЕЁ ОБИТАНИЯ В ВЕРХОВЬЯХ ПРИТОКОВ РЕК ПОЛА И МСТА

© 2024 г. А. В. Колотей¹, *, А. В. Кучерявый¹, А. О. Звездин¹, Д. С. Павлов¹

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

*E-mail: a.v.kolotey@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 06.06.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Представлены результаты исследования локальных популяций резидентной формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* в среднем и малых водотоках (притоки рек Пола и Мста), расположенных на удалении ~ 700 км от моря, в нативной части ареала вида. Подобные популяции до сих пор остаются слабо изученными, несмотря на то что они обеспечивают сохранение ареала в условиях фрагментации речных сетей. Отловленные производители являются типичными представителями резидентной формы, с небольшой вариацией озубления ротовой воронки. Плотность поселения личинок миног в большинстве исследованных местообитаний низкая и в незначительной их части средняя. Условия обитания пескороек определены как оптимальные, однако из-за особенностей малых водотоков местообитания в них уязвимы перед негативным воздействием факторов окружающей среды.

Ключевые слова: *Lampetra fluviatilis*, резидентная форма, морфология, характеристика местообитания, плотность поселения, бассейн Балтийского моря, Валдайская возвышенность.

DOI: 10.31857/S0042875224060044 EDN: QSJXHN

Речная минога *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) – широко распространённый в Европе вид, населяющий водосборные бассейны морей Атлантического океана, а также Каспийского и Белого морей (Атлас ..., 2003; Renaud, 2011; Zvezdin et al., 2021a). Представители этого вида реализуют различные жизненные стратегии – анадромную, озёрную, резидентную и их варианты (Kucheryavyy et al., 2016). Благодаря такой пластичности они могут заселять короткие и мелкие водотоки – расположенные глубоко внутри материка притоки высоких порядков, в которых резидентная форма является наиболее вероятным или единственным возможным вариантом реализации жизненной стратегии. Так образуются локальные популяции разной степени изоляции в верховьях речных сетей (Kucheryavyy et al., 2016), куда не доходят представители анадромной формы. Зачастую изолированные локальные популяции миног, как и других пресноводных организмов, имеют меньшую численность (Atlas ..., 2001; Morita et al., 2009) в сравнении с полиморфными панмиксичными популяциями,

а также с популяциями, в которых главным образом реализуется резидентный тип жизненной стратегии, но сохраняется двусторонняя связь с морской средой (Brook et al., 2002; Carpathian list ..., 2003). Однако благодаря именно локальным популяциям речная минога может сохранять свой ареал в меняющихся условиях, в том числе при фрагментации речных сетей в результате антропогенной деятельности.

На локальные популяции приходится значительная доля ареала речной миноги в европейской части России (Атлас ..., 2003; Zvezdin et al., 2021a), поэтому представляет широкий интерес исследование их распространения, численности и сохранения внутривидового разнообразия.

Несколько таких популяций речной миноги, расположенных на удалении в сотни километров от моря, мы изучили ранее. По итогам работ, проведённых на притоках рек Западная Двина и Нарва, рассмотрено обитание речной миноги в нативной части её ареала, изолированной от притока анадромных особей в результате антропогенной деятельности (Звездин и др., 2023).

В исследованиях притоков верхнего течения р. Волга изучена вторичная часть ареала, расширившегося вследствие проникновения миног в водотоки водосборного бассейна Каспийского моря (Колотей и др., 2020; Zvezdin et al., 2021a). В настоящей работе представлены результаты исследований, продолженных в нативной части ареала — в притоках рек Пола и Мста (водосборный бассейн Балтийского моря), для которых неизвестно обитание анадромных особей (Артамонова и др., 2014; Литвинова, 2015). Эта территория может быть отнесена к типичным местам обитания резидентной формы речной миноги.

Цель работы — изучить современное состояние и условия обитания локальных популяций резидентной речной миноги в верховьях речных систем восточной части нативного ареала вида — в притоках рек Пола и Мста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводили в водотоках Валдайской возвышенности, которая на исследованной территории (Новгородская и Тверская области) имеет два основных склона. На востоке склон более пологий, с него стекают притоки зарегулированной р. Мста, часть из которых (реки Боровна, Клетна, Шегринка, Валдайка, Либья) являются модифицированными водными объектами (Широкова и др., 2011; Фролова и др., 2012). На западе склон более крутой — так называемый Валдайский уступ, на отдельных участках которого перепад высот составляет 200 м на 15 км (Исаченко и др., 1965). Здесь берут начало притоки р. Пола, некоторые из них (реки Полометь, Явонь) также относятся к модифицированным объектам (Клауен и др., 2015).

Исследованная территория характеризуется развитой озёрно-речной сетью ледникового происхождения, среди водотоков преобладают малые реки (площадь водосбора < 2 тыс. км²), а среди водоёмов — малые озёра (площадь водного зеркала < 10 км²) (Недогарко и др., 2010). Из изученных рек только р. Полометь относится к средним (площадь водосбора 2.77 тыс. км²) (Клауен и др., 2015). Сток в этой части Валдайской возвышенности осуществляется в оз. Ильмень по двум направлениям — через реки Пола и Мста (рисунок). Часть исследованных водотоков протекает по территории Национального парка “Валдайский”.

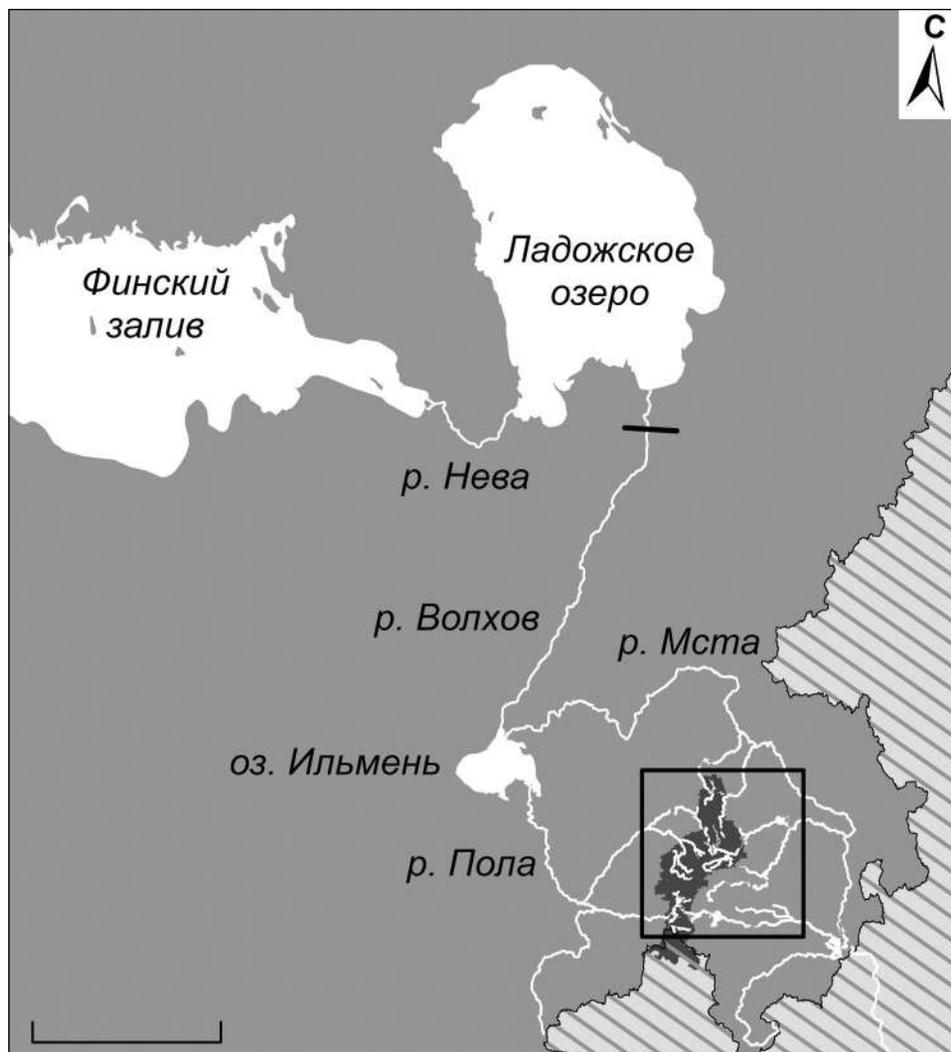
Исследования проводили в два этапа: в летний период, когда в водотоке представлена только ювенильная часть популяции, и в весенний,

когда возможно обнаружение взрослых половозрелых особей.

Летний этап проходил в условиях межени в июле 2022 г. и включал в себя поиск рек, заселённых миногой, оценку плотности поселения её личинок (пескороек), определение их морфологических характеристик и описание местообитаний. На этом этапе были обследованы 43 точки в 31 водотоке. В случае обнаружения личинок водоток принимали за населённый миногами. Объём материала, собранного в заселённых водотоках представлен в табл. 1. Сбор личинок осуществляли сетью Киналёва (0.5 × 0.7 м, кут из дели с размером ячеек 3 мм) по стандартной методике (Zvezdin et al., 2021b). В каждой обследованной точке облавливали 10–15 участков дна реки, для которых определяли плотность поселения (экз/м²). Плотность поселения на точке рассчитывали как среднее для выполненных обловов. Незаселённые участки при расчёте не учитывали.

Для определения условий среды в девяти реках обследовали 11 местообитаний личинок. Изучены морфология русла (ширина, глубина), абиотические (температура воды, скорость течения, состав и толщина наносов, фракционный состав грунта (две повторности), содержание органического вещества в грунте (две повторности)) и биотические (плотность поселения личинок миног, степень зарастания макрофитами) характеристики. Расстояния от исследованных местообитаний до моря определяли по спутниковым снимкам и топографическим картам.

Ширину русла измеряли лазерным дальномером Leica Disto D2 (“Leica Geosystems AG”, Венгрия), глубину расположения местообитаний — мерной рейкой, температуру воды — ртутным термометром. Скорость течения измеряли гидродинамической микровертушкой ГМЦМ-1 (“ИП Ладутко Е.А.”, Беларусь) на расстоянии 9–10 см от дна. Если глубина расположения местообитания была меньше, микровертушку располагали на расстоянии не менее 1 см от дна. Гранулометрический состав грунта и содержание в нём органического вещества изучали с применением общеупотребимых методов (Methods ..., 2013). Фракции грунта классифицировали с использованием предложенной Безруковым и Лисицыным (1960) шкалы, с изменениями: мелкий гравий 1–2 мм, средний гравий 2–5 мм. Взвешивали фракции на весах Ohaus Adventurer Pro (“OHAUS Corporation”, Китай). Толщину наносов определяли по степени заглубления сети



Расположение района работ (□) относительно Балтийского моря и схема соединяющих их водных путей. Водосборные бассейны морей: (■) – Балтийского, (▨) – Каспийского. (■) – территория Национального парка “Валдайский”, (—) – плотина Волховской ГЭС. Масштаб: 100 км.

Киналёва до упора в твёрдый субстрат. Степень зарастания местообитания макрофитами определяли визуально по оригинальной шкале с тремя категориями: слабая (до 30% местообитания покрыто растительностью), средняя (30–50%) и сильная (50–100%).

Абиотические характеристики местообитаний и плотности поселения пескороек в водосборных бассейнах притоков рек Пола и Мста сравнивали с применением *U*-критерия Манна–Уитни, который рассчитывали в среде R с использованием функции *wilcox.test* (R Core Team, 2023). Для сравнения местообитаний по составу грунта использовали содержание только мелких фракций (< 0.5 мм), поскольку частицы такого диаметра указывают как предпочитаемые личинками миног (Dawson et al., 2015).

Весенний этап работ проходил в мае 2023 г. и включал в себя поиск нерестилищ миног в заселённых реках и отлов производителей для дальнейшего морфологического анализа. Обследовано 17 участков (протяжённость каждого участка 0.2–0.5 км) в 14 водотоках (из числа тех, что были изучены в 2022 г.).

Всего поймано 104 личинки и шесть производителей. Всех отловленных особей разных стадий развития усыпляли раствором MS-222 по общепринятой методике (Matthews, Varga, 2012; Rendell-Bhatti et al., 2023) и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Все умерщвлённые особи хранятся в Коллекции миног России ИПЭЭ РАН (каталожные номера: IEE 22070401–22070410, 22070501–22070509, 22070601, 22070602,

Таблица 1. Места сбора и объём материала при исследовании локальных популяций речной миноги *Lampetra fluviatilis* в притоках рек Пола и Мста

Водоток	Координаты обследованных точек		Личинки		Производители	
	с.ш.	в.д.	N_s	N_h	N_a	n
Притоки р. Мста						
Р. Клетна	58°14'21"	33°14'57"	10		1	
Приток безымянного ручья, вытекающего из оз. Нерещкое	58°04'04"	33°13'30"	12		1	
Р. Шегринка	58°08'38"	33°20'00"	10	1	1	
Р. Тишин	57°55'10"	33°14'56"	13	1	1	
Р. Валдайка	57°59'26"	33°21'56"	15		1	
Р. Студенка	57°55'26"	33°21'58"	12	1	1	
Р. Белушка*	58°04'14"	33°35'56"				
Р. Ладыженка*	57°44'11"	33°59'20"				
Р. Едерка	57°53'10"	33°46'28"	10	1		
Притоки р. Пола						
Безымянная река (приток р. Гремячая)	57°57'25"	33°11'08"	28	1	1	
	57°58'20"	33°10'51"				
Р. Гремячая	58°00'00"	33°07'23"	52	2	1	6
	57°59'30"	33°08'20"				
	58°01'13"	33°02'47"				
	58°01'33"	32°58'27"				
Р. Полометь	58°01'19"	33°00'00"	56	2	4	
	57°56'37"	33°01'18"				
	57°55'22"	32°57'57"				
	57°56'38"	32°58'44"				
Р. Чёрная	57°57'15"	32°59'52"	15		1	
Р. Лонница	57°55'14"	33°00'00"	27	1	1	
	57°56'00"	32°59'37"				
Р. Сутовка	58°05'59"	33°10'07"	14	1	1	
Р. Песна	58°07'60"	33°08'28"	10		1	
Р. Каменка	58°08'56"	33°07'08"	13		1	
Итого			297	11	17	6

Примечание. N_s – суммарное число обловленных участков в водотоке; N_h , N_a – число обследованных соответственно местообитаний личинок и участков водотока; n – число отловленных производителей, экз.; *заселённые миногой реки, в которых проводили только поиск личинок.

22070701–22070703, 22070901–22070906, 23051103, 23051201).

Вид определяли по ключевым признакам половозрелых речной и ручьевой *L. planeri* (Bloch, 1784) миног (Renaud, 2011), исходя из допущения, что тип жизненной стратегии (анадромный или резидентный) не может являться видоспецифическим критерием для родов миног, в кото-

рых реализуются его разные варианты (Махров, Попов, 2015).

У всех отловленных личинок измеряли общую длину тела (TL). Размерно-возрастные классы выявляли методом частотного анализа (Schultz et al., 2016). У метаморфных особей определяли стадии метаморфоза по схеме Юсона и Поттера (Youson, Potter, 1979). В выборке (87 экз.

$TL \geq 40.5$ мм) у особей исследовали основные морфологические признаки: расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия, длину жаберного аппарата, длину туловищного и хвостового отделов; число туловищных миомеров; паттерны пигментации верхней и нижней губ, щеки, подглазничной области, наджаберной (исключая спинную часть) и поджаберной (исключая брюшную часть) областей, хвостового плавника. Для морфологического анализа производителей использовали пластические признаки, число туловищных миомеров и озубление ротовой воронки (Правдин, 1966).

Сравнение характеристик отловленных особей с данными литературы осуществляли путём сопоставления пределов варьирования и средних значений признаков. Половой диморфизм определяли путём сравнения пластических признаков между каждым самцом и самкой. За признаки, по которым обнаружены половые различия, считали те, которые в большинстве пар особей различались на $\geq 5\%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение миног и плотность поселения личинок

Миноги обнаружены в 17 водотоках, девять из них – притоки р. Мста и восемь – р. Пола. Плотность поселения личинок варьировала от 1 до 24 (мода 2, медиана 6) экз/м².

Характеристика особей

Длина (TL) личинок варьировала от 30 до 155 мм. Признаки метаморфоза (I–II стадии) обнаружены у 8 экз. (7.7%), TL самого мелкого из них 107 мм. Относительная длина головного отдела личинок из выборки составляла 6.0–11.5, жаберного – 9.3–15.9, туловищного – 47.7–57.6, хвостового – 21.0–29.9%. TL Туловищных миомеров 57–65. Верхняя губа, наджаберная и поджаберная области большинства особей не окрашены, нижняя губа и щека преимущественно окрашены. Пигментация верхней губы и хвостового плавника, если присутствует, слабая; отмечены небольшие группы хроматофоров. Форма хвостового плавника обычно лопатовидная.

Производители обнаружены только в р. Гремячая (приток р. Пола) – шесть живых особей лежали без движения в гнёздах. Их характеристика приведена в табл. 2.

Верхнегубные зубы плохо видны, поэтому в таблице приведено число только отчётливо видимых вершин в первом ряду.

Диагностические признаки производителей соответствовали данным, приведённым Рено (Renaud, 2011. Р. 58, 63) в видовых очерках, посвящённым речной и ручьевой миногам: отсутствуют экзолатеральные и нижнегубные зубы, тёмная буровато-коричневая или оливковая окраска спины и боков, более светлая окраска брюха, не выражено пятно на втором спинном плавнике, линия невроматов не пигментирована, хвостовой плавник лопатовидный. Различия (далее в скобках приведены данные Рено) были обнаружены в окраске радужки и пигментации хвостового плавника – у особей из р. Гремячая радужка светло-серая или голубоватая (жёлтая), хвостовой плавник не пигментирован или со средней пигментацией (слабо пигментирован). На этом основании всех отловленных особей мы отнесли к виду речная минога.

На момент вылова производителей нерест уже завершился. На это указывают отсутствие нерестового поведения, отношение числа обнаруженных самцов к числу самок (5 : 1), особенности окраски тела особей (пятнистая, неровная) и остаточная икра (14 икринок) у самки.

Местообитания личинок

Пескоройки, главным образом, обнаружены на небольших глубинах у берега или за препятствиями (стволы деревьев, валуны, кочки в русле реки и тому подобное). Их местообитания представляли собой рыхлые наносы преимущественно растительных (наземных травянистых и древесных) остатков. В небольших количествах в них также отмечали раковины моллюсков. Грунты речного дна под наносами сложены в основном средним и мелким песками. Около 30% обследованных местообитаний содержали крупный песок либо мелкий или крупный гравий, массовой долей примерно равной доле среднего и мелкого песков. Содержание органического вещества в грунте варьировало от 0.5 до 9.0%.

Как правило, местообитания личинок были свободными от водной растительности либо степень зарастания была незначительной. Водная растительность там, где она присутствовала, относится главным образом к порядкам Злакоцветные (Poales) и Частухоцветные (Alismatales). Чаще (в 20% местообитаний с растительностью) встречались хвощи (Equisetaceae), рогоз *Typha* sp., камыш *Scirpus* sp. и рдест *Potamogeton* sp. Только

Таблица 2. Характеристика производителей резидентной формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Гремячая

Признак	Самка		Самцы				$M \pm SD$
	<i>TL</i>						
	113	127	125	119	117	117	
<i>V % TL</i>							
Высота тела	6.2	5.9	7.2	6.7	6.8	6.0	6.5 ± 0.6
Длина жаберного аппарата	10.2	7.9	9.6	10.9	9.4	8.5	9.3 ± 1.2
Расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия	12.8	11.4	12.0	16.0	11.5	10.3	12.2 ± 2.2
Расстояние от конца рыла до глаза	6.6	7.1	8.4	8.4	6.8	6.8	7.5 ± 0.8
Диаметр глаза	3.1	3.1	2.4	2.9	2.6	2.6	2.7 ± 0.5
Расстояние между глазом и 1-м жаберным отверстием	3.5	3.1	3.2	2.9	2.6	2.1	2.8 ± 0.3
Диаметр ротовой воронки	4.4	5.9	7.2	5.0	7.7	6.0	6.4 ± 1.1
Длина головы с жаберным аппаратом	11.5	11.0	20.8	19.3	19.2	19.2	17.9 ± 4.0
Ширина головы	4.4	5.9	6.0	5.9	5.1	5.1	5.6 ± 0.4
Длина 1-го спинного плавника	10.6	14.2	16.0	15.1	16.2	15.0	15.3 ± 0.8
Длина 2-го спинного плавника	24.8	18.1	25.6	27.7	24.8	23.9	24.0 ± 3.6
Высота 1-го спинного плавника	2.7	3.1	3.2	5.0	3.4	3.0	3.5 ± 0.8
Высота 2-го спинного плавника	5.3	6.3	6.4	6.7	6.8	6.0	6.4 ± 0.3
Длина хвостового плавника	13.3	11.0	10.0	10.9	10.7	10.7	10.7 ± 0.4
Длина хвостового отдела	25.2	29.5	29.6	28.6	28.2	25.6	28.3 ± 1.6
Длина туловища	50.4	48.8	47.6	50.4	45.3	42.7	47.0 ± 3.0
Расстояние от конца рыла до ноздри	7.1	6.3	7.6	8.4	7.7	6.8	7.4 ± 0.8
Счётные признаки							
Число рядов верхнегубных зубов	2	3	2	3	2		
Число зубов в 1-м ряду верхнегубных зубов	6	5	6	6	5		
Формула верхнечелюстной пластинки	1_1						
Формула эндолатеральных зубов слева	2-3-2	2-2-2	2-3-2	2-3-2	2-2-2	2-2-1	
Формула эндолатеральных зубов справа	2-2-2	2-2-2	2-3-1	2-3-2	2-3-2	1-2-1	
Число вершин на нижнечелюстной пластике	7	7	7	8	7	7	
Число туловищных миомеров	73	69	66	63	64	66	

Примечание. *TL* – общая длина тела, мм; $M \pm SD$ – среднее значение и стандартное отклонение; полужирным шрифтом выделены значения пластических признаков, отличающиеся от соответствующего значения у самки больше, чем на 5%.

в р. Едерка степень зарастания макрофитами была сильной, пескоройки обитали в зарослях высшей водной и околоводной растительности, состоящей, главным образом, из водного лютика *Ranunculus aquatilis*, хвощей, рогоза, вероники *Veronica* sp. и омежника водного *Oenanthe aquatica*.

Местообитания личинок миног в относящихся к водосборным бассейнам более крутого Валдайского уступа (река Пола) и более пологого склона (река Мста) водотоках (табл. 3) достоверно ($p = 0.012$) различаются по фракционному составу грунта – в реках пологого склона меньше фракций с диаметром частиц < 0.5 мм. По другим характеристикам, в том числе по плотности поселения пескороек, местообитания статистически не различаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Условия обитания миног в притоках рек Пола и Мста

Исследованные местообитания личинок можно отнести к предпочитаемым (тип I по классификации Слэйда с соавторами (Slade et al., 2003)). По своим характеристикам они схожи с принимаемыми за оптимальные для пескороек разных видов (Sugiyama, Goto, 2002; Aronsuu, Virkkala, 2014; Dawson et al., 2015; Полякова и др., 2024) – песчаные участки с замедленным течением, покрытые органическим мусором, но поддерживающие водообмен, обуславливающий поступление кормовых объектов в местообитание миног. Однако в 83% исследованных местообитаний плотность поселения личинок по классификации Назарова с соавторами (Nazarov et al., 2016) оценена как низкая, в остальных – средняя.

Схожие результаты были получены в исследованиях локальных популяций, состоящих только из резидентных миног в Псковском поозерье – плотность поселения личинок была низкая и не превышала 2.6 экз/м² (руч. Белиц) (Звездин и др., 2023). Для популяций из рек, где есть приток анадромных особей, характерны более высокие плотности поселения личинок миног – до 280 экз/м² в р. Серебристая и 640 экз/м² в р. Чёрная (притоки Финского залива) (Полякова и др., 2024). Плотность поселения личинок может косвенно указывать на их общую численность в водотоке. Различия в численности в свою очередь могут быть обусловлены наличием или отсутствием притока анадромных или озёрных

особей с плодовитостью (соответственно ~ 52.0 и 19.5 тыс. икринок) большей, чем у резидентных самок (до 3.7 тыс. икринок) (Zelennikov, 2022).

Однозначно судить о том, что та или иная локальная популяция существует без притока анадромных особей можно только при наличии непреодолимых преград (естественного или антропогенного происхождения) на миграционных путях анадромных производителей. Примером могут служить водные объекты Псковского поозерья, которые после строительства плотин на р. Западная Двина оказались недоступны для способных совершать протяжённые (> 500 км) нерестовые миграции анадромных миног (Звездин и др., 2023). В остальных случаях нельзя полностью исключать, что анадромные мигранты не доходят до исследуемых локальных популяций. Однако вероятность того, что в притоки рек Пола и Мста могут заходить мигранты из моря, невелика (удалённость от Балтийского моря ~ 700 км). На это указывают единичные сведения о поимках мигрантных особей речной миноги только в оз. Ильмень и в устьевых зонах его крупных притоков, в том числе р. Мста (Литвинова, 2015), и косвенно – низкие плотности поселения личинок в исследованных водотоках.

Также на численность миног могут оказывать влияние особенности обследованных водотоков – это преимущественно малые реки. Для них характерны небольшие глубины в межень (< 1 м) и небольшая толщина наносов, а условия здесь могут сильно изменяться под воздействием факторов внешней среды в разные сезоны года. Поэтому личинки могут быть сильнее подвержены воздействию неблагоприятных событий. Например, более быстрый прогрев воды в мелких реках и её высокие температуры летом напрямую приводят к ухудшению температурного и кислородного режимов обитания холодолюбивых миног (Whitesel, Uh, 2023; Reid, Goodman, 2024) и опосредованно к изменению многих гидрохимических показателей среды в годы с аномально высокими летними температурами (Отюкова, 2021). Падение уровня воды в летнюю межень может приводить к обсыханию местообитаний личинок, а во время паводков увеличивается вероятность смыва наносов небольшой толщины, т.е. разрушения местообитаний. Таким образом, несмотря на оптимальные для личинок абиотические условия, исследованные местообитания уязвимы к воздействию факторов окружающей среды.

Таблица 3. Характеристика местообитаний резидентной формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* в притоках рек Пола и Мста в летнюю межень

Показатель	Притоки р. Пола	Притоки р. Мста
Число обследованных рек	5	4
Число обследованных местообитаний	7	4
Температура воды, °С	$\frac{17.8-25.5}{21.8 \pm 2.2}$	$\frac{17.5-22.0}{19.0 \pm 1.9}$
Скорость течения, м/с	$\frac{0.03-0.15}{0.08 \pm 0.03}$	$\frac{0.03-0.09}{0.05 \pm 0.03}$
Глубина, см	$\frac{4.0-47.0}{19.6 \pm 12.9}$	$\frac{17.5-69.0}{32.0 \pm 23.0}$
Ширина водотока, м	$\frac{1.50-21.00}{8.00 \pm 5.90}$	$\frac{1.85-5.75}{3.70 \pm 1.59}$
Толщина наносов, см	$\frac{0.9-21.0}{6.9 \pm 6.3}$	$\frac{3.0-13.5}{8.0 \pm 4.3}$
Преобладающие фракции в грунте (размер частиц, мм)	Песок средний (0.50–0.25) и мелкий (0.25–0.10)	Песок крупный (1.00–0.50), средний (0.50–0.25) и мелкий (0.25–0.10)
Содержание органического вещества в грунте, %	$\frac{0.5-3.5}{1.6 \pm 0.9}$	$\frac{0.7-9.4}{4.0 \pm 3.7}$
Степень зарастания макрофитами	Слабая, средняя	Слабая, сильная
Плотность поселения пескороек, экз/м ²	$\frac{2-20}{8.0 \pm 5.5}$	$\frac{2-7}{4.0 \pm 2.0}$

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и стандартное отклонение.

Одной из важных характеристик среды, которая влияет на формирование местообитаний личинок миног и их распределение в реке, некоторые исследователи считают уклон реки (Вахтер, 1957; Neeson et al., 2007). Между изученными нами местообитаниями более крутого и более пологого склонов Валдайской возвышенности обнаружены различия в доле содержания в грунте частиц диаметром менее 0.5 мм – их меньше в водотоках более пологого склона (табл. 3). Грунты, сформированные мелкими частицами, достаточно рыхлые для зарывания в них личинок миног и обычно откладываются в зонах осадконакопления, с небольшими скоростями течения, т.е. в тех местах, где комплекс условий является благоприятным для пескороек (Yamazaki, 2007; Dawson et al., 2015). Обнаруженные нами различия не отражаются на плотности поселения личинок миног в биотопах крутого и пологого склонов.

Сравнительная характеристика особей

Сравнение производителей из р. Гремячая между собой при имеющемся размере и составе выборки позволяет говорить лишь о некоторых тенденциях в половых различиях – такие

признаки как длина туловищного и хвостового отделов, диаметр ротовой воронки и размеры плавников повторяют проявление диморфизма и у особей из других популяций восточной части ареала речной миноги (Кучерявый и др., 2016; Zvezdin et al., 2021a).

Все исследованные производители *TL* 107–140 мм из р. Гремячая относятся к размерной группировке “обычные” (Кучерявый и др., 2016). По морфологическим характеристикам они схожи с резидентными производителями из локальных популяций притоков рек Западная Двина и Волга (Zvezdin et al., 2021a; Звездин и др., 2023), однако у них есть и некоторые отличия. У миног из р. Гремячая большая варибельность формулы эндолатеральных зубов – у 4 из 6 экз. из р. Гремячая хотя бы на одной стороне среднего бокового зуба две вершины, а у всех исследованных миног из притоков рек Западная Двина, Нарва и Волга их три. Такая редукция не типична для резидентных особей речной миноги (Renaud, 2011). В р. Гремячая обнаружены особи только типичной для резидентной формы тёмной окраски, что отличает их от миног руч. Высочинский, в котором были отловлены произ-

водители с серебристой окраской, характерной для ювенильных особей анадромной формы. Таким образом, производители речной миноги из р. Гремячая сходны как с особями из локальной популяции в нативной части ареала (приток р. Западная Двина), так и с большинством исследованных особей из популяций во вторичной части ареала.

По результатам частотного анализа выборки у личинок не удалось выделить возрастные группы. Это может быть следствием разной скорости их роста в исследованных реках. Минимальная *TL* пойманных личинок (30 мм) значительно больше длины личинок миног после вылупления, которая у разных видов составляет 6–9 мм (Renaud, 2011; Павлов и др., 2014). Отсутствие сегментов в уловах, вероятно, обусловлено селективностью орудия лова. Сравнение личинок из притоков рек Пола и Мста и притоков рек Западная Двина и Нарва показало, что пределы варьирования основных пластических признаков у них схожи. Однако обнаружено, что меньше всего у них перекрываются пределы варьирования длины головного отдела – 6.0–11.5% *TL* у личинок из притоков рек Пола и Мста против 4.1–8.0% у личинок из притока р. Западная Двина и 4.1–6.9% у личинок из притока р. Нарва (Звездин и др., 2023). У производителей данное отличие не проявляется.

Минимальная *TL* метаморфной особи (107 мм) указывает на то, что после превращения их можно было бы отнести к размерной группировке “обычные”. Превращающиеся особи в р. Студенка (водосборный бассейн р. Нарва) имели большую *TL* – 123–153 мм (Звездин и др., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Миноги, обитающие в притоках рек Пола и Мста, по основным морфологическим характеристикам являются типичными представителями резидентной формы речной миноги, которые, однако, демонстрируют большую вариабельность зубной формулы в сравнении с речными миногами из других локальных популяций восточной части ареала. Притоки этих рек – прежде всего малые водотоки, расположенные на возвышенности, местообитания в которых соответствуют типичным и оптимальным для личинок миног. Из-за особенностей этих малых водотоков местообитания в них должны быть отнесены к уязвимым, так как они сильнее других подвержены влиянию факторов окружающей среды. Плотность поселения личинок в них преимуществен-

но низкая. Эти реки могут служить удобным полигоном для изучения локальных популяций резидентной речной миноги, так как, с одной стороны, здесь обнаружены места обитания, близкие к типичным для данного вида, с другой – часть исследованных рек располагается на территории Национального парка “Валдайский”, т.е. подвержена меньшей антропогенной нагрузке, чем окружающие территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность сотрудникам Национального парка “Валдайский” за содействие в организации и проведении полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевые работы выполнены за счёт Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П, обработка материала и написание статьи – проект № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонова В.С., Кучерявый А.В., Махров А.А., Попов И.Ю. 2014. Редкие виды гидробионтов Валдайского национального парка // Матер. IV регион. науч.-практ. конф. “Полевой сезон – 2013: исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области”. Тверь: Альфа-Пресс. С. 56–71.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Безруков П.Л., Лисицын А.Н. 1960. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. Т. 32. С. 3–14.
- Звездин А.О., Кучерявый А.В., Колотей А.В. и др. 2023. Речная минога *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) Псковского поозерья: современное состояние изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 6. С. 653–664. <https://doi.org/10.31857/S0042875223060279>
- Исаченко А.Г., Дашкевич З.В., Карнаухова Е.В. 1965. Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 248 с.
- Клавен А.Б., Виноградов В.А., Марунич С.А., Решетников Ф.Ю. 2015. Влияние устойчивой неравномерности в развитии руслового и пойменного процессов на гидро-морфологическую динамику р. Поломети // Матер. межрегион. науч.-практ. конф. “Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов”. Вышний Волочёк: Ирида-прос. С. 77–88.
- Колотей А.В., Звездин А.О., Кучерявый А.В., Павлов Д.С. 2020. Речная минога *Lampetra fluviatilis* L. в Балтийском и Каспийском бассейнах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (60). С. 7–15. <https://doi.org/10.26456/vtbio168>

- 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>
- Литвинова Е.М. 2015. Речная минога *Lampetra fluviatilis* L. (Linnaeus, 1758) // Красная книга Новгородской области. СПб.: Дитон. С. 79.
- 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>
- Недогарко И.В., Кузнецова Ю.Н., Решетников Ф.Ю. 2010. Формирование системы мониторинга озёр Национального парка “Валдайский” // Тр. нац. парка “Валдайский”. Вып. 1. С. 114–131.
- Отюкова Н.Г. 2021. Влияние аномально высокой температуры воды на гидрохимический режим устьевой области малой реки (на примере притока Рыбинского водохранилища) // Тр. ИБВВ РАН. № 96 (99). С. 46–59.
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2022-46-59>
- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В. 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. РАН. Т. 459. № 2. С. 248–251.
<https://doi.org/10.7868/S0869565214320231>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Генельт-Яновская А.С. и др. 2024. Характеристика типичных местообитаний личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) // Биология внутр. вод. № 5. С. 763–775.
<https://doi.org/10.31857/S0320965224050071>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Фролова Н.Л., Повалишников Е.С., Терская Е.В. и др. 2012. Особенности природопользования и гидроэкологическое состояние озерно-речной системы Боровно-Разлив (Национальный парк “Валдайский”) // Изв. РАН. Сер. географ. № 1. С. 81–90.
<https://doi.org/10.15356/0373-2444-2012-1-81-90>
- Широкова В.А., Чеснов В.М., Снытко В.А. и др. 2011. Вышневолоцкая водная система: Ретроспектива и современность. Гидролого-экологическая обстановка и ландшафтные изменения в районе водного пути. Экспедиционные исследования: состояния, итоги, перспективы. М.: ИПП “КУНА”, 316 с.
- Aronson K., Virkkala P. 2014. Substrate selection by subyearling European river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) and older larvae (*Lampetra* spp.) // Ecol. Freshw. Fish. V. 23. № 4. P. 644–655.
<https://doi.org/10.1111/eff.12119>
- Atlas y libro rojo de los peces continentales de España. 2001. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, 375 p.
- Baxter E.W. 1957. Lamprey distribution in streams and rivers // Nature. V. 180. № 4595. P. 1145.
<https://doi.org/10.1038/1801145a0>
- Brook B.W., Tonkyn D.W., O’Grady J.J., Frankham R. 2002. Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species // Conserv. Ecol. V. 6. № 1. Article 16.
<https://doi.org/10.5751/ES-00387-060116>
- Carpathian list of endangered species. 2003. Vienna; Krakow: WWF; Inst. Nat. Conserv. Pol. Acad. Sci., 68 p.
- Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R. et al. 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 75–137.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_3
- Kucheryavyu 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: Cambridge Scholars Publ. P. 251–277.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4515.9283>
- 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>
- Methods for the study of marine benthos. 2013. Chichester: John Wiley and Sons, 502 p.
<https://doi.org/10.1002/9781118542392>
- Morita K., Morita S.H., Yamamoto S. 2009. Effects of habitat fragmentation by damming on salmonid fishes: lessons from white-spotted charr in Japan // Ecol. Res. V. 24. № 4. P. 711–722.
<https://doi.org/10.1007/s11284-008-0579-9>
- Nazarov D., Kucheryavyu A., Pavlov D. 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // Jawless fishes of the world. V. 1. Newcastle Upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 280–298.
- Neeson T.M., Koonce J.F., Whiting P.J. 2007. Predicting sea lamprey (*Petromyzon marinus*) ammocoete habitat using geographic information systems // J. Great Lakes Res. V. 33. № 3. P. 546–553.
[https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[546:PSLPM A\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[546:PSLPM A]2.0.CO;2)
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing (<http://www.R-project.org>. Version 12/2023).
- Reid S.B., Goodman D.H. 2024. Exploring thermal conditions occupied by lampreys (Petromyzontidae) in California and Northern Baja California: current environment and implications for future scenarios // Environ. Biol. Fish. V. 107. № 5. P. 537–550.
<https://doi.org/10.1007/s10641-024-01549-8>
- 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>

- Schultz L.D., Mayfield M.P., Whitlock S.L. 2016. Sample sizes needed to describe length-frequency of small-bodied fishes: an example using larval Pacific lamprey // J. Fish. Wildl. Manag. V. 7. № 2. P. 315–322.
<https://doi.org/10.3996/112015-JFWM-112>
- Slade J.W., Adams J.V., Christie G.C. et al. 2003. Techniques and methods for estimating abundance of larval and metamorphosed sea lampreys in Great Lakes tributaries, 1995 to 2001 // J. Great Lakes Res. V. 29. Suppl. 1. P. 137–151.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(03\)70483-3](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70483-3)
- Sugiyama H., Goto A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium // Ichthyol. Res. V. 49. № 1. P. 62–68.
<https://doi.org/10.1007/s102280200006>
- Whitesel T.A., Uh C.T. 2023. Upper temperature limit of larval Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus*: implications for conservation in a warming climate // Environ. Biol. Fish. V. 106. № 5. P. 837–852.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01372-z>
- Yamazaki Y. 2007. Microhabitat use by the larvae of cryptic lampreyspecies in *Lethenteron reissneri* in a sympatric area // Ichthyol. Res. V. 54. № 1. P. 24–31.
<https://doi.org/10.1007/s10228-006-0369-8>
- 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 characterisation of their habitats // Nat. Conserv. Res. V. 6. № 3. P. 73–86.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2021.039>

THE RESIDENT EUROPEAN RIVER *LAMPREY LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) AND ITS HABITAT CONDITIONS IN THE UPPER REACHES OF TRIBUTARIES OF THE POLA AND MSTA RIVERS

A. V. Koloteyi¹, *, A. V. Kucheryavyy¹, A. O. Zvezdin¹, and D. S. Pavlov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**E-mail: a.v.kolotey@yandex.ru*

The results of the study of local populations of the resident form of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in medium and small watercourses (tributaries of the Pola and Msta rivers), located at a distance of ~ 700 km from the sea, in the native part of the species range, are presented. Such populations are still poorly studied, despite the fact that they ensure the preservation of the range under conditions of fragmentation of river system. The captured adults are typical representatives of the resident form, with a slight variation in the dentition. The population density of lamprey larvae in most of the studied habitats is low and average in a small part of them. The habitat conditions of ammocoetes are determined to be optimal, however, due to the peculiarities of small watercourses, their habitats are vulnerable to the negative effects of environmental factors.

Keywords: *Lampetra fluviatilis*, resident form, morphology, habitat characteristics, larval density, Baltic Sea basin, Valdai Upland.

УДК 597.552.51.575.86.591.37/46

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГИБРИДОВ КУНДЖА × МАЛЬМА (*SALVELINUS LEUCOMAENIS* × *S. MALMA*, SALMONIDAE) И РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ В РЕКЕ УТХОЛОК (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА). СПЕЦИФИЧЕСКИЕ БИОТОПЫ КАК ИНДИКАТОР МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ ПРИ МАССОВОЙ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2024 г. К. В. Кузищин¹, *, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 10.05.2024 г.

Принята к публикации 14.05.2024 г.

Представлены результаты изучения распределения гибридов кунджа × мальма (*Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*) и родительских видов в р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка). Приведена локализация половозрелых особей после нереста в русле реки в предзимний период (сентябрь–октябрь). Выявлены качественные различия характеристик водного потока и донного субстрата в предпочитаемых гольцами и их гибридами биотопах. Характерной особенностью распределения рыб является положение особей в водном потоке, которое обеспечивает максимальный доступ к дрейфовым частицам корма для эффективного восстановления после нереста и подготовки к зимовке. Обнаружено, что биотоп гибридов кунджа × мальма уникален и отличен от таковых у родительских видов – три группировки смогли снизить напряжённость пищевых взаимоотношений на основе пространственного распределения. Полученные результаты являются дополнительным свидетельством успешного протекания микроэволюционных процессов, включая освоение гибридами собственного биотопа в экосистеме. Есть основания полагать, что межвидовые отношения гибридов и родительских видов в р. Утхолок неантагонистические и вероятно их устойчивое сосуществование с продолжением отбора, а также закрепление выработанных адаптаций.

Ключевые слова: гибриды, гольцы рода *Salvelinus*, биотопы, распределение, дифференциация, геоморфология, Северо-Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875224060052 EDN: QSJCM1

Межвидовая гибридизация у рыб в природной среде встречается чаще, чем у других позвоночных животных, и характерна для многих таксономических групп из различных природных зон (DeMarais et al., 1992; Bolnick, 2009; Broughton et al., 2011; Keller et al., 2013; Васильева, Васильев, 2019; Taylor, Larson, 2019; Fukui, Koizumi, 2020). Её результаты проявляются по-разному – от нерегулярных редких случаев скрещивания до системного нарушения межвидовой изоляции вплоть до реализации сценария сетчатого видообразования (DeMarais et al., 1992; Allendorf et al., 2001; Muka, 2001; Seehausen, 2004; Fitzpatrick et al., 2010; Broughton et al., 2011; Fukui, Koizumi, 2020). В современной литературе, посвящён-

ной проблеме гибридизации в природе, перво-степенный интерес представляют морфологические и генетические особенности гибридных особей, частота встречаемости гибридов в природе, причины нарушения межвидовой изоляции, размеры зоны гибридизации (Chevassus, 1979; Campton, 1987; Arnold, 1997; Epifanio, Philipp, 2000; Allendorf et al., 2001; Fitzpatrick et al., 2010; Fukui, Koizumi, 2020; Berbel-Filho et al., 2022). Кроме того, значительное внимание уделяют фертильности гибридов – их способности давать потомство, в том числе и плодовитое (Mallet, 2007; Bolnick, 2009; Kirczuk et al., 2012; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

В то же время разные исследователи подчёркивают, что реализация микроэволюционных процессов невозможна без встраивания новых группировок (форм, видов) в экосистему и формирования собственной ниши (Pianka, 1969; Schoener, 1989; Ackermann, Doebeli, 2004; Wiens, 2004; Arnegard et al., 2014; Pocheville, 2015; Pyron et al., 2015). В свою очередь формирование ниши у нового вида или гибрида сопряжено с его распределением в экосистеме и выбором специфических мест нагула, зимовки и размножения (Leary et al., 1995; Rhymer, Simberloff, 1996; Allendorf et al., 2001; Aboim et al., 2010; Fukui, Koizumi, 2020). Таким образом, оценка успешности гибридизации и закрепления гибридных линий в природных популяциях неизбежно связана с экологическими аспектами, такими как выбор биотопов, миграционная активность и перераспределение в водной системе (Boyer et al., 2008; Muhlfeld et al., 2009, 2014, 2016, 2017; Aboim et al., 2010; Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016). Потому одним из направлений исследований гибридизации является изучение распределения гибридов в экосистеме и характеристика дискретных функциональных (элементарных) биотопов (*discrete functional habitat units* – по: Kocik, Ferreri, 1998). Более того, анализ топического предпочтения гибридов и родительских видов при симпатрии является необходимым условием оценки успешности существования гибридов (Fitzpatrick, Shaffer, 2007; Muhlfeld et al., 2009, 2016; Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016; Fukui, Koizumi, 2020). Исследования показывают, что количественная характеристика биотопов и их пространственное расположение в мозаике речной системы могут быть критическими факторами, определяющими размер популяции и её устойчивость (Schiemer et al., 1991; Dunning et al., 1992; Schlosser, 1995). Однако применительно к изучению биологических особенностей, распределения в водоёмах и формирования биотопов гибридов лососёвых рыб (*Salmonidae*) в опубликованных результатах исследований разных авторов возникли противоречия. Хотя необходимость и важность анализа этих аспектов не вызывают сомнения, вопросам распределения гибридов и их взаимоотношениям с родительскими видами не уделяется должного внимания (Harvey, Stewart, 1991; Fausch et al., 1997; Allendorf et al., 2001; Nathan, 2001; Harvey, Railsback, 2009; Fitzpatrick et al., 2010; Kovach et al., 2015). В большинстве публикаций с сожалением указывается на то, что распределение гибридов и выбор ими мест обитания игно-

рируются, не рассматриваются (Allendorf et al., 2001; Nathan, 2001; Fitzpatrick et al., 2010; Kovach et al., 2015), остаются за рамками исследований (Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016, 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

Выявление особенностей распределения рыб в водных системах и количественных связей между биотопами рыб и динамикой популяций определённого вида весьма затруднительно из-за пробелов в нашем понимании того, что именно определяет биотоп как таковой и как следует его выявлять и описывать (Detenbeck et al., 1992; Fausch, Young, 1995; Grossman et al., 1995; Schlosser, 1995; Hayes et al., 1996; Armstrong et al., 1998; Albanese et al., 2009). Кроме того, применительно к лососёвым рыбам трудности с описанием биотопов заключаются в том, что они различаются в разные сезоны и в течение жизни. Для этого требуется очень чёткая стандартизация описательных протоколов, то есть сравнительное описание биотопов разных группировок на одинаковых стадиях жизненного цикла и в определённый период года (Cunjak, 1988; Heggenes, Borgström, 1991; Kocik, Taylor, 1995, 1996; Gowan, Fausch, 2002; Petty, Grossman, 2010; Koizumi et al., 2013; Fukui, Koizumi, 2020).

Гибридная зона у гольцов рода *Salvelinus* в реках Северо-Западной Камчатки, возникшая в результате массовой межвидовой гибридизации кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (далее – мальма) (Груздева и др., 2018, 2020; Кузишин и др., 2023), представляет собой уникальный природный объект, в котором проходят активные микроэволюционные процессы (Кузишин и др., 2024). Для оценки успешности существования гибридов и прогнозирования последствий гибридизации в будущем представляется важным изучение вопросов межвидового взаимодействия (в том числе между видами и их гибридами) в условиях природных экосистем. В связи с этим цель нашего исследования – проанализировать внутривидовое распределение гибридов и родительских видов: выявить, описать, количественно охарактеризовать и сравнить их специфические биотопы в реке Утхолок на северо-западе Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2003–2023 гг. в р. Утхолок (координаты устья 57°42'45.42" с.ш., 156°51'37.75" в.д.). Река расположена в отдалённой от жилья местности и не подвергается антропогенной трансформации, здесь отсутствует

хозяйственная деятельность, никогда не проводили акклиматизационные или рыборазводные мероприятия. Общее описание реки и её фауны приведены в предыдущих публикациях (Павлов и др., 2016; Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023).

Работы проводили на участке среднего течения реки длиной (по стрежню русла) ~28 км, удаление от устья реки по нижней границе — 35 км. Данный участок характеризуется наличием всех элементов геоморфологического строения русла и высокой их мозаичностью, является типичным для нижнего и среднего течения реки и в полной мере отражает изменчивость биотопов, доступных для гольцов. Для описания элементов строения русла использовали принятую в русловедении терминологию (Thompson et al., 2001; Stanford et al., 2005; Bisson et al., 2007, 2009; Чалов, 2008). Ежегодные изменения русла в результате эрозии берегов и аккумуляции речного аллювия в целом невелики, подавляющее большинство плёсов и почти все русловые ямы сохраняют неизменную конфигурацию на протяжении многих лет.

При изучении распределения лососёвых рыб и при характеристике дискретных функциональных биотопов принимали во внимание, что в процессе развития и в разные сезоны года молодь и взрослые рыбы активно перераспределяются в пределах водной системы (Cunjak, 1988; Heggenes, Borgström, 1991; Kocik, Taylor, 1995, 1996; Railsback, Harvey, 2002; Albanese et al., 2009). В связи с этим при описании и особенно при сравнительном анализе биотопов разных видов учитывали необходимость стандартизации стадии жизненного цикла рыб (молодь, половозрелые) и сезона года (Nathan, 2001; Gowan, Fausch, 2002; Petty, Grossman, 2010; Koizumi et al., 2013; Fukui et al., 2016; Fukui, Koizumi, 2020). Исходя из особенностей биологии кунджи, мальмы и их гибридов (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007, 2013; Павлов и др., 2013, 2014; Груздева и др., 2017; Кузищин и др., 2022), изучали распределение их половозрелых производителей в период после завершения нереста (половые железы VI—III стадии зрелости), последующего ската из нерестовых притоков и расселения в основном русле реки. Далее по тексту применительно именно к этим рыбам использовали термин “посленерестовые особи” и сокращения: для кунджи — ПНК, мальмы — ПНМ и гибридов кунджа × мальма — ПНГ. В некоторых случаях привлекали данные по распределению

особей кунджи и мальмы, которые ещё не достигли половой зрелости (II или II—III стадии). Для таких рыб в тексте использовали термин “неполовозрелые особи/рыбы”. Родительские виды и гибриды надёжно идентифицируются по окраске, что подтверждается анализом генетических маркеров (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023).

Работы проводили в осенний и предзимний периоды, с конца сентября по вторую половину октября. При этом, учитывая необходимость детальной стандартизации, важно отметить, что размеры производителей гибридов и родительских видов были более или менее сходными (Груздева и др., 2017; Кузищин и др., 2023, 2024).

Местоположение особи (точку стояния) изучали методом облова удобными снастями (нахлыстовыми и поплавковыми удочками, спиннингом), которые позволяли облавливать почти все имеющиеся в реке участки и вылавливать рыб длиной тела по Смитту (*FL*) 200–1000 мм. Отлов проводили ежедневно в течение светового дня путём подвижного последовательного облова реки в направлении вниз по течению. Такая методика, учитывая квалификацию операторов, позволяла определить точку расположения рыб с вероятным круговым отклонением 0.25–0.40 м². Местоположение особи соотносили с локализацией поклёвки: она следовала незамедлительно после попадания приманки в то место, в котором располагается рыба. На предварительном этапе исследований (1994–2002 гг.) было установлено, что в осеннее время гольцы (мальма и кунджа) схватывают добычу только на той глубине, на которой они располагаются, — не было случая, чтобы рыбы поднимались к поверхности за кормовыми объектами или приманками. Поэтому глубину, на которой стояла рыба, определяли поплавковым методом — по длине огружённого поводка. Такая методика облова и определения местоположения рыбы в реке оставалась неизменной в течение всего периода наблюдений.

Место нахождения рыб выявляли по приборам-навигаторам (система ГЛОНАСС/GPS, использовали сетку координат UTM) и наносили на спутниковый масштабируемый панхроматический снимок космической платформы ICONOS (производитель “Lockheed Martin”, оператор “Space Imaging/GeoEye Inc.”, США) (величина ячейки разрешения менее 1 × 1 м) с привязкой к системе координат в программе ArcView GIS 3.2.

При выявлении точки расположения конкретной особи описывали её биотоп: измеряли глубину, ширину реки, конфигурацию её поперечного сечения, положение стрежня реки, структуру донного субстрата, наличие или отсутствие коряг и других возможных укрытий поблизости; определяли скорости течения в точке стояния рыбы, на $\frac{1}{2}$ глубины от этой точки и у поверхности над точкой, а также на стрежне, характер течения (прямой или обратный). Для количественной оценки параметров водного потока использовали скорость и структуру течения в русле по данным гидроакустических съёмки стационарным (смонтированным на борту моторной лодки – ADP, Acoustic Doppler Profiler) и ручным (Handheld ADV v. 2.4 FlowTracker) доплеровскими приборами (“SonTek/YSI Inc.”, США). Системы ADP/ADV имеют встроенные приёмники системы глобального позиционирования и осуществляют моментные замеры скоростей водного потока в столбе воды с привязкой к сетке географических координат в формате UTM; данные системы ADP в программе ArcView GIS 3.2 привязывали к спутниковому снимку ICONOS. Эти манипуляции позволяют очень точно (вероятное круговое отклонение не более 0.5 м^2) анализировать водный поток (скорость, глубину, профиль ложа) в точке расположения конкретной особи. Параметры водного потока выявляли в программе SonTek/YSI RiverSurveyor 4.10, позволяющей дифференцировать (в ячейке $15 \times 15 \text{ см}$) горизонтальную и вертикальную составляющие водного потока по всему разрезу водной толщи от придонного слоя до поверхности. В ряде случаев, когда водный поток имел сложную конфигурацию – выраженные горизонтальную и вертикальную составляющие, прибегали к вычислению длины результирующего вектора по стандартной формуле:

$$\vec{v} = \sqrt{v_x^2 + v_y^2},$$

где \vec{v} – длина вектора, м/с; v_x , v_y – значения соответственно горизонтальной и вертикальной составляющих скорости потока, м/с. В тех случаях, когда поток был восходящим (направление от дна к поверхности), его значение обозначали знаком “+”, когда нисходящим (от поверхности ко дну) – знаком “–”.

Всего для данного исследования использовали описание 187 местонахождений кунджи, 88 мальмы и 49 гибридов. Материал обрабатывали вариационно-статистическими методами (среднее значение, ошибка), сравнения проводили методами однофакторного дисперсионного анализа и с применением непараметрических

критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса (Лакин, 1990) в программе Statistica v.10. Для сравнительного анализа количественных характеристик мест поймки разных группировок применяли в указанной выше программе метод главных компонент; длины собственных векторов характеристик приравнивали к корню квадратному из собственного значения (Rholff, 1993) для расчёта нагрузок на компоненты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели половозрелых особей. Для ПНК в сентябре–октябре характерны наибольшие средняя и максимальная длина и масса тела, для ПНМ – наименьшие, для ПНГ – промежуточные значения показателей. В русле реки у всех ПНК и ПНМ хорошо выражен брачный наряд, типичный для своего вида. У ПНК тёмный фон тела, включая брюхо, тёмная, почти чёрная голова, крупные (диаметром равным глазу или больше него) светлые пятна на боках тела с фиолетовым или розовым оттенком, у самцов и крупных самок крюк на нижней челюсти. У ПНМ хорошо выражен интенсивный зелёный фон тела с ярко-розовыми или красными мелкими (менее диаметра зрачка) пятнышками, белое брюхо, чёрная голова. У ПНГ коричневый или ореховый фон тела, пятна диаметром более зрачка, но менее диаметра глаза, розового или интенсивного жёлтого цвета, тёмно-коричневая или чёрная голова. У всех ПНК, ПНМ и ПНГ вытянутое (тощее) тело, спавшееся подведённое брюхо, воспалённое мочеполовое отверстие, повреждённые (обтрёпанные) хвостовой, анальный и брюшные плавники, особенно сильно травмы плавников выражены у самок. По этим признакам производители родительских видов и гибридов хорошо отличаются от неполовозрелых рыб, у которых более светлая окраска, выпуклые линии спины и брюха и несжатое с боков тело. Соотношение полов у родительских видов и гибридов близко к 1 : 1 (табл. 1).

Все особи родительских видов и гибридов в русле реки в сентябре–октябре проявляют высокую пищевую активность и агрессию – решительно схватывают искусственные приманки (мушки и блёсны), как только последние попадают в точку местонахождения особи. При этом агрессивность и активное питание сходны как при температуре воды в реке $10\text{--}12^\circ\text{C}$ в середине сентября, так и при $2\text{--}3^\circ\text{C}$ в середине октября. По нашим наблюдениям, динамика температуры воды поздней осенью не оказывает влияния

на поведение, пищевую активность и распределение рыб.

Большинство отнерестившихся производителей питаются. При этом *ПНГ* питаются более активно по сравнению с родительскими видами (табл. 1). Основными компонентами пищевого комка являются личинки амфибиотических насекомых — веснянок (Plecoptera), подёнок (Ephemeroptera) и ручейников (Trichoptera), суммарно (все группы) отмечаются у 100% питавшихся особей кунджи, мальмы и гибридов. Реже в их желудках присутствует икра тихоокеанских лососей, но *ПНГ* потребляют её чаще. Судя по тому, что в передней части желудка всех питавшихся особей пища была свежей, а в задней части желудка частично переваренной, как родительские виды, так и гибриды питаются постоянно.

Распределение в реке. В сентябре—октябре *ПНК*, *ПНМ* и *ПНГ* распределяются в речном русле мозаично и во все годы совместно не обнаружены (рис. 1). Более 98% *ПНК* ($n = 347$) рассредоточиваются на длинных и глубоких плёсах, чаще придерживаются вершины меандров (69–72%, $n = 244–255$ в разные годы), реже — на участках верхнего и нижнего крыла меандра ниже перекатной зоны (~30%, $n \approx 100$ в разные годы). В ряде случаев наблюдается более или менее равномерное распределение особей кунджи по всему плёсу. Чаще всего *ПНК* предпочитают плёсы длиной 202–373 (в среднем 282) м. Средняя плотность на таких плёсах составляет 1 экз. $FL > 400–450$ мм на 45.8 (38–62) м². Помимо *ПНК* на плёсах часто присутствуют неполовозрелые особи кунджи $FL > 250–350$ мм с плотностью 1 экз. на 22.2 (17–28) м². Как правило, наиболее крупные

ПНК $FL > 500$ мм локализуются в самом центре плёса на наибольшем удалении от краевых его участков. На коротких плёсах длиной < 100 м кунджа отсутствует. На плёсах длиной > 400 м, характерных для нижнего течения и расположенных в зоне слабо выраженных меандров реки, особи кунджи разного размера единичны. *ПНК* держатся поодиночке, дистанция между ними составляет не менее 5 м, чаще 10–12 (в среднем 9.8) м. На дне плёсов р. Утхолок часто лежат крупные куски тундрового берега (объём 0.8–2.0 м³, размер в поперечнике 1–2 м), упавшие в русло в результате эрозии берегов. За весь период наблюдений не установлено, чтобы *ПНК* были непосредственно приурочены к такого рода структурам в русле, все особи располагаются на удалении трёх и более метров от них. Тем не менее на тех плёсах, в русле которых лежит много кочек, частота встречаемости особей кунджи больше, чем на плёсах без кочек. Так, на одном из плёсов длиной ~290 м, на котором были две кочки объёмом ~ 1.5 м³, обнаружено 26 экз. кунджи $FL 300–500$ мм (*ПНК* и неполовозрелые особи); на другом плёсе длиной ~ 310 м и с 11 кочками примерно сходного размера суммарное число особей кунджи составило 44 экз. В целом, по данным обловов восьми плёсов с разным числом кочек, установлена положительная корреляция между числом кочек и числом особей кунджи (*ПНК* и неполовозрелые особи) — коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.78$, $p < 0.01$. По-видимому, кочки имеют сигнальное значение для кунджи и являются своеобразными элементами фрагментации плёса и сокращения возможности для визуального контакта между рыбами, что соответствует их одиночному образу жизни.

Таблица 1. Биологические показатели посленерестовых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма из р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) в сентябре—октябре

Показатель	Кунджа ($n = 203$)	Мальма ($n = 95$)	Гибриды ($n = 64$)
Длина тела по Смитту (FL), мм*	498.4 (352–645)	431.8 (354–525)	464.4 (347–605)
Масса тела, г*	1008.5 (410–2410)	720.4 (250–1310)	823.5 (400–1790)
Соотношение полов		1 : 1	
Доля питавшихся рыб, %	91	69	97
Частота встречаемости пищевых компонентов, %:			
– личинки Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera (суммарно)		100	
– икра лососей	8	14	22

Примечание. n — число рыб, экз. *Перед скобками — среднее значение, в скобках — пределы варьирования показателя.

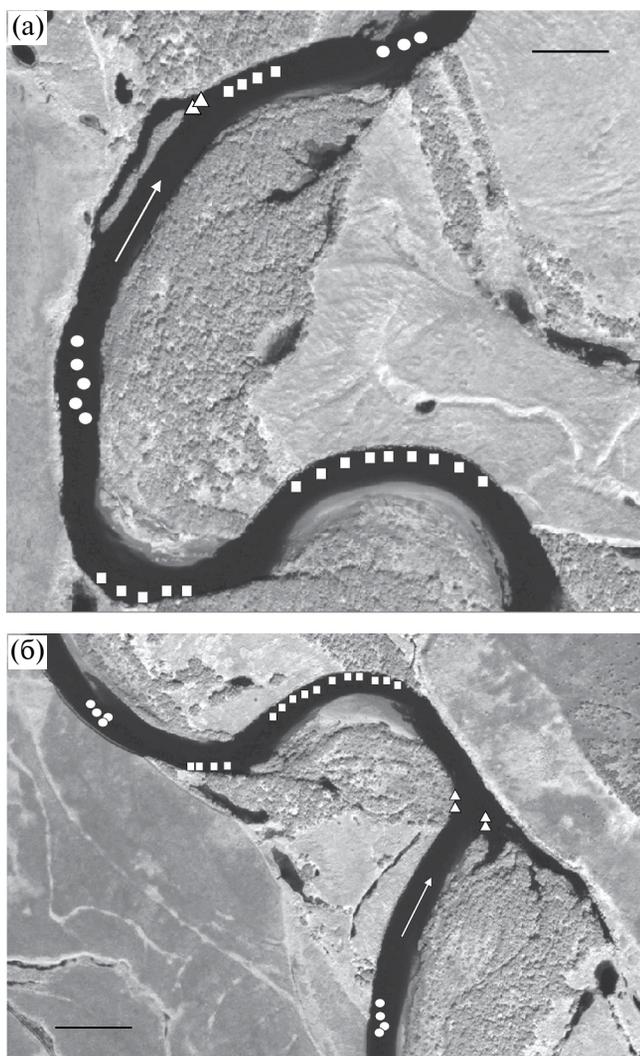


Рис. 1. Схема распределения посленерестовых особей кунджи *Salvelinus leucomaenis* (□), мальмы *S. malma* (○) и гибридов кунджа × мальма (△) в сентябре–октябре на участках р. Утхолок на расстоянии 33 (а) и 39 (б) км от устья: (→) — направление течения. Масштаб: 100 м.

В среднем течении реки, на удалении более 45 км от устья и выше, имеются отдельные завалы из упавших в воду деревьев. Не установлено, чтобы *ПНК* располагались в непосредственной близости от завалов. В то же время вокруг завалов могут встречаться неполовозрелые особи кунджи $FL < 300–350$ мм.

В сентябре–октябре *ПНМ* обнаружены только в зоне перекатов, они держатся на участках с небольшой глубиной, но сильным течением. Предпочитаемые участки реки — длинные перекаты (длина 76–152, чаще 82–93 м) между длинными (> 250 м) плёсами (рис. 1). На таких участках обнаружено >95% *ПНМ*, единично они встречаются на корот-

ких перекатах длиной 30–50 м. В р. Утхолок на перекатах почти нет завалов из древесного материала или кусков берега. В тех случаях, когда таковые предметы лежат на дне перекатов, *ПНМ* всегда их избегают и предпочитают открытое пространство переката. *ПНМ* держатся группами по 3–5 экз., в большинстве случаев они располагаются на максимальном удалении от берега, в срединной части переката, как правило, на одном перекате имеется одна такая группа. При испуге группа мальмы распадается, особи поодиночке совершают броски в разных направлениях, через 25–30 мин снова собираются в группу. По нашим наблюдениям, группа *ПНМ* может перемещаться в течение светового дня по перекату на расстояние до нескольких десятков метров, тем самым весь перекат можно рассматривать как её местонахождение. При этом *ПНМ* отсутствуют на перекатах, используемых тихоокеанскими лососями (*Oncorhynchus* spp.) как нерестилища, и на которых отмечаются многочисленные нерестовые бугры. Вероятнее всего, это обусловлено присутствием на такого рода участках особей проходной микижи *Parasalmo mykiss*, которые используют перерывы лососями перекаты как места отдыха во время движения вверх по течению реки. По нашим наблюдениям, проходная микижа всегда проявляет агрессивное поведение по отношению к более мелким гольцам. *ПНМ* редко встречаются в нижнем течении реки, их существенно больше на перекатах, удалённых на расстоянии > 42 км от устья реки.

Распределение *ПНГ* в русле реки мозаичное, и они встречаются гораздо реже, чем родительские виды (рис. 1). Их местообитания приурочены к местам слияния основного русла и небольшой боковой протоки (рис. 1а) или к крутым поворотам ($75^{\circ}–90^{\circ}$) плёса или длинного переката (рис. 1б). По данным многолетних наблюдений, *ПНГ* встречаются поодиночке (>95%), очень редко в непосредственной близости друг от друга по две особи. В то же время отмечено, что в сентябре–октябре гибриды перераспределяются внутри речного русла. Так, в 2021 г. в двух контрольных локальностях установлено, что после вылова одной особи *ПНГ* через 5–8 сут появляется другая. Очень редко *ПНГ* придерживаются участков русла реки с завалами из упавших в воду деревьев, в этих случаях рыбы используют навалы стволов и ветвей как укрытия.

В подавляющем большинстве случаев между местами расположения особей родительских видов и гибридов были протяжённые участки (длиной 30–100 м), на которых вообще не обна-

руживались какие-либо гольцы (рис. 1). Таким образом, в результате многолетних наблюдений установлено, что в сентябре–октябре наблюдается хорошо выраженное пространственное разобщение как между особями родительских видов, так и между ними и их гибридами.

Характеристика биотопов кунджи, мальмы и гибридов кунджа × мальма. В местах расположения ПНК на плёсах река имеет отчётливый асимметричный профиль поперечного сечения русла с крутым берегом с одной стороны и отмелью с другой (рис. 2а). Кунджа всегда придерживается отвесного или крутого берега, предпочитая максимальную глубину на участке реки или на крутом свале (рис. 2б). Глубина положения ПНК варьирует от 1.4 до 2.4 м, в среднем 1.8 ± 0.2 м, особи на всех плёсах предпочитают придонный слой воды, располагаются в 1–3 см над дном. Во все годы наблюдений ПНК избегали мелководных плёсов, глубина которых < 1 м. ПНК чаще встречаются над песчано-гравийным дном (~60%), реже – над песчаным (до 35%) и редко – в местах обнажения глины (менее 5%) (табл. 2). По нашим наблюдениям, ПНК ведут оседлый образ жизни, их перемещения узко локальные и составляют несколько метров в стороны, тем самым каждая особь FL 400–500 мм занимает площадь 5–6 м². После изъятия особи из реки в течение длительного времени (> 2 нед.) её участок пустует.

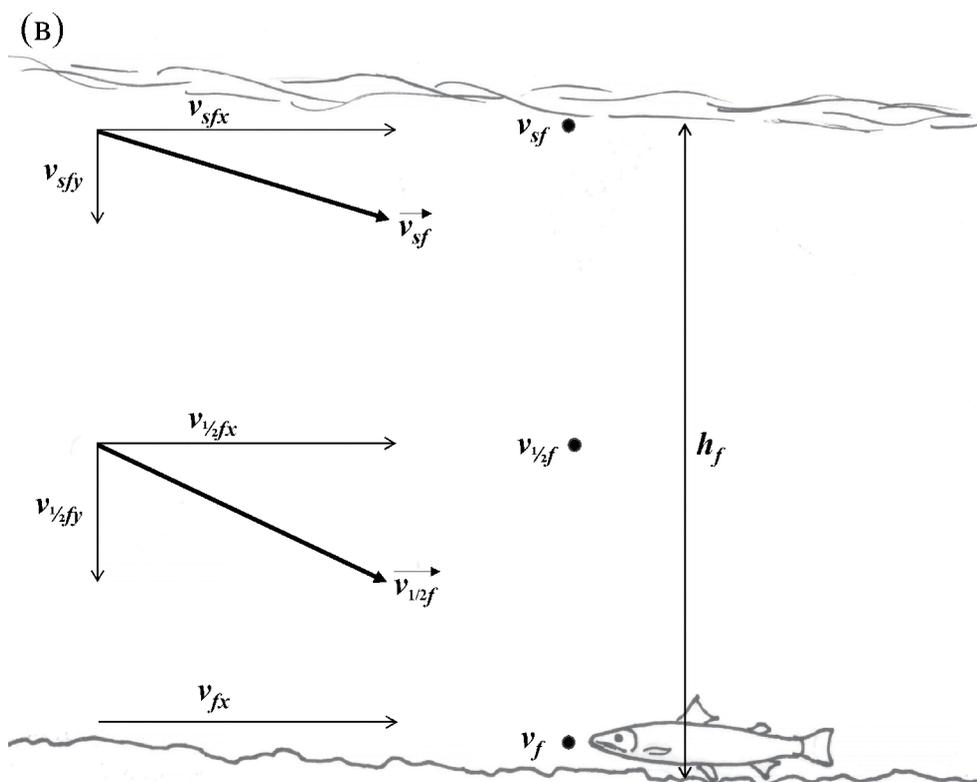
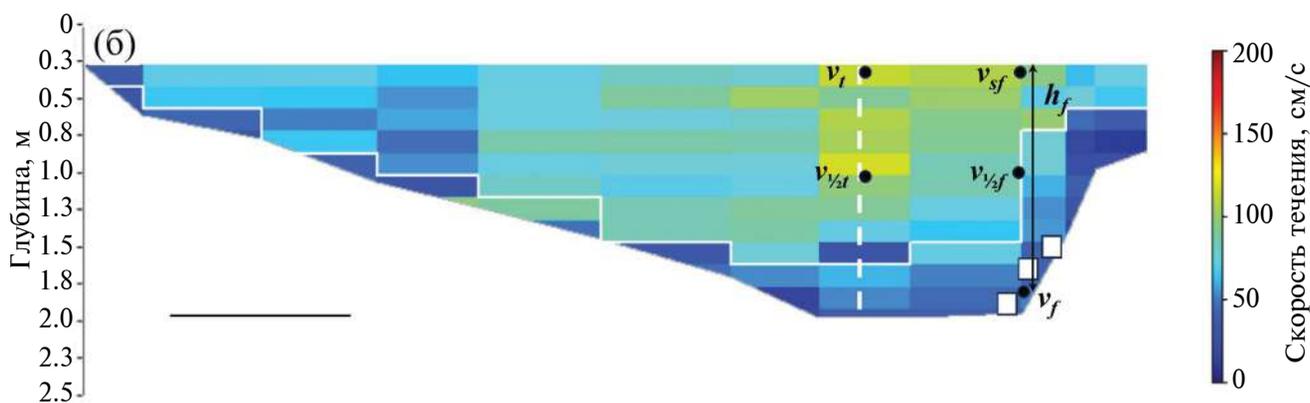
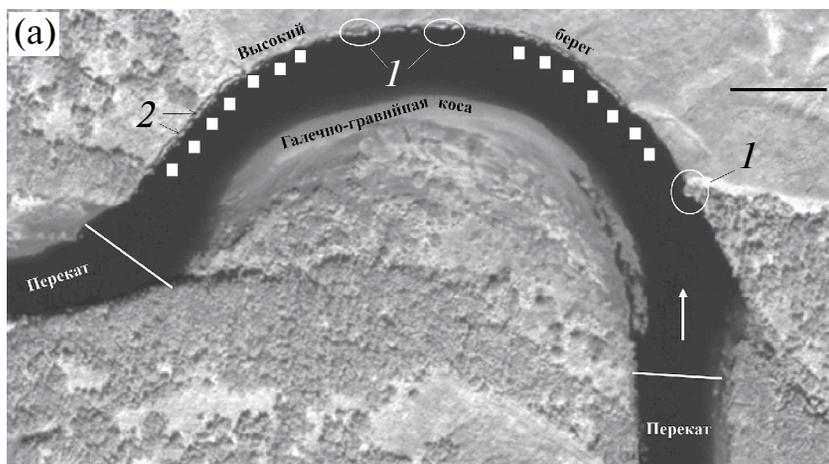
Точка стояния ПНК – это придонный слой воды со скоростью течения 0.33 (0.29–0.41) м/с, но на ½ глубины от дна к поверхности горизонтальная скорость течения возрастает до 0.49 (0.40–0.55) м/с, достигая максимума в приповерхностном слое. В большинстве случаев (>98%) над кунджей хорошо выражена нисходящая компонента водного потока (от поверхности к придонному слою), достигающая максимума на ½ водного столба. При этом в точке стояния ПНК нет выраженных восходящей и нисходящей компонент придонного потока (табл. 2, рис. 2б, 2в).

Таким образом, биотоп ПНК – узкий (~25 см) слой замедленного течения в придонной части столба воды на плёсах, в который за счёт нисходящей компоненты водного потока течением привносятся дрейфовые частицы, включающие в себя потенциальные кормовые объекты – личинок амфибиотических насекомых.

В точках стояния ПНК, на перекатах, ложе имеет корытообразный профиль или (реже) с обоими пологими берегами (рис. 3а). По данным обследования 11 перекатов, несколько чаще (54%) скорость течения и конфигурация водного потока более или менее сходная от берега до берега. Реже обнаружены перекаты, на которых отчётливо выражен стрежень со скоростью течения примерно на 15–17% выше, чем на соседних участках; в результате стрежень разбивает перекат на две части (рис. 3б). По нашим наблюдениям, ПНК могут пересекать стрежень несколько раз в течение светового дня.

Глубина перекатов в точках расположения ПНК варьирует от 0.5 до 1.2 м, в среднем 0.67 ± 0.2 м. Такие параметры перекатов сохраняются на всём протяжении нижнего и среднего течения реки вплоть до верхней точки проведения наблюдений, удалённой на 63 км от устья. Но при этом прослеживается тенденция: чем ниже по течению, тем короче перекаты, а уклон ложа и скорость потока на них меньше (табл. 2). ПНК всегда располагаются в придонном слое воды, в непосредственной близости у дна (рис. 3в). По многолетним наблюдениям, подавляющее большинство ПНК (78–83%) стремятся располагаться на перекатах, сложенных крупной галькой (размер в поперечнике 80–100 мм) и валунами (>100 мм), предпочитая более крупные фракции (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.66$, $p < 0.01$). ПНК не обнаружены на перекатах, в составе донного субстрата которых имеется множество крупных кусков древней плотной глины (размеры варьируют от 30 × 50

Рис. 2. Схема распределения посленерестовых особей кунджи *Salvelinus leucomaenis* и гидрологическая характеристика её биотопов на участке реки Утхолок: а – плёс, вид сверху; б – поперечное сечение участка плёса по данным программы RiverSurveyor, вид “вниз по течению”, правый берег высокий; в – продольная проекция участка плёса: (□) – местоположение особей кунджи, (—) – граница плёса, (→) – направление течения; 1 – крупные кочки, лежащие в русле реки; 2 – мелкие травяные кочки, выступающие над водой; (⊞) – стрежень, h_f – глубина реки в месте расположения особи, v_f , v_{sf} , $v_{1/2f}$ – скорость течения соответственно в месте расположения особи, над точкой её стояния у поверхности и на глубине ½ от этой точки; v_t , $v_{1/2t}$ – скорость течения на стрелке (в тальвеге) реки соответственно у поверхности и на ½ глубины; v_{fx} , $v_{1/2fx}$, v_{sfx} – горизонтальная составляющая скорости потока соответственно в точке стояния особи, на ½ глубины и у поверхности над этой точкой; $v_{1/2fy}$, v_{sfy} – вертикальная составляющая скорости потока над точкой стояния особи соответственно на ½ глубины и у поверхности. \vec{v}_f , $\vec{v}_{1/2f}$, \vec{v}_{sf} – результирующий вектор скорости течения соответственно в точке стояния особи, на ½ глубины и у поверхности над точкой стояния особи. Масштаб: а – 100, б – 10 м.



до 60×100 мм), попавших в реку в результате эрозии коренных берегов.

Абсолютные значения горизонтальной скорости потока в точках стояния *ПНМ* варьируют в широких пределах в зависимости от строения переката и уклона ложа реки. На перекатах нижнего течения реки, с меньшим уклоном ложа по сравнению с таковыми среднего течения, рыбы находятся в условиях более слабого течения (табл. 2). На некоторых крутых перекатах среднего течения в отдельных случаях *ПНМ* обитают в условиях скорости потока, превышающей 1 м/с. В случае если на перекате выражен стрежень с повышенными скоростями течения, то почти всегда *ПНМ* располагаются в непосредственной близости от стрежня, но по бокам от него. По нашим данным, почти на всех перекатах горизонтальная скорость потока более или менее сходна в придонном слое, на $\frac{1}{2}$ глубины над точкой стояния особи и у поверхности (рис. 3в). Поток в придонном слое и над точками стояния *ПНМ* всегда имеет выраженную восходящую компоненту, а вертикальная составляющая скорости в ряде случаев превышает 0.3 м/с.

Таким образом, типичный биотоп *ПНМ* в р. Утхолок в сентябре–октябре – это придонный слой воды на перекатах с сильным течением среди крупнообломочного донного субстрата в условиях сильной восходящей компоненты потока. Восходящий поток на перекатах характеризуется высоким обилием личинок амфибиотических насекомых, способствует их отрыву от субстрата и переходу в состояние дрефта (Богатов, 1994; Turner, Williams, 2000; Чебанова, 2009). Тем самым *ПНМ* располагаются в местах активного перехода кормовых организмов из труднодоступного состояния (прикреплены к субстрату) в дрефт, что обеспечивает эффективное питание рыб.

Поимки *ПНГ* приурочены к местам, в которых рядом с основным потоком (тальвегом) реки над эрозионным котлом образуется противотечение (водоворотка) (рис. 4а, 4б), а на границе водоворотки и основного течения – узкая зона системы мелких гидродинамических вихрей, которая по модулю переноса направлена по течению, но её скорость составляет не более $\frac{1}{2}$ скорости основного потока в русле реки. Такую зону иногда называют барьер водоворотки (eddy's fence – по: Thompson et al., 2001; Poole, 2002; Bisson et al., 2007). В р. Утхолок на дне под барьером водоворотки иногда обнаруживаются продольные гребни из аллювиальных наносов (рис. 4в). Барьер водоворотки образуется в местах резкого

перехода длинного переката в подперекатную яму (эрозионный котёл), по кромкам небольших речных протоков или в местах очень крутых (75° – 90°) поворотов речного русла (рис. 1).

В среднем и нижнем течении р. Утхолок таких мест в целом немного, гораздо меньше, чем в реках предгорного типа. Глубина в местах барьера водоворотки варьирует от 50–60 см до 1 м и более, но такого рода вихревая зона никогда не образуется на участках с глубиной <40 см. Размеры барьеров водоворотки также варьируют в зависимости от места, в котором они формируются. Там, где обнаружены *ПНГ*, барьер водоворотки имеет форму овала или изогнутого овала длиной 12–15 м и шириной ~ 1 м (рис. 4а, 4б). *ПНГ* никогда не обнаруживаются в небольших барьерах водоворотки длиной <10 м.

Точка положения *ПНГ* – непосредственно в зоне вихрей и в середине столба воды, то есть на равноудалённом расстоянии от дна до поверхности (табл. 2, рис. 4г). Донный субстрат в месте действия барьера водоворотки, как правило, песчаный или гравийно-песчаный, и, по всей видимости, характер донного субстрата не имеет для *ПНГ* большого значения. По нашим наблюдениям, чаще (до 80%) *ПНГ* предпочитают располагаться ближе к передней части барьера водоворотки, реже – к средней её части и никогда не приближаются к задней.

Горизонтальная скорость потока в точке стояния *ПНГ* сходна в разных местах – она составляет в большинстве случаев 0.32–0.44 м/с. При этом у поверхности над точкой стояния *ПНГ* горизонтальная скорость потока выше – в среднем 0.42 ± 0.10 (0.32–0.50) м/с, у дна она несколько ниже, чем в точке стояния рыбы. Особенностью расположения *ПНГ* является характер вертикальной составляющей водного потока: у поверхности над точкой стояния особи он нисходящий (от поверхности к дну), тогда как в придонном слое, наоборот, восходящий (табл. 2, рис. 4г). Такая конфигурация водного потока обеспечивает привнесение течением дрефтовых частиц, в том числе и кормовых организмов, именно к точке нахождения особи как из придонного слоя воды, так и со стороны поверхности.

Таким образом, биотоп *ПНГ* имеет наиболее специфическое строение: он приурочен к строго определённым участкам речного русла, имеет сложную систему взаимодействующих течений и в отличие от биотопов родительских видов характеризуется расположением особей в тол-

Таблица 2. Общая характеристика мест поимки посленерестовых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма в сентябре–октябре в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Показатель	Кунджа	Мальма	Гибриды
Местоположение в реке	На плёсах, на глубине, вдоль высокого (отвесного) берега	На перекатах, на небольшой глубине и сильном течении, на удалении от берегов	Турбулентная зона, барьер водоворотки по краю эрозионных котлов на крутых поворотах русла или в местах впадения боковых проток
Приуроченность к укрытиям и крупным объектам в русле	Нет	Нет	Наблюдается, если в русле есть укрытия в виде завалов древесного материала
Уклон ложа в точке местонахождения особи, см/100 м	0.20 ± 0.09 (0.17–0.22)	0.57 ± 0.10 (0.48–0.62)* 0.72 ± 0.12 (0.63–1.07)**	0.21 ± 0.10 (0.18–0.22)
Донный субстрат	Песок, песчано-гравийная смесь, редко выходы коренной глины	Крупная галька, валуны	Песок и песчано-гравийная смесь
Глубина реки в месте расположения особи (h_p), м	1.81 ± 0.20 (1.4–2.4)	0.77 ± 0.08 (0.7–1.1)* 0.59 ± 0.07 (0.5–1.0)**	1.21 ± 0.21 (0.8–1.6)
Расположение особи в столбе воды (глубина местоположения, в % глубины участка реки)	В придонном слое, не более 1–3 см над дном (95–97)	В придонном слое, не более 1–3 см над дном (98–99)	В толще водного столба (~ 50)
Тип распределения	Одиночный, без визуального контакта с особями своего вида	Редко одиночный, чаще групповой по 2–4 экз.	Одиночный (>95%), не более 1 экз. в каждом местонахождении
Общие особенности поведения	Оседлый образ жизни, минимальные перемещения на 1–3 м	Бродячий образ жизни в пределах одного переката, перемещения на 10–50 м	Оседлый образ жизни, локальные перемещения по барьеру водоворотки на 2–5 м
Составляющие скорости потока в точке расположения особи, м/с:			
– горизонтальная (v_{fx})	0.33 ± 0.02 (0.29–0.41)	0.68 ± 0.10 (0.61–0.75)* 0.89 ± 0.11 (0.80–0.98)**	0.38 ± 0.02 (0.32–0.44)
– вертикальная (v_{fy})	<0.01 по модулю	0.20 ± 0.08 (0.18–0.30)* 0.24 ± 0.10 (0.19–0.32)**	0.25 ± 0.10 (0.20–0.33)
Составляющие скорости потока на ½ глубины над точкой расположения особи, м/с:			
– горизонтальная ($v_{\frac{1}{2}fx}$)	0.49 ± 0.09 (0.40...0.55)	0.69 ± 0.11 (0.62–0.75)* 0.90 ± 0.12 (0.80–0.98)**	0.27 ± 0.11 (0.22–0.33)***
– вертикальная ($v_{\frac{1}{2}fy}$)	–0.18 ± 0.10 (–0.11...–0.24)	0.23 ± 0.10 (0.18–0.32)* 0.25 ± 0.12 (0.21–0.33)**	0.28 ± 0.11 (0.23–0.35)***
Составляющие скорости потока у поверхности над точкой расположения особи, м/с:			
– горизонтальная (v_{sfx})	0.58 ± 0.10 (0.51–0.68)	0.70 ± 0.13 (0.64–0.76)* 0.93 ± 0.15 (0.85–1.01)**	0.42 ± 0.10 (0.32–0.50)
– вертикальная (v_{sfy})	–0.11 ± 0.07 (–0.07...–0.15)	–0.08 ± 0.01 (–0.04...–0.11)* –0.10 ± 0.01 (–0.07...–0.12)**	–0.26 ± 0.10 (–0.22...–0.31)

Примечание. *На перекатах нижнего течения (11 наблюдений), **на перекатах среднего течения (77 наблюдений); ***приведены горизонтальная (v_{bfx}) и вертикальная (v_{bfy}) составляющие скорости потока в придонном слое под особью – см. рис. 4г. Знаком “–” обозначены нисходящие (от поверхности ко дну) вертикальные составляющие скорости потока.

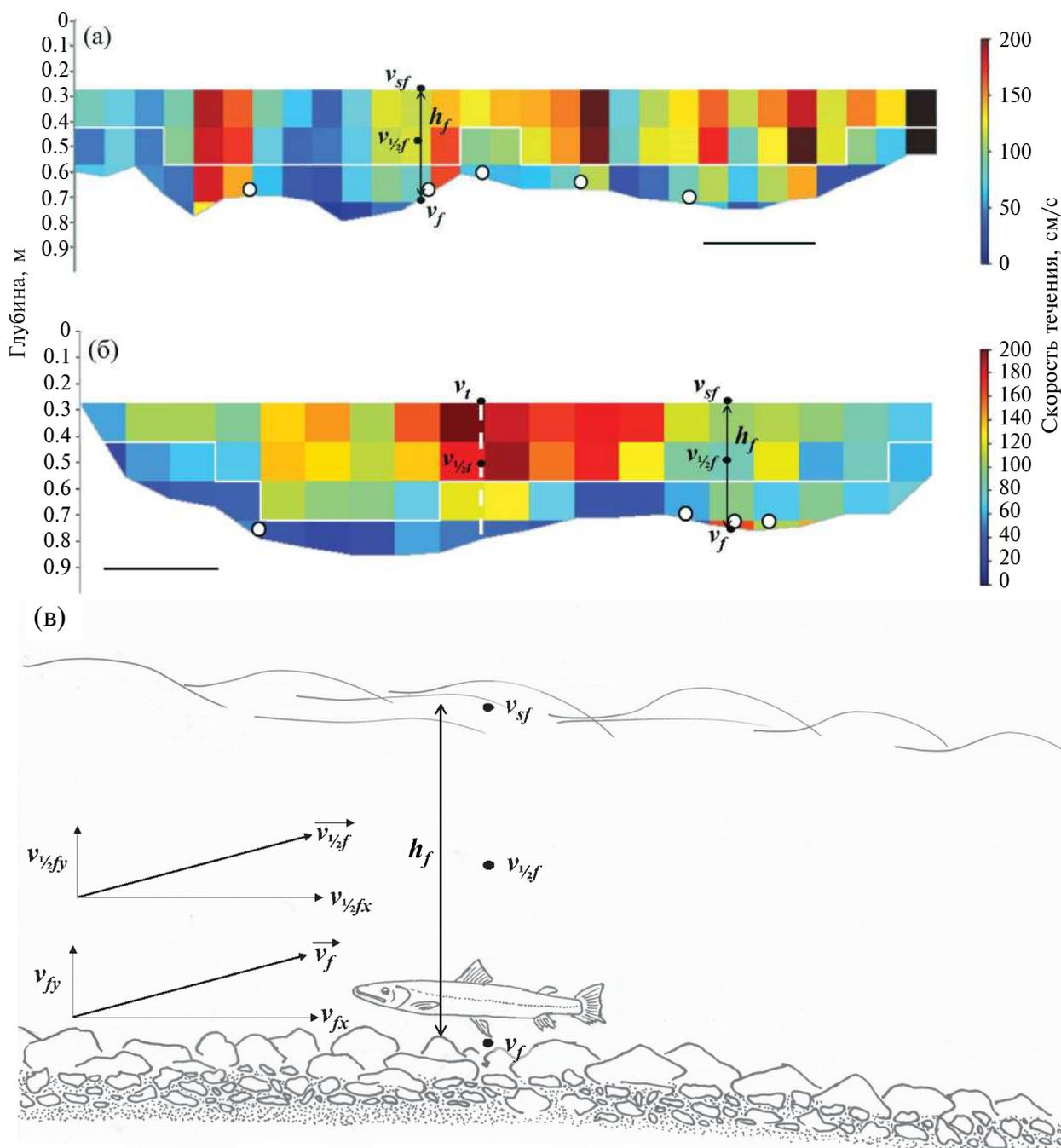


Рис. 3. Схема биотопов мальмы *Salvelinus malma* и местоположения её особей: а, б – биотопы (перекаты) в поперечном сечении реки по данным программы RiverSurveyor, вид “вверх по течению”: а – без выраженного стрежня, б – с выраженным стрежнем, в – продольная проекция участка переката. (о) – местоположение особей мальмы. Ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: а, б – 5 м.

ще водного столба. Как и в случаях с кунджей и мальмой, точка стояния гибридов обеспечивает им наиболее эффективное потребление основного корма в осенний период – личинок амфибиотических насекомых.

Сравнительный статистический анализ параметров водного потока в местоположениях родительских видов и гибридов с применением

критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса показал наличие высокодостоверных ($p < 0.01$) различий почти во всех случаях (табл. 3). И лишь по значению вертикальной скорости потока в местоположении особи между мальмой и гибридами (по критерию Манна–Уитни) различия значимы при $p < 0.05$, а по уклону ложа между кунджей и гибридами (по критериям Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса) различия недо-

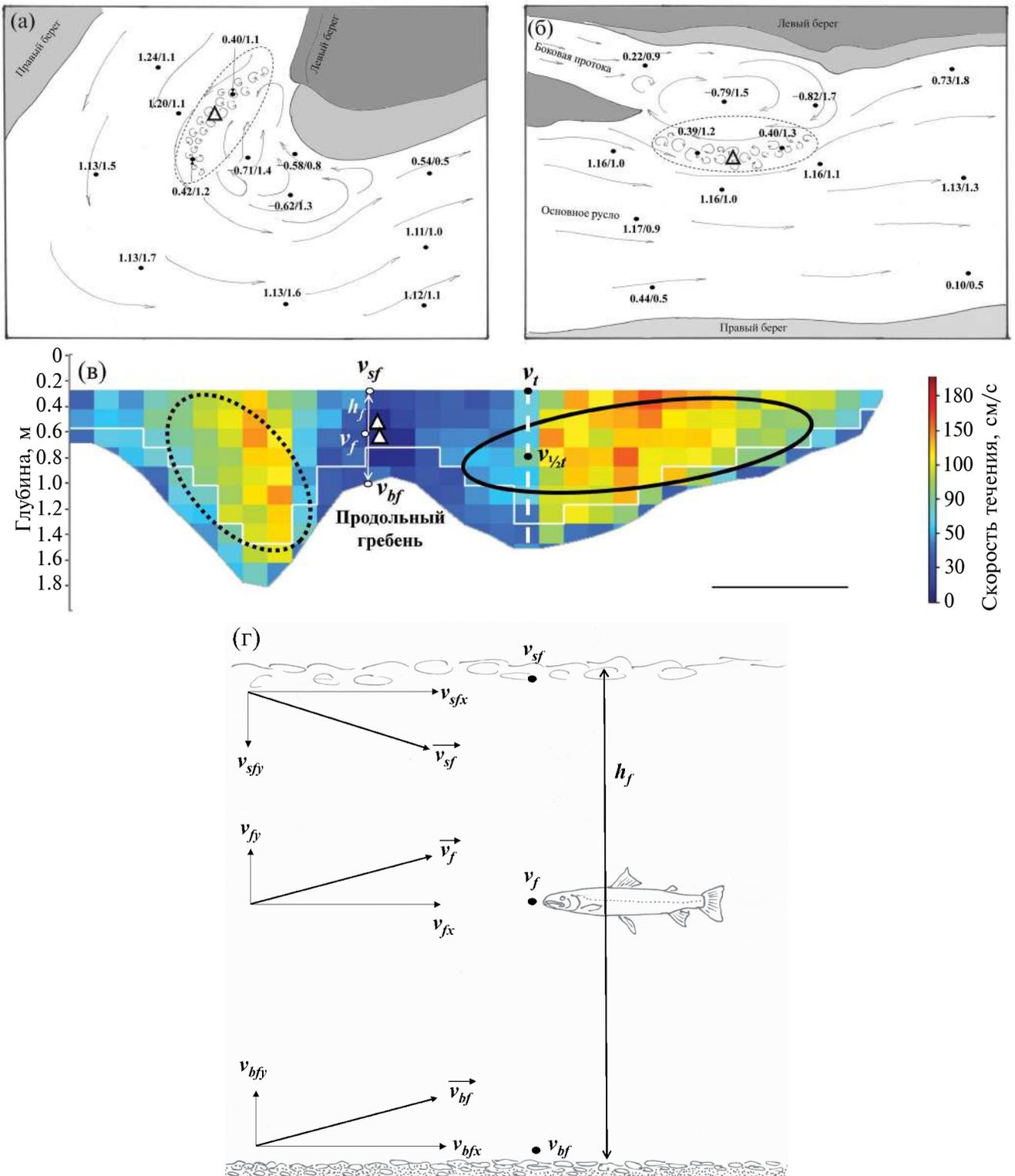


Рис. 4. Схема биотопов и местонахождения гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × мальма *S. malma*; биотопы: на крутом повороте русла (а) и в месте впадения боковой протоки (б); (Δ) – местоположение особей-гибридов, (→) – направление струй течения; до черты – скорость течения, м/с (знаком “-” обозначены скорости обратного течения), после черты – глубина, м; (⋯) – границы барьера водоворотки; в – поперечное сечение участка реки с местообитанием гибридов по данным программы RiverSurveyor, вид “вниз по течению, левый берег высокий”: (○) – примерные границы стрежня основного потока, (⋯) – примерные границы воротного течения над эрозийным котлом; г – продольная проекция участка реки с местом расположения гибридов, (→) – направление струй течения; v_{bf} , v_{bfy} , v_{bfz} , v_{bf} – соответственно скорость течения в придонном слое воды под местоположением гибрида, её горизонтальная и вертикальная составляющие и результирующий вектор. Ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: в – 10 м.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа и значения критериев Манна–Уитни (U) и Краскела–Уоллиса (H) при попарной оценке различий параметров речного потока в местоположениях посленерестовых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и их гибридов в сентябре–октябре в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Параметр	Дисперсионный анализ			Попарное сравнение					
	F -критерий Фишера		H	кунджа : мальма		кунджа : гибриды		мальма : гибриды	
	F -критическое	Уровень значимости		U	H	U	H	U	H
v_{fx}	3.071	3.98×10^{-11}	75.27	0.0001	52.47	0.0024	18.81	0.0009	49.06
v_{fy}	3.082	1.71×10^{-10}	79.25	0.0067	52.60	0.0059	56.37	0.0133*	9.73
$v_{1/2fx}$	3.083	7.56×10^{-10}	93.76	0.0008	52.50	0.0075	55.78	0.0006	48.81
$v_{1/2fy}$	3.082	8.35×10^{-8}	82.35	0.0089	52.61	0.0073	56.31	0.0090	19.30
v_{sfx}	3.083	7.45×10^{-7}	93.95	0.0064	52.46	0.0085	56.18	0.0009	48.83
v_{sfy}	3.083	3.99×10^{-9}	93.13	0.0069	53.15	0.0088	54.03	0.0007	49.37
Уклон ложа	3.083	3.20×10^{-9}	68.11	0.0005	53.17	0.1049**	2.82**	0.0010	49.09
\vec{v}_f	3.083	4.60×10^{-9}	92.39	0.0057	52.27	0.0087	53.18	0.0062	48.64
$\vec{v}_{1/2f}$	3.082	2.70×10^{-8}	84.05	0.0008	52.24	0.0098	36.73	0.0005	48.59
\vec{v}_{sf}	3.083	8.07×10^{-6}	92.92	0.0009	52.27	0.0087	54.23	0.0008	48.61

Примечание. \vec{v}_f , $\vec{v}_{1/2f}$, \vec{v}_{sf} – длина результирующего вектора скорости течения соответственно в точке стояния особи, на $1/2$ глубины и у поверхности над точкой стояния особи; ост. обозначения параметров см. в табл. 2. Во всех случаях сравнения для кунджи $n = 187$; для мальмы использованы данные для участков среднего течения, на которых обнаружено $> 90\%$ особей мальмы, $n = 79$; для гибридов $n = 49$. *Различия значимы при $p < 0.05$, **различия не значимы, все остальные значения критериев U и H значимы при $p < 0.01$.

верны. В ряде случаев наблюдается отсутствие трансгрессии и хиатус вариационных кривых (например, по скорости горизонтального потока между кунджей и мальмой) и обусловленные этим достоверные оценки различий. Более того, достоверность различий выявлена даже в случае частичного перекрытия вариационных кривых (табл. 2, 3).

Многомерный анализ по методу главных компонент биотопов родительских видов и гибридов показал наличие обособленных нетрансгрессирующих факторных областей (рис. 5). Столь резкое расхождение областей может быть обусловлено непересекающимися распределениями ряда признаков, качественными различиями по некоторым из них (например, характер донного субстрата) и сильно выраженным положительным эксцессом распределений по большинству параметров (значения коэффициента эксцесса для биотопов кунджи, мальмы и гибридов не менее +1.01, +1.03 и +0.90 соответственно). Примечательно, что для всех без исключения признаков, характеризующих места поимок разных группировок, отмечены высокие нагрузки собственных векторов хотя бы на одну из первых двух главных компонент, т.е. они

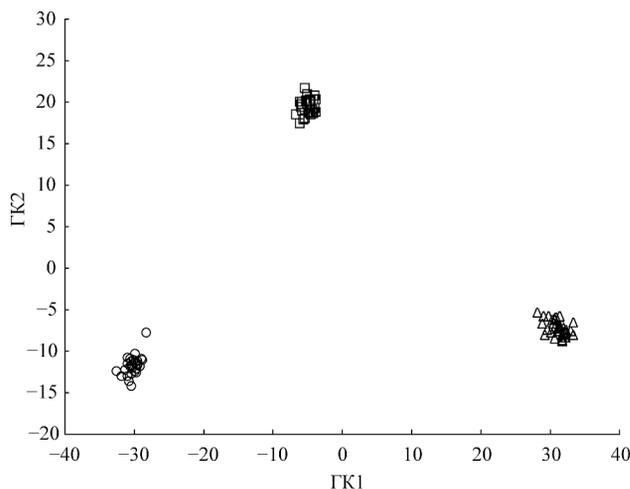


Рис. 5. Анализ с помощью метода главных компонент (ГК) распределений выборок кунджи *Salvelinus leucomaenis* ($n = 132$), мальмы *S. malma* ($n = 38$) и их гибридов ($n = 16$) по совокупности 13 характеризующих биотоп параметров (см. в табл. 4). Обозначения см. на рис. 1.

вносят существенный вклад в дискриминацию (табл. 4). Таким образом, результаты статистического анализа дают основания говорить о качественных различиях параметров водного потока в местоположениях родительских видов и гибридов.

Таблица 4. Значения нагрузок на две первые главные компоненты (ГК) собственных векторов характеристик (параметров) мест поймки отнерестившихся производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма в сентябре–октябре в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Параметр	ГК1	ГК2
v_{fx}	-0.9795	-0.1577
v_{fy}	-0.3202	-0.9236
h_f	0.8695	0.4655
Глубина местоположения особи, в % глубины реки на участке	-0.8632	0.7675
$v_{\frac{1}{2}fx}$	-0.9781	0.1582
$v_{\frac{1}{2}fy}$	-0.2925	-0.9377
v_{sfx}	-0.9358	0.3177
v_{sfy}	-0.9658	0.1504
Уклон ложа	-0.9721	-0.8125
Донный субстрат	-0.9466	-0.7301
\vec{v}_f	-0.9891	0.7533
$\vec{v}_{\frac{1}{2}f}$	-0.9454	0.8660
\vec{v}_{sf}	-0.9246	0.6800

Примечание. Обозначения параметров см. в табл. 2, 3. Полужирным шрифтом выделены значения нагрузок признаков, внёсших существенный вклад (> 0.81) в дискриминацию.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение сообществ лососёвых рыб, выявление биотопов и характеристика ниш отдельных видов в водоёме даже в настоящее время, с появлением современной инструментальной базы, представляет значительные трудности. Это положение особенно актуально для рек, в которых предпочитаемые нагульные и зимовальные биотопы рыбы меняют в процессе развития (Gowan, Fausch, 2002; Petty, Grossman, 2010; Koizumi et al., 2013; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

Наше исследование охватывает узкий и специфический период года и короткий этап жизненного цикла кунджи, мальмы и их гибридов – от посленерестового расселения по реке до ледостава. Особенность данного периода в р. Утхолок – низкая численность рыб других видов в русле. Тихоокеанские лососи – горбуша *O. gorbuscha* и кета *O. keta* – заканчивают нерест и гибнут на исходе первой недели сентября, а кижуч *O. kisutch* в подавляющей своей массе уходит в верховья реки и её притоков на нерест. С середины сентября и до ледостава в русле нижнего и среднего течения помимо гольцов встречаются только проходная микижа, совершающая анадромную миграцию из моря к местам зимовки, и резидентная микижа, которая в р. Утхолок ма-

лочисленна (Павлов и др., 2016, Кузицин и др., 2020). Фактически гольцы и гибриды являются преобладающими компонентами рыбного сообщества в предзимний период. Таким образом, выполненное исследование является в полной мере стандартизованным: изученные рыбы находятся на сходной стадии жизненного цикла (восстановительный период после нереста), обладают сходными размерными характеристиками (табл. 1) и отловлены в определённый период года (предзимний).

В литературе данные, посвящённые биологии гольцов в реках севера Дальнего Востока в предзимний и зимний периоды года, фрагментарны, изученность вопроса остаётся неполной (Волобуев, 1975; Черешнев, Штундюк, 1987; Черешнев и др., 2002). Известно, что мальма и кунджа на Камчатке и в реках материкового побережья Охотского моря – виды с многократным нерестом (до 5–6 раз, чаще 3) в течение жизни (Черешнев и др., 1989, 2002; Гудков, 1996; Тиллер, 2007, 2013), и, как показали наши исследования, их гибриды из р. Утхолок также фертильны и способны к повторному нересту (Кузицин и др., 2024). В связи с этим трудно переоценить значение предзимнего периода в жизни изучаемых видов. Анализ пространственного расхождения видов в русле реки

позволяет более точно оценивать межвидовые отношения и систему адаптаций на уровне сообщества рыб и экосистемы лососёвой реки.

Полученные результаты говорят о высокой видовой специфичности биотопов родительских видов и гибридов в речном русле. Фактически в осенний и предзимний периоды, после нереста, выявлено полное пространственное разобщение особей. Различия в строении биотопов, которые предпочитают гольцы и их гибриды, качественные, что подтверждается математическим анализом. Иногда такого рода принципиальные расхождения между видами в экосистеме с выраженными непересекающимися биотопами называют лептокуртическими ядрами расселения (видов) (*leptokurtic dispersal kernels* – по: Detenbeck et al., 1992; Albanese et al., 2009) или дискретными функциональными элементарными биотопическими единицами (Kocik, Ferreri, 1998).

Анализ характеристик биотопов кунджи, мальмы и их гибридов в р. Утхолок указывает на принципиальные различия в стратегии их выбора, причём ведущую роль играет структура водного потока. Наши данные хорошо соответствуют описанным в литературе особенностям распределения разных видов гольцов рода *Salvelinus* в речном континууме: например, описана существенная разница в выборе биотопов мальмой и кунджей в реках Японских о-вов (Fausch et al., 1994, 2021; Nakano et al., 1996; Taniguchi, Nakano, 2000; Morita, 2022). Более того, приверженность к определённому биотопу рассматривают как свойство вида, например мальмы, обитание которой в определённом биотопе характерно как в случае совместного обитания и конкуренции с другими видами, так и в моновидовых популяциях (Morita et al., 2005; Kishi, Maekawa, 2009; Bozeman, Grossman, 2019).

В то же время, несмотря на выявленные весьма существенные различия в строении биотопов родительских видов и гибридов, можно выделить и одну общую для всех особенность. Посленерестовые особи располагаются в водном потоке таким образом, что он обеспечивает им привнесение дрейфовых частиц точно в место нахождения. Известно, что в речной период жизни потребление дрейфта является одним из важнейших элементов пищевого поведения взрослой мальмы и кунджи, а личинки автохтонных амфибиотических насекомых составляют подавляющую долю в пищевых комках этих видов (Fausch, 1984; Nakano, Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995a, 1995b; Nakano et al., 1999, 2020). Наши

данные в полной мере подтверждают исключительную важность и главенствующую роль личинок амфибиотических насекомых в осеннем рационе всех рыб р. Утхолок и, соответственно, их стремление занять наиболее выгодные биотопы в реке с точки зрения питания дрейфом.

Присутствие в составе пищевого комка икры тихоокеанских лососей также, скорее всего, обусловлено выхватыванием её рыбами из дрейфа, так как биотопы родительских видов и гибридов, особенно кунджи, располагаются вдали от русловых нерестилищ горбуши и кеты. Более того, нерест этих видов в р. Утхолок завершается к началу сентября, до расселения кунджи, мальмы и гибридов после их собственного нереста. Поэтому питание посленерестовых рыб икрой связано с размыванием и разрушением бугров горбуши и кеты и сносом обнажившейся икры речным потоком. Выявленная в сравнении с родительскими видами более высокая доля икры в пищевых комках гибридов обусловлена, скорее всего, тем, что их биотопы (барьер водоворотки) расположены ниже перекаатов с массовыми нерестилищами горбуши и ранней кеты (Груздева, 2010; Павлов и др., 2016). По-видимому, именно близкое положение гибридов к нерестилищам делает возможным регулярное питание высококалорийным кормом – икрой лососей.

Высокая специфика требований к биотопу и как следствие существенное пространственное расхождение в русле р. Утхолок особей двух видов гольцов и их гибридов указывают на стратегию эффективного восстановительного питания путём минимизации межвидовой конкуренции. Тем самым полученные нами данные согласуются со взглядами исследователей, которые рассматривают межвидовую конкуренцию как мощный фактор для перераспределения видов между биотопами (Harvey, Stewart, 1991; Krueger, May, 1991; Fausch et al., 1997; Taniguchi, Nakano, 2000; Railsback, Harvey, 2002; Taniguchi et al., 2002; Hasegawa et al., 2004). Как показывает анализ комплекса абиотических факторов (структура водного потока и физические характеристики места нахождения особей), биотопы родительских видов и гибридов имеют ярко выраженные специфические свойства. Наши данные согласуются с данными других исследователей и указывают на то, что выбор биотопов (или микростаций – по: Harvey, Stewart, 1991; Railsback et al., 1999; Rosenfeld, Taylor, 2009; Hayes et al., 2016) основан на учёте параметров водного потока и направлен в конечном счёте на

оптимизацию процесса питания и использования жизненного пространства реки при симпатрии нескольких видов, сходных по своим биологическим особенностям (Schlosser, 1991; Hayes et al., 2007, 2016; Harvey, Railsback, 2009; Railsback et al., 2009, 2016; Rosenfeld, Taylor, 2009).

Особо обращают на себя внимание строение биотопа гибридов и их встречаемость в реке. Биотоп уникален и резко отличен от таковых у родительских видов. Способность гибридов к выбору принципиально иного, нового биотопа является ярко выраженным результатом экологической адаптации к освоению жизненного пространства в условиях симпатрии и конкуренции с родительскими видами (Taniguchi, Nakano, 2000; Taniguchi et al., 2002; Hasegawa et al., 2004). В определённом смысле уже сейчас можно говорить об экологической дивергенции между двумя видами гольцов и их гибридами и эффективной интеграции гибридов кунджа × мальма в сообщество рыб р. Утхолок как результат успешного микроэволюционного процесса формирования нового генного пула, возникшего в результате гибридизации и интрогрессии (Груздева и др., 2020).

В то же время в р. Утхолок количество участков с барьером водоворотки, особенно в нижнем течении, невелико, общая площадь потенциальных биотопов гибридов существенно меньше, чем таковых кунджи и мальмы. Несколько больше участков барьер водоворотки в среднем и верхнем течении реки. В связи с этим есть основания полагать, что в р. Утхолок небольшое количество таких биотопов может быть лимитирующим фактором для существования гибридов, как это было показано для ряда других видов (Schiemer et al., 1991; Dunning et al., 1992; Schlosser, 1995). Характер распределения гибридов кунджа × мальма и предпочитаемый ими тип биотопа имеют значительные черты сходства с таковыми другого вида лососёвых рыб – резидентной микижи (Кузищин, 2010). В реках предгорного типа (Коль, Кихчик и других) резидентная микижа почти исключительно встречается в биотопе барьер водоворотки. Однако в локальной популяции микижи р. Утхолок резко преобладают проходные рыбы, которые в реке не питаются и имеют особое распределение в не пересекающихся с гольцами биотопах (Павлов и др., 2016; Кузищин и др., 2020). Численность же резидентной (жилой) микижи в р. Утхолок невысока, особенно в участках нижнего и среднего течения. По нашим наблюдениям, в биотопе

барьер водоворотки располагается или гибрид, или резидентная микижа. В подавляющем большинстве случаев в таком биотопе встречаются гибриды кунджа × мальма, а не микижа. Выявленное нами явление отличается от описанных в литературе ситуаций. Так, по данным разных авторов, микижа – весьма агрессивный вид, который вытесняет гольцов разных видов из их биотопов (Nakano, Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano et al., 1999; Taniguchi et al., 2002; Hasegawa et al., 2004; Morita et al., 2004; Baxter et al., 2007; Misawa et al., 2007). Однако необходимо уточнение, что в приведённых выше работах речь идёт об инвазиях микижи и её натурализации в водоёмах, претерпевших антропогенную трансформацию. Тем самым факт нахождения гибридов кунджа × мальма в биотопах микижи чрезвычайно интересен. Пока преждевременно говорить о вытеснении или победе в конкурентной борьбе кого-то из них, анализ их межвидовых конкурентных взаимоотношений в условиях первозданной экосистемы требует дальнейшего пристального изучения.

Фактически в настоящее время в р. Утхолок, несмотря на её относительно небольшие размеры, два родительских вида гольцов и гибриды смогли снизить напряжённость взаимоотношений на основе пространственного распределения. При этом особое значение имеет выявленная способность гибридов выработать новую, не свойственную родительским видам стратегию использования пространства реки. Однако в двух соседних реках – Квачина и Снатолвеем, в которых были также обнаружены гибриды кунджа × мальма (Кузищин и др., 2023), ситуация иная, пространственной обособленности гибридов не выявлено. По нашим наблюдениям, в 2016–2021 гг. гибриды в р. Квачина встречались в разных биотопах, иногда совместно с родительскими видами: на перекатах, плёсах и в барьерах водоворотки, регулярно отмечались поимки гибридов совместно с мальмой на перекатах или в конце плёсов в непосредственной близости от кунджи.

Отсутствие у гибридов своих специфических биотопов в реках Квачина и Снатолвеем обусловлено, вероятнее всего, недавним нарушением межвидовой изоляции и появлением гибридов начиная с 2009 г. (Кузищин и др., 2023). В р. Утхолок гибридизация идёт уже давно – гибридные особи отмечаются с 1970 г. и вполне возможно, что гибридизация началась ещё раньше. По-видимому, в настоящее время мы

можем наблюдать в реках Квачина и Снатолвеем самые первые этапы последствий межвидовой гибридизации, когда у гибридов ещё не сформировался комплекс адаптаций, направленный на использование собственного биотопа и выхода из-под действия межвидовой конкуренции. Тогда как в р. Утхолок, в которой родительские виды и гибриды сосуществуют уже на протяжении многих поколений, можно видеть переход системы на следующий этап, проявляющийся в пространственном разобщении и выработке видоспецифичной стратегии использования жизненного пространства реки как итога сложных межвидовых взаимодействий (Fausch, 1988; Fausch et al., 1994; Nakano, 1995a, 1995b; Taniguchi et al., 1998, 2002; Rieman et al., 2006; Railsback et al., 2009; Bozeman, Crossman, 2019).

Изучение обнаруженного нами редкого случая массовой гибридизации у гольцов в реках Северо-Западной Камчатки в конечном счёте направлено на выяснение микроэволюционного значения уникальной природной ситуации, которая имеет черты начальных этапов сетчатого видообразования (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023, 2024). Полученные ранее данные по морфологическому и генетическому разнообразию гибридов, а также особенностям их гаметогенеза дают основания полагать, что гибридная группировка гольцов в р. Утхолок обладает чертами устойчивости по ряду причин: 1) гибридные особи встречаются в реке на протяжении многих лет, не имеют видимых уродств или существенных девиантов по морфологическим и краниологическим признакам (Груздева и др., 2018); 2) помимо гибридов F1, ежегодно выявляются гибриды F2 и F>2 (Груздева и др., 2020); 3) гибриды фертильны, их гаметогенез проходит без отклонений, рыбы принимают участие в нересте и способны к повторному размножению (Кузищин и др., 2024); 4) выявлено расширение гибридной зоны, охватывающей две соседние реки, в которых гибриды по своим морфологическим и генетическим особенностям не отличаются от утхолокской группировки, но происходят от гибридизации внутри своих локальных популяций мальмы и кунджи (Кузищин и др., 2023).

По мнению многих исследователей, выявление этапов дивергенции и формообразования помимо изучения морфологических и генетических процессов должно включать работы по видоспецифическому расхождению в экосистеме и выяснению, как у новых форм или видов

образуется собственная ниша (Schluter, 1994; Grant, Grant, 2006; Arnegard et al., 2014; Stuart et al., 2014; Pyron et al., 2015; Nakano et al., 2020). Более того, многие исследователи проблемы формо- и видообразования считают, что видоспецифическое расхождение в экосистеме при симпатрии должно рассматриваться как финальная завершающая стадия эволюционного цикла при адаптивной радиации (Schluter, 2000; Ackermann, Doebeli, 2004; Snorrason, Skúlason, 2004; Wiens, 2004; Arnegard et al., 2014; Pyron et al., 2015; Nakano et al., 2020).

Процесс выбора специфических биотопов и формирования собственной ниши рассматривается как исключительно важный этап при гибридизации, причём не только в свете проблем теоретической биологии (дивергенции, видообразования, адаптациоморфоза), но и в прикладном аспекте, так как имеет далеко идущие последствия, связанные с сохранением природного биоразнообразия. Многие исследователи подчёркивают, что проблема гибридизации рыб в природе и закрепление гибридных линий неизбежно связаны с вопросами выбора зоны обитания, расхождения по видоспецифическим биотопам и снижения напряжённости взаимоотношений между родительскими видами и гибридами (Suzuki, Fukuda, 1971; Arnold, 1997; Allendorf et al., 2001; Taniguchi et al., 2002; Mallet, 2007; Aboim et al., 2010; Abbott et al., 2013; Rahman et al., 2018). В свою очередь способность гибридов к выбору биотопа и формированию собственной ниши позволяет в качестве подхода для оценки и прогнозирования эффекта гибридизации в будущем выявлять различия в адаптивном потенциале (фитнесе) между гибридами и родительскими видами в природных условиях (Grant, Grant, 2002; Muhlfeld et al., 2009; Taylor et al., 2015; Fukui, Koizumi, 2020).

Результаты нашего исследования показывают целый ряд уникальных особенностей существования гибридной группировки в р. Утхолок и двух других реках Северо-Западной Камчатки. Так, в условиях первозданной речной системы Утхолок гибриды демонстрируют высокий адаптивный потенциал, смогли найти и освоить специфический, качественно новый по сравнению с родительскими видами биотоп и тем самым нивелировать напряжённость межвидовых отношений в критический предзимний период года. Гибриды кунджа × мальма р. Утхолок демонстрируют высокую способность не только осваивать специфические биотопы, но

и успешно конкурировать с другими видами, как с родительскими, так и с микижей, проявляя высокую активность в потреблении корма. Наблюдаемая в р. Утхолок ситуация своеобразна и проводить аналогии с описанными в литературе затруднительно. Так, разные авторы приводят свидетельства в пользу меньшей приспособленности гибридов по сравнению с родительскими видами и давления отбора против гибридов в природных условиях (Muhlfeld et al., 2009, 2014; Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016, 2018; Fukui, Koizumi, 2020). С другой стороны, известны ситуации, когда гибриды имеют более высокую миграционную активность, большую агрессивность и в итоге замещают родительские виды (Leary et al., 1995; Fitzpatrick, Shaffer, 2007; Muhlfeld et al., 2009; Fitzpatrick et al., 2010). В р. Утхолок наблюдается несколько иное явление – гибриды освоили новый биотоп, не пересекающийся с таковыми родительских видов, и в настоящее время нет признаков вытеснения родительских видов, равно как нет объективных свидетельств давления в сторону вытеснения гибридов.

Выявленные особенности распределения гибридов и родительских видов в сентябре–октябре имеют ограниченную ценность. Для выстраивания картины взаимоотношений между ними требуется расширенный анализ распределения и поведения рыб в другие сезоны года. В частности, пока остаётся открытым вопрос о разнообразии миграционной стратегии обоих родительских видов и особенностей гибридной группировки, особенностях их морских миграций и взаимоотношениях в период покатной и анадромной миграций. Результаты настоящего исследования могут быть дополнительным доказательством успешного протекания микроэволюционных процессов в природной экосистеме. Уже сейчас есть основания полагать, что межвидовые отношения между гибридами и родительскими видами в р. Утхолок неантагонистические, есть вероятность устойчивого существования группировки гольцов во времени и тем самым продолжения процессов отбора и закрепления выработанных адаптаций. Изучаемая система гольцов в р. Утхолок в определённом смысле может быть охарактеризована как этап роя гибридов (hybrid swarm) в понимании ряда авторов (Allendorf et al., 2001; Hewitt, 2001, 2011; Abbott et al., 2013; Hasselman et al., 2014; Taylor, Larson, 2019). Для более точных оценок необходимы дальнейшие исследования и новые данные по разным аспектам биологии гибридов и родительских видов – репродуктив-

ной биологии, миграционным особенностям, биологии молоди и другим. Однако на основании имеющихся на настоящий момент массивов разноплановых данных можно говорить, что процесс сетчатого видообразования далеко не завершён, но имеются перспективы его реализации в будущем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН), Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО, ИПЭЭ РАН), А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой, А.А. Андрюхину, П.А. Козлову, В.А. Козлову, Д.С. Навроцкому (ООО “Kamchatka Trophy Hunts”, г. Елизово, Камчатский край) и всем участникам экспедиций за помощь и содействие в сборе полевого материала в р. Утхолок в 2003–2006 и 2016–2023 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00021 (<https://rscf.ru/project/23-24-00021/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 218 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2019. Естественная гибридизация шиповок родов *Cobitiis* и *Sabanejewia* (Cobitidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 590–599. <https://doi.org/10.1134/S0042875219050229>
- Волбуев В.В. 1975. Некоторые особенности биологии проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй // Гидробиологические исследования внутренних водоёмов Северо-Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 321–336.
- Груздева М.А. 2010. Нерестовое поведение горбуши и кеты в бассейне р. Утхолок (Западная Камчатка) в годы высокой численности видов // Матер. докл. IV Всерос. конф. “Поведение рыб”. М.: Акварос. С. 57–60.
- Груздева М.А., Кузицин 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., Кузицин 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. 1996. Формирование жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae) в условиях различных широт // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 348–356.
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654. <https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>
- 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) // Там же. Т. 62. № 5. С. 541–555. <https://doi.org/10.31857/S0042875222050125>
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Семенова А.В. 2023. О расширении зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* – кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (Salmonidae) – в реках Камчатского полуострова // Там же. Т. 63. № 6. С. 704–722. <https://doi.org/10.31857/S0042875223060140>
- Кузищин К.В., Емельянова Н.Г., Груздева М.А. 2024. Состояние гонад производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, северной мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма реки Утхолок в свете проблемы межвидовой гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Там же. Т. 64. № 5. С. 562–577. <https://doi.org/10.31857/S0042875224050032>
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 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., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. РАН. Т. 450. № 2. С. 240–244. <https://doi.org/10.7868/S0869565213150267>
- Павлов Д.С., Поляков М.П., Кузищин К.В. и др. 2014. Вариации проходного образа жизни мальмы *Salvelinus malma* и кунджи *Salvelinus leucomaenis* реки Коль (Западная Камчатка) по данным соотношения ионов Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах // Тез. докл. XV Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 349–352.
- 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.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Тиллер И.В. 2013. Структура популяции проходной мальмы *Salvelinus malma* р. Кихчик (Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 118–122.
- Чалов Р.С. 2008. Русловедение: теория, география, практика. Т. 1. М.: ЛКИ, 608 с.
- Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 172 с.
- Черешнев И.А., Штундюк Ю.В. 1987. К изучению биологии гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) бассейна реки Анадырь. Материалы по систематике и биологии проходного гольца-мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 55–78.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Нейман М.Ю. 1989. Первые данные по биологии проходной мальмы бассейна р. Чегитунь (арктическое побережье Восточной Чукотки) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 1. С. 68–83.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Aboim M.A., Mavárez J., Bernatchez L., Coelho M.M. 2010. Introgressive hybridization between two Iberian endemic cyprinid fish: a comparison between two independent hybrid zones // Ibid. V. 23. № 4. P. 817–828. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01953.x>
- Ackermann M., Doebeli M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification // Evolution. V. 58. № 12. P. 2599–2612. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01614.x>
- Albanese B., Angermeier P.L., Peterson J.T. 2009. Does mobility explain variation in colonisation and population recovery among stream fishes? // Freshw. Biol. V. 54. № 7. P. 1444–1460. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02194.x>
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P., Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 11. P. 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)

- Armstrong J.D., Grant J.W.A., Forsgren H.L. et al.* 1998. The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*): integration across scales // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55. Suppl. 1. P. 303–311. <https://doi.org/10.1139/d98-014>
- Arnegard M.E., McGee M.D., Matthews B. et al.* 2014. Genetics of ecological divergence during speciation // *Nature*. V. 511. № 7509. P. 307–311. <https://doi.org/10.1038/nature13301>
- Arnold M.L.* 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 231 p.
- Baxter C.V., Fausch K.D., Murakami M., Chapman P.L.* 2007. Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance // *Oecologia*. V. 153. № 2. P. 461–470. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0743-x>
- Berbel-Filho W.M., Pacheco G., Lira M.G. et al.* 2022. Additive and non-additive epigenetic signatures of natural hybridization between fish species with different mating systems // *Epigenetics*. V. 17. № 13. P. 2356–2365. <https://doi.org/10.1080/15592294.2022.2123014>
- Bisson P.A., Montgomery D.R., Buffington J.M.* 2007. Valley segments, stream reaches, and channel units // *Methods in stream ecology*. San Diego: Acad. Press. P. 23–49. <https://doi.org/10.1016/B978-012332908-0.50004-8>
- Bisson P.A., Dunham J.B., Reeves G.H.* 2009. Freshwater ecosystems and resilience of Pacific salmon: habitat management based on natural variability // *Ecol. Soc.* V. 14. № 1. Article 45. <https://doi.org/10.5751/ES-02784-140145>
- Bolnick D.I.* 2009. Hybridization and speciation in centrarchids // *Centrarchid fishes: diversity, biology, and conservation*. Hoboken: Blackwell Publ. P. 39–69. <https://doi.org/10.1002/9781444316032.ch2>
- Boyer M.C., Muhlfeld C.C., Allendorf F.W.* 2008. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion and the spread of hybridization with native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 65. № 4. P. 658–669. <https://doi.org/10.1139/f08-001>
- Bozeman B., Grossman G.* 2019. Foraging behaviour and optimal microhabitat selection in Yukon River Basin nonanadromous Dolly Varden Charr (*Salvelinus malma*) // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 28. № 4. P. 586–601. <https://doi.org/10.1111/eff.12477>
- Broughton R.E., Vedala K.C., Cowl T.M., Ritterhouse L.L.* 2011. Current and historical hybridization with differential introgression among three species of cyprinid fishes (genus *Cyprinella*) // *Genetica*. V. 139. № 5. P. 699–707. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9578-9>
- Campton D.E.* 1987. Natural hybridization and introgression in fishes: methods of detection and genetic interpretations // *Population genetics and fishery management*. Caldwell: Blackburn Press. P. 161–192.
- Chevassus B.* 1979. Hybridization in salmonids: results and perspectives // *Aquaculture*. V. 17. № 2. P. 113–128. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(79\)90047-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(79)90047-4)
- Cunjak R.A.* 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. № 12. P. 2156–2160. <https://doi.org/10.1139/f88-250>
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E. et al.* 1992. Origin of *Gilaseminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: implications for evolution and conservation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 89. № 7. P. 2747–2751. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2747>
- Detenbeck N.E., DeVore P.W., Niemi G.J., Lima A.* 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory // *Environ. Manag.* V. 16. № 1. P. 33–53. <https://doi.org/10.1007/BF02393907>
- Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R.* 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes // *Oikos*. V. 65. № 1. P. 169–175. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Epifanio J., Philipp D.* 2000. Simulating the extinction of parental lineages from introgressive hybridization: the effects of fitness, initial proportions of parental taxa, and mate choice // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 10. № 3. P. 339–354. <https://doi.org/10.1023/A:1016673331459>
- Fausch K.D.* 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain // *Can. J. Zool.* V. 62. № 3. P. 441–451. <https://doi.org/10.1139/z84-067>
- Fausch K.D.* 1988. Test of competitions between native and introduced salmonids in streams: what have we learned? // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. № 12. P. 2238–2246. <https://doi.org/10.1139/f88-260>
- Fausch K.D., Young, M.K.* 1995. Evolutionary significant units and movement of resident stream fishes: a cautionary tale // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 17. P. 360–370.
- Fausch K.D., Nakano S., Ishigaki K.* 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // *Oecologia*. V. 100. № 1. P. 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF00317124>
- Fausch K.D., Nakano S., Kitano S.* 1997. Experimentally induced foraging mode shift by sympatric charrs in a Japanese mountain stream // *Behav. Ecol.* V. 8. № 4. P. 414–420. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.4.414>
- Fausch K.D., Nakano S., Kitano S. et al.* 2021. Interspecific social dominance networks reveal mechanisms promoting coexistence in sympatric charrs in Hokkaido, Japan // *J. Anim. Ecol.* V. 90. № 2. P. 515–527. <http://doi.org/10.1111/1365-2656.13384>
- Fitzpatrick B.M., Shaffer H.B.* 2007. Hybrid vigor between native and introduced salamanders raises new challenges for conservation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 104. № 40. P. 15793–15798. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704791104>
- Fitzpatrick B.M., Johnson J.R., Kump D.K. et al.* 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species // *Ibid.* V. 107. № 8. P. 3606–3610. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911802107>

- Fukui S., Koizumi I.* 2020. Hybrids as potential mediators spreading non-native genes: comparison of survival, growth, and movement among native, introduced and their hybrid salmonids // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 29. № 2. P. 280–288. <https://doi.org/10.1111/eff.12513>
- Fukui S., May-McNally S.L., Katahira H. et al.* 2016. Temporal change in the distribution and composition of native, introduced, and hybrid charrs in northern Japan // *Hydrobiologia.* V. 783. № 1. P. 309–316. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2688-8>
- Fukui S., May-McNally S.L., Taylor E.B., Koizumi I.* 2018. Maladaptive secondary sexual characteristics reduce the reproductive success of hybrids between native and non-native salmonids // *Ecol. Evol.* V. 8. № 23. P. 12173–12182. <https://doi.org/10.1002/ece3.4676>
- Gowan C., Fausch K.D.* 2002. Why do foraging stream salmonids move during summer? // *Environ. Biol. Fish.* V. 64. № 1. P. 139–153. <https://doi.org/10.1023/A:1016010723609>
- Grant P.R., Grant B.R.* 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches // *Science.* V. 296. № 5568. P. 707–711. <https://doi.org/10.1126/science.1070315>
- Grant P.R., Grant B.R.* 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches // *Ibid.* V. 313. № 5784. P. 224–226. <https://doi.org/10.1126/science.1128374>
- Grossman G.D., Hill J., Petty J.T.* 1995. Observations on habitat structure, population regulation, and habitat use with respect to evolutionary significant units: a landscape perspective for lotic systems // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 17. P. 381–391.
- Harvey B.C., Railsback S.F.* 2009. Exploring the persistence of stream-dwelling trout populations under alternative real-world turbidity regimes with an individual-based model // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 138. № 2. P. 348–360. <https://doi.org/10.1577/T08-068.1>
- Harvey B.C., Stewart A.J.* 1991. Fish size and habitat depth relationships in headwater streams // *Oecologia.* V. 87. № 3. P. 336–342. <https://doi.org/10.1007/BF00634588>
- Hasegawa K., Yamamoto T., Murakami M., Maekawa K.* 2004. Comparison of competitive ability between native and introduced salmonids: evidence from pairwise contests // *Ichthyol. Res.* V. 51. № 3. P. 191–194. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0214-x>
- Hasselman D.J., Argo E.E., McBride M.C. et al.* 2014. Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species // *Mol. Ecol.* V. 23. № 5. P. 1137–1152. <https://doi.org/10.1111/mec.12674>
- Hayes D.B., Ferreri C.P., Taylor W.W.* 1996. Linking fish habitat to their population dynamics // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. Suppl. 1. P. 383–390. <https://doi.org/10.1139/f95-273>
- Hayes J.W., Hughes N.F., Kelly L.H.* 2007. Process-based modelling of invertebrate drift transport, net energy intake and reach carrying capacity for drift-feeding salmonids // *Ecol. Model.* V. 207. № 2–4. P. 171–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.032>
- Hayes J.W., Goodwin E., Shearer K.A. et al.* 2016. Can weighted useable area predict flow requirements of drift-feeding salmonids? Comparison with a net rate of energy intake model incorporating drift-flow processes // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 145. № 3. P. 589–609. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1121923>
- Heggenes J., Borgström R.* 1991. Effect of habitat types on survival, spatial distribution and production of an allopatric cohort of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under conditions of low competition // *J. Fish Biol.* V. 38. № 2. P. 267–280. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb03113.x>
- Hewitt G.M.* 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // *Mol. Ecol.* V. 10. № 3. P. 537–549. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x>
- Hewitt G.M.* 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones // *Genetica.* V. 139. № 5. P. 617–638. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3>
- Keller I., Wagner C.E., Greuter L. et al.* 2013. Population genomic signatures of divergent adaptation, gene flow and hybrid speciation in the rapid radiation of Lake Victoria cichlid fishes // *Mol. Ecol.* V. 22. № 11. P. 2848–2863. <https://doi.org/10.1111/mec.12083>
- Kirczuk L., Domagała J., Dziejulska K.* 2012. Spermatogenesis in reciprocal hybrids of Atlantic salmon (*Salmo salar* L., 1758) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L., 1758) during their freshwater period // *J. Appl. Ichthyol.* V. 28. № 6. P. 906–913. <https://doi.org/10.1111/jai.12081>
- Kishi D., Maekawa K.* 2009. Stream-dwelling Dolly Varden (*Salvelinus malma*) density and habitat characteristics in stream sections installed with low-head dams in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan // *Ecol. Res.* V. 24. № 4. P. 873–880. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0562-5>
- Kitano S., Ohdachi S., Koizumi I., Hasegawa K.* 2014. Hybridization between native white-spotted charr and nonnative brook trout in the upper Sorachi River, Hokkaido, Japan // *Ichthyol. Res.* V. 61. № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10228-013-0362-y>
- Kocik J.F., Ferreri C.P.* 1998. Juvenile production variation in salmonids: population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55. Suppl. 1. P. 191–200. <https://doi.org/10.1139/d98-015>
- Kocik J.F., Taylor W.W.* 1995. Effect of juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) on age-0 and age-1 brown trout (*Salmo trutta*) survival and growth in a sympatric nursery stream // *Ibid.* V. 52. № 1. P. 105–114. <https://doi.org/10.1139/f95-444>

- Kocik J.F., Taylor W.W.* 1996. Effect of juvenile steelhead on juvenile brown trout habitat use in a low-gradient Great Lakes tributary // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 125. № 2. P. 244–252.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1996\)125<0244:EOJS OJ>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1996)125<0244:EOJS OJ>2.3.CO;2)
- Koizumi I., Kanazawa Y., Tanaka Y.* 2013. The fishermen were right: experimental evidence for tributary refuge hypothesis during floods // *Zool. Sci.* V. 30. № 5. P. 375–379.
<https://doi.org/10.2108/zsj.30.375>
- Kovach R.P., Muhlfeld C.C., Boyer M.C. et al.* 2015. Dispersal and selection mediate hybridization between a native and invasive species // *Proc. R. Soc. B.* V. 282. № 1799. Article 20142454.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2454>
- Krueger C.C., May B.* 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 48. Suppl. 1. P. 66–77.
<https://doi.org/10.1139/f91-305>
- Leary R.F., Allendorf F.W., Sage G.K.* 1995. Hybridization and introgression between introduced and native fish // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 15. P. 91–101.
- Mallet J.* 2007. Hybrid speciation // *Nature.* V. 446. № 7133. P. 279–283.
<https://doi.org/10.1038/nature05706>
- Misawa K., Yoneda T., Inoue S. et al.* 2007. Interspecific competition for food resources between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Satsunai River reservoir, upper Tokachi River System, Hokkaido // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 54. № 1. P. 1–13.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.54.1>
- Morita K.* 2022. Ups and downs of non-native and native stream-dwelling salmonids: lessons from two contrasting rivers // *Ecol. Res.* V. 37. № 2. P. 188–196.
<https://doi.org/10.1111/1440-1703.12288>
- Morita K., Tsuboi J.-I., Matsuda H.* 2004. The impact of exotic trout on native charr in a Japanese stream // *J. Appl. Ecol.* V. 41. № 5. P. 962–972.
<https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00927.x>
- Morita K., Arai T., Kishi D., Tsuboi J.* 2005. Small anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* at the southern limits of its distribution // *J. Fish Biol.* V. 66. № 4. P. 1187–1192.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00672.x>
- Muhlfeld C.C., McMahon T.E., Belcer D., Kershner J.L.* 2009. Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 66. № 7. P. 1153–1168.
<https://doi.org/10.1139/F09-073>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Jones L.A. et al.* 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // *Nat. Clim. Change.* V. 4. № 7. P. 620–624.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2252>
- Muhlfeld C.C., D'Angelo V.S., Downs C. et al.* 2016. Genetic status and conservation of westslope cutthroat trout in Glacier National Park // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 145. № 5. P. 1093–1109.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2016.1173587>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Al-Chokhachy R. et al.* 2017. Legacy introductions and climatic variation explain spatiotemporal patterns of invasive hybridization in a native trout // *Glob. Change Biol.* V. 23. № 11. P. 4663–4674.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13681>
- Muka T.* 2001. Hybridization and introgression in the speciation process of fishes // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 48. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.48.1>
- Nakano S.* 1995a. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat // *Can. J. Zool.* V. 73. № 10. P. 1845–1854.
<https://doi.org/10.1139/z95-217>
- Nakano S.* 1995b. 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 // *J. Anim. Ecol.* V. 64. № 1. P. 75–84.
<https://doi.org/10.2307/5828>
- Nakano S., Furukawa-Tanaka T.* 1994. Intra- and interspecific dominance hierarchies and variation in foraging tactics of two species of stream-dwelling charrs // *Ecol. Res.* V. 9. № 1. P. 9–20.
<https://doi.org/10.1007/BF02347237>
- 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>
- Nakano S., Miyasaka H., Kuhara N.* 1999. Terrestrial–aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web // *Ecology.* V. 80. № 7. P. 2435–2441.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2435:TALR AI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2435:TALR AI]2.0.CO;2)
- Nakano S., Fausch K.D., Koizumi I. et al.* 2020. Evaluating a pattern of ecological character displacement: charr jaw morphology and diet diverge in sympatry versus allopatry across catchments in Hokkaido, Japan // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 129. № 2. P. 356–378.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz183>
- Nathan R.* 2001. The challenges of studying dispersal // *Trends Ecol. Evol.* V. 16. № 9. P. 481–483.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02272-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02272-8)
- Petty J.T., Grossman G.D.* 2010. Giving-up densities and ideal pre-emptive patch use in a predatory benthic stream fish // *Freshw. Biol.* V. 55. № 4. P. 780–793.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02321.x>
- Pianka E.R.* 1969. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards // *Ecology.* V. 50. № 3. P. 498–502.
<https://doi.org/10.2307/1933908>
- Pocheville A.* 2015. The ecological niche: history and recent controversies // *Handbook of evolutionary thinking in the sciences.* N.Y.: Springer. P. 547–586.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26

- Poole G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum // *Freshw. Biol.* V. 47. № 4. P. 641–660.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00922.x>
- Pyron R.A., Costa G.C., Patten M.A., Burbrink F.T. 2015. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation // *Biol. Rev.* V. 90. № 4. P. 1248–1262.
<https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Rahman M.A., Lee S.-G., Yusoff F.M. et al. 2018. Hybridization and its application in aquaculture // *Sex control in aquaculture*. Chichester: John Wiley and Sons Ltd. P. 163–178.
<https://doi.org/10.1002/9781119127291.ch7>
- Railsback S.F., Harvey B.C. 2002. Analysis of habitat-selection rules using an individual-based model // *Ecology*. V. 83. № 7. P. 1817–1830.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1817:AOHSRU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1817:AOHSRU]2.0.CO;2)
- Railsback S.F., Lamberson R.H., Harvey B.C., Duffy W.E. 1999. Movement rules for individual-based models of stream fish // *Ecol. Model.* V. 123. № 2–3. P. 73–89.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00124-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00124-6)
- Railsback S.F., Harvey B.C., Jackson S.K., Lamberson R.H. 2009. InStream: the individual-based stream trout research and environmental assessment model // *Gen. Techn. Rep. PSW-GTR-218*. Albany: U.S. Department of Agriculture et al., 254 p.
<https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-218>
- Railsback S.F., Harvey B.C., Kupferberg S.J. et al. 2016. Modeling potential river management conflicts between frogs and salmonids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 73. № 5. P. 773–784.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0267>
- Rholf J.F. 1993. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.2. N.Y.: Exeter Softw. Publ., 43 p.
- Rhymer J.M., Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 27. P. 83–109.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
- Rieman B.E., Peterson J.T., Myers D.L. 2006. Have brook trout (*Salvelinus fontinalis*) displaced bull trout (*Salvelinus confluentus*) along longitudinal gradients in central Idaho streams? // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. № 1. P. 63–78.
<https://doi.org/10.1139/f05-206>
- Rosenfeld J.S., Taylor J. 2009. Prey abundance, channel structure and the allometry of growth rate potential for juvenile trout // *Fish. Manag. Ecol.* V. 16. № 3. P. 202–218.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2009.00656.x>
- Schiemer F., Spindler T., Wintersberger H. et al. 1991. Fish fry associations: important indicators for the ecological status of large rivers // *SIL Proc.*, 1922–2010. V. 24. № 4. P. 2497–2500.
<https://doi.org/10.1080/03680770.1989.11899997>
- Schlosser I.J. 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective // *BioScience*. V. 41. № 10. P. 704–712.
<https://doi.org/10.2307/1311765>
- Schlosser I.J. 1995. Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams // *Hydrobiologia*. V. 303. № 1. P. 71–81.
<https://doi.org/10.1007/BF00034045>
- Schluter D. 1994. Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation // *Science*. V. 266. № 5186. P. 798–801.
<https://doi.org/10.1126/science.266.5186.798>
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. N.Y.: Oxford Univ. Press, 296 p.
- Schoener T.W. 1989. *The ecological niche* // *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Cambridge: Blackwell Sci. Publ. P. 79–113.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. № 4. P. 198–207.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003>
- Snorrason S.S., Skúlason S. 2004. *Adaptive speciation in northern freshwater fishes* // *Adaptive speciation*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 210–228.
- Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R. 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *SIL Proc.*, 1922–2010. V. 29. № 1. P. 123–136.
<https://doi.org/10.1080/03680770.2005.11901979>
- Stuart Y.E., Campbell T.S., Hohenlohe P.A. et al. 2014. Rapid evolution of a native species following invasion by a congener // *Science*. V. 346. № 6208. P. 463–466.
<https://doi.org/10.1126/science.1257008>
- Suzuki R., Fukuda Y. 1971. Growth and survival of F1 hybrids among salmonid fishes // *Bull. Freshw. Res. Lab. Tokyo*. V. 21. № 2. P. 117–138.
<https://doi.org/10.11501/1746059>
- Taniguchi Y., Nakano S. 2000. Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes // *Ecology*. V. 81. № 7. P. 2027–2039.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2027:CSCIFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2027:CSCIFT]2.0.CO;2)
- Taniguchi Y., Rahel F.J., Novinger D.C., Gerow K.G. 1998. Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55. № 8. P. 1894–1901.
<https://doi.org/10.1139/f98-072>
- Taniguchi Y., Kishi D., Kawaguchi Y. 2002. The current status of stream salmonids in 37 streams of Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan: effects of instream artificial structures // *Bull. Shiretoko Mus.* V. 23. P. 37–46
- Taylor S.A., Larson E.L. 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // *Nat. Ecol. Evol.* V. 3. № 2. P. 170–177.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0777-y>

Taylor S.A., Larson E.L., Harrison R.G. 2015. Hybrid zones: windows on climate change // Trends Ecol. Evol. V. 30. № 7. P. 398–406.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.010>

Thompson J.R., Taylor M.P., Fryirs K.A., Brierley G.J. 2001. A geomorphological framework for river characterization and habitat assessment // Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. V. 11. № 5. P. 373–389.

<https://doi.org/10.1002/aqc.467>

Turner D., Williams D.D. 2000. Invertebrate movements within a small stream: density dependence or compensating for drift? // Int. Rev. Hydrobiol. V. 85. № 2–3. P. 141–156.

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1522-2632\(200004\)85:2/3<141::AID-IROH141>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1522-2632(200004)85:2/3<141::AID-IROH141>3.0.CO;2-P)

Wiens J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species // Evolution. V. 58. № 1. P. 193–197.

<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>

SPATIAL DIFFERENTIATION OF WHITESPOTTED CHAR × DOLLY VARDEN HYBRIDS (*SALVELINUS LEUCOMAENIS* × *S. MALMA*, SALMONIDAE) AND THEIR PARENTAL CHAR SPECIES IN THE UTKHOLOK RIVER (NORTHWESTERN KAMCHATKA). SPECIFIC BIOTOPES AS AN INDICATOR OF MICROEVOLUTIONARY PROCESSES DURING MASS INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN NATURAL CONDITIONS

K. V. Kuzishchin¹, * and M. A. Gruzdeva¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: KK_office@mail.ru

The results of the study of the distribution of whitespotted char × Dolly Varden hybrids (*Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*) and their parental species in the Utkholok River (northwestern Kamchatka) are given. The localization of sexually mature individuals after spawning in the river channel in the pre-winter period (September–October) is presented. Qualitative differences have been revealed in the characteristics of the water flow and bottom substrate in the biotopes preferred by the chars and their hybrids. A characteristic feature of fish distribution is the position of individuals in a water flow, which provides maximum access to drift food particles for effective post-spawning recovery and preparation for wintering. It has been found that the biotope of whitespotted char × Dolly Varden hybrids is unique and differs from those of their parental species: the three groups were able to reduce the tension of feeding relationships based on spatial distribution. The results provide additional evidence of the successful course of microevolutionary processes, including the adaptation of the hybrids to their own biotope in the ecosystem. There is reason to believe that the interspecific relationships of the hybrids and parental species in the Utkholok River are nonantagonistic and their stable coexistence with continued selection, as well as the stabilization of the developed adaptations, are possible.

Keywords: hybrids, chars of the genus *Salvelinus*, biotopes, distribution, differentiation, geomorphology, northwestern Kamchatka.

УДК 597.55.591.5(282.256.346)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ГИДРОАКУСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОЗЁРНЫХ И РЕЧНЫХ БИОТОПАХ БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. Ю. В. Герасимов^{1, *}, Э. С. Борисенко², Д. Д. Павлов¹, И. В. Шляпкин¹,
А. И. Цветков¹, Д. С. Павлов²

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

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

*E-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 18.03.2024 г.

После доработки 08.05.2024 г.

Принята к публикации 15.05.2024 г.

Приведены результаты исследования распределения рыб на разных участках акватории Братского водохранилища с использованием гидроакустической аппаратуры. Установлено, что средняя численность рыб снижается от приплотинного плёса (214 ± 34 экз/га) к верховьям водохранилища (113 ± 43 экз/га). Сходная зависимость наблюдается в динамике численности ранней молоди и неполовозрелой части рыбного населения и отсутствует у рыб размерами >100 мм, которые с низкой численностью относительно равномерно распределены по продольной оси водохранилища (10.5 ± 6.6 экз/га). Наибольшей численности в водохранилище достигает речной окунь *Perca fluviatilis*, его плотные скопления зарегистрированы в нижней озёрной части водохранилища (139 ± 22 экз/га). Менее многочисленны карповые (Cyprinidae) (41 ± 15 экз/га) и сиговые (Salmonidae, Coregoninae) (12 ± 4 экз/га) более равномерно распределены по продольной оси водохранилища. Значимым фактором экологической дифференциации рыбного населения в водохранилище выступает температурная стратификация водной толщи. В прогреваемом эпилимнионе концентрируется основная ихтиомасса, состоящая из тепловодных рыб: представителей семейств окунёвых (Percidae) и карповых (плотва *Rutilus rutilus*, лещ *Abramis brama*). В холодноводном гиполимнионе рыбное население состоит из одиночных особей байкальского омуля *Coregonus migratorius* и пеляди *C. peled*. Поперечное распределение рыб зависит от наличия стокового течения, при относительно высоких скоростях которого рыбы начинают избегать стрессовой части и концентрируются на пойменных участках.

Ключевые слова: рыбное население, карповые, окунёвые, сиговые, гидроакустика, распределение, температурная стратификация, течения, Братское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875224060065 EDN: QSATOI

В Братском водохранилище промысловая ихтиофауна, пройдя обусловленные зарегулированием этапы смены доминирования видов, из хариусово-ельцово-стерляжьей перешла в плотвично-окунёвую с небольшой долей ценных видов (Мамонтов, 1977). В настоящее время, вопреки прогнозам и несмотря на проведённые акклиматизационные мероприятия, сохраняется та же структура рыбного населения (Купчинский, Купчинская, 2006). Численность реофильных видов (таймень *Hucho taimen*, ленок *Brachymystax lenok*, чёрный байкальский хариус *Thymallus baicalensis* и другие) не восстановилась. Они пе-

реместились на верхний речной участок водохранилища и в его притоки, где сохранились речные или близкие к ним условия (Мамонтов, 1977). Озёрную часть водохранилища в относительно небольшом количестве населяют искусственно вселяемые сиговые (Salmonidae, Coregoninae) – байкальский омуль *Coregonus migratorius* и пелядь *C. peled* (Понкратов, 2013).

Вертикальное распределение рыб в Братском водохранилище в летний период обусловлено образующейся при весенне-летнем прогреве температурной стратификацией водной толщи. В июле–августе средняя многолетняя темпе-

ратура воды в верхнем слое (0–10 м) составляет 17.3°C, в слое 10–20 м – 10.5°C, придонные воды постоянно холодные (4–6°C) и летом не прогреваются (Понкратов, 2013). В средней и нижней зонах водохранилища, отличающихся большими глубинами и замедленным течением, верхний слой воды прогревается летом (август) до 18–20°C, но температура воды быстро снижается до 5–6°C на глубине 20–30 м и до 4°C – на предельных глубинах (Мамонтов, 1977). Термоклин, по многолетним данным (Государственный водный кадастр, 1985, 1987, 1989, 1990), образуется в конце июня, сохраняясь до сентября. К концу октября во всей акватории Братского водохранилища формируется гомотермия. В последние годы зимы в регионе становятся все более тёплыми. Отклонение от средних величин в 2022 г. за год составило 0.69°C с максимумом отклонения 1.31°C весной (Обзор ..., 2023).

Омуль и пелядь, будучи холодноводными видами, в период стратификации держатся в гипolimнионе. В эпилимнионе обитают массовые виды рыб Братского водохранилища, среди которых доминирующим видом (по доле в промысловых уловах) является окунь *Perca fluviatilis*, на втором месте – плотва *Rutilus rutilus*, на третьем – лещ *Abramis brama* (Юрьев и др., 2010). В 2000-е гг. ежегодные уловы основных промысловых рыб в водохранилище составляли 17.1–81.3 т (в том числе плотвы – 51.00–327.00, окуня – 92.00–395.00, леща – 0.90–0.95) (Понкратов, Панасенков, 2008; Попов, 2010; Матвеев и др., 2012).

Цель работы – выявить особенности пространственного распределения рыб в основных биотопах Братского водохранилища по результатам гидроакустических исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в Ангарской и Окинской акваториях Братского водохранилища (рис. 1) в июне–июле 2023 г – в период летней стратификации. В нижней озеровидной части водоёма обследовали приплотинный плёс (участок I), Долоновское расширение нижней части Окинской акватории (участок II) и два участка (III, IV) широтного Наратайско-Заярского плёса. Участок IV – переходный между озёрной и речной частью водохранилища. Речные обследованные участки акватории водохранилища были представлены Ангарским меридиональным сужением (участки V, VI) и нижней частью Балаганского плёса (участок VII) (назва-

ния приведены в соответствии с указанными в “Правилах ...”¹).

Гидрофизические параметры воды измеряли многопараметрическим зондом Echo2 (“YSI Inc.”, США). Профилирование проводили по всей водной толще – от поверхности до дна с временным интервалом 1 с.

Для выявления направления течений и определения их скорости применяли гидрологический измеритель ИСТ-1М (“Морской гидрофизический институт”, Россия), принцип работы которого основан на эффекте Доплера.

Для наиболее полного учёта рыбного населения при эхометрических съёмках одновременно использовали гидроакустические системы вертикального (AsCor) и горизонтального (PanCor) зондирования (Кудрявцев и др., 2006; Павлов и др., 2008; Борисенко и др., 2011). Аппаратура вертикального зондирования позволяла обнаруживать рыб с глубин от 2 м до дна, а горизонтального – от поверхности до 3-метровых горизонтов. Таким образом, одновременная работа с одного плавсредства аппаратуры этих двух типов позволяла выявлять рыб по всем горизонтам от поверхности воды. Кроме того, с использованием системы горизонтального излучения учитывали рыб в литоральной зоне вплоть до уреза воды. В итоге комплексного применения гидроакустических систем с различным типом излучения достигали максимально возможного учёта рыбного населения во всех биотопах водоёма.

Линейные размеры зарегистрированных при вертикальном зондировании рыб рассчитывали на основе измеренных *in situ* значений силы цели рыб с использованием обобщённого уравнения регрессии, полученного при частоте 200 кГц для наиболее массовых рыб региона (Borisenko et al., 2006): $TS = 27.7 \log FL - 74.1 - 0.9 \log(f_1/f_2)$, где TS – сила цели рыбы, дБ; FL – длина по Смитту от вершины рыла до развилки хвостового плавника, см; $0.9 \log(f_1/f_2)$ – поправочный коэффициент для рабочей частоты 50 кГц, где f_1 – частота прибора, на котором была получена зависимость силы цели рыб от её длины; f_2 – рабочая частота используемого прибора. Для идентификации рыб на уровне семейств/подсемейств, что на практике реализовано для ряда наиболее многочисленных рыб внутренних водоёмов – карпо-

¹ Правила технической эксплуатации и благоустройства водохранилищ Ангарского каскада ГЭС (Иркутское (и озеро Байкал), Братское, Усть-Илимское). (http://pivr.enbv.ru/pivr/pteb_angara.zip. Version 10/2022).

вых (Cyprinidae), окунёвых (Percidae) и сиговых, использовали специальную программу анализа эхосигналов огибающей формы с расчётом статистических параметров – коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса (Borisenko et al., 1989, 2006).

Для расчётов размеров зарегистрированных при горизонтальном зондировании рыб использовали известную обобщённую зависимость, полученную для 182 рыб разного размера на частоте 420 кГц – карповых, окунёвых и сиговых (Kubecka, Duncan, 1998): $TS = 22.3 \log SL - 92.7 - 0.9 \log(f_1/f_2)$, где SL – стандартная длина рыбы, мм. В зависимости от ракурса облучения измеряемые гидроакустическими приборами значения TS могут значительно варьировать, при этом максимальные значения присущи только боковому аспекту облучения и минимальны при хвостовом (или от головы). Поэтому для расчётов реальных размеров рыб наиболее массовых видов использовали приведённое выше уравнение регрессии для средних значений акустической силы цели рыб, получаемых при разных аспектах горизонтального зондирования.

По результатам эхометрической съёмки в программах Quantum GIS и Golden Software Surfer (США) строили карты-планшеты пространственного распределения рыб на обследованных участках (данные интерполировали методом криггинга) и определяли средние плотности скоплений рыб за каждые 100 посылок гидроакустического сигнала. Аппроксимацию кривых распределения рыб проводили в программе Excel, в тексте в случае линейной зависимости приводится коэффициент корреляции (r). Качество регрессионных моделей (линейной и полиномиальных) оценивали по коэффициенту детерминации (R^2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Термический режим. Температурная стратификация в Братском водохранилище формировалась уже в начале июня на глубине до 5 м. Залегание металимниона в июле на глубоководных станциях Ангарской и нижней части Окинской акваторий отмечалось на глубинах от 8.1 до 13.3 м (табл. 1). Температура воды в верхнем слое достигала 20°C, при этом ниже горизонта металимниона (зона температурного скачка) на большей части глубоководной акватории температура составляла 4.8°C.

Кислородный режим в целом был благоприятен для развития гидробионтов, снижение насыщения воды кислородом до 4–5 мг/л наблюдали летом в некоторых заливах при обильном цветении сине-зелёных водорослей. Зиморные явления не обнаружены, несмотря на то что в верхних участках Ангарского сужения было зафиксировано сильное цветение воды. В русловой части водохранилища содержание кислорода в воде было 8–14 мг/л.

Скорости течения. По проточности в соответствии с принятой схемой² в акватории Братского водохранилища выделяют три района в зависимости от скоростей течения и их характеристик. Первый район – самый верхний участок, на котором сохранились речные условия, характеризуется высокими скоростями стокового течения (0.25–1.2 м/с). Мы проводили исследования во втором и третьем районах.

Второй район – речная часть водохранилища (участки V–VII), относится к акватории со средней проточностью и скоростью стокового течения 0.04–0.06 м/с. Третий район – озеровидная часть водохранилища (участки I–IV), которая относится к акватории со слабой проточностью и скоростью стокового течения 0.02 м/с (рис. 1).

При изучении скоростей течения мы выявили различия между разными участками третьего района. Максимальная скорость (0.08 м/с) была зафиксирована в приплотинном плёсе на горизонте 16 м, что, видимо, обусловлено плотностными течениями. В поверхностном горизонте скорость течения не превышала 0.02 м/с. Увеличение скорости до 0.06 м/с отмечалось на горизонте расположения водозаборных окон – на глубине 20 м (при нормальном подпорном уровне). В Долоновском расширении в нижней части Окинской акватории (участок II) стоковое течение не прослеживалось. В акватории Наратайско-Заярского плёса скорости течения достигали 0.05 м/с.

Распределение рыб. Первые два участка озеровидной части Братского водохранилища характеризовались высокими средними плотностями распределения рыб (табл. 2), значительным доминированием окуня в скоплениях, низкой численностью рыб размерами >100 мм и высокой долей ранней молоди (табл. 3). Основные

² Схема комплексного использования и охраны водных объектов бассейна р. Ангара, включая озеро Байкал (http://skiovo.enbv.ru/skiovo/_skiovo_angara/skiovo_angara_1.zip. Version 10/2022).

Таблица 1. Температурные характеристики водной массы на глубоководных участках акватории Братского водохранилища в июле 2023 г.

Номер станции	Параметр					
	H	$H_{\text{мет}}$	ΔT	T_{max}	T_{min}	T_{av}
1	25.7	8.1	12.4	19.6	7.1	11.9
2	19.5	8.5	12.9	18.4	5.4	9.6
3	38.5	8.7	14.1	19.7	4.8	11.2
4	14.7	9.7	11.6	18.8	7.2	15.9
5	21.9	10.8	14.2	19.9	5.5	12.7
6	19.0	7.2	15.0	19.9	4.8	12.5
7	17.7	8.1	14.7	20.7	5.8	13.2
8	42.5	7.7	14.6	20.4	5.8	11.9
9	19.0	13.3	6.0	19.3	13.3	17.6
10	16.0	9.8	5.0	19.4	14.3	17.4
11	30.0	9.0	9.0	20.0	11.0	16.0

Примечание. H – обследованная глубина, м; $H_{\text{мет}}$ – глубина расположения зоны температурного скачка, м; ΔT – разница температур поверхность–дно, °С; T_{max} , T_{min} , T_{av} – соответственно максимальная, минимальная и средняя температура по вертикали, °С.

различия этих участков заключались в особенностях горизонтального распределения рыб. На приплотинном участке (участок I) наиболее плотно рыбы распределялись по обе стороны стрежневой части акватории (рис. 2а), формируя отдельные скопления с различной плотностью, что обусловило высокий коэффициент агрегированности на этом участке. Средняя плотность рыб в акватории Долоновского расширения (участок II) в два раза превышала таковую в приплотинном плёсе, а их распределение характеризовалось большей равномерностью (рис. 2б), на что указывает значительно более низкий коэффициент агрегированности. Сиговые в скоплениях рыб на этих участках составляли 8–12% при средней плотности соответственно 17.1 ± 2.7 и 52.1 ± 6.2 экз/га.

На Наратайско-Заярском плёсе (участки III, IV) средняя плотность рыб была значительно ниже, чем на предыдущих двух участках (табл. 2), но между участками III и IV разница была статистически не значимой. Рыбы здесь не образовывали скоплений высокой плотности (рис. 2в, 2г), следствием чего были низкие коэффициенты агрегированности (табл. 3). Основным отличием от двух предыдущих участков были сходные доли окунёвых и карповых, но на участке IV была гораздо ниже доля сиговых и в целом рыб размерами >100 мм, чем на участке III. Средняя

плотность сиговых на этих участках составляла соответственно 11.3 ± 2.2 и 4.7 ± 0.5 экз/га.

Типичные эхограммы распределения рыб отражены на рис. 3. Поведение рыб на участках I–III было сходным. Ранняя молодь и мелкоразмерные рыбы на этих участках концентрировались в основном в слоях воды до 10-метровой глубины. В светлое время суток в горизонте над температурным скачком наблюдали локальные скопления рыб в виде небольших стай различной плотности (рис. 3а).

В вечерние сумерки скопления рыб из небольших стай начинали распадаться и к 21:00 образовывали разреженные скопления. В ночное время в приповерхностных слоях воды до термоклина наблюдали преимущественно разреженные скопления ранней молоди (размером <30 мм) и рыб размером 30–100 мм, а также звукорассеивающие скопления планктона (рис. 3б, 3г). В пелагиали в верхних и нижних горизонтах периодически регистрировали крупных одиночных рыб (рис. 3д).

Подобное распределение сохранялось вплоть до рассвета, после которого начинали формироваться довольно протяжённые плотные скопления малоразмерных рыб. Рыбы размерами >100 мм тоже образовывали скопления и перемещались в заросшие макрофитами прибрежные зоны. Раннюю молодь и особей размером

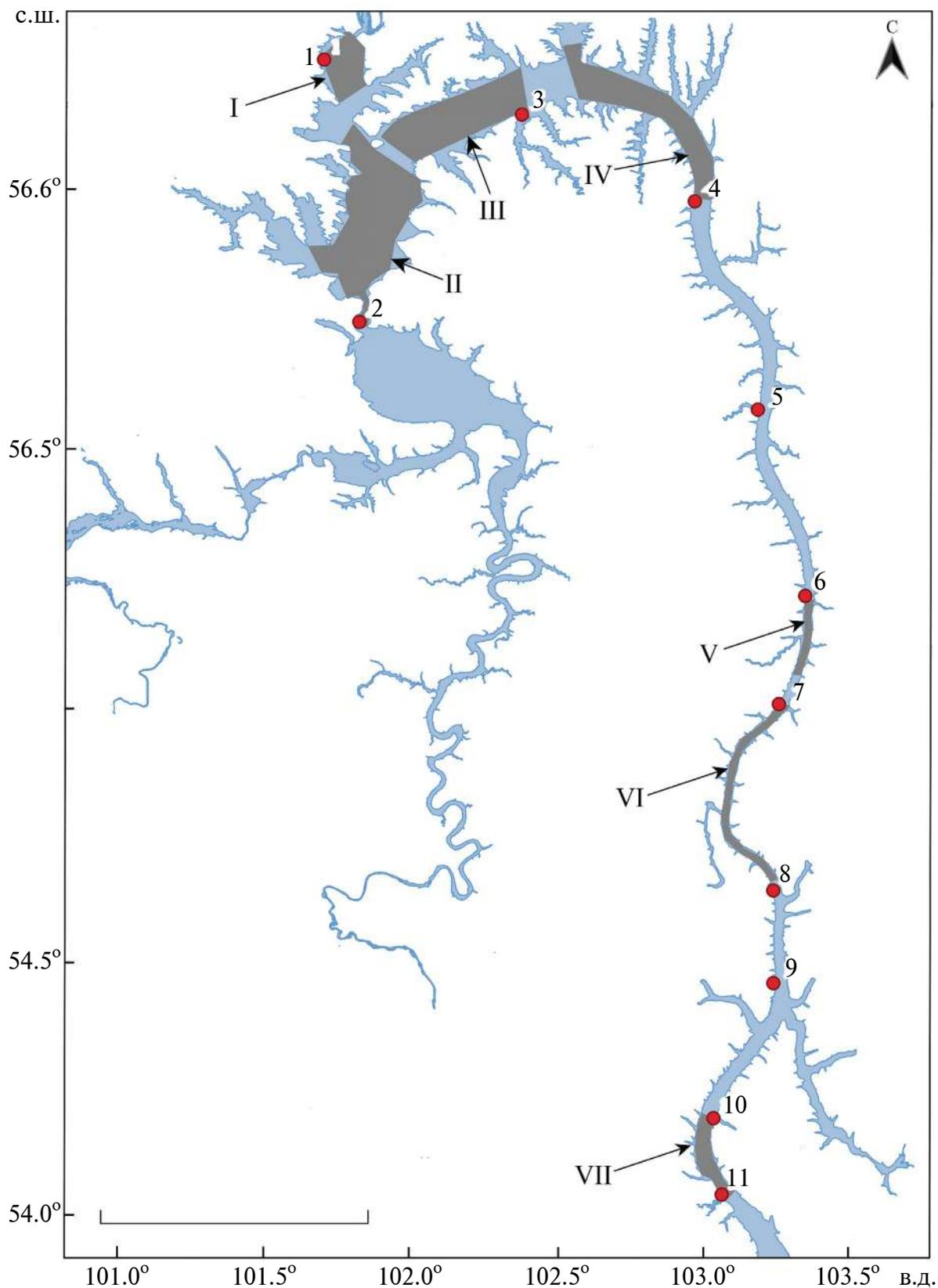


Рис. 1. Схема Братского водохранилища; участки проведения гидроакустических съёмок (■): I – приплотинный плёс, II – Долоновское расширение Окинской акватории; III, IV – широтный Наратайско-Заярский плёс; V, VI – Ангарское меридиональное сужение; VII – нижний участок Балаганского плёса. (●) – точки измерения гидрофизических параметров (рядом указан номер станции, соответствующий приведённому в табл. 1). Масштаб: 60 км.

Таблица 2. Средняя плотность рыб на участках акватории Братского водохранилища

Участок	Число измерений	Плотность, экз/га	SE	min	max
I	446	214.7	17.6	197.1	232.3
II	724	434.3	26.5	407.8	460.9
III	368	94.7	9.6	85.1	104.3
IV	469	119.6	6.8	112.8	126.5
V	178	169.0	33.6	135.3	202.6
VI	474	75.7	2.9	72.7	78.7
VII	148	105.8	4.5	95.6	114.6

Примечание. Расположение участков см. на рис. 1. SE – стандартная ошибка; min, max – минимальное и максимальное значение.

Таблица 3. Результаты количественной оценки рыбного населения в акватории озёрной части Братского водохранилища

Показатель	Участок			
	I	II	III	IV
Площадь обследованного участка, га	89051	108170	271563	243418
Общая численность рыб на участке, млн экз.	19.1	46.9	25.7	29.1
Доля рыб размерами >100 мм, %	1.6	4.6	14.5	0.7
Доля ранней молоди (размеры <30 мм), %	35.4	46.8	18.4	28.7
Коэффициент агрегированности*	0.31	0.19	0.06	0.10
Доля семейств/подсемейств в общей численности, %:				
карповые	22.5	20.3	36.7	46.0
окунёвые	65.4	63.0	40.4	41.7
сиговые	8.1	12.3	12.5	4.7
неидентифицированные	4.0	4.4	10.4	7.6

Примечание. Здесь и в табл. 4: *рассчитывали по методике Романовского и Смурова (1975).

30–100 мм также наблюдали в основном вблизи берега в зарослях водной растительности. В приповерхностных слоях воды прибрежной части акватории до глубины 3 м были зарегистрированы только одиночные особи размерами >100 мм. На глубоководных (или открытых) участках отдельных крупных рыб регистрировали на глубинах >20 м, преимущественно в слое 40–50 м, в приповерхностных слоях их не наблюдали.

Пространственное распределение рыб на участке IV отличалось смешанным типом, как характерным для озёрных плёсов вблизи берегов и отмелей (рис. 3в), так и чисто речным в русловой зоне р. Ангара. Наличие вертикально мигрирующего планктона, ранней молоди и рыб

размером 30–100 мм на плёсах и вблизи берегов водохранилища в акватории этого участка характерно для озёрного типа пространственного распределения скоплений рыб, тогда как на стрежне и основном русле планктон и раннюю молодь не регистрировали. В акваториях участка с глубинами до 40–50 м наблюдали мелкие стаи и разреженные скопления рыб, а также мигрирующий планктон, что характерно для озёрного типа пространственного распределения. В тёмное время скопления рыб рассеивались по всей акватории в основном в приповерхностных слоях (рис. 3б, 3в). На рассвете разреженные скопления рыб образовывали стаи различных размеров и плотности и перемещались в прибрежные

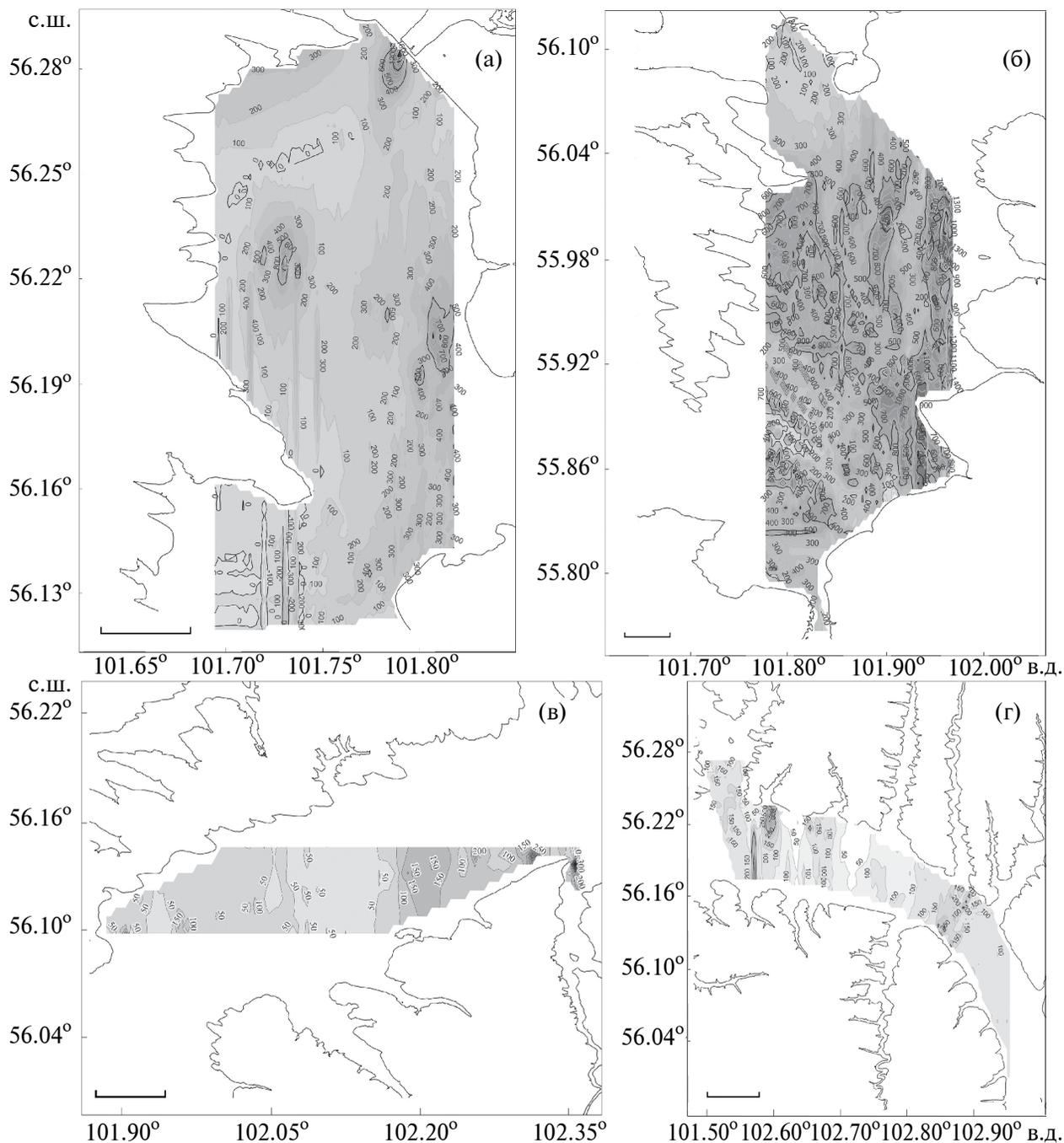


Рис. 2. Пространственное распределение рыб в Братском водохранилище на участках озёрного типа: а – приплотинный плёс; б – Долоновское расширение; в, г – широтный Нарайтайско-Заярский плёс. Масштаб, км: а, б – 3; в, г – 5. Здесь и на рис. 4: числа на изолиниях обозначают плотности зарегистрированных скоплений, экз/га.

воды, в заросли макрофитов и акватории обширных заливов, где отсутствовали течения или их скорости были минимальны.

Биотопы речной части Братского водохранилища (участки V–VII) (рис. 1, 4) характеризовались наличием более сильных течений в русловой части реки. Акватория Ангарского меридионального сужения характеризуется вы-

сокой степенью изрезанности береговой линии – на участке длиной ~200 км насчитывается >200 заливов протяжённостью от 1 км и более, представляющих собой устьевые участки впадающих в водохранилище ручьёв и малых рек. Благодаря подпору водохранилища в них создаются обширные местообитания с минимальными скоростями стокового течения в отличие от

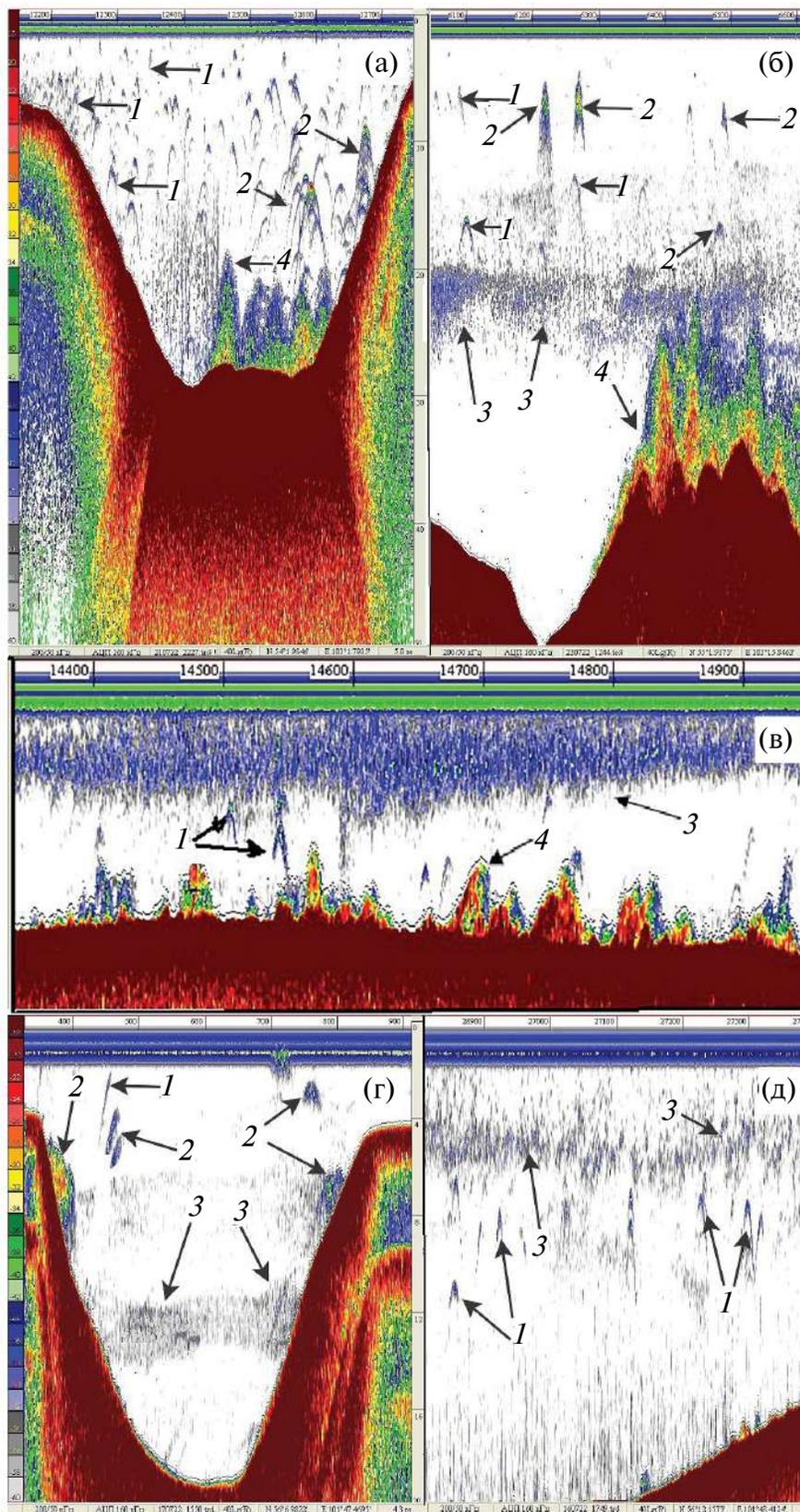


Рис. 3. Характерные эхограммы регистрации рыб и рыбных скоплений в акватории Братского водохранилища на участках озёрного (а-в) и речного (г, д) типов в светлое (а, г) и тёмное (б, в, д) время суток: 1 – одиночные рыбы, 2 – скопления и стаи рыб, 3 – мигрирующий планктон, 4 – затопленный лес.

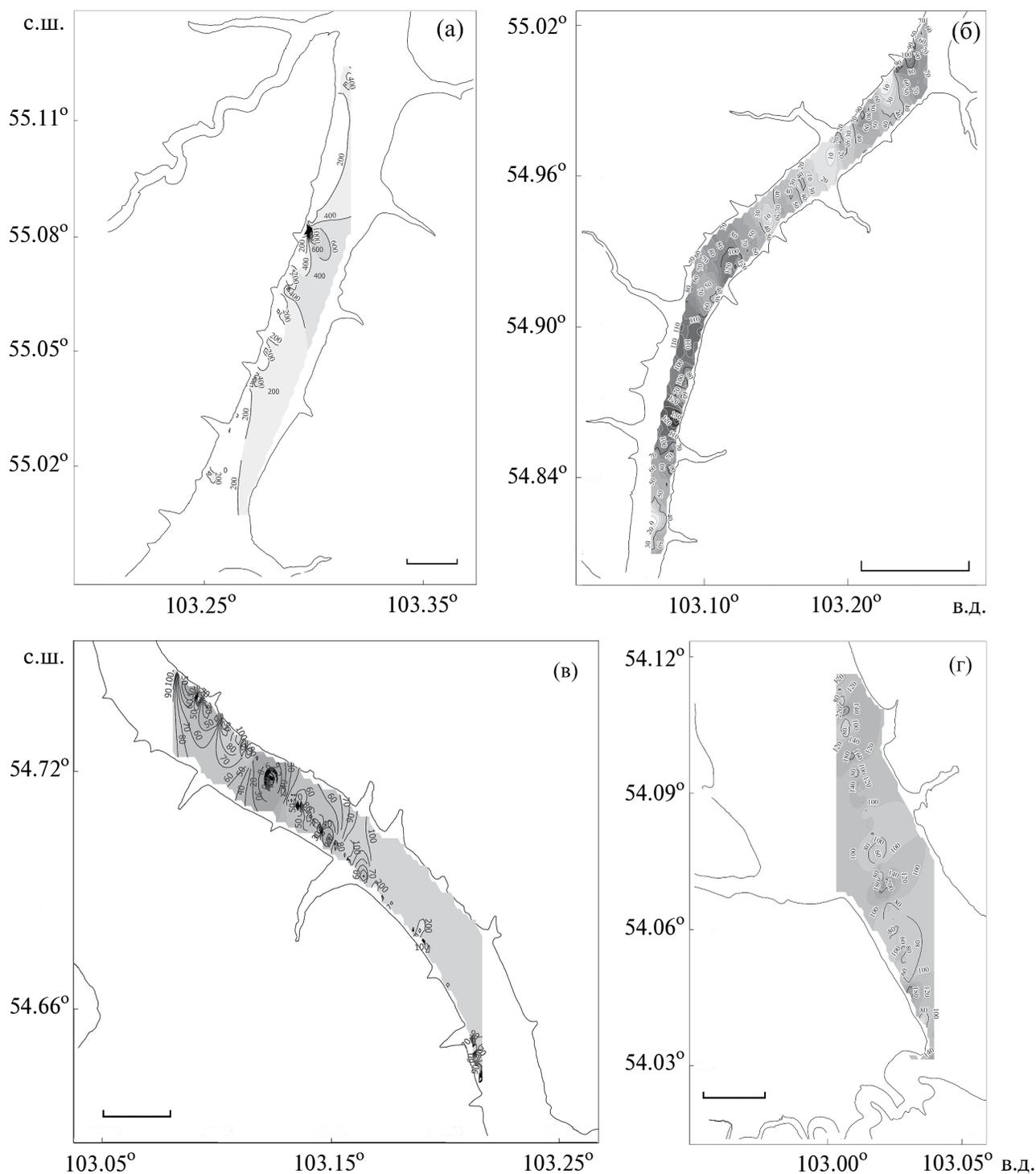


Рис. 4. Пространственное распределение рыб в Братском водохранилище на участках речного типа: а–в – Ангарское меридиональное сужение, г – нижний участок Балаганского плёса. Масштаб, км: а – 1.5, б – 5.0, в – 2.0, г – 1.5.

стрежневой части Ангарского русла. Соответственно, максимальные плотности рыб отмечены на прибрежных участках расширений акватории и в этих заливах, на стрежневых участках плотности рыб в два–четыре раза ниже (рис. 4г) На всех обследованных участках доминирую-

щим видом был окунь, составлявший 40–65% в скоплениях рыб, на втором месте – плотва.

На участках речной части водохранилища плотность рыб была ниже, чем на двух первых участках озёрной части (табл. 2). Ниже была и доля ранней молоди (табл. 4), но выше доля рыб

Таблица 4. Результаты количественной оценки рыбного населения в акватории речной части Братского водохранилища

Показатель	Участок		
	V	VI	VII
Площадь обследованного участка, га	28581	76887	64228
Общая численность рыб на участке, млн экз.	4.8	5.8	6.7
Доля рыб размерами >100 мм, %	6.9	5.2	12.4
Доля ранней молоди (размеры <30 мм), %	15.7	22.1	15.6
Коэффициент агрегированности*	0	0.11	0.04
Доля семейств/подсемейств в общей численности, %:			
карповые	36.5	33.6	28.3
окунёвые	43.0	51.1	58.8
сиговые	10.7	15.3	12.9
неидентифицированные	9.8	0	0

размерами >100 мм. На участке V доли окунёвых и карповых были равными, но на участках VI и VII восстанавливалось доминирование окунёвых. Доля сиговых в скоплениях на этих участках была сходной. Коэффициент агрегированности был достоверно ниже, чем на участках озёрного типа.

На всех обследованных участках в озёрной и речной частях водохранилища сиги отмечались на горизонте ниже слоя температурного скачка. Окунёвые и карповые всех размерных групп регистрировались в прогретом слое воды выше термоклина, глубины расположения которого указаны в табл. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

По Ангарской акватории максимальная плотность рыб – 214 ± 34 экз/га – отмечена в приплотинном плёсе водохранилища, далее она снижается ($r = -0.70$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.49$) и варьирует от 75 ± 5 до 169 ± 66 (в среднем 113 ± 43) экз/га (рис. 5а). В нижней части Окин-ской акватории в Долоновском расширении плотность рыб оказалась в два раза выше, чем в приплотинном плёсе – 434 ± 52 экз/га. Оба участка относятся к озёрному типу, но распределение рыб по ним различается и обусловлено наличием выраженного стокового течения в приплотинном плёсе, где плотные скопления рыб располагаются вдоль берегов, а по центру проходит зона с минимальными значениями плотности (рис. 2а). В отличие от приплотин-

ного плёса в Долоновском расширении отсутствует выраженное стоковое течение, и скопления рыб распределены по всей его акватории (рис. 5б). На остальных участках Ангарской акватории с более низкими значениями средней плотности рыб почти отсутствуют их плотные скопления, т.е. их распределение более равномерное, чем на участках озёрного типа (рис. 2в, 2г, 5). Во время проведения гидроакустической съёмки в тёмное время суток рыбы на участках V и VI равномерно распределялись в приповерхностных слоях воды до глубины 10–12 м, на участке VII – до 15–20 м. Вблизи самой поверхности плотности скоплений были минимальны. Коэффициент агрегированности рыб снижается по направлению от приплотинного плёса к Балаганскому ($r = -0.75$, $p < 0.04$, $R^2 = 0.57$) (рис. 5б, табл. 3, 4).

Определённая зависимость наблюдается и в продольном распределении рыб разных размерных групп. Численность ранней молоди (размерами <30 мм) и среднеразмерных особей (40–90 мм) снижается (соответственно $r = -0.72$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.52$ и $r = -0.71$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.51$) от приплотинных участков вверх по течению (рис. 6а). Плотность ранней молоди в приплотинном плёсе составляет 75 ± 12 , в Долоновском расширении – 199 ± 23 , а на речных участках её плотность снижается до 21.2 ± 9 экз/га. Относительно высокая доля молоди в озёрных акваториях (приплотинном плёсе (35.4%), Долоновском расширении (47.0%)) обусловле-

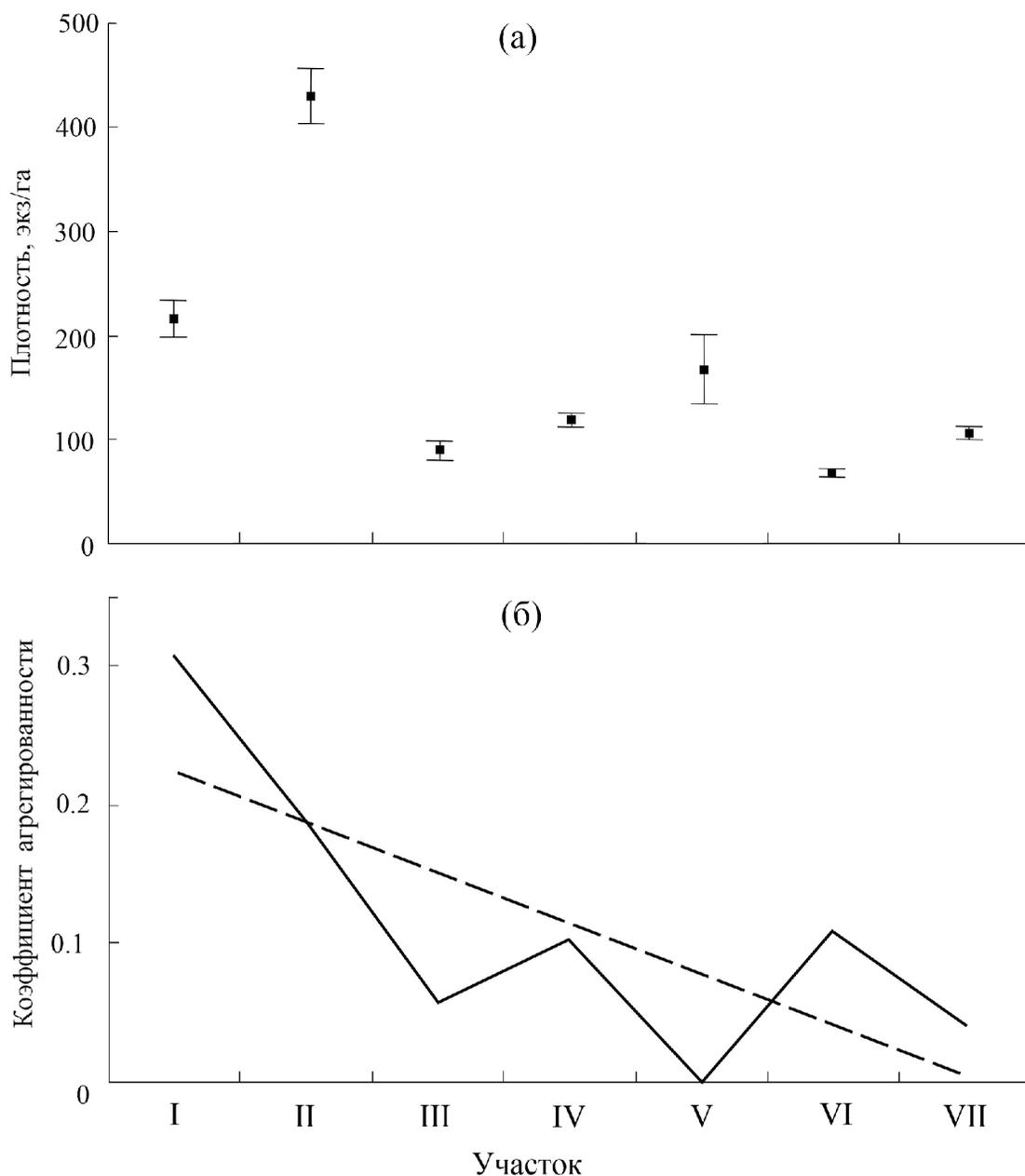


Рис. 5. Плотность рыб (а) и коэффициент агрегированности (б) в рыбных скоплениях на обследованных участках акватории Братского водохранилища: (- -) – линия тренда. Здесь и на рис. 6: (⊥) – доверительный интервал; нумерацию и расположение участков см. на рис. 1.

на поступлении на эти участки покатной молоди с выше расположенных нерестилищ. По данным Павлова с соавторами (2007), наиболее подвержена скату молодь на ранних стадиях онтогенеза, когда её физические возможности не позволяют сопротивляться потоку (немотивированная покатная миграция); на более поздних этапах личиночного развития у определённой части молоди проявляется генетически обусловленная мотивация к покатной мигра-

ции, которая побуждает её к активному выходу на стоковое течение.

Во время ската молоди массовых видов рыб водохранилища (окунь, плотва, лещ) в верхнем бьефе высоконапорной Братской ГЭС уже развивается температурная стратификация. Слой температурного скачка в течение всего вегетативного периода располагается значительно выше водозаборных отверстий. Следовательно, зона изъятия стока гидроузла формируется ниже термоклина, в слабозаселённых холодных

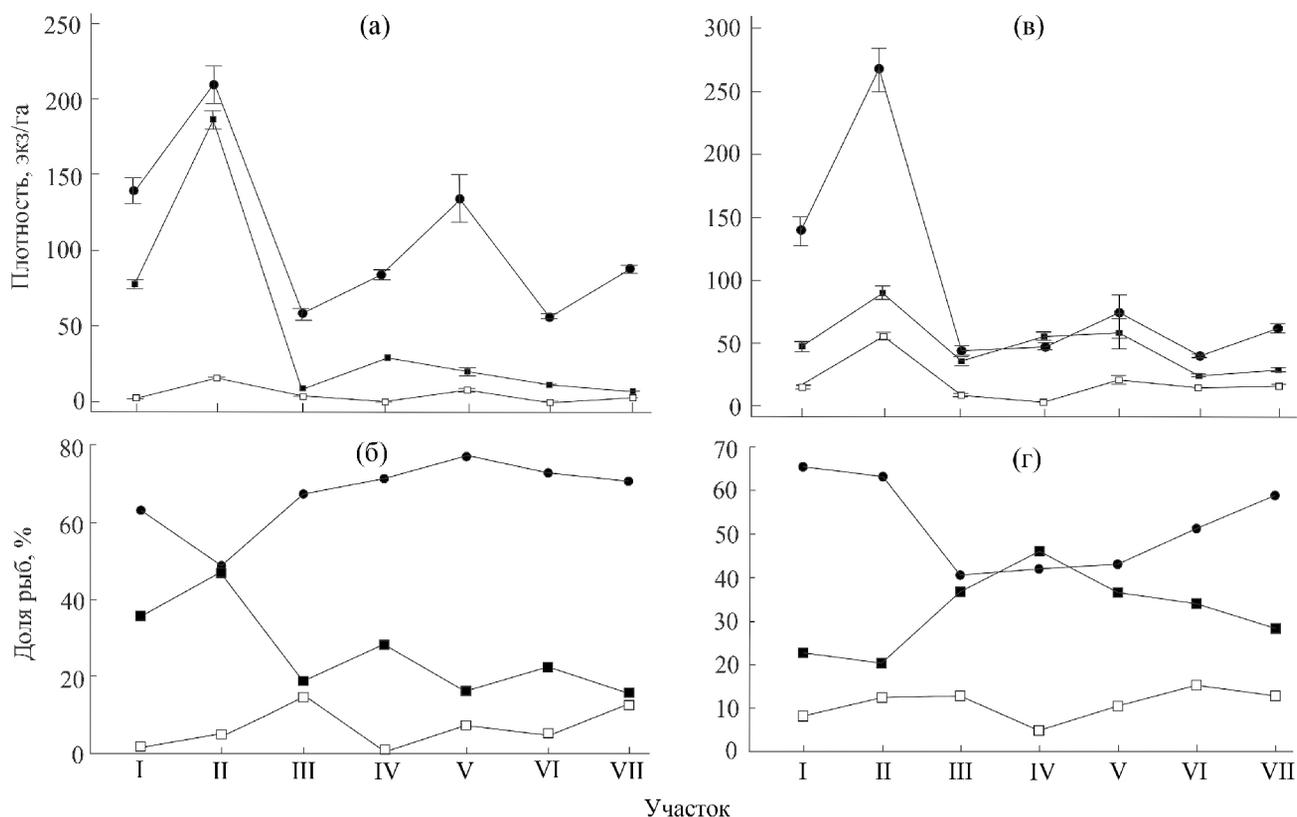


Рис. 6. Динамика плотности и относительной численности рыб различных размерных групп (а, б) и семейств (в, г) на обследованных участках акватории Братского водохранилища. Размерные группы, мм: (●) – 30–100, (■) – <30, (□) – >100. Семейства: (●) – окунёвые, (■) – карповые, (□) – сиговые.

водах пелагиали верхнего бьефа (Понкратов, 2013). Молодь концентрируется в верхнем тёплом слое 0–8 м (в эпилимнионе), т.е. за пределами зоны формирования стока, и её попадание в водозаборные отверстия на глубине ~ 20 м маловероятно. В обширном Долоновском расширении стоковое течение почти отсутствует, что не позволяет ранней молоди осуществить покатную миграцию в приплотинный плёс. Эти факторы и обуславливают скопление значительного количества молоди в приплотинном плёсе и Долоновском расширении.

Наиболее многочисленны рыбы размерами 30–100 мм (рис. 6а). В приплотинном плёсе и Долоновском расширении их плотность составляет соответственно 134 ± 33 и 212 ± 63 экз/га. Высокая плотность рыб этой размерной группы и на участке V в Ангарском меридиональном сужении – 131 ± 51 экз/га, на остальных речных участках их плотность варьирует незначительно – от 54 ± 5 до 84 ± 13 (в среднем 69 ± 21) экз/га. Многочисленность представителей этой размерной группы обусловлена отсутствием в Братском водохранилище массо-

вых крупных хищников, способных активно потреблять жертв таких размеров. Таймень в настоящее время в основном русле встречается редко, преимущественно на участке от плотины Иркутской ГЭС до г. Свирск, т.е. выше подпора Братского водохранилища. В последние десятилетия в Братском водохранилище отмечается и резкое снижение численности обыкновенной щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758. В 2000-е и 2010-е гг. во время легального промысла вылов щуки составлял <1 т/год, а в отдельные годы она вообще выпадала из данных промысловой статистики. Причинами этого являются неблагоприятный уровень режим в водохранилище в период размножения вида, браконьерство и значительный вылов щуки рыбаками-любителями (Матвеев и др., 2012).

Доли ранней молоди и рыб размерной группы 30–100 мм в скоплениях имеют обратно-пропорциональное распределение ($r = -0.99$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.99$) по Ангарской акватории (рис. 6б). Кроме покатной миграции, в результате которой значительная часть ранней молоди скатывается вниз по течению с речных участков, это

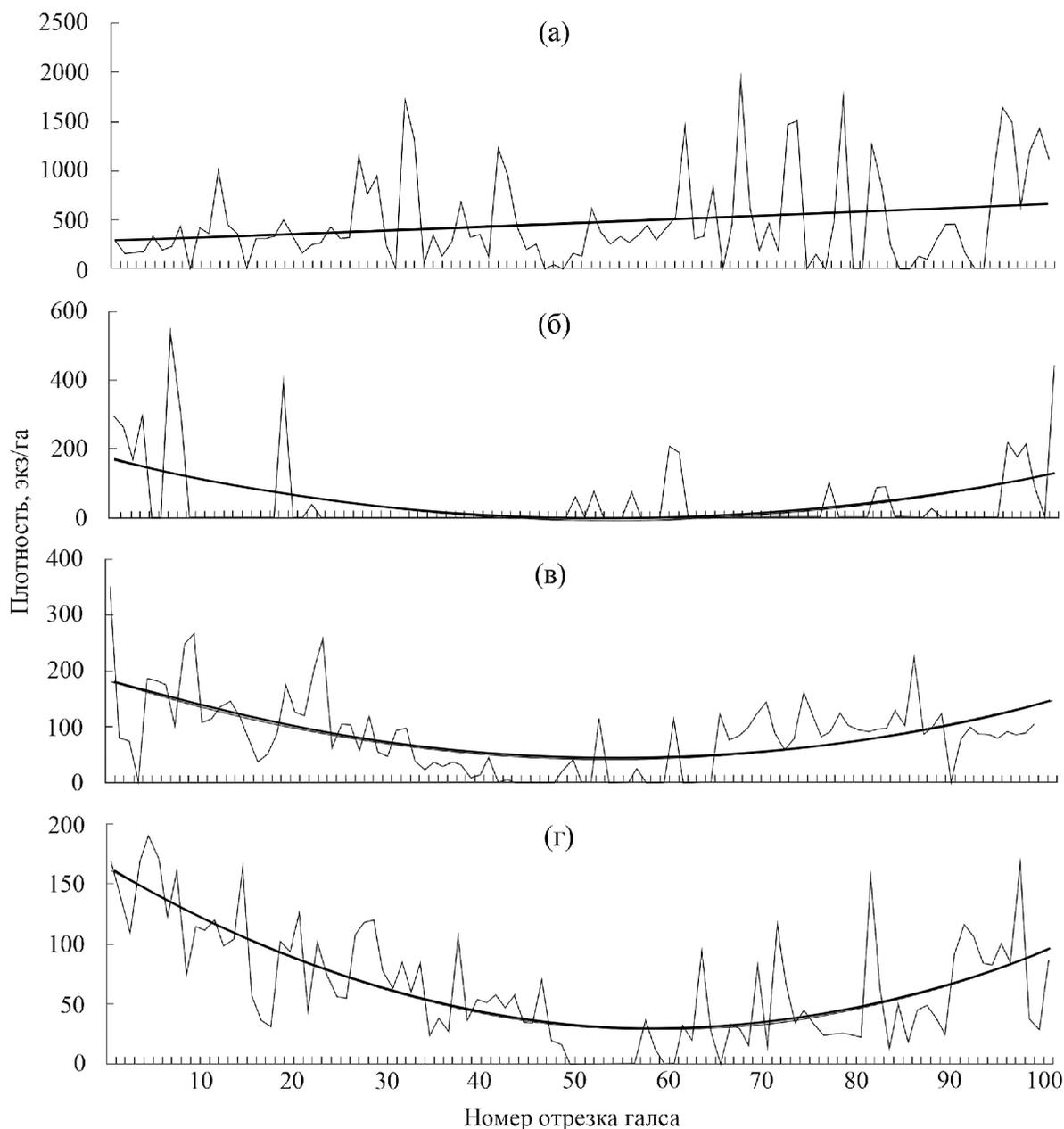


Рис. 7. Поперечное распределение рассчитанной за каждые 100 посылок гидроакустического сигнала средней плотности рыб (—) на обследованных участках Братского водохранилища при разной скорости стокового течения. Участки (нумерацию и расположение см. на рис. 1): а – II при отсутствии стокового течения, б – I (скорость течения 0.02 м/с), в – III (0.04 м/с), г – VI (0.06 м/с), (—) – линия тренда.

обусловлено многочисленностью в указанной размерной группе окуня, который активно потребляет раннюю молодь.

Группа особей размерами >100 мм имеет минимальный разброс значений плотности по исследованной акватории ($r = 0.33$; $p = 0.45$; $R^2 = 0.11$), на всех участках их плотность варьирует от 1.2 ± 0.1 до 21.7 ± 2.6 (в среднем 10.5 ± 6.6) экз/га (рис. 6а). Доля в скоплениях,

составляющих промысловый запас особей этой размерной группы минимальна (рис. 6б), что объясняется высокой промысловой нагрузкой, в том числе значительным прессом браконьерского лова. Неучтённый вылов в Братском водохранилище сопоставим или даже несколько превышает промысловые уловы (Матвеев, 2012).

Поперечное распределение плотности рыб на участках Братского водохранилища зависит

от скорости стокового течения (рис. 7). В Долоновском расширении, где стоковое течение отсутствует, линия тренда почти параллельна оси абсцисс (рис. 7а). В поверхностном слое воды приплотинного плёса регистрируется стоковое течение со скоростью 0.02 м/с, в результате здесь наблюдается тенденция к формированию рыбных скоплений за пределами стрежневой части акватории над затопленным руслом Ангары (рис. 7б), по которой проходит это течение ($R^2 = 0.22$, $p < 0.22$). На Наратайско-Заярском плёсе (участок III), на котором стоковое течение достигает скорости 0.04 м/с, линия тренда имеет форму параболы ($R^2 = 0.31$, $p < 0.007$), что указывает на избегание рыбами стрежневой части акватории (рис. 7в). Ещё более это выражено в акватории Ангарского меридионального сужения (участок VI), где скорость течения до 0.06 м/с ($R^2 = 0.54$, $p < 0.0001$) (рис. 7г).

Численность рыб семейств окунёвых ($r = -0.63$, $p = 0.05$, $R^2 = 0.51$) и карповых ($r = -0.53$, $p = 0.05$, $R^2 = 0.45$) в соответствии с общей тенденцией снижается от озёрных участков к речным (рис. 6а). Доминируют на всех обследованных участках окунёвые, представленные в Братском водохранилище окунем и ёршом *Gymnocephalus cernua* (Юрьев и др., 2010). Поскольку ёрш ведёт исключительно придонный образ жизни и плохо регистрируется гидроакустическими методами, представленные значения плотности относятся в большей мере к окуню. Окунёвые имели значительно более высокую плотность на озёрных участках водохранилища по сравнению с речными – в приплотинном плёсе 139 ± 22 и в Долоновском расширении 273 ± 32 экз/га, на речных участках их плотность варьировала от 37 ± 7 до 72 ± 28 (в среднем 51 ± 18) экз/га. Высокая численность окунёвых в приплотинном плёсе и Долоновском расширении обусловлена высокой концентрацией здесь их основных объектов питания – молоди рыб (Юрьев и др., 2010).

Вторым по численности является семейство карповых, по данным промысловой статистики, наиболее многочисленными являются плотва и лещ (Купчинский, Купчинская, 2006; Попов, 2010; Матвеев и др., 2012). У карповых наибольшая плотность зарегистрирована в Долоновском расширении – 86 ± 10 экз/га, в Ангарской акватории плотность карповых варьировала от 60 ± 23 до 24 ± 2 (в среднем 41 ± 15) экз/га.

Динамики изменения долей семейств окунёвых и карповых в скоплениях рыб по участкам обратно пропорциональны (рис. 6б) и имеют форму парабол (для обеих зависимостей: $R^2 = 0.83$, $p < 0.02$), вершины которых сходятся на участках III и V. На участке IV карповые незначительно превосходят по численности окунёвых (рис. 6а).

Численность рыб подсемейства сиговых, которые представлены в Братском водохранилище в основном байкальским омулем (Купчинская, Купчинский, 1996; Тугарина, Храмцова, 1996; Понкратов, 2013), на речных участках имеет менее выраженную тенденцию к снижению ($r = -0.44$, $p = 0.15$, $R^2 = 0.19$). У сиговых, как и у карповых, наибольшая численность зарегистрирована в Долоновском расширении – 52 ± 6.2 экз/га, в Ангарской акватории плотность сиговых варьировала от 5 ± 1 до 17 ± 2 (в среднем 12 ± 4) экз/га. Доля сиговых имеет тенденцию к снижению от озёрных участков к речным ($r = -0.40$, $p = 0.06$, $R^2 = 0.16$). Возможно, это обусловлено тем, что основной представитель сиговых в ангарской акватории – байкальский омуль – предпочитает нагуливаться на нижних глубоководных участках (Купчинский, Купчинская, 2006).

Ещё одним значимым фактором, определяющим дифференциацию рыбного населения в водохранилище, является температурная стратификация водной толщи. Формирующийся при этом слой температурного скачка сохраняется в водохранилище в течение всего вегетативного периода (с июня по октябрь). По данным гидроакустики, в эпилимнионе концентрируются массовые виды рыб, представляющие семейства окунёвых и карповых (плотва, лещ, сазан, карась и другие). В холодноводном гиполимнионе рыбное население представлено рыбами из подсемейства сиговых, в основном байкальским омулем. Т.е. в период летней температурной стратификации слой температурного скачка является естественной границей вертикальной сегрегации сиговых от карповых с окунёвыми.

В Братском водохранилище основу сиговых, которые регистрируются в водной толще под слоем температурного скачка, как указывалось выше, представляет байкальский омуль (Купчинская, Купчинский, 1996; Тугарина, Храмцова, 1996; Понкратов, 2013). Ещё два относительно многочисленных вида сиговых, упоминающиеся в современном составе ихти-

офауны Братского водохранилища – хариус и сиг-пыжьян *C. pidschian*, встречаются в основном в верхнем течении на участке от плотины Иркутского водохранилища до зоны подпора Братского водохранилища и в притоках до зон подпора (Олифер, 1977). Их массовое пребывание в основной акватории водохранилища маловероятно.

Кроме сиговых под слоем температурного скачка может регистрироваться налим *Lota lota*. В летнее время особи этого вида перемещаются в более глубокие и холодноводные участки. Но налим в Братском водохранилище крайне малочислен. В промысловой статистике его относят к группе “прочие” наряду с рядом других видов, уловы которых в сумме не превышают 2.3% общего улова, что составляет не более 0.1 т (Матвеев, 2012). Кроме того, налим ведёт придонный образ жизни и регистрация его эхолотом затруднительна.

Так же под слоем скачка довольно многочисленными могут быть эндемичные байкальские виды рогатковидных рыб (Cottoidei) – широколобок, проникших в Ангару из Байкала (Матвеев, Самусёнок, 2009). Желтокрылая *Cottocomephorus grewingkii* и каменная широколобка *Paracottus knerii* образовали в Братском водохранилище постоянные самовоспроизводящиеся популяции, высокая численность этих видов отмечается на участках с низкой температурой воды (нижние бьефы плотин ГЭС и глубоководные участки водохранилищ с глубиной >30 м) (Понкратов, 2013). Но кроме того, что широколобки, как и налим, ведут придонный образ жизни, они не имеют плавательного пузыря, в связи с чем у них небольшая отражающая способность и, как следствие, эхолот их не регистрирует.

Анализ наших результатов показал, что в Братском водохранилище образовалась новая и значительно обеднённая по сравнению с исходной фауна, что отмечают и другие авторы (Понкратов, 1981, 2013; Купчинская, Купчинский, 1996; Попов, 2010).

По прогнозу (Егоров, 1959) при рациональном ведении рыбного хозяйства рыбопродуктивность Братского водохранилища определялась в 9 кг/га, а вылов в 50 тыс. ц в год с преобладанием в промысле ценных видов (омуль, сиг, сибирский осётр *Acipenser baerii*, стерлядь *A. ruthenus*, хариус). Однако в настоящее время промысловая ихтиофауна водохранилища является плотвично-окунёвой с

небольшой долей ценных видов, представленных в основном искусственно вселенным байкальским омулем (Мамонтов, 1977, Понкратов, 1981; Попов, 2010). Рыбопродуктивность водохранилища в последние десятилетия составляет 1.8 кг/га, т.е. более чем в четыре раза меньше прогнозируемой (Мамонтов, 2005; Попов, 2010).

Современная ихтиофауна Братского водохранилища насчитывает 34 вида (Мамонтов, 1977). Распределение рыб в Братском водохранилище можно назвать типичным для сибирских водохранилищ. Реофильные виды (осётр, стерлядь, таймень, ленок, тугун *C. tugun*, сибирский голец *Barbatula toni*, щиповка *Cobitis melanoleuca*, пескарь *Gobio gobio* и минога *Lethenteron reissneri*) в основной акватории водохранилища либо не встречаются, либо встречаются единично (Понкратов, 2013). Эти виды в течение первых лет вышли из зоны затопления на участки выклинивания притоков, где обитают в сравнительно небольшом количестве до настоящего времени. Виды-реолимнофилы (плотва, щука, окунь, язь *Leuciscus idus*, лещ, серебряный карась *Carassius gibelio*, сазан *Cyprinus rubrofuscus* и другие) распространены преимущественно в пределах основной акватории водохранилища (Пушкина, Олифер, 1980).

В целом из всех сиговых рыб, встречающихся в основной акватории Братского водохранилища, к наиболее многочисленным, играющим хотя и небольшую, но всё-таки заметную роль в промысловых уловах, следует отнести только байкальского омуля (Тугарина, Храмцова, 1996) – интродукента, которого искусственно вселяли в водохранилище с первых лет его образования и по крайней мере до 2002 г. Вторым видом сиговых, использовавшимся промыслом до начала 2000-х гг., являлась пелядь, также вселенец, выпуск которой в Братское водохранилище был начат в 1968 г. В начале 1980-х гг. в водоёме стали формироваться нерестовые стада этих рыб. Однако в 1990-е гг. интенсивность рыборазводных работ снизилась, численность сиговых в водохранилище резко сократилась (Купчинская, Купчинский, 1996; Тугарина, Храмцова, 1996). В настоящее время вылов омуля не превышает 0.50–0.75 т, а пелядь с 2000-х гг. вообще исчезла из промысловой статистики, что обусловлено значительным прессом браконьерского вылова в нерестовый период (Понкратов, 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов гидроакустической съёмки на Братском водохранилище показал, что численность окуня – самого массового вида в водохранилище – снижается в направлении от нижней части водохранилища к верхней. У карповых и сигов подобная тенденция менее выражена. Наибольшей численности рыбы этих семейств достигают в нижней части Окин-ской акватории – в Долоновском расширении. По Ангарской акватории они имеют относительно равномерное распределение. Высокая численность окунёвых в приплотинном плёсе и Долоновском расширении обусловлена высокой концентрацией основных объектов их питания – молоди рыб.

Поперечное распределение рыб зависит от наличия стокового течения. При относительно высоких скоростях потока рыбы начинают избегать стрежневой части, особенно в акватории Ангарского меридионального сужения, и концентрируются на пойменных участках и в многочисленных заливах.

Значимым фактором дифференциации рыбного населения в водохранилище выступает температурная стратификация водной толщи. По данным гидроакустики, в эпилимнионе концентрируется основная ихтиомасса, состоящая из относительно тепловодных видов – представителей семейств окунёвых и карповых. В холодноводном гиполимнионе рыбное население представлено одиночными особями сиговых рыб, основу которых составляет байкальский омуль. По данным промысловой статистики и контрольных обловов в гиполимнионе, кроме сиговых встречаются налим и несколько видов широколобок.

В современный период ихтиофауна Братского водохранилища представлена преимущественно такими малоценными видами, как плотва и окунь, которые составляют более 90% промысловых уловов. По мнению анализирующих данную ситуацию авторов (Мамонтов, 2005; Купчинский, Купчинская, 2006; Попов, 2010; Понкратов, 2013), причина в том, что с момента формирования Братского водохранилища не была до конца выполнена ни одна из предлагавшихся рекомендаций, в первую очередь такие, как действенная охрана рыб в период нереста и длительное целенаправленное зарыбление водохранилищ ценными видами рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках государственного задания Министерства образования и науки “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков” (регистрационный номер в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Павлов Д.С.* 2011. Гидроакустический метод исследования рыбных ресурсов внутренних водоемов // Матер. докл. I Всерос. конф. с междунар. участием “Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов”. Т. 1. М.: Акварос. С. 74–85.
- Егоров А.Г.* 1959. Перспективы рыбохозяйственного освоения ангарских водохранилищ. Иркутск: Иркут. кн. изд-во, 47 с.
- Государственный водный кадастр. 1985. Разд. 1. Поверхностные воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1983. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. РСФСР. Вып. 13, 14. Бассейн Ангары и озера Байкал. Иркутск: Иркут. УГКС, 133 с.
- Государственный водный кадастр. 1987. Разд. 1. Поверхностные воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1985. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. РСФСР. Вып. 13, 14. Бассейн Ангары и озера Байкал. Обнинск: Изд-во ВНИИГМИ-МЦД, 139 с.
- Государственный водный кадастр. 1989. Разд. 1. Поверхностные воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1987. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. РСФСР. Вып. 13, 14. Бассейн Ангары и озера Байкал. Обнинск: Изд-во ВНИИГМИ-МЦД, 104 с.
- Государственный водный кадастр. 1990. Разд. 1. Поверхностные воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1988. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. РСФСР. Вып. 13, 14. Бассейн Ангары и озера Байкал. Обнинск: Изд-во ВНИИГМИ-МЦД, 98 с.
- Кудрявцев В.И., Дегтев А.И., Борисенко Э.С., Мочек А.Д.* 2006. Опыт использования гидроакустического метода и аппаратуры количественной оценки водных биомасс на внутренних водоемах // Рыб. хоз-во. № 5. С. 69–71
- Купчинская Е.С., Купчинский А.Б.* 1996. Влияние антропогенных факторов на состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары // Матер. конф. по изучению водоемов “Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири”. Томск: Изд-во ТГУ. С. 24–25.

- Купчинский А.Б., Купчинская Е.С. 2006. Состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. № 2 (48). С. 56–61.
- Мамонтов А.М. 1977. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 246 с.
- Мамонтов А.М. 2005. Рыбохозяйственное значение и особенности формирования ихтиофауны Байкало-Ангарских водохранилищ // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. (Дружининские чтения) “Научные основы экологического мониторинга водохранилищ”. Хабаровск: Изд-во ИВЭП ДВО РАН. С. 141–144.
- Матвеев А.Н., Самусёнок В.П. 2009. Круглоротые (Cyclostomata) и рыбы (Pisces) водоёмов бассейна реки Ангары // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна в 2 т. Т. 2. Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 396–416.
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Вокин А.И. и др. 2012. Промысловые виды рыб водоемов Иркутской области // Байкал. зоол. журн. № 2 (10). С. 16–29.
- Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2022 год. 2023. М.: Росгидромет, 219 с.
- Олифер С.А. 1977. Рыбохозяйственное освоение Усть-Илимского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. Т. 115. С. 65–95.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы поклатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Дегтев А.И. 2008. Исследования распределения рыб в реках с помощью гидроакустических комплексов // Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. “Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 25–28.
- Понкратов С.Ф. 1981. Формирование запасов основных промысловых рыб Усть-Илимского водохранилища // Тр. ГосНИОРХ. № 165. С. 102–109.
- Понкратов С.Ф. 2013. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн Ангарских водохранилищ // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 59–69.
- Понкратов С.Ф., Панасенков Ю.В. 2008. Акклиматизация и воспроизводство ценных видов рыб в ангарских водохранилищах. Иркутск: Изд-во ИГУ, 139 с.
- Попов П.А. 2010. Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири. Новосибирск: Гео, 216 с.
- Пушкина Р.Г., Олифер С.А. 1980. Формирование ихтиофауны в Братском водохранилище // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ: Буянт. кн. изд-во. С. 158–165.
- Романовский Ю.Э., Смуров А.В. 1975. Методика исследования пространственного распределения организмов // Журн. общ. биологии. Т. 36. № 2. С. 227–236.
- Тугарина П.Я., Храпцова В.С. 1996. Рыбохозяйственная перспектива использования омуля в Братском водохранилище // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 29–33.
- Юрьев А.Л., Пастухов М.В., Перминова С.А. и др. 2010. Биологическая характеристика окуневых рыб верхнего участка Братского водохранилища в современный период // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология Т. 3. № 3. С. 52–61.
- Borisenko E.S., Gusar A.G., Goncharov S.M. 1989. The target strength dependence of some freshwater species on their length-weight characteristics // Proc. Inst. Acoust. V. 11. Pt. 3. P. 27–34.
- Borisenko E.S., Degtev A.I., Mochek A.D., Pavlov D.S. 2006. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of Ob-Irtysh basin // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S227–S234. <https://doi.org/10.1134/S0032945206110130>
- Kubecka J., Duncan A. 1998. Acoustic size vs. real size relationships for common species of riverine fish // Fish. Res. V. 35. № 1–2. P. 115–125. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00066-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00066-6)

FISH DISTRIBUTION IN LACUSTRINE AND RIVERINE BIOTOPES OF BRATSK RESERVOIR BASED ON THE RESULTS OF HYDROACOUSTIC SURVEYS

Yu. V. Gerasimov^{1, *}, E. S. Borisenko², D. D. Pavlov¹, I. V. Shlyapkin¹, A. I. Tsvetkov¹, and D. S. Pavlov²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl oblast, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: gu@ibiw.ru

Fish distribution in different areas of Bratsk Reservoir has been studied using hydroacoustic equipment. The average abundance of fish decreases ($r = -0.70$; $p < 0.05$; $R^2 = 0.49$) from the near-dam reach (214 ± 34 ind./ha) to the water area in the upper reaches of the reservoir (113 ± 43 ind./ha). A similar relationship is observed in the dynamics of the abundance of early juveniles and the immature fish population. However, such relationship has not been found in fish with a size of more than 100 mm, which with a low abundance are relatively evenly distributed along the longitudinal axis of the reservoir (10.5 ± 6.6 ind./ha). The common perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is the most abundant species in the reservoir, its highest concentrations are recorded in the lower lacustrine part of the reservoir (139 ± 22 ind./ha). Less abundant cyprinids (Cyprinidae) (41 ± 15 ind./ha) and whitefishes (Salmonidae, Coregoninae) (12 ± 4 ind./ha) are more evenly distributed along the longitudinal axis of the reservoir. Temperature stratification of the water column is an important factor in the ecological differentiation of the fish population in the reservoir. The major part of the ichthyomass consisting of relatively warm-water fish species from the families Percidae and Cyprinidae (common roach (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) and common bream (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758))) is concentrated in the warming up epilimnion. The fish population in the cold hypolimnion consists of single individuals of the Baikal omul (*Coregonus autumnalis* Pallas, 1776) and peled (*C. peled* (Gmelin, 1788)). Transverse distribution of fish depends on the presence of a runoff flow. At relatively high flow rates, fish begin to avoid the midstream part in the studied sites of the reservoir and concentrate in the floodplain areas ($R^2 = 0.54$; $p < 0.0001$).

Keywords: Bratsk Reservoir, fish population, Cyprinidae, Percidae, whitefishes, hydroacoustics, distribution, temperature stratification, currents.

УДК 597.58.591.5

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРЕСТИЛИЩА БУРОГО ТЕРПУГА *HEXAGRAMMOS OCTOGRAMMUS* (HEXAGRAMMIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Ю. А. Зуев^{1, *}, С. М. Русяев², Д. В. Гусев³

¹Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

²Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – МагаданНИРО, Магадан, Россия

³Российский государственный гидрометеорологический университет – РГГМУ, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: yzuyev@ya.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

После доработки 18.03.2024 г.

Принята к публикации 27.03.2024 г.

Подводные исследования типичного нерестилища бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* проводили в северной части Охотского моря на глубине 0.8–3.0 м. Выявлена приуроченность вида в период размножения к биотопам каменистых плато в пределах полосы макрофитов. Средняя плотность самцов составила 0.17 экз/м². Участки с оптимальными для нереста терпугов условиями располагались в центральной части полосы макрофитов на глубине 1.5–1.7 м среди валунов среднего размера. Из трёх размерных групп самцов только между крупными (общая длина тела 20–23 см) и мелкими (11–15 см) отмечены существенные различия в условиях размещения икры. Мелкие самцы располагались на меньшей глубине и ближе к прибойной полосе, крупные – на горизонте с доминированием бурых водорослей у нижней границы макрофитов. Терпуги среднего размера (16–19 см) демонстрировали предпочтения, характерные как для мелких, так и для крупных особей. Оценка численности и распределения самцов бурого терпуга, описание условий среды на нерестилищах (данные о рельефе, грунте и макрофитах) позволили получить характеристику пространственной организации нерестилища этого вида.

Ключевые слова: бурый терпуг, макрофиты, рельеф, грунт, нерест, воспроизводство, Тауйская губа.

DOI: 10.31857/S0042875224060073 EDN: QRYDRN

Бурый терпуг *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae) – широкобореальный вид, обитающий в морях Дальнего Востока (Золотов, 2012). Специфичной чертой биологии размножения бровастых терпугов (род *Hexagrammos*) является родительское поведение самцов – охрана ими кладки оплодотворённой икры (Бабанина и др., 1990; Антоненко, 1999). Этот сложный биологический процесс вдохновил ихтиологов на исследования территориального поведения видов рода (Гомелюк, 2000; Маркевич, 2004), процессов привлечения самцами самок и ухода за икрой, использования пространства гнездовой территории (Gross, Sargent, 1985; Munehara et al., 2000; Маркевич, 2011).

Распределение и поведение бровастых терпугов в период размножения изучали Кимура и Монехара (Kimura, Munehara, 2011) и Ли с соавторами (Lee et al., 2013, 2015). В этих исследованиях показана избирательность самцов к грунтам, глубинам, растительности, а также зависимость выбора ими места размножения от численности хищников.

В отечественной ихтиологии изучение поведения и распределения рыб и влияния на них экологических факторов начато ещё во второй половине прошлого века (Мочек, 1987; Экологические факторы ..., 1993). За рубежом эколого-этологическое направление продвигалось для промысловых популяций (Haegerle, Schweigert, 1985) и сообществ

рыб, обитающих на рифах (Jones, Syms, 1998). Развитие этого направления с использованием термина “пространственная организация” в нашей стране продолжено в работах по изучению распределения карповых (Интересова, 2009) и камбалообразных (Дьяков, 2009). Однако популяционный уровень исследований, основанный на традиционных методах сбора материала сетными орудиями лова, не полностью учитывает роль поведения в экологии рыб и тем самым ограничивает возможность получения целостной картины пространственной организации рыб.

Исследования меньшего масштаба (группа особей, нерестовое скопление рыб) в большей степени дают возможность установить связь поведения рыб и факторов среды, особенно в нерестовый период (Zhang et al., 2021; Lin et al., 2023). Фокусирование на этологических особенностях рыб также раскрывает влияние неоднородности среды на их поведение (Михеев и др., 2010) и позволяет обнаружить индивидуальные реакции рыб в различных условиях (Mittelbach et al., 2014). Можно утверждать, что изучение поведения в системном исследовании экологии рыб и их распределении имеет большой прикладной и фундаментальный научный потенциал.

Анализ направлений современных исследований по экологической этологии рыб позволил сформулировать цель работы: описать пространственную организацию нерестилища бурого терпуга, включающую особенности поведения разноразмерных групп рыб. Достижение этой цели было бы невозможно без использования водолазного способа исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования нерестилища бурого терпуга проводили 10–17.07.2022 г. и 22.06–02.07.2023 г. на участке, расположенном у о-ва Недоразумения (59°35'03" с.ш., 150°40'03" в.д.) в Тауйской губе северной части Охотского моря, с использованием водолазной техники. Были выполнены задачи учёта численности рыб, описаны условия среды и особенности поведения самцов терпуга.

Оценка плотности и условий распределения самцов. Расположение самцов терпуга на нерестилище в 2023 г. оценивали по водолажным разрезам и сопровождали видеозаписью. Разрезы выполняли вдоль проложенного у дна 50-метрового троса (трансекты), размеченного через 1 м. Водолаз отмечал самца терпуга и проверял наличие кладки. Самцы хорошо обнаруживались визуально по характерному оборонительному поведению – нацеливанию и движению в сторону проплывающего водолаза.

На разрезах, расположенных перпендикулярно берегу, описывали рельеф, грунт и растительные сообщества, а также определяли ширину полосы кладок вдоль берега. Разрезы, на которых выполняли подсчёт кладок (самцов), располагались параллельно изобатам в середине полосы нерестилища (три разреза) и у его краёв (четыре разреза) (табл. 1).

Общая длина семи продольных и шести поперечных разрезов через различные участки нерестилища составила 453 м. Ширина полосы тщательного просмотра составила 2 м.

Размер рыб (общая длина тела – TL) определяли по видеозаписям, в качестве масштаба использовали деления (1 м) и метки (4 см) трансекты. Были зарегистрированы особи TL 11–23 см. Для дальнейшего анализа всех самцов разделили

Таблица 1. Характеристики продольных 50-метровых разрезов через нерестилища бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в Тауйской губе Охотского моря

Разрез №	Глубина*, м	Положение разреза в полосе макрофитов	Число самцов, экз.	Плотность самцов, экз/м ²
1	1.7–2.3 (1.9)	Нижнее	19	0.19
2	0.9–1.1 (1.0)	Верхнее	8	0.08
3	1.7–2.4 (2.0)	Нижнее	14	0.14
4	1.4–1.9 (1.7)	Среднее	17	0.17
5	1.0–1.7 (1.4)	Верхнее	22	0.22
6	1.3–1.9 (1.6)	Среднее	23	0.23
7	1.4–2.1 (1.7)	То же	21	0.21

Примечание. *Приведены диапазоны варьирования и (в скобках) средние значения.

на три размерные группы: малоразмерные (мелкие) – 11–15 см (34 экз.), среднеразмерные – 16–19 см (57 экз.) и крупные – 20–23 см (33 экз.). Средние размеры контролируемого участка и валунов также оценивали по присутствующей в кадре трансекте. Для повышения объективности анализа расшифровку видеозаписей проводили независимо два исследователя.

В качестве рабочего термина часть нерестилища, контролируемая самцом, определена как *нерестовый участок*, который в большинстве случаев представлял собой ограниченное камнями или макрофитами углубление (ямку), полностью находящееся в поле зрения одного самца (рис. 1). В качестве размерной характеристики участка использовали либо его диаметр (для округлой формы), либо среднее геометрическое из продольного и поперечного измерений (если участок имел вытянутую форму).

Особенности поведения самцов. Межвидовые отношения самцов бурого терпуга и контроль ими нерестового участка исследовали по видеозаписям стационарно установленных камер GoPro 3 и 5 Black edition (“GoPro”, Китай), направленных на изучаемого самца с расстояния ~ 1 м. Общая длительность записей поведения составила 3 ч в 2022 г. (два самца) и 8 ч в 2023 г. (два самца).

Анализ данных. Для оценки связи размерных групп самцов бурых терпугов и характеристик среды применяли ранговый аналог дисперсионного анализа – метод Краскела–Уоллиса; для выявления межгрупповых различий – парный критерий Вилкоксона. Дискриминантный анализ использовали для выявления различий в размерных группах самцов. Процедуры были реализованы и графически оформлены в Past v. 4.08 (Clarke, 1993; Hammer et al., 2001) и в среде RStudio (Wickham, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Подводные ландшафты и условия среды на нерестилище. В верхней сублиторали у северо-восточного побережья о-ва Недоразумения в полосе макрофитов со слабым уклоном дна были обнаружены охраняющие икру (середина июля 2022 г.) и конкурирующие за территорию (конец июня 2023 г.) скопления самцов бурого терпуга.

Сообщества водорослей на нерестовом участке бурого терпуга были представлены красными (Rhodophyta), зелёными (Chlorophyta), бурыми (Phaeophyceae) водорослями. Среди красных доминировала *Odonthalia corymbifera*, среди зелёных – *Ulvaria splendens*. В основании бурых водорослей *Saccharina japonica* и *Stephanocystis*

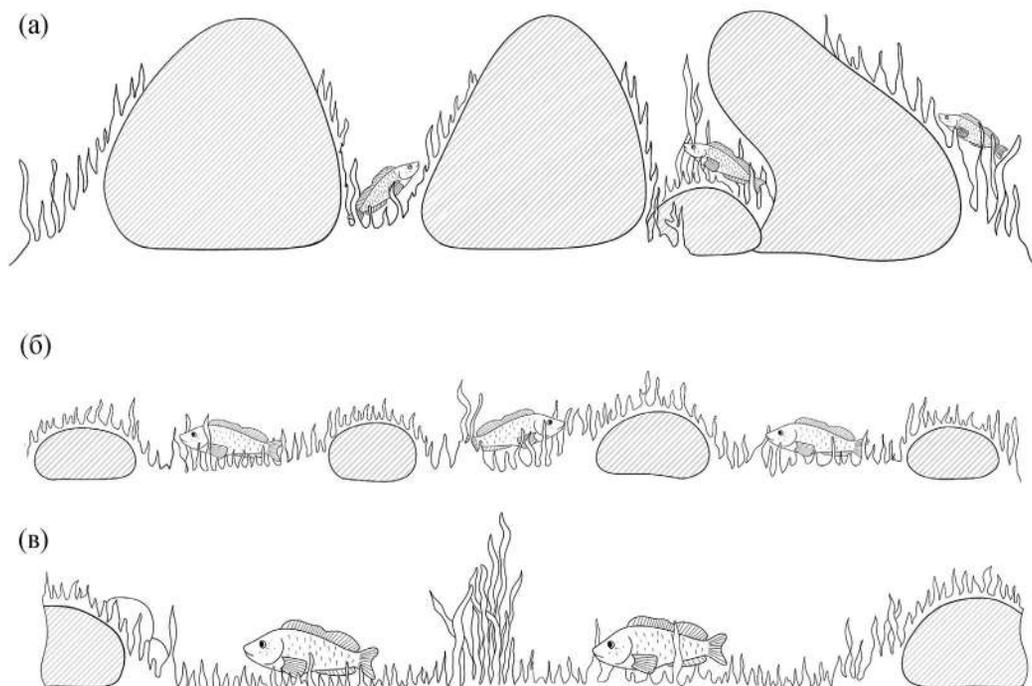


Рис. 1. Распределение самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* на нерестовых участках разного типа: а – щели между валунами на небольшой глубине (0.8–1.0 м), б – валуны размером 10–40 см, средняя глубина (~ 1.5 м), в – валуны размером > 40 см в нижней части полосы макрофитов (1.7–2.2 м). Рисунки смоделированы по результатам визуальных наблюдений и видеозаписям.

crassipes вторым ярусом были расположены красные (*Ptilota asplenioides*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Hymenena ruthenica*), также характерные для морей Дальнего Востока (Клочкова и др., 2009). Разрезы были проложены у верхней границы водорослевого пояса, в его центре и у нижней границы (табл. 1).

Температура воды в период исследований варьировала в пределах 10–12°C. Ихтиофауна на участке, по визуальной оценке и последующей сверке с видеоматериалами, была представлена 10 видами. Наиболее многочисленными были бурый и пятнистый *H. stelleri* терпуги, молодь которых образовывала скопления, характерные для мелководий Тауйской губы в летний период (Шестаков, Грунин, 2018; Шестаков, 2019). Часто встречались дальневосточная зубатка *Anarhichas orientalis* (Anarhichadidae), керчак-яок *Myoxocephalus jaok* (Psychrolutidae), восточная бельдюга *Zoarces elongatus* (Zoaridae), навага *Eleginus gracilis* (Gadidae), глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus* (Opisthocentridae). Единично отмечены полосатый *Pholis fasciata* и длиннобрюхий *Rhodymenichthys dolichogaster* маслюки (Pholidae), молодь голубого окуня *Sebastes glaucus* (Scorpaenidae). Перечисленные виды также обычны для мелководий Тауйской губы (Поезжалова-Чегодаева, 2021).

Нерестилище бурого терпуга расположено на глубине 0.8–2.5 м. Грунт сложен покрытыми

водорослями валунами и обломками скал различного размера – от 0.2 до 5.0 м. Иногда между камнями встречались небольшие песчаные участки (не более 0.1% площади нерестилища). У верхней границы нерестилища кладки икры терпуга также встречались между щёток мидий *Mytilus trossulus*, у нижней границы – среди актиний *Metridium senile*.

Кладки икры терпугов располагались в основании кустов красных водорослей, идентифицированных как *Congregatocarpus kurilensis*, *Hideophyllum yezoense*, *Odonthalia corymbifera*. Одна кладка обнаружена в ветвях красных кораллиновых водорослей (Corallinales). На других участках побережья исследованного района, где нет каменистых плато, самцы бурого терпуга отмечались единично.

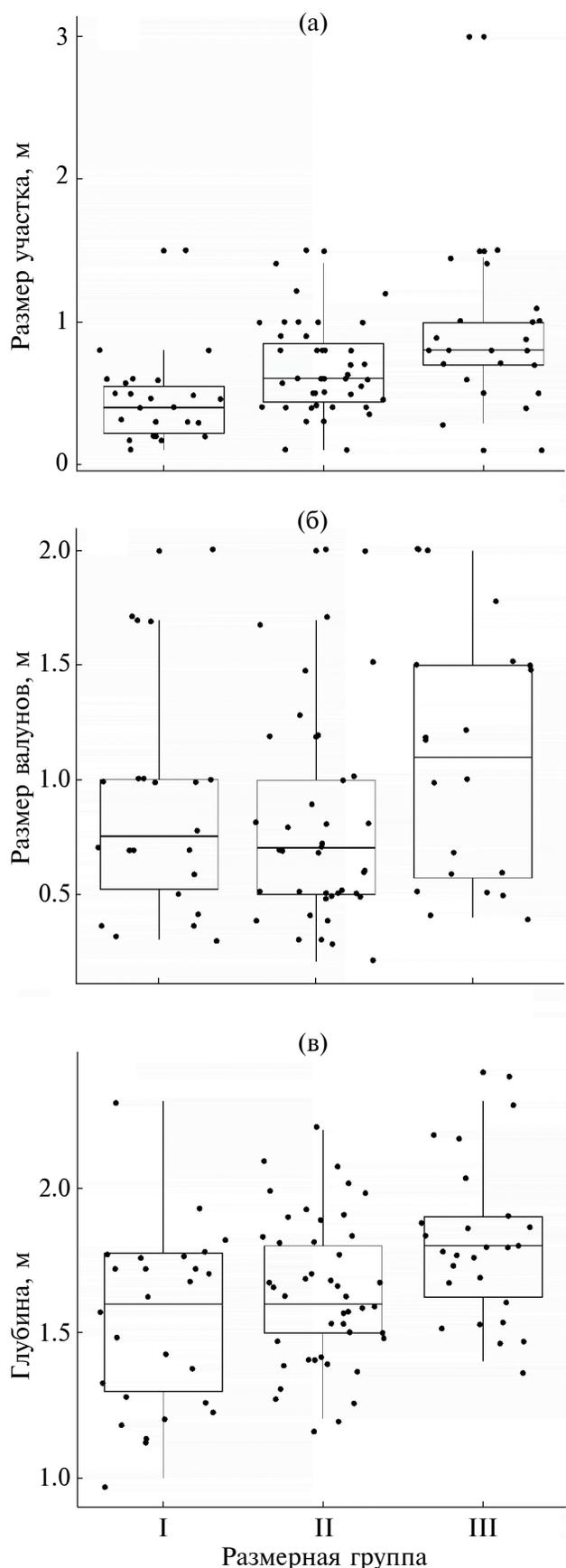
Характеристика нерестового участка бурого терпуга и распределение особей. Размер нерестового участка бурого терпуга может значительно варьировать (рис. 1, 2а). Ограничением площадки могут выступать как камни, валуны, так и талломы бурых водорослей *S. japonica* и *S. crassipes* в различных сочетаниях. Охраняемый участок иногда имел плоскую или даже выпуклую форму (<2%) – это заросшие водорослями плоскости обломков скал и верхние поверхности отдельных валунов.

Чем крупнее самец, тем достоверно больше размер охраняемого им нерестового участка. Подтверждённое различие наблюдается как

Таблица 2. Оценка связи размеров самцов терпуга *Hexagrammos octogrammus* на нерестилище с отдельными факторами среды по результатам тестов Краскела–Уоллиса и парного теста Вилкоксона с коррекцией Бонферрони

Показатель	Тест Краскела–Уоллиса		Тест Вилкоксона (<i>p</i>)		
	$\chi^2(df)$	<i>p</i>	Сравниваемые пары размерных групп		
			I и II	I и III	II и III
Размер охраняемого участка	21.05 (2)	<0.001	0.002	<0.001	0.092
Глубина охраняемого участка	10.48 (2)	0.005	0.409	0.006	0.074
Средний размер валунов	3.80 (2)	n.s.			
Проективное покрытие макрофитами	3.75 (2)	n.s.			
Наличие макрофитов-эдификаторов, создающих моносообщества					
<i>Saccharina japonica</i>	3.11 (2)	n.s.			
<i>Stephanocystis crassipes</i>	19.45 (2)	<0.001	0.006	<0.001	0.150
Доля бурых водорослей	7.86 (2)	0.020	0.410	0.017	0.260

Примечание. Группы самцов: I, II, III – соответственно малоразмерные (общая длина тела 11–15 см), среднеразмерные (16–19 см) и крупные (20–23 см). χ^2 – значение статистики Краскела–Уоллиса, *df* – степени свободы, *p* – уровень значимости, n.s. – связь размеров самцов терпуга с фактором не значима. Полу жирным шрифтом выделены уровни значимости, указывающие на достоверность различий между группами.



между мелкими и крупными рыбами, так и между мелкими и среднеразмерными. Связи между размером рыбы и размером валунов на нерестовом участке не найдено (табл. 2; рис. 2а, 2б).

Глубины расположения нерестовых участков крупных самцов достоверно больше, чем у мелких. Общий диапазон распространения терпугов совпадает с полосой макрофитов на участке. Единичные мало- и среднеразмерные самцы встречались на глубине 0.8 м в щелях под камнями на друзах мидий с отдельными веточками красных водорослей. Предпочтения самцов по составу растительности на нерестовом участке выявлены только для бурых водорослей (табл. 2).

Самцы терпуга большую часть времени проводят у центра контролируемой территории. По визуальным наблюдениям и видеозаписи, поведение самцов разных размерных групп чётко различается. Так, мелкие самцы никогда не отрываются от субстрата в случае приближения водолаза. Крупные демонстрируют наибольшую агрессию и даже имитируют броски на водолаза. Самцы средних размеров не всегда отрываются от грунта, но почти всегда демонстрируют оборонительную позицию – раскрывают грудные плавники. На видеозаписях отмечены случаи нападения охраняющих кладки крупных самцов на многократно превышающих их по размерам зубаток, бельдюг и морских окуней.

Плотность нерестовых участков и численность самцов. Плотность поселения самцов в преднерестовый период в среднем составила 0.17 экз/м². Приблизительное число готовых к нересту и демонстрирующих нерестовое поведение самцов бурого терпуга в преднерестовый период на расположенном у о-ва Недоразумения участке средней шириной 17 м и длиной 1.5 км (площадь – 25500 м²) составляет ~ 4.5 тыс. экз. Максимальная плотность рыб (оптимальные условия для нереста) отмечена в поясе бурых и красных водорослей на валунах размером 0.2–0.4 м и глубине ~1.5–1.7 м и составила 1.1 экз/м² (рис. 1). Минимальная плотность (<0.05 экз/м²) наблюдалась у верхней границы пояса водорослей (рис. 2в).

←
Рис. 2. Распределение трёх размерных групп самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (•) в зависимости от: а – размера охраняемого нерестового участка, б – среднего размера валунов на нём, в – глубины его расположения. (|) – минимальное и максимальное значения; каждый бокс включает три горизонтальные линии, которые обозначают 25, 50 (медиана) и 75% данных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка численности рыб. Мало- и средне-размерные самцы часто придерживаются закрыто-маскировочной тактики (термин по: Маркевич, 2004). Мелкие терпуги наименее агрессивны и лучше всего прячутся, поэтому наибольшие ошибки могли быть в подсчёте численности именно этой группы. Такие самцы, как правило, располагались у берега, у полосы прибоя, на глубине 0.8–1.2 м, в глубоких расщелинах между камнями (могли быть пропущены оператором). Среднеразмерные самцы были наиболее многочисленными и встречались в широком диапазоне условий (рис. 3). Крупных терпугов учитывали наиболее точно, так как они ведут себя очень активно и агрессивно демонстрируют своё присутствие даже самым большим объектам – крупным рыбам и водолазам. Они часто располагались на открытых участках и занимали наибольшее пространство.

Характеристики нерестовых участков. В преднерестовый период происходит активная борьба самцов за пространство, характеризующаяся высокими тратами энергии рыб и стрессом. Сложная, неоднородная среда естественным образом

ограничивает поле зрения рыбы и способствует снижению стресса, улучшению защиты и, как следствие, увеличивает репродуктивный успех нерестящихся рыб (Myhre et al., 2013; Zhang et al., 2021). В нашем исследовании обнаружено, что неоднородная среда обеспечивает широкий спектр условий для самцов различных размерных групп. Большое количество валунов небольшого размера (покрытых макрофитами и эпифитами) образует значительное количество нерестовых участков – ямок, углублений и так далее (рис. 1).

Размеры контролируемой самцом территории оказались достоверно связаны с размерами самих рыб (табл. 2, рис. 2а). У среднеразмерных и крупных самцов размер охраняемого и просматриваемого ими участка существенно больше (рис. 1). На участках с большими открытыми пространствами охраняющий самец и кладка наиболее заметны, что, по-видимому, снижает вероятность нахождения здесь менее агрессивных и более уязвимых малых самцов. Исследования в преднерестовый период, когда самцы терпуга ещё не вступают в напряженные конкурентные отношения, зафиксировали их начальную приуроченность к тем или иным условиям среды. Таким образом,

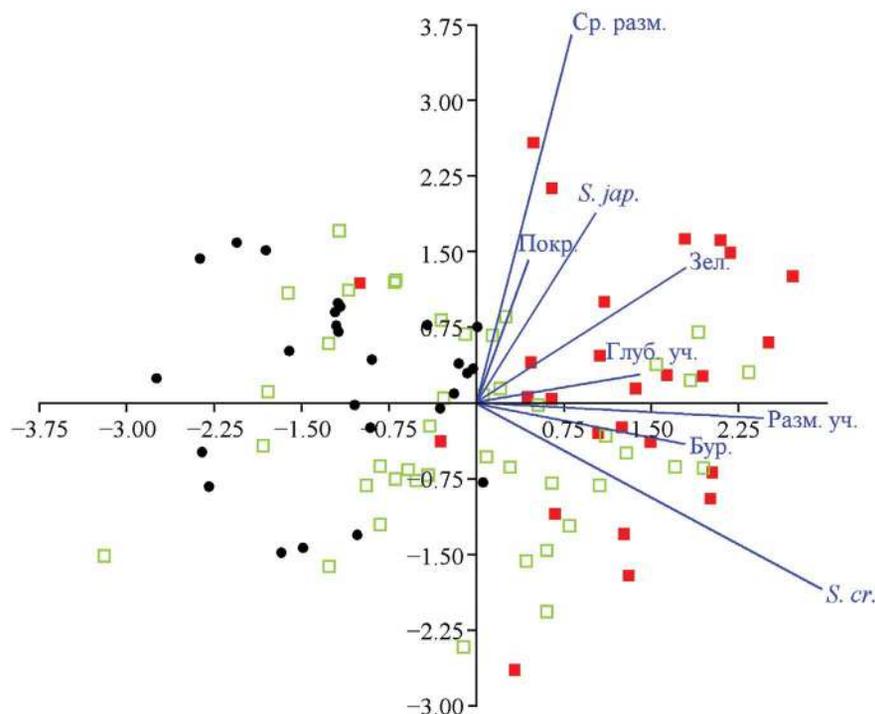


Рис. 3. Результат дискриминантного анализа всей матрицы некоррелируемых факторов: наличия на нерестовом участке бурых (Бур.) и зелёных (Зел.) водорослей, *Saccharina japonica* (*S. jap.*), *Stephanocystis crassipes* (*S. cr.*). Ср. разм. – средний размер валунов; Разм. уч., Глуб. уч. – размер нерестового участка и глубина его расположения, Покр. – проективное покрытие участка водорослями. Группы самцов: I (●), II (□), III (■) – соответственно малоразмерные (общая длина тела 11–15 см), среднеразмерные (16–19 см) и крупные (20–23 см).

исследование распределения разноразмерных рыб в преднерестовый период позволило изучить истинные предпочтения особей в условиях, когда ещё не обнаруживается сильный дефицит нерестового пространства.

Роль макрофитов в формировании нерестового участка терпуга (контролируемого самцом пространства) также велика. На глубине >1.7 м значительные площади дна покрыты плотными слоевищами *S. japonica*. Если на малых глубинах пространство для наблюдения самцов ограничивали валуны, то глубже 1.7 м такое визуальное разграничение среды создавали отдельные растения и заросли *S. crassipes* (рис. 1). Отсюда наличие *S. crassipes* на контролируемой территории было достоверно более значимо для крупных рыб (табл. 2).

Среди водорослей (зелёных, красных, бурых) только массовое наличие бурых показало их достоверное влияние на распределение, причём только крупных самцов. Вероятно, это связано с глубиной, так как покрытые слоевищами *S. japonica* с зарослями *S. crassipes* пространства распространены в нижней части пояса макрофитов, на большей глубине.

Распределение и поведение самцов разных размерных групп. Размер самцов по мере возрастания глубины достоверно увеличивается (табл. 2, рис. 2б). Самые мелкие самцы поселяются на периферийных участках нерестилища — на небольшой глубине у берега либо среди крупных валунов выше основного пояса макрофитов. Охраняемые ими кладки располагаются в пятнах или полосе макрофитов по периметру у основания камня, часто покрытого щётками мидий, иногда кладка размещается в щели под камнем. В этих условиях уязвимость кладки снижается за счёт естественной маскировки бурого терпуга среди красных водорослей в тёмных углублениях (Маркевич, 2004; Kimura, Munehara, 2011) и труднодоступности кладки в щелях. Тем самым для этой размерной группы до минимума сведена вероятность как внутривидовых конфликтов, так и атак крупных хищников. Напротив, крупных самцов достоверно больше на наибольшей глубине — на более открытом и ровном рельефе.

Для многих видов рыб (бычков семейства Gobiidae, трёхглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, терпугов рода *Hexagrammos*, окуней рода *Sebastes* и других) показано увеличение продолжительности выбора брачного партнёра и повышение агрессивности самцов на открытых пространствах (Hibler, Houde, 2006; Jordan, Brooks, 2012; Myhre et al., 2013). При этом в не-

однородной изменчивой среде агрессивность и стресс охраняющих потомство видов снижаются (Zhang et al., 2021; Зуев, Русяев, 2023; Lin et al., 2023). Поэтому сложный рельеф, создающий значительное количество потенциальных нерестовых участков, снижает уязвимость рыб, что хорошо согласуется с пространственным расположением рассмотренных в настоящей работе различных размерных групп терпуга (рис. 1).

Очевидно, неоднородность среды снижает стресс и агрессивность у защищающих территорию самцов многих видов рыб. Но также сложная среда вызывает затруднения в поиске самкой партнёра. Поэтому плотное локализованное поселение предоставляет некоторые преимущества для встречи самца и самки (Myhre et al., 2013; Zhang et al., 2021).

В нижней части пояса макрофитов, где проходит естественная граница нерестилищ, чаще встречаются хищники — дальневосточные зубатки и крупные керчаки-яоки. Для этих видов терпуги являются потенциальной добычей. Противостоять хищникам при защите кладки (случаи зафиксированы на видеозаписи) могут только самые крупные самцы.

Результаты нашего исследования у о-ва Недоразумения показали высокую избирательность бурого терпуга к нерестовым участкам. В северной части Японского моря нерестилища этого вида располагаются на песчаном субстрате с водорослями на глубинах 4–8 м (Munehara et al., 2000) либо в диапазоне от 1 до 6 м на скалах и искусственных субстратах на макрофитах, но не на валунах (Kimura, Munehara, 2009, 2011). Однако в Тауйской губе северной части Охотского моря отмеченные кладки и нерестовые участки самцов бурого терпуга располагались значительно мелководнее (1–3 м) — на пологих каменистых плато в пределах довольно узкого пояса макрофитов и в основном между валунами разного размера. Описание распределения по глубине самцов терпуга в указанных выше работах Кимуры и Монехары приведено с шагом 3 м. Наши исследования уточняют распределение рыб внутри этого диапазона глубин.

Высокая избирательность самцов бурого терпуга на исследованном нерестилище, по нашему мнению, обосновывается специфическими чертами подводного ландшафта северной части Охотского моря — расположением полосы макрофитов (естественного укрытия и субстрата для нереста), размером и формой каменисто-валунных участков верхней сублиторали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение нерестилищ бурого терпуга в различных районах Тауйской губы ограничивается поясом макрофитов в верхней (мелководной) части сублиторальной зоны. Детально исследованное нерестилище вида расположено на глубине 0.8–3.0 м при средней плотности кладок 0.17 шт/м².

Пространственная организация нерестилища бурого терпуга складывается из условий среды (рельеф, микрорельеф, наличие макрофитов) и свойств континуума самцов (определяющая плотность кладок численность рыб, их размерный состав). Неоднородность условий среды в полосе макрофитов обеспечивает самцов всех размерных групп выбором нерестовых участков. Важнейшим элементом пространственной организации нерестилища терпуга является территориальное поведение его самцов, которое в свою очередь обусловлено размерами особей не только во время нереста, но и в предшествующий ему период.

Полученная детальная характеристика пространственной организации нерестилища открывает перспективу изучения адаптивных форм поведения нерестящихся рыб, этологической организации их континуума и сообщества рыб данного участка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В. 1999. О размножении бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 25. № 2. С. 90–91.
- Бабанина Л.Д., Седлецкий И.В., Матвеевский О.В. 1990. Особенности ухода за икрой в естественных условиях у бурого терпуга в Дальневосточном морском заповеднике // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Заповедники СССР – их настоящее и будущее”. Ч. 3. Новгород: Изд-во НГПИ и др. С. 194–195.
- Гомелюк В.Е. 2000. Сравнительный анализ повседневного поведения и образа жизни трех видов терпугов рода *Hexagrammos* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 79–90.
- Дьяков Ю.П. 2009. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России: пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Золотов О.Г. 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 24. С. 30–67.
- Зув Ю.А., Русаев С.М. 2023. Вариативность родительского поведения пинагора *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae) в изменяющихся условиях среды // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 1. С. 74–80. <https://www.doi.org/10.31857/S0042875223010228>

Интересова Е.А. 2009. Пространственная организация нерестилищ карповых рыб (Cyprinidae) в условиях зарегулированного стока Верхней Оби // Там же. Т. 49. № 1. С. 78–84.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. 2009. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 218 с.

Маркевич А.И. 2004. Родительское поведение самцов японского *Hexagrammos otakii* и бурого *H. octogrammus* терпугов (Hexagrammidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 538–543.

Маркевич А.И. 2011. Использование территории “гнездового” участка и взаимоотношения конспецифичными особями в период заботы о потомстве у самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) // Там же. Т. 51. № 4. С. 543–550.

Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С. 2010. Неоднородности среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Там же. Т. 50. № 3. С. 378–387.

Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 269 с.

Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2021. Видовое разнообразие и доминирующие виды рыб литорали Тауйской губы Охотского моря // Амур зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 344–352.

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-3-344-352>

Шестаков А.В. 2019. Биология пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) Тауйской губы Охотского моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 53. С. 67–73. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.53.67-73>

Шестаков А.В., Грунин С.И. 2018. Биология бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* Pallas, 1810 Тауйской губы Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 101–106.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993. СПб.: Гидрометеоздат, 334 с.

Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. V. 18. № 1. P. 117–143.

<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. Article 4. 9 p.

Gross M.R., Sargent R.C. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes // Am. Zool. V. 25. № 3. P. 807–822.

<https://doi.org/10.1093/icb/25.3.807>

Haeghele C.W., Schweigert J.F. 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. № S1. P. S39–S55.

<https://doi.org/10.1139/f85-261>

Hibler T.L., Houde A.E. 2006. The effect of visual obstructions on the sexual behaviour of guppies: the importance

- of privacy // *Anim. Behav.* V. 72. № 4. P. 959–964.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.007>
- Jones G.P., Syms C. 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs // *Aust. J. Ecol.* V. 23. № 3. P. 287–297.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1998.tb00733.x>
- Jordan L.A., Brooks R.C. 2012. Recent social history alters male courtship preferences // *Evolution.* V. 66. № 1. P. 280–287.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01421.x>
- Kimura M.R., Munehara H. 2009. The disruption of habitat isolation among three *Hexagrammos* species by artificial habitat alterations that create mosaic-habitat // *Ecol. Res.* V. 25. № 1. P. 41–50.
<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0624-3>
- Kimura M.R., Munehara H. 2011. Spawning substrata are important for breeding habitat selection but do not determine premating reproductive isolation in three sympatric *Hexagrammos* species // *J. Fish Biol.* V. 78. № 1. P. 112–126.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02839.x>
- Lee Y.-D., Kim J.-S., Jung J.-H. et al. 2013. Direct observations of spawning characteristics on the hexagrammidae fishes in Korean coastal waters using SCUBA diving // *Sea J. Kor. Soc. Oceanogr.* V. 18. № 2. P. 104–109.
<https://doi.org/10.7850/JKSO.2013.18.2.104>
- Lee Y.-D., Lee S.-H., Gwak W.-S. 2015. Underwater observations of spawning of *Hexagrammos agrammus* off the Tongyeong coast, Korea // *Fish. Aquat. Sci.* V. 18. № 4. P. 395–399.
<https://doi.org/10.5657/FAS.2015.0395>
- Lin T., Liu X., Zhang D., Li S. 2023. Extensive parental care experience of male seahorses increases their future mating attractiveness // *Curr. Zool.* V. 69. № 1. P. 106–108.
<https://doi.org/10.1093/cz/zoac017>
- Mittelbach G.G., Ballew N.G., Kjelson M.K. 2014. Fish behavioral types and their ecological consequences // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 71. № 6. P. 927–944.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558>
- Munehara H., Kanamoto Z., Miura T. 2000. Spawning behavior and interspecific breeding in three Japanese greenlings (*Hexagrammidae*) // *Ichthyol. Res.* V. 47. № 3. P. 287–292.
<https://doi.org/10.1007/BF02674252>
- Myhre L.C., Forsgren E., Amundsen T. 2013. Effects of habitat complexity on mating behavior and mating success in a marine fish // *Behav. Ecol.* V. 24. № 2. P. 553–563.
<https://doi.org/10.1093/beheco/ars197>
- Wickham H. 2009. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. N.Y.: Springer, 216 p.
<https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>
- Zhang Z., Fu Y., Zhang Z. et al. 2021. Comparative study on two territorial fishes: the influence of physical enrichment on aggressive behavior // *Animals.* V. 11. № 7. Article 1868.
<https://doi.org/10.3390/ani11071868>

SPATIAL ORGANIZATION OF THE SPAWNING AREA OF THE MASKED GREENLING *HEXAGRAMMOS OCTOGRAMMUS* (HEXAGRAMMIDAE) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

Yu. A. Zuyev^{1, *}, S. M. Rusyaev², and D. V. Gusev³

¹St. Petersburg Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, St. Petersburg, Russia

²Magadan Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Magadan, Russia

³Russian State Hydrometeorological University, St. Petersburg, Russia

*E-mail: yzuyev@ya.ru

The underwater studies of the typical spawning ground of the masked greenling *Hexagrammos octogrammus* conducted in the northern part of the Sea of Okhotsk at a depth of 0.8–3.0 m revealed the confinement of the species to the biotopes of rocky underwater plateaus in the macrophyte belt during the spawning season. The average density of males was 0.17 ind./m². The sites with the optimal conditions for spawning of greenlings are located in the central part of the macrophyte belt (1.5–1.7 m) on medium-sized boulders. Of the three size groups of males, significant differences in the conditions were noted only between large and small ones. Small males were located at shallower depths and closer to the shore line. Large males were located on the horizon with the dominance of brown algae at the lower boundary of macrophytes. The medium-sized greenlings (16–19 cm) showed preferences which were characteristic of both small and large individuals. An assessment of the abundance and distribution of males of masked greenling and a description of the environmental conditions at the spawning grounds (data on relief, sediments and macrophytes) made it possible to characterize the spatial organization of the spawning grounds of this species.

Keywords: masked greenling, macrophytes, relief, ground, spawning, reproduction, Taiu Bay.

УДК 597.552.51.591.46

СОСТОЯНИЕ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЁЗ СЕГОЛЕТОК КУМЖИ *SALMO TRUTTA* (SALMONIDAE) РЕКИ АЛАТСОЯ (КАРЕЛИЯ)

© 2024 г. А. Г. Буш^{1, *}, В. В. Костин¹, М. А. Ручьёв², Д. С. Павлов¹

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

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

*E-mail: endryus@inbox.ru

Поступила в редакцию 20.05.2024 г.

После доработки 03.06.2024 г.

Принята к публикации 03.06.2024 г.

У 50% самцов кумжи *Salmo trutta* из р. Алатсоя (Карелия) в первое лето их жизни (август) выявлены признаки раннего полового созревания: в семенниках формируются сперматоциты первого и второго порядков и сперматиды. У самок в возрасте 0+ в этот же период признаков раннего созревания не отмечено. В гонадах единичных особей обнаружены половые клетки противоположных полов.

Ключевые слова: кумжа *Salmo trutta*, ручьевая форель, половое созревание, раносозревающие особи, жизненные стратегии.

DOI: 10.31857/S0042875224060083 EDN: QRXNBQ

Выявление закономерностей и механизмов формирования различных жизненных стратегий, в том числе и стратегии раннего созревания, является одной из задач изучения миграционного полиморфизма рыб. В популяциях многих лососёвых (Salmonidae) раносозревающие самцы весьма распространены. Раносозревающая кумжа *Salmo trutta* (обычно это самцы) встречается во многих реках (Jonsson, 1985; Klemetsen et al., 2003; Dziejulska, Domagała, 2005, 2006; Cucherousset et al., 2005; Mangel, Satterthwaite, 2008), в том числе и в Карелии (Мурза, Христофоров, 1984; Кузишин, 1997). Популяция кумжи р. Алатсоя интересна высокой долей половозрелых самцов в возрасте 1+. В 2015 г. она достигала 38% всех пойманных самцов (Павлов Д. и др., 2019; Павлов Е. и др., 2020). Помимо раносозревающих самцов в этом же году в р. Алатсоя были отловлены и две раносозревающие самки в возрасте 2+. Значительное количество раносозревающих самок отмечали у черноморского подвида кумжи (*S. trutta labrax*): в возрасте 1+ их было 32%, а в возрасте 2+ – 50%. (Pavlov et al., 2010).

Ранее мы показали (Павлов и др., 2020), что в р. Алатсоя раносозревающие самцы кумжи в возрасте 1+ были достоверно крупнее пестря-

ток¹ (как самцов, так и самок) того же возраста. По анализу склеритов чешуи двухлеток рассчитали рост рыб в первый год жизни. Результаты косвенно указывают на то, что различия в темпах роста пестряток и раносозревающих самцов проявляются именно в первое лето жизни. Известно, что темпы роста не всегда различаются у пестряток и раносозревающих самцов (Dziejulska, Domagała, 2005). Прямым доказательством начала созревания являются изменения половых клеток, выявляемые гистологическими методами. Такие исследования были проведены на сеголетках кумжи заводского происхождения, выпущенных в реки Польши (Dziejulska, Domagała, 2006). Однако состояние половых желёз сеголеток кумжи в диких популяциях рек с более холодным климатом (Карелия) и, в частности, р. Алатсоя не изучали. В то же время эти данные необходимы для уточнения сроков и закономерностей формирования стратегии раннего созревания у кумжи. Цель нашей работы – изучить состояние гонад и выявить гистологические признаки раннего полового созревания кумжи р. Алатсоя в первый год жизни.

¹ Пестрятки – ювенильные особи, ещё не выбравшие жизненную стратегию: анадромную, жилую или раннего созревания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Алатсоя протяжённостью 14 км берёт начало в небольшом оз. Алатунлампи (также встречается название Алалампи) и является притоком р. Янисйоки (бассейн Ладожского озера). Река Янисйоки выше и ниже по течению от места впадения р. Алатсоя перекрыта плотинами ГЭС (рис. 1). Нижняя плотина не даёт возможности половозрелой кумжи зайти из Ладожского озера на нерест в р. Алатсоя, а верхняя плотина препятствует контранатантной миграции кумжи на нагул в оз. Янисъярви (Павлов и др., 2020). Денатантную миграцию рыб из оз. Янисъярви через ГЭС не изучали и исключать её нельзя. Подходящие для нереста кумжи участки распределены по всему руслу р. Алатсоя. Кроме этой реки кумжа может нагуливаться в изолированном плотинами участке р. Янисйоки протяжённостью 10,6 км.

Сеголетки кумжи (48 экз.) в соответствии с разрешением Федеральной службы по надзору в сфере природопользования № 118 от 16.07.21 г. были отловлены 25 и 26 августа 2021 г. в р. Алатсоя по стандартной методике (Павлов и др.,



Рис. 1. Карта-схема расположения р. Алатсоя в бассейне Ладожского озера: (•) – район работ, (◆) – плотины (по: Павлов и др., 2020).

2020) с применением электролова Fa-2 (“Terik Technology AS”, Норвегия) в щадящем режиме. У пойманных рыб после эвтаназии гвоздичным маслом измеряли длину тела по Смитту и определяли массу тела. При вскрытии рыб определяли стадию зрелости гонад. Для цитологического исследования фрагменты гонад фиксировали в жидкости Буэна.

Возраст кумжи определяли по числу годовых колец на чешуе. Сеголеток от двухлеток отличали по наличию на чешуе склеритов только первого лета жизни, без зимнего прироста, – так называемой зоны сближенных склеритов (годового кольца). Посматривали по 10 чешуй каждой особи, отобранных у всех рыб по единой схеме (Мартынов, 1987), – выше боковой линии между задним краем спинного плавника и началом анального.

Гистологические препараты гонад сеголеток изготавливали по стандартной методике с использованием полуавтоматического гистопроцессора ТРС-15, заливочной станции ТЕС-99, микротомы Meditome M530 (“Meditate”, ФРГ). Срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Микрофотографии половых желёз получали с использованием моторизованного микроскопа Keyence Bioevo VZ-9000 (“Keyence”, Япония). Ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО – отношение площади ядра к площади цитоплазмы ооцита) определяли по микрофотографиям гистологических препаратов с применением программного обеспечения Image J. Ver.1.8.0. Всего измерено 689 ооцитов у всех 22 самок и 38 ооцитов у двух особей с обоими типами половых клеток в гонадах.

Началом созревания самцов мы считали переход сперматогониев в профазу мейоза с образованием сперматоцитов 1-го порядка. Тогда как, по мнению Дзиевильской и Домагалы (Dziewulska, Domagała, 2006), созревание начинается раньше – с появлением сперматогониев типа Б. Начало созревания самок, по данным Макеевой (1992), совпадает с началом периода вителлогенеза, то есть с переходом гонад в III стадию зрелости.

Статистическую обработку материала выполняли с использованием *t*-критерия Стьюдента и критерия Стьюдента для долей (Лакин, 1973). Для проверки различий в скорости созревания самок рассчитывали теоретическое бимодальное распределение ЯЦО по опубликованной ранее методике (Павлов и др., 2023). Нормальность и бимодальность распределения значений ЯЦО проверяли с использованием теста Колмогорова–Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели сеголеток кумжи представлены в таблице. По длине и массе тела самцы и самки не различались ($p > 0.05$, t -критерий Стьюдента). Также по этим параметрам самцы с признаками раннего созревания не отличались от самцов без таких признаков. В гонадах двух особей (4%) были обнаружены как ооциты, так и сперматоциты. Длина тела этих сеголеток была ниже средних значений длины остальных исследованных особей.

Состояние половых желёз самцов. У 21 экз. (87.5% особей) гонады были II стадии зрелости. Из них у 12 экз. половые клетки были представлены сперматогониями в состоянии митотических делений, а у 9 экз. ещё и сперматоцитами 1-го порядка, вступавшими в профазу 1 деления мейоза (рис. 2а). У трёх самцов гонады были III стадии зрелости; из них у 2 экз. значительная часть половых клеток была представлена сперматоцитами 2-го порядка (рис. 2б). У 1 экз. в семенниках уже присутствовали сперматиды (рис. 2в).

Таким образом, 50% (12 экз.) самцов-сеголеток кумжи из р. Алатсоя были с признаками начавшегося полового созревания.

Состояние половых желёз самок. Гонады всех самок-сеголеток были II стадии зрелости и представлены едва заметными светлыми тяжами. Половые клетки – оогонии и ооциты периода превителлогенеза (рис. 3). Иногда в цитоплазме были видны тёмноокрашенные образования – так называемые зоны РНК. В ядерном материале клеток были локализованы ядрышки.

ЯЦО в ооцитах в среднем составляло 0.50 ± 0.01 . Частотное распределение значений ЯЦО являлось унимодальным (рис. 4). Оно достоверно ($p < 0.01$) отличалось как от нормального, так

и от бимодального, следовательно, по степени созревания ооцитов деления самок на две группы не выявлено.

Состояние половых желёз особей с половыми клетками противоположных полов. Половые клетки женского ряда были представлены разноразмерными ооцитами периода превителлогенеза. Ооциты занимают от 21 до 31% площади среза. До 50% ооцитов находилось в состоянии деструкции. В таких клетках обычно невозможно различить ядро и цитоплазму, они темнее и, как правило, меньше ооцитов в нормальном состоянии. На месте уже разрушившихся ооцитов в строме гонады остаются полости. В ооцитах без видимых признаков деструкции ЯЦО варьировало от 0.22 до 0.98, средние значения составили 0.44 ± 0.03 для одной особи и 0.60 ± 0.10 для другой и не отличались от таковых у самок. Диаметр ооцитов варьировал от 25.3 до 105.7 (в среднем 72.1 ± 3.05 и 75.4 ± 10.77) мкм. Значительная часть мужских половых клеток была представлена сперматоцитами 2-го порядка (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что самцы кумжи реализуют три репродуктивные стратегии: 1) созревание в морской воде через один год или несколько лет нагула в море (Jonsson, 1989); 2) созревание в пресной воде в возрасте 2+, 3+ (Baglinière et al., 2001); 3) раннее созревание в пресной воде в возрасте 0+ и 1+ (Bohlin et al., 1986, 1990, 2001; Мурза, Христофоров, 1988; Dellefors, Faremo, 1988; Cucherousset et al., 2005; Dziewulska, Domagała, 2005).

Доля раносозревающих самцов у лососёвых может варьировать в широких пределах. У кумжи из двух небольших рек на юго-западе Швеции она составляла 17.9–57.0% (Bohlin et al.,

Биологическая характеристика сеголеток кумжи *Salmo trutta* р. Алатсоя

Пол и другие особенности	Число рыб, экз.	FL	Масса, г
Самцы:			
– без признаков раннего созревания	12	59.8 ± 2.40 46–73	2.3 ± 0.30 0.9–4.2
– с признаками раннего созревания	12	61.7 ± 1.19 53–72	2.4 ± 0.20 1.7–3.6
Самки	22	61.6 ± 1.19 51–74	2.4 ± 0.14 1.3–4.1
Особь с половыми клетками обоих полов	2	51 ± 2.00 49, 53	1.4 ± 0.25 1.2, 1.7

Примечание. FL – длина тела по Смитту, мм. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

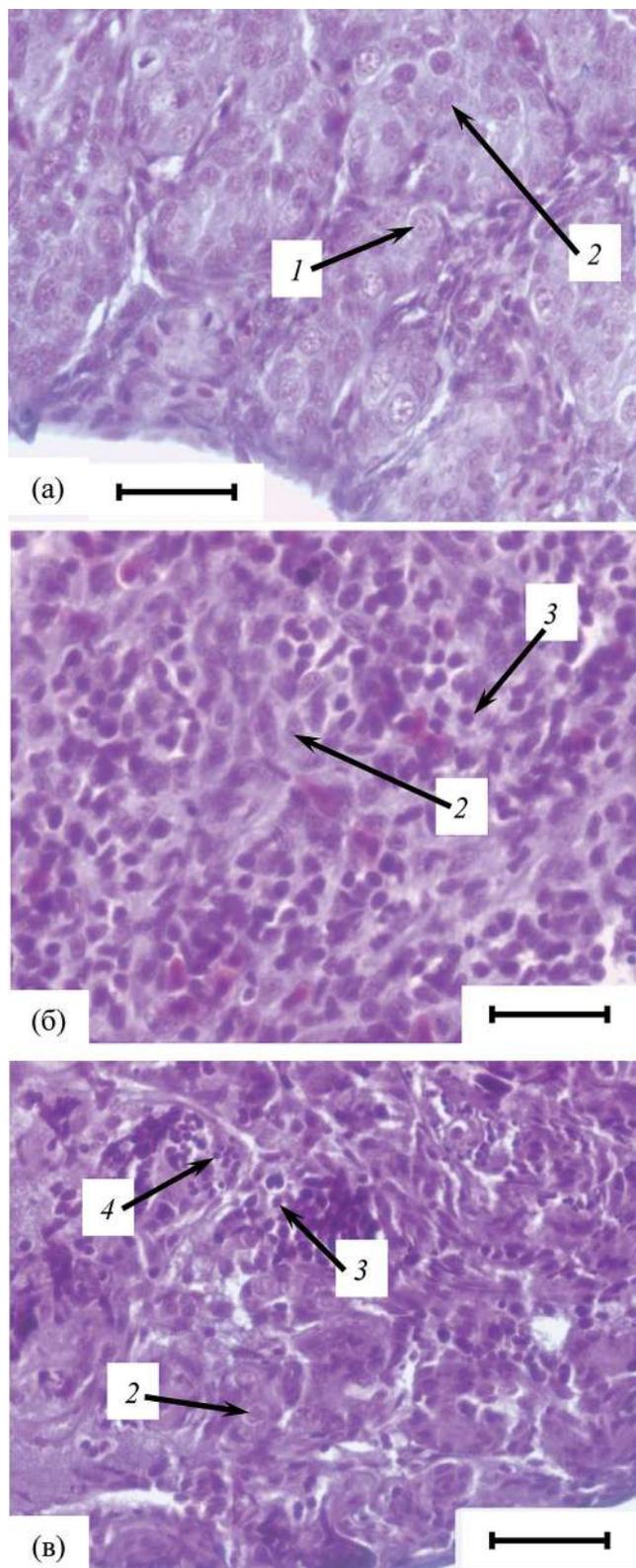


Рис. 2. Фрагменты семенников кумжи *Salmo trutta* в возрасте 0+ длиной по Смитту (FL) и массой: а – 60 мм, 2,4 г; б – 64 мм, 2,6 г; в – 72 мм, 3,6 г. 1 – сперматогонии; 2, 3 – сперматоциты соответственно 1-го и 2-го порядков; 4 – сперматиды. Масштаб здесь и на рис. 3, 5: 40 мкм.

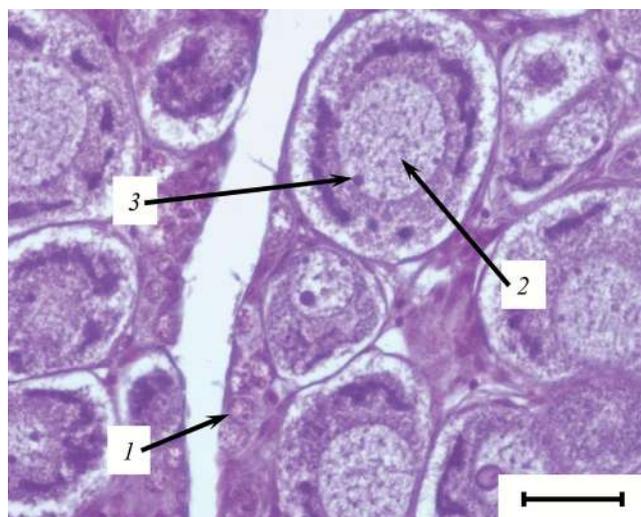


Рис. 3. Фрагмент яичника кумжи *Salmo trutta* FL 64 мм массой 2,8 г в возрасте 0+: 1 – оогонии, 2 – ооциты периода превителлогенеза, 3 – ядрышки.

1986; Dellefors, Faremo, 1988), а в популяции анадромной кумжи из ручья в Западной Померании (Польша) доходила до 32% (Dziewulska, Domagała, 2005). В ручьях карельского берега Белого моря жилые самцы кумжи достигают половой зрелости в возрасте 2+ и очень редко в возрасте 1+ (Мурза, Христофоров, 1984; Пономарева и др., 2006; Махров, 2013). В бассейнах Онежского и Ладожского озёр ручьевая форма вида, представленная только самцами, созревает в 2–4 года (Корнилова, 1949; Махров и др., 1992). Как было показано в наших предыдущих исследованиях кумжи в р. Алатоя, значительное (до 38%) число самцов способно к нересту уже на второе лето жизни в возрасте 1+ (Павлов и др., 2020). Это не выходит за известные из литературы пределы для других рек.

Различия в темпах роста ранозревающих самцов и пестряток наблюдаются уже в первое лето их жизни (Павлов и др., 2020). Аналогичные сведения приводятся в литературе и для других рек. Показано, что у ювенильных рыб скорость созревания положительно коррелировала с ростом в первый год жизни – ранозревающие самцы росли быстрее пестряток (Baglinière, Maise, 2002), а особи с самым высоким темпом роста в течение их первого года жизни характеризуются ранним половым созреванием (Dellefors, Faremo, 1988). Однако это прослеживается не во всех случаях, в некоторых популяциях кумжи связь между скоростью роста и половым созреванием не выявлена. Показано, что в обитающих в трёх реках на северо-западе Польши по-

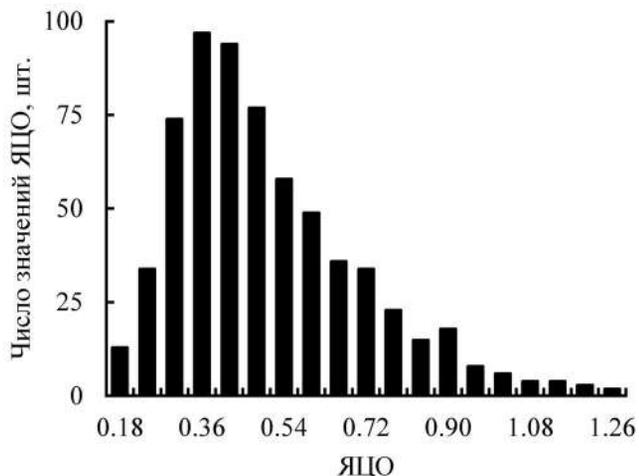


Рис. 4. Частотное распределение значений (середины классов) ядерно-цитоплазматического отношения (ЯЦО) у 22 самок в возрасте 0+.

пуляциях преимущественно анадромной кумжи даже самые мелкие самцы в возрасте 0+ относились к раносозревающим особям (Dziewulska, Domagała, 2005). Авторам не удалось установить критическую длину тела, при которой происходит раннее половое созревание самцов в этих популяциях кумжи.

В нашем исследовании выявлено начало полового созревания у 50% сеголеток в 2021 г. Это доказывает, что формирование группировки раносозревающих самцов в р. Алатоя начинается уже в первое лето жизни особей, а заканчивается в возрасте 1+ (Павлов и др., 2020). То есть у сеголеток половое созревание ещё неполное – нереститься они не могут. Это соответствует и литературным данным. У части раносозревающих самцов кумжи в возрасте 7 мес., отловленных в октябре–начале ноября, были обнаружены признаки неполного созревания гонад (Dziewulska, Domagała, 2006). Также неполное созревание кумжи в возрасте 0+ отмечено ранее в реках бассейнов Белого (Россия) и Балтийского (Польша) морей (Мурза, Христофоров, 1984; Dziewulska, Domagała, 2005).

Доля сеголеток с признаками начала полового созревания – 50% (12 экз.) – в августе 2021 г. была несколько больше, чем доля пойманных в 2015 г. созревших самцов в возрасте 1+, – 38% (13 экз.) (различия недостоверны: $p = 0.36$, критерий Стьюдента для долей). Вероятно, относительная численность таких самцов может различаться в разные годы.

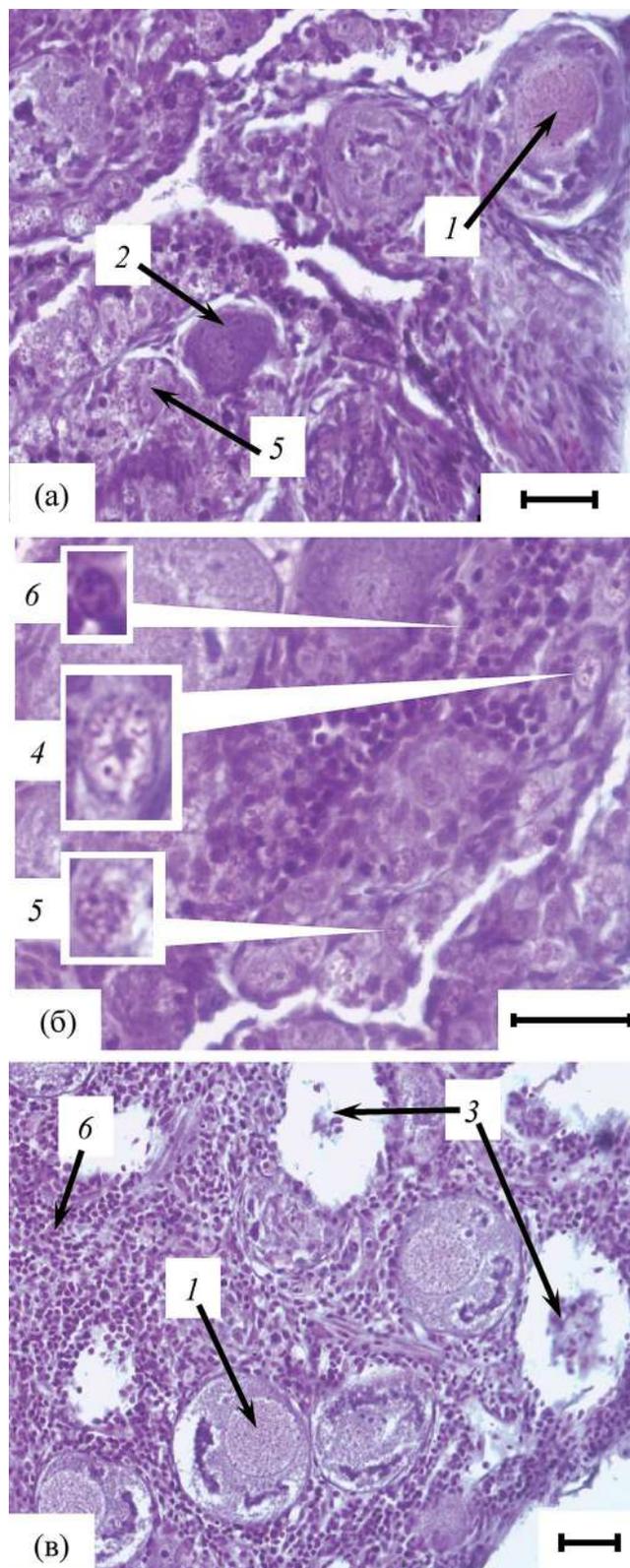


Рис. 5. Фрагменты гонад кумжи *Salmo trutta* в возрасте 0+ с мужскими и женскими половыми клетками: а, б – FL 49 мм, масса 1.2 г; в – 53 мм, 1.7 г. 1 – ооциты, 2 – ооцит в состоянии деструкции, 3 – фрагменты разрушившихся ооцитов, 4 – сперматогонии; 5, 6 – сперматозоиты соответственно 1-го и 2-го порядков.

У самок кумжи в возрасте 0+ из р. Алатся мы не обнаружили признаков раннего полового созревания. Унимодальность частотного распределения значений ЯЦО свидетельствует об отсутствии среди самок двух групп с разной скоростью созревания ооцитов. Ранее у самок в возрасте 1+ (31 экз.) из этой реки признаков начала полового созревания не обнаружено (Павлов и др., 2020).

Таким образом, полученные гистологические данные доказывают, что формирование группировки раносозревающих самцов в р. Алатся начинается в первое лето их жизни и продолжается в возрасте 1+. У исследованных сеголеток-самок признаков раннего полового созревания не обнаружено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Е.Д. Павлова (ИПЭЭ РАН) за участие в сборе материала и помощь в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда: сбор годнад – проект № 19-14-00015; обработка проб и написание статьи – проект № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корнилова В.П. 1949. Ручьевая форель северного Приладожья и ее хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Карело-Фин. гос. ун-т, 12 с.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутрипопуляционной разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 17 с.
- Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР, 36 с.
- Махров А.А. 2013. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. Т. 2. № 1 (5). С. 5–20.
- Махров А.А., Зелинский Ю.П., Маслов С.Е. 1992. О некоторых структурно-популяционных особенностях форели (*Salmo trutta* L.) Онежского озера // Экологическая физиология водных организмов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 58–65.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1984. Динамика полового созревания и некоторые закономерности формирования сложной структуры популяции кумжи

Salmo trutta L. из водоемов побережья Кандалакшского залива Белого моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 220. С. 41–86.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1988. Некоторые проблемы воспроизводства черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. реки Мзымты и закономерности её созревания // Там же. Вып. 276. С. 147–159.

Павлов Д.С., Ганжа Е.В., Немова Н.Н. и др. 2019. Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у кумжи *Salmo trutta* L. в реках Карелии // Биология внутр. вод. № 2. Вып. 1. С. 87–92. <https://doi.org/10.1134/S0320965219020116>

Павлов Д.С., Костин В.В., Ручьев М.А. 2023. Биохимическая дифференциация у эмбрионов и личинок атлантического лосося *Salmo salar* (Salmonidae) и её возможная связь с миграционным полиморфизмом // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 5. С. 602–607. <https://doi.org/10.31857/S0042875223050089>

Павлов Е.Д., Буш А.Г., Костин В.В., Павлов Д.С. 2020. Рост и раннее половое созревание кумжи *Salmo trutta* L. реки Алатся (Республика Карелия) // Биология внутр. вод. № 6. С. 584–591. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060145>

Пономарева М.В., Пономарева Е.В., Кузищин К.В. 2006. Экологические особенности полового созревания кумжи (*Salmo trutta* L.) // Матер. III Междунар. конф. “Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий”. Оренбург: Принт-Сервис. С. 255–257.

Baglinière J.L., Maisse G. 2002. La biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la rivière Scorff, Bretagne: une synthèse des études de 1972 à 1997 // INRAE Prod. Anim. V. 15. № 5. P. 319–331. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2002.15.5.3711>

Baglinière J.L., Guyomard R., Héland M. et al. 2001. Écologie des populations de poissons des cours d'eau à Salmonidés // L'eau dans l'espace rural. Vie et milieux aquatiques. Paris: INRA Edit. P. 31–49.

Bohlin T., Dellefors C., Faremo U. 1986. Early sexual maturation of male sea trout and salmon – an evolutionary model and some practical implications // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. № 63. P. 17–25.

Bohlin T., Dellefors C., Faremo U. 1990. Large or small at maturity: theories on the choice of alternative male strategies in anadromous salmonids // Ann. Zool. Fennici. V. 27. № 2. P. 139–147.

Bohlin T., Pettersson J., Degerman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost // J. Anim. Ecol. V. 70. № 1. P. 112–121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00466.x>

Cucherousset J., Ombredane D., Charles K. et al. 2005. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. № 7. P. 1600–1610. <https://doi.org/10.1139/f05-057>

- Dellefors C., Faremo U. 1988. Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification // J. Fish Biol. V. 33. № 5. P. 741–749.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05519.x>
- Dziewulska K., Domagała J. 2005. Differentiation of gonad maturation in sibling precocious males of the sea trout (*Salmo trutta* m. *trutta* L.) in their first year of life // Aquaculture. V. 250. № 3–4. P. 713–725.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.05.001>
- Dziewulska K., Domagała J. 2006. Body size versus gonad maturation form in under-yearling precocious males of the sea trout (*Salmo trutta* m. *trutta* L.) // Reprod. Nutr. Dev. V. 46. № 6. P. 689–698.
<https://doi.org/10.1051/rnd:2006042>
- Jonsson B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway // Trans. Am. Fish. Soc. V. 114. № 2. P. 182–194.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1985\)114<182:LHPOFR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)114<182:LHPOFR>2.0.CO;2)
- Jonsson B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*) // Freshw. Biol. V. 21. № 1. P. 71–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1989.tb01349.x>
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshw. Fish. V. 12. № 1. P. 1–59.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>
- Mangel M., Satterthwaite W.H. 2008. Combining proximate and ultimate approaches to understand life history variation in salmonids with application to fisheries, conservation, and aquaculture // Bull. Mar. Sci. V. 83. № 1. P. 107–130.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al. 2010. Hormonal status in different phenotypic forms of Black Sea trout *Salmo trutta labrax* // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 985–996.
<https://doi.org/10.1134/S0032945210110032>

STATE OF GONADS OF UNDERYEARLINGS OF BROWN TROUT *SALMO TRUTTA* (SALMONIDAE) FROM THE ALATSOYA RIVER (KARELIA)

A. G. Bush^{1, *}, V. V. Kostin¹, M. A. Ruchev², and D. S. Pavlov¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*E-mail: endryus@inbox.ru

Signs of early maturation have been revealed in 50% of underyearling males of brown trout from the Alatsoya River in Karelia: spermatocytes of the first- and second-orders and spermatids were observed in their testes. Precociously mature males began to be formed as early as the first summer of their life. Signs of early maturation have not been observed in females at age 0+. Gonads contained germ cells of opposite sexes in a very small number of individuals.

Keywords: brown trout *Salmo trutta*, brook trout, sexual maturation, precociously maturing individuals, life strategies.

УДК 597.5.591.3.577.212

РАННЕЕ РАЗВИТИЕ ИДЕНТИФИЦИРОВАННОГО С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДА ДНК-БАРКОДИНГА *MONODACTYLUS ARGENTEUS* (MONODACTYLIDAE) ИЗ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА

© 2024 г. А. М. Шадрин^{1, *}, А. В. Семенова^{1, 2}, Нгуен Тхи Хай Тхань³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

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

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

Поступила в редакцию 13.11.2023 г.

После доработки 15.01.2024 г.

Принята к публикации 19.01.2024 г.

Представлены хронология развития и детальное описание морфологии яиц, эмбрионов, предличинок и ранних личинок *Monodactylus argenteus*. Икринки были получены из ихтиопланктонных сборов в прибрежных водах Центрального Вьетнама и инкубированы в лабораторных условиях до стадии перехода молоди на экзогенное питание при температуре около 24°C. Таксономическую идентификацию провели с применением молекулярно-генетического метода ДНК-баркодинга на основании анализа нуклеотидной последовательности первой субъединицы гена цитохромоксидазы (COI) митохондриальной ДНК.

Ключевые слова: *Monodactylus argenteus*, яйцо, личинка, ихтиопланктон, цитохромоксидаза, таксономическая идентификация.

DOI: 10.31857/S0042875224060092 EDN: QRXDSQ

Monodactylus argenteus (Linnaeus 1758) распространён в водах Индийского океана и Западной Пацифики: в Красном море и Восточной Африке, включая Персидский залив до Самоа, на север до островов Яэяма, на юг до Новой Каледонии и Австралии (Froese, Pauly, 2023). Встречается при полной морской солёности, в опреснённых участках моря и в пресной воде, в заливах, мангровых зарослях, приливных зонах и нижнем течении рек и ручьёв (Fricke et al., 2023; Froese, Pauly, 2023).

В семейство Monodactylidae входит один род *Monodactylus* с четырьмя видами (Smith et al., 2022; Fricke et al., 2023). *M. kottelati* распространён в Индийском океане (Шри-Ланка), *M. falciformis* – в его западной части, *M. sebae* – в Восточной Атлантике. Таким образом, *M. argenteus* является единственным представителем семейства, распространённым в западной части Тихого океана (Randall, Lim, 2000; Froese, Pauly, 2023).

Данные о морфологии эмбриональных и ранних личиночных стадий *M. argenteus*, представленные в литературе (Thomas et al., 2020), имеют крайне ограниченный характер. Для одного из представителей рода – *M. sebae* – выполнено довольно подробное и хорошо иллюстрированное описание раннего развития (Akatsu et al., 1977).

Способность молоди и взрослых представителей вида легко адаптироваться к разной солёности, вплоть до пресной воды, и привлекательный вид являются причинами широкого использования их в качестве объектов аквариумистики.

Цель работы – описать морфологию *M. argenteus* (видовая принадлежность определена методом ДНК-баркодинга) на стадиях раннего развития и представить характеристики, которые могут быть использованы при таксономической идентификации вида по морфологическим признакам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы результаты исследований, проведённых в 1995–2023 гг. на базе Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. В 1995 г. работы проводили в августе–октябре; в 1996–2015, 2017, 2019, 2020 и 2023 гг. – в зимне-весенний период (февраль–май); кроме того в 2004–2012, 2017 и 2023 гг. – в сезон дождей (октябрь–декабрь). В 2016, 2021 и 2022 гг. исследования не проводили. Источником материала служили ихтиопланктонные сборы, выполненные в пределах акватории зал. Нячанг. В процессе каждого выхода в море собирали по три пробы на расстоянии от 500 до 1000 м друг от друга. Основные районы проведения ловов обозначены на карте залива (рис. 1).

Ловы проводили утром (с 05:00 до 08:00) в слое воды 0–5 м над глубинами 10–40 м стандартной планктонной сетью Джели с диаметром входного отверстия 36 см и процеживающим конусом из мельничного сита № 23 (сторона ячейки 0.333 мм) посредством 30-минутной циркуляции. Примерный объём прошедшей через сеть воды составлял ~ 142 м³. Продолжительность сезона работ составляла 1.5–2.0 мес. В течение этого времени исследовали материалы, собранные за 15–20 выходов в море. Рыб в термостатируемых ёмкостях доставляли в лабораторию, где из них извлекали живую икру для последующей инкубации. Икру и личинок содержали в пластиковых

стаканах (диаметр дна ~ 6 см, высота столба воды ~ 7 см) в объёме воды ~ 170 мл. Воду в используемых ёмкостях полностью заменяли два–три раза в сутки; температура воды в среднем составляла 24 (23.0–25.5)°, солёность – 32–34‰.

Измерения и морфологические описания выполняли на живом материале. Эмбриональное и личиночное развитие изучено до возраста 1.5–2.0 сут на основе наблюдений за 19 экз. В 2020 г. исследовали также 12 экз. до перехода на внешнее питание, четыре из них – до перехода к донному образу жизни. Представленные в публикации фото выполнены в 2017–2020 гг. Молекулярно-генетический анализ проведён на одной особи из зафиксированных в этот же период.

Измерения яиц и абсолютной длины (*TL*) предличинок сразу после вылупления выполнены в разные сезоны всего периода проведения работ, их результаты представлены как выборочное среднее со стандартной ошибкой. Результаты измерений *TL* более старших предличинок и личинок (по 2–5 экз. соответствующей стадии) представлены в виде диапазона значений.

Методика определения частичной последовательности митохондриального гена *COI* описана ранее (Шадрин и др., 2022). Для определения видовой принадлежности исследуемого объекта в Международных базах данных GenBank (алгоритм BLAST) (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и BOLD (<https://www.boldsystems.org>) был выполнен поиск нуклеотидных последовательностей, гомологичных полученной нами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая идентификация объекта исследования

Частичную последовательность гена *COI* митохондриальной ДНК длиной 624 пар нуклеотидов, полученную в исследовании, депонировали в GenBank (№ OR717601). Сравнение с гомологичными последовательностями из базы GenBank показало сходство 99.8–100% с экземплярами *M. argenteus* из вод Вьетнама (№ MK777502, KY315354, FJ237813, FJ237819, FJ237822, FJ237823, FJ237825, FJ237826). При сравнительном анализе с данными, приведёнными на сайте BOLD, было обнаружено 14 нуклеотидных последовательностей *M. argenteus*, сходных с нашим образцом более чем на 99.8%.



Рис. 1. Карта залива Нячанг. Районы сбора проб: 1 – 12°16'42" с.ш., 109°15'04" в.д.; 2 – 12°14'44" с.ш., 109°15'36" в.д.; 3 – 12°11'39" с.ш., 109°15'04" в.д.; 4 – 12°09'52" с.ш., 109°15'22" в.д.

Встречаемость в пробах

В течение многолетних наблюдений икра *M. argenteus* была обнаружена в пробах, собранных почти во все периоды регулярного проведения работ (в пробах, собранных в сентябре–октябре 1995 г. *M. argenteus* не были обнаружены) – с конца октября по начало мая за исключением января, когда пробы не собирали. Икринки исследованного вида присутствовали в пробах относительно редко и в подавляющем большинстве случаев в небольшом количестве – 1–5 шт. на три пробы. За весь период работ было выбрано, идентифицировано и учтено ~ 250 икринок *M. argenteus*. Обычно максимальное число пойманных икринок исследуемого вида за весь зимне-весенний сезон составляло не более 13 шт., за осенний – 10 шт. Для сравнения: общее число выловленных за сезон проведения работ яиц рыб составляло ~ 5–10 тыс. осенью и 15–45 тыс. в зимне-весенний период. Однако 20.04.2017 г. в проливе между о-вами Там, Мьеу и Че (район 3) (рис. 1), было поймано >50 икринок *M. argenteus*, а в ноябре и декабре 2023 г. в пробах, собранных юго-восточнее о-ва Там (район 4), примерно такое же количество яиц *M. argenteus* встречалось неоднократно.

Морфологическое описание стадий раннего развития *M. argenteus*

Возраст ~ 6–7 ч до вылупления (д. в.) (рис. 2а). Это самая ранняя стадия развития *M. argenteus* из всех икринок, полученных из ихтиопланктонных сборов за весь период исследований. Яйца сферической формы диаметром 0.802 ± 0.005 (0.76–0.84) мм ($n = 22$). Оболочка прозрачная, с гладкой, без выраженной структурированности внешней поверхностью. Желток прозрачный, бесцветный, частично сегментированный на крупные неравномерные гранулы, содержит одну бесцветную, иногда с едва заметным желтоватым оттенком, жировую каплю. Жировая капля диаметром 0.226 ± 0.002 (0.21–0.25) мм ($n = 22$) расположена почти в центре вентральной части желтка, но с небольшим смещением в каудальном направлении. Ткани зародышей прозрачны и бесцветны. Перивителлиновое пространство очень узкое.

На этой стадии развития эмбриона для икры *M. argenteus* характерна слабая, но хорошо выраженная положительная плавучесть. При солёности воды 32–34‰ яйцо с живым эмбрионом медленно всплывает и при отсутствии постоянного воздействия остаётся под поверхностью

воды. Жировая капля определяет положение яйца, неизменно оставаясь в верхней позиции. В теле зародыша выделилось 26–27 мускульных сегментов. Передние 15–17 имеют V-образную (шевронообразную) форму. Дифференцированы все отделы головного мозга, обонятельные капсулы, слуховые органы с отолитами, зачатки глаз с шаровидными хрусталиками. Хорошо развиты железы вылупления, расположенные в покровном слое желточного мешка в виде почти правильного узкого кольцевого скопления вокруг передней части головного отдела. Разрыв кольца головным отделом находится на уровне примерно задней границы зачатков глаз. На поверхности головного отдела желёз вылупления не обнаружено. Туловищная мускулатура совершает периодические подрагивания. Хвостовой отдел загнут в сторону и в результате сокращений мускулатуры положения не меняет. Сердце сокращается 70–80 раз в мин.

Меланофоры, окрашенные в тёмно-коричневый и чёрный (серый) цвет, распределены по всей поверхности покровов относительно равномерно, но на теле зародыша их немного больше. Чёрные имеют дендровидную форму. Их значительно меньше. Они присутствуют повсеместно среди коричневых пигментных клеток, но лучше всего заметны на желточном мешке. Коричневые меланофоры имеют форму, близкую к округлой или каплевидной, с немногочисленными короткими выростами или чаще без них. Жировая капля пигментирована примерно с такой же интенсивностью, что и тело зародыша. Чёрные и коричневые меланофоры присутствуют на ней почти в такой же пропорции и присутствуют как на её внутренней, погруженной в желток поверхности, так и на внешней.

Возраст ~ 1–2 ч д. в. (рис. 2б, 2в). В теле зародыша выделилось 31–32 мускульных сегмента. Плавниковая складка стала заметно шире во всех отделах. Передняя часть её спинного отдела интенсивно пигментирована. Общий характер пигментации принципиально не изменился, однако многие коричневые меланофоры сформировали выросты и демонстрируют довольно высокую двигательную активность, что даёт эффект её усиления. Так, часть таких клеток мигрировала с жировой капли на желточный мешок. Количество и расположение чёрных меланофоров также не претерпело явных изменений, но ветвление их отростков стало более сложным. Произошло визуально заметное сокращение объёма желтка. Зачатки свободных лопастей

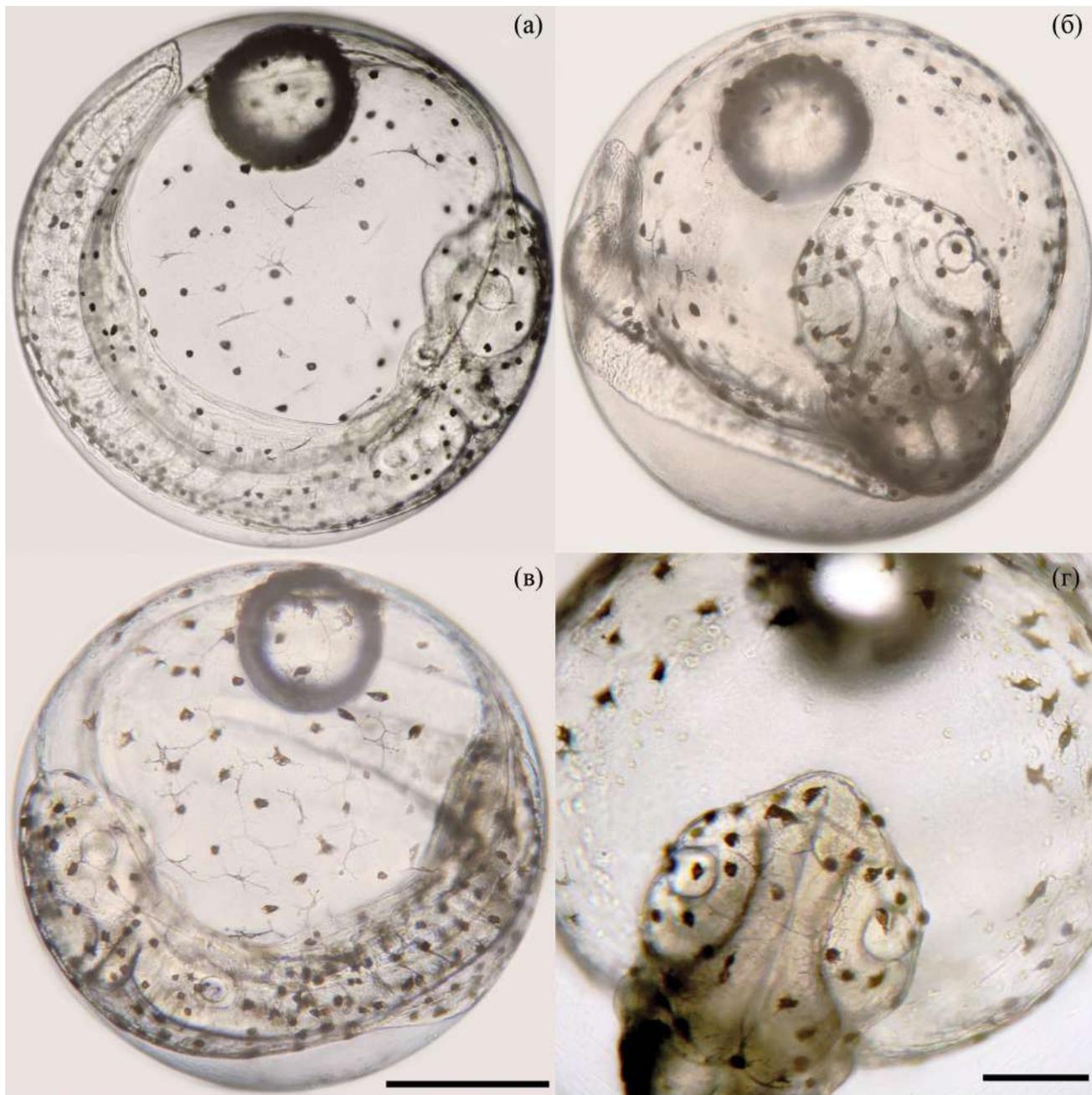


Рис. 2. Эмбриональное развитие *Monodactylus argenteus*: а – подвижный эмбрион, возраст ~6–7 ч до вылупления (д.в.); б, в – визуальная дифференцировка зачатков грудных плавников, повышение двигательной активности эмбриона, ~1–2 ч д.в.; г – эмбрион перед вылуплением, вид головного отдела и поверхности желточного мешка вокруг него, максимальное развитие желёз вылупления, < 1 ч д.в. Масштаб, мм: а–в (линейка общая) – 0.25, г – 0.1.

грудных плавников дифференцировались в виде скоплений клеточного материала. Они имеют форму бугорков, расположенных на дорсальной части желточного мешка рядом с телом эмбриона на уровне первого–третьего сегментов. Заметно возросла двигательная активность эмбриона. Сердце сокращается ~ 100–120 раз в мин. Туловищная мускулатура совершает серии подрагиваний, перемежающихся с перекладыва-

нием задней части хвостового отдела на другую сторону. При этом положение эмбриона относительно яичевых оболочек не меняется. Наблюдается снижение плавучести. У некоторых яиц она становится очень слабо положительной, и при малейшей турбулентности они начинают погружаться в толщу воды, у других она становится нейтральной.



Рис. 3. Вылупление и предличиночное развитие *Monodactylus argenteus*: а – эмбрион в процессе выхода из яйцевых оболочек; б–г – предличинки: б – TL 1.88 (1.75–2.05) мм, возраст 1–2 ч после вылупления (п.в.); приведено выборочное среднее значение абсолютной длины тела и диапазон её варьирования для всех исследованных особей этого возраста; в – TL 2.05–2.15 мм, вид с вентральной стороны, 3–4 ч п.в.; г – TL 2.30–2.45 мм, 18–20 ч п.в. Здесь и в подписях к рис. 4, 5: для предличинок возраста от 3–4 ч п.в. и старше, а также для личинки TL указана в виде диапазона варьирования у 2–5 экз. соответствующего возраста. Масштаб: 1 мм (а–в – линейка общая).

Возраст <1 ч д.в. — вылупление. (рис. 2г, 3а). Плавучесть яиц продолжает снижаться и достигает нейтральной или слабо отрицательной. Железы вылупления достигли максимальной визуальной дифференцировки и кольцо, формируемое их скоплением, стало более отчётливым. Эмбрион начинает совершать длительные, по несколько секунд, серии интенсивных мелких подрагиваний с перекачиванием хвоста с разворотом над туловищным отделом, которые перемежаются с периодами покоя, но положение эмбриона, головного отдела, в частности относительно яичевых оболочек, остаётся неизменным. Выход из яичевых оболочек осуществляется через разрыв их участка вблизи головного отдела, очевидно наиболее ослабленного ферментом желёз вылупления. Процесс вылупления проходит почти без усилий со стороны эмбрионов, которые медленно выходят из оболочек, сохраняя неподвижное состояние.

Возраст 1–2 ч после вылупления (п.в.), $TL\ 1.88 \pm 0.003\ (1.75–2.05)$ мм ($n = 13$) (рис. 3б). В теле насчитывается 28–30 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 16–18 хвостовых. Предличинки с большим желточным мешком, имеющим в срединном сагиттальном сечении форму овала с соотношением малого и большого диаметров примерно 1.0 : 1.5. Плавучесть вылупившихся предличинок положительная или нейтральная, редко слабо отрицательная. Они малоподвижны и большую часть времени в случае положительной плавучести проводили в неподвижном состоянии под поверхностной плёнкой, касаясь её вентральной частью поверхности желточного мешка, или располагались в толще воды в положении вниз головой при отрицательной или нейтральной плавучести. Зачатки грудных плавников расположены на прежнем месте, но стали выражены более отчётливо. Слабо выраженный гидросинус охватывает небольшой участок в средней области тела, от начала спинной части протоптеригия, под ним, до третьего–четвёртого сегмента хвостового отдела.

Желточный мешок и тело предличинок пигментированы многочисленными крупными коричневыми меланофорами с примерно одинаковой интенсивностью. Исключение составляет только участок хвостового отдела в области пяти–шести последних сегментов и терминальной части хвостового отдела за ними. Везде, где есть коричневые меланофоры, но значительно реже, встречаются сильно разветвлённые с длин-

ными тонкими отростками чёрные меланофоры, имеющие серую окраску. Многие коричневые меланофоры приобрели более сложную форму, но не такую, как у чёрных. Часть из них остаются округлыми, овальными или каплевидными. У разных особей количественное соотношение вариантов формы этих клеток может значительно варьировать. Почти так же пигментированы спинная часть и участок протоптеригия от его начала до примерно середины хвостового отдела. По несколько меланофоров присутствуют на преанальной и постанальной частях плавниковой складки вблизи анального отверстия.

Возраст 3–4 ч п.в., $TL\ 2.05–2.15$ мм (рис. 3в). В теле насчитывается 28–30 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 16–18 хвостовых. Плавучесть от слабо положительной до слабо отрицательной, чаще нейтральная. Пигментация и поведение не изменились. Произошло некоторое визуальное сокращение объёма желтка. С момента вылупления хорошо наблюдается процесс формирования задней части боковой линии. Он распространяется в краниально-каудальном направлении. Терминальный зачаток расположен на уровне передней четверти хвостового отдела. В виде округлых скоплений с каждой стороны тела сформированы четыре–пять первичных невромастов, расположенных через каждые три–пять сегментов и связанных узкой полосой из клеток интерневромастов. Терминальный примордиум первичных невромастов уже переместился во вторую половину хвостового отдела. Билатеральная симметричность закладок первичных невромастов не соблюдается точно. Иногда разница в положении достигает двух сегментов.

Возраст 18–20 ч п.в., $TL\ 2.30–2.45$ мм (рис. 3г). В теле насчитывается 28–29 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 15–16 хвостовых. Последние два–три сегмента слабо различимы. За ними следует продолжительный несегментированный участок. Предличинки выглядят высокотельными, что определяется хорошо выраженным гидросинусом, охватывающим участок от середины среднего мозга до примерно 10-го сегмента тела, и шириной плавниковых складок в средней части тела. Желток резорбирован на 70–80% первоначального объёма. Объём жировой капли уменьшился незначительно. В пигментации участвуют такие же меланофоры, что и раньше. Их распределение по телу и плавниковым складкам предличинки принципиально не изменилось за исключением некоторых

деталей. Пигментные клетки, расположенные на спинной части плавниковой складки и гидросинусе, сформировали обширное, но отчётливое скопление над границей туловищного и хвостового отделов. Меланофоры, расположенные на преанальной и постанальной складках, сформировали более выраженные группы около ануса. В пигментации тела можно заметить тенденцию к её некоторому уплотнению в направлении границы туловищного и хвостового отделов. В ретине зачатков глаз началась меланиновая пигментация в виде серого мелкоячеистого рисунка.

Зачатки свободных лопастей грудных плавников расположены на уровне первого—четвёртого сегментов в виде отчётливых скоплений клеточного материала на дорсальной поверхности желточного мешка. Дальнейшую дифференцировку лопастей плавников определяют удлинённая форма оснований зачатков и наметившиеся на их поверхности гребни вдоль этого удлинения. Формирующиеся лопасти плавников ориентированы под углом $\sim 45^\circ$ к боковой поверхности тела, а их передняя часть непосредственно контактирует с ней. Область формирования этих зачатков выделяется скоплением нескольких крупных коричневых меланофоров. Сердце сокращается с частотой 90–100 раз в мин. Функционируют сосуды мандибулярной и гиоидной дуг. Все жаберные сосуды сформированы, но не функционируют. В кровяном русле циркулирует несколько клеток. Сосуды висцеральных дуг объединяются в корни аорты, которые переходят в спинную аорту. Хвостовая артерия в области последних сегментов, не доходя до конца хвостового отдела, без петли направляется в краниальном направлении, переходя в хвостовую вену, которая в виде непарной кардинальной вены проходит вперёд над пищеварительным трактом к венозному синусу.

Пищеварительный тракт слабо дифференцирован. Просвет имеется только в области глотки и пищевода, который, сужаясь, направляется в каудальном направлении и переходит в участок с небольшим плавным расширением за счёт утолщённых стенок (место формирования будущего желудка) в области с четвёртого—пятого сегмента по седьмой—восьмой. Далее следует область кишечника без просвета с одинаковой толщиной стенок и без складчатости. Под расширенной частью будущего желудка заложился зачаток печени в виде треугольного в профиль образования с зернистой структурой. Зачаток примыкает к вентральной стенке будущего желудка,

вдавлен в каудально—дорсальную часть желтка и контактирует с дорсальной поверхностью жировой капли. Мочевой пузырь сокращается и наполняется с частотой ~ 1 раз в 5–10 мин. Плавуемость обычно слабо положительная, иногда нейтральная. Предличинки находятся в толще воды во взвешенном состоянии или медленно погружаются, ориентируясь вниз головой, почти всегда вертикально. Они, если их не беспокоить, находятся без движения 30–60 с, затем совершают короткие броски и возвращаются в неподвижное состояние.

Возраст ~ 33 – 36 ч п.в., *TL* 2.45–2.55 мм (рис. 4а). В теле насчитывается 25–27 мускульных сегментов: 10–11 туловищных и 14–16 хвостовых. Свободные лопасти зачатков грудных плавников плоские, тонкие, их основания расположены вертикально на боковой поверхности тела, но пока неподвижны. На уровне шестого—седьмого сегмента тела на вентрально-каудальной поверхности брюшного отдела дифференцируются зачатки брюшных плавников. Пищевод проходит над жировой каплей, окружённой слоем остатка желтка, и направляется вентрально-каудально, где на уровне четвёртого—пятого сегмента тела расширяется с формированием желудка. Пищевод входит в расширение левее. Здесь пищеварительный тракт делает изгиб вправо и вниз, потом направляется вверх и назад. Расширенная часть сужается и на уровне седьмого—восьмого сегмента переходит в кишечник, имеющий хорошо выраженный просвет. Во внутренней поверхности желудка и кишечника начинают формироваться складки и поперечные перемычки между будущими отделами. Зачаток печени значительно увеличивается в размере и частично охватывает крупную жировую каплю с окружающим её остатком желтка. Перистальтических движений не наблюдается.

Пигментация значительно изменилась. Глаза стали полностью чёрными, но многие другие участки, довольно интенсивно пигментированные раньше, стали более светлыми. Примерно с 3-го по 13-й сегмент сохранилась группа меланофоров, распространённых на теле, плавниковых складках и гидросинусе в пределах этого участка. Также некоторое количество отдельных пигментных клеток, преимущественно коричневых, расположено на головном отделе, над головным мозгом, вокруг глаз, на зачатках челюстей. Также они присутствуют на вентральной стороне перикардальной и брюшной полостей. Их немного больше вокруг остатка желтка и жировой капли.

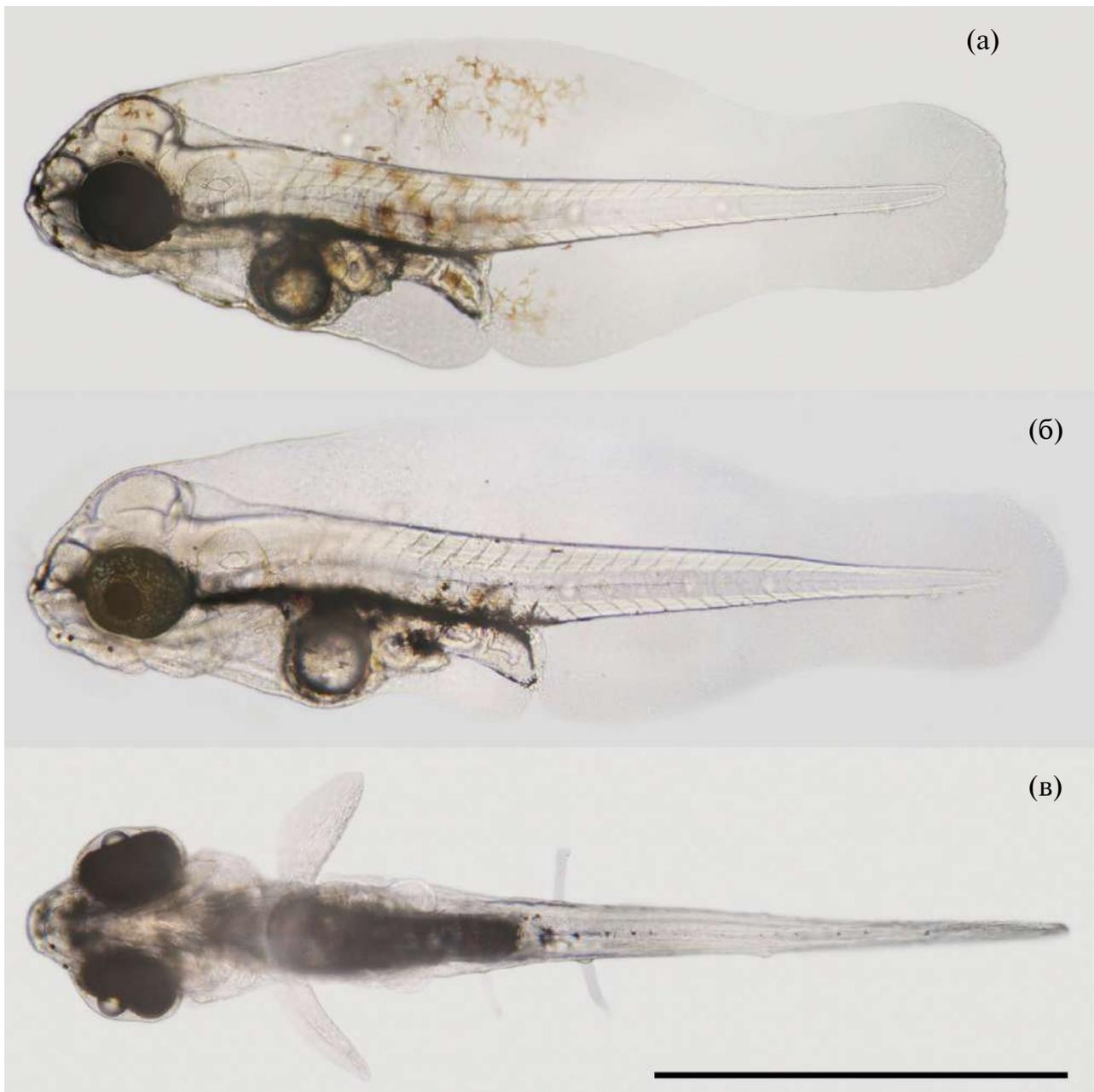


Рис. 4. Предличинки *Monodactylus argenteus*: а – TL 2.45–2.55 мм, возраст 33–36 ч после вылупления (п.в.); б – TL 2.49–2.54 мм, 47–53 ч п.в.; в – другая особь примерно этого же возраста, вид с вентральной стороны. Масштаб (линейка общая): 1 мм.

Сформировалась плотная пигментация чёрными меланофорами дорсальной области брюшины и нижней части туловищной мускулатуры, прилегающей к полости тела. Несколько крупных чёрных меланофоров присутствуют в области сформировавшегося зачатка брюшного плавника, а несколько очень мелких чёрных пигментных клеток формируют едва заметный непарный подхвостовой ряд. За пределами этих участков пигментные клетки отсутствуют. Плавучесть нейтральная

или слабо положительная. Поведение не изменилось. Форменных элементов, циркулирующих в кровеносном русле, очень мало.

Возраст 47–53 ч п.в., TL 2.49–2.54 мм (рис. 4б, 4в). В теле насчитывается 25–26 мускульных сегментов: 10–11 туловищных и 14–16 хвостовых. Нижняя челюсть значительно короче верхней. Челюстной аппарат неподвижен. Лопастности зачатков брюшных плавников увеличились. Грудные плавники подвижны. При плавании

предличинки они работают с высокой частотой. Траектория активного перемещения усложнилась. Плавучесть преимущественно нейтральная или слабо отрицательная. Предличинки большую часть времени находятся во взвешенном в толще воды пассивном состоянии. При этом они ориентированы вниз головой и периодически активно переплывают ближе к поверхности. Расположение и основные характеристики отделов пищеварительного тракта не изменились, но значительно усилилась их дифференцировка. Просвет участка, соответствующего желудку, стал шире. На внутренней поверхности стенок желудка и кишечника появились хорошо выраженные продольные складки. К зачатку печени сверху примыкает желчный пузырь, уже заполненный зеленовато-жёлтым секретом. Перистальтических движений не наблюдается.

В пигментации продолжили происходить заметные изменения. В пигментном слое сетчатки глаза появился гуанин, в их плотной чёрной окраске наблюдается множество опалесцирующих вкраплений с металлическим блеском. В пигментации предличинки доминирует чёрный пигмент. Коричневые меланофоры встречаются очень редко. Наиболее интенсивно окрашена дорсальная часть полости тела над пищеварительным трактом. Это скопление пигментных клеток на всём своём протяжении от плотки до анального отверстия, частично распространяется на боковую поверхность тела, охватывая нижнюю часть туловищной мускулатуры. На уровне от восьмого туловищного по первый—второй хвостовой мускульный сегмент меланофоры из этой группы распространяются на латеральную поверхность значительно дальше, иногда немного выше средней линии тела, а также каудальнее, в подхвостовое положение. Кроме этого, в непарном подхвостовом ряду присутствует ещё 8—12 отдельных очень мелких чёрных меланофоров. Одиночное крупное чёрное пятно присутствует между глазом и обонятельной капсулой и ещё одно непарное — на конце рыла сверху. Несколько таких клеток составляют пигментацию жировой капли, а также остатка желточного мешка и области непарного брюшного ряда. Отчётливое чёрное пятно располагается около основания зачатка брюшного плавника. На этой стадии отдельные штучные меланофоры могут встречаться на челюстях и разных участках поверхности тела.

Возраст 63—68 ч п. в., *TL* 2.53—2.66 мм (рис. 5а, 4б). В теле насчитывается 25—26 мускульных сегментов: 10—11 туловищных и 14—15

хвостовых. На продолжительном участке задней части хвостового отдела сегментация отсутствует. Плавучесть нейтральная или слабо отрицательная. Поведение не изменилось. Челюстной аппарат совершает слабые периодические движения, напоминающие мелкие судорожные подрагивания. Структура внутренней поверхности желудка и кишечника значительно усложнилась. Печень существенно увеличилась в размере. У некоторых особей в этом возрасте становятся заметны первые признаки перистальтической моторики.

В окраске предличинки участвуют только чёрные меланофоры. Интенсивная пигментация дорсальной части брюшины заметно распространилась в латеральном направлении, особенно в передней части брюшной полости. С ней полностью слилась группа меланофоров, расположенная ранее на нижнебоковой поверхности тела над задним отделом кишечника. Пигментное пятно у основания зачатка брюшного плавника сохраняется, начинается пигментация его свободной лопасти. В непарном подхвостовом ряду 15—19 мелких меланофоров.

Возраст ~80 ч п. в., *TL* 2.54—2.65 мм (рис. 5в). Переход на смешанное питание. В теле личинки насчитывается 24—26 мускульных сегментов: 10—11 туловищных и 14—15 хвостовых. Челюстной аппарат подвижен. В пищеварительном тракте периодически проходят волны перистальтической моторики. Личинки способны плавать по сложной траектории, легко ускоряясь и замедляясь, демонстрируют сложное поведение, пытаясь захватывать челюстями объекты, напоминающие пищевые.

Количество форменных элементов в кровяном русле невелико, но заметно увеличилось. Значительно усложнилась кровеносная система. Функционируют сосуды мандибулярной, гиоидной и всех жаберных дуг. От спинной аорты на уровне второго—третьего сегментов тела отходит кишечная артерия, которая проходит над кишечником в каудальном направлении. Начиная с шестого—седьмого сегмента от неё в вентральном направлении отходят ветвящиеся в стенках кишечника сосуды, в результате чего формируется капиллярная сеть, охватывающая стенки кишечника почти до анального отверстия. Эти сосуды сливаются под пищеварительным трактом в подкишечную вену, направляющуюся в краниальном направлении под желудок, где начинают распадаться на капилляры, сеть которых охватывает жировую каплю с остатком желтка и



Рис. 5. Предличиночное и личиночное развитие *Monodactylus argenteus*: а – предличинка TL 2.53–2.66 мм, возраст 63–68 ч после вылупления (п.в.); б – другая предличинка примерно этого же возраста, вид с вентральной стороны; в – личинка, перешедшая на смешанное питание, TL 2.54–2.65 мм, ~80 ч. п.в. Масштаб (линейка общая): 1 мм.

печень. Потом эти сосуды собираются в один, самостоятельно впадающий в венозный синус. Так же хорошо развита капиллярная сеть сосудов, обеспечивающих головной отдел. Венозная кровь от головы собирается в парные передние кардинальные вены и по парным Кювьеровым протокам попадает в венозный синус. Функционирующие задние кардинальные вены на этой стадии обнаружить не удалось. Интенсивность

кровообращения в хвостовом отделе, по хвостовой артерии и хвостовой вене, значительно ниже, чем по описанным выше сосудам.

ОБСУЖДЕНИЕ

Уровни идентичности (> 99.8%) полученного сиквенса *COI* с таковыми для *M. argenteus* из GenBank и BOLD позволяют утверждать, что

исследуемый образец из акватории зал. Нячанг представляет вид *M. argenteus*. В этой части своего ареала *M. argenteus* не пересекается ни с одним из трёх других видов семейства Monodactylidae.

В работе Томас с соавторами (Thomas et al., 2020) продолжительность инкубационного периода *M. argenteus* составляла 18–20 ч. Принимая во внимание то, что во время проведения наших работ эмбрионы, инкубируемые в лаборатории, вылуплялись обычно в дневное время (~14:00–16:00), можно предположить, что *M. argenteus* нерестится вечером, в близкий к закату солнца период. У *M. sebae* в эксперименте (Akatsu et al., 1977) также отмечен вечерний нерест. Утром представители *M. argenteus* в зал. Нячанг скорее всего не нерестятся, так как в этом случае была бы высока вероятность поимки их икры на ранних стадиях развития, однако этого не происходило.

Данные о сезонности размножения *M. argenteus* в районе проведения работ отсутствуют. В наших ихтиопланктонных сборах икра вида встречалась с конца октября по начало мая. Это частично согласуется с результатами круглогодичного исследования состояния гонад *M. argenteus* Томас с соавторами (Thomas et al., 2020), проведённого в Индии: наличие у вида двух репродуктивных пиков – в феврале и октябре. Аналогичные результаты получены для другого вида рода – *M. falciformis*. Ласяк (Lasiak, 1984) считает, что *M. falciformis* в Ангольском заливе нерестится в течение всего периода – с октября по февраль. Возможно, что в районе проведения наших работ *M. argenteus* проявляет нерестовую активность и в другие периоды года, однако у нас пока нет данных для прояснения этого вопроса. В единственный сезон, в 1995 г, когда исследования были проведены в августе–октябре, в ихтиопланктонных пробах *M. argenteus* не обнаружен, а в июне–августе исследования ни разу не проводили.

M. argenteus известен как широко эвригалинный вид, однако данные об условиях и местах его нереста полностью отсутствуют. Его икра присутствовала в пробах, собранных в прибрежной зоне при морской солёности. Инкубация икры и содержание личинок в лабораторных условиях при полной морской солёности не вызывали отклонений в морфологии и гибели. Это даёт основания предполагать, что *M. argenteus* нерестится в местах с морской солёностью. В пользу этого свидетельствуют результаты исследования Томас с соавторами (Thomas et al., 2021), пока-

завшие, что в раннем онтогенезе до метаморфоза для *M. argenteus* из Индии наиболее благоприятна солёность от 20 до 35‰, а эвригалинность проявляется позже, после метаморфоза. Нерест такого же эвригалинного представителя рода, *M. falciformis* из Ангольского залива (Южная Африка), во взрослом состоянии встречающегося на сильно опреснённых участках, всё же проходит в прибрежной зоне моря, и даже не исключается его возможность в более удалённых от берега местах (Lasiak, 1984). В нашем исследовании наибольшее количество икры *M. argenteus* было обнаружено в пробах, собранных при высокой солёности и на удалении от ближайших эстуариев до 6 км.

В качестве морфологических особенностей яиц *M. argenteus*, кроме их размерных характеристик, можно отметить частичную сегментацию на гранулы желточной массы и относительно равномерную, интенсивную пигментацию поверхности тела, желточного мешка, жировой капли и передней половины спинной части протоптеригия зародыша в последней трети эмбрионального периода. В пигментации участвуют чёрные и коричневые меланофоры при полном доминировании последних. Особенности пигментации поздних эмбрионов сохраняются у предличинок после вылупления в течение примерно полусуток. Дополнительной деталью распределения пигментных клеток, более заметной у предличинок, является их полное отсутствие на апикальной части хвостового отдела, на протяжении области последних четырёх–шести сегментов и довольно продолжительной несегментированной части, следующей за ними. Эта особенность сохраняется и на более поздних стадиях до начала радикальной перестройки характера пигментации, результаты которой хорошо заметны уже в возрасте ~ 1.5 сут. По форме яиц, характеристикам их оболочек, положению единственной жировой капли, структурированности желтка и размеру перивителлинового пространства *M. argenteus* имеет определённое сходство с *M. sebae* (Akatsu et al., 1977). Предположительно вышеперечисленное характерно и для остальных представителей рода *Monodactylus*.

Размерные характеристики яиц *M. argenteus* в пределах его широкого ареала, очевидно, могут варьировать в значительно большем диапазоне, чем выявлено в наших исследованиях. Размер яиц *M. argenteus* из наших проб составлял 0.802 ± 0.005 (0.76–0.84) мм, а жировых капель в них 0.226 ± 0.002 (0.21–0.25) мм. У предста-

вителей вида из Индии оба размера оказались заметно больше – соответственно 0.860 и 0.233 мм (Thomas et al., 2020), возможно, это объясняется популяционными различиями. Абсолютная длина предличинки сразу после вылупления, по данным этих же авторов, была заметно меньше и составляла ~1.63 мм против нашего результата ~1.88 мм. Причиной такого расхождения может являться значительно более высокая температура инкубации, при которой выход из яйцевых оболочек может происходить на более ранних стадиях, с меньшими размерами и с более низкой общей морфологической дифференцировкой.

В изменении сегментной формулы наблюдалась характерная для большинства исследованных костистых рыб динамика. Максимальное число сегментов (31–32) отмечено в конце эмбрионального периода, за 1–2 ч до вылупления. В дальнейшем их количество плавно сокращалось как за счёт туловищных сегментов, так и за счёт хвостовых. К моменту перехода на внешнее питание в теле личинок насчитывалось 24–26 мускульных сегментов.

Отмеченные выше особенности в развитии пигментации от позднего эмбриогенеза до перехода в личиночное состояние состоят в быстрых переменах в количестве, распределении и изменении состава участвующих в окраске предличинки и ранних личинок пигментных клеток. Число доминировавших у эмбрионов и ранних предличинки коричневых меланофоров сокращается, и за сутки до перехода на внешнее питание они полностью исчезают.

Относительно равномерное распределение коричневых меланофоров с присутствием немногочисленных чёрных на всей поверхности тела, кроме апикальной части хвостового отдела, задней части спинной, всей хвостовой и передней части преанальной и задней части постанальной плавниковых складок у только что вылупившихся предличинки постепенно приобретает элементы неравномерности. Сначала это происходит за счёт перераспределения имеющихся пигментных клеток. Уже менее чем через сутки после вылупления области относительно более плотной пигментации формируются на поверхности головного отдела, перикардальной полости, остатка желточного мешка и на туловищной мускулатуре, а также складках протоптеригия с центрами на уровне анального отверстия. Примерно через 1.5 сут после вылупления при сохранении общего характера распределения пигментных клеток наблюдает-

ся заметное уменьшение числа коричневых меланофоров, которые вносили основной вклад в окраску предличинки на предыдущих стадиях. Постепенно происходит полная депигментация большей части поверхности туловищной мускулатуры, протоптеригия и головного отдела. При этом чёрные меланофоры начинают формировать интенсивную окраску дорсальной и латеральной частей брюшной полости и нижней части туловищной мускулатуры, прилежащей к ней, и в области перехода в хвостовой отдел. Кроме этого, отдельные чёрные меланофоры присутствуют на конце рыла сверху, несколько на вентральной части брюшного отдела и до 19 очень мелких составляют непарный подхвостовой ряд. Зачатки брюшных плавников у *M. argenteus* закладываются очень рано и начинают пигментироваться до перехода в личиночное состояние. У *M. sebae* брюшные плавники также закладываются очень рано и быстро достигают большого размера (Akatsu et al., 1977). При этом известно, что у всех видов рода *Monodactylus* в дальнейшем они подвергается редукции и у взрослых представителей рода отсутствуют или находятся в сильно редуцированном состоянии (Nelson et al., 2016).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень признательны дирекции и сотрудникам Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в организации и проведении исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при поддержке исследовательской программы Эколан Э 3.1 Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Шадрин А.М., Семенова А.В., Нгуен Тху Хай Тхань. 2022. Раннее развитие *Pardachirus pavoninus* (Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам), идентифицированного с помощью метода ДНК-баркодинга // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 1. С. 100–116. <https://doi.org/10.31857/S0042875222010155>
- Akatsu S., Ogasawara Y., Yasuda F. 1977. Spawning behavior and development of eggs and larvae of the Striped Fingerfish, *Monodactylus sebae* // Jpn. J. Ichthyol. V. 23. № 4. P. 208–214. <https://doi.org/10.11369/jji1950.23.208>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references

(<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/2023).

Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 11/2023).

Lasiak T. 1984. The reproductive biology of the moony, *Monodactylus falciformis*, in Algoa Bay // S. Afr. J. Zool. V. 19. № 3. P. 250–252.

<https://doi.org/10.1080/02541858.1984.11447888>

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p.

<https://doi.org/10.1002/9781119174844>

Randall J.E., Lim K.K.P. Lim K.K.P. 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 8. P. 569–667.

Smith W.L., Ghedotti M.J., Domínguez-Domínguez O. et al. 2022. Investigations into the ancestry of the Grape-eye

Seabass (*Hemilutjanus macrophthalmos*) reveal novel limits and relationships for the Acropomatiformes (Teleostei: Percomorpha) // Neotrop. Ichthyol. V. 20. № 3. Article e210160.

<https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0160>

Thomas D., Kailasam M., Rekha M.U. et al. 2020. Captive maturation, breeding and seed production of the brackishwater ornamental fish silver moony, *Monodactylus argenteus* (Linnaeus, 1758) // Aquac. Res. V. 51. № 11. P. 4713–4723.

<https://doi.org/10.1111/are.14816>

Thomas D., Rekha M.U., Angel J.R.J. et al. 2021. Effects of salinity amendments on the embryonic and larval development of a tropical brackishwater ornamental silver moony fish, *Monodactylus argenteus* (Linnaeus, 1758) // Aquaculture. V. 544. Article 737073.

<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737073>

EARLY DEVELOPMENT OF *MONODACTYLUS ARGENTEUS* (MONODACTYLIDAE) FROM COASTAL WATERS OF CENTRAL VIETNAM, IDENTIFIED WITH DNA BARCODING

A. M. Shadrin^{1, *}, A. V. Semenova^{1, 2}, and Nguyen Thi Hai Thanh³

¹Moscow State University, Moscow, Russia

²Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Coastal Branch, Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam

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

Late embryonic and early larval development (until first feeding) of *Monodactylus argenteus* have been studied. The chronology of development and a detailed morphological description of the eggs, embryos, and early larvae are presented. The eggs of *M. argenteus* were obtained from ichthyoplankton catches from the coastal waters of Central Vietnam and incubated under laboratory conditions at a temperature of about 24°C. The taxonomic identification was performed using the molecular-genetic method of DNA barcoding based on gene cytochrome oxidase 1 subunit (*COI*) from mitochondrial DNA.

Keywords: *Monodactylus argenteus*, silver damselfish, egg, larva, ichthyoplankton, cytochrome oxidase, taxonomic identification.

УДК 597.421.591.523

ТЕРМОИЗБИРАНИЕ У СИМПАТРИЧЕСКИХ МНОГОПЁРОВ: СЕНЕГАЛЬСКОГО *POLYPTERUS SENEGALUS* И ЭНДЛИХЕРА *P. ENDLICHERII* (POLYPTERIDAE)

© 2024 г. В. В. Зданович¹, *, В. В. Сатаева¹, А. О. Касумян¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2023 г.

После доработки 23.01.2023 г.

Принята к публикации 01.02.2024 г.

Впервые для Cladistia показано, что сенегальский многопёр *Polypterus senegalus* и многопёр Эндлихера *P. endlicherii* проявляют термопреферендное поведение, характеристики которого у них различаются. В термоградиентном поле для сенегальского многопёра по сравнению с многопёром Эндлихера характерны меньшая двигательная активность, более узкий диапазон предпочитаемых температур, сдвинутый в область высоких значений (32–35 против 22–34°C), а также относительно высокая средняя избираемая температура (33.9 против 29.1°C), взвешенная по времени пребывания рыб в разных температурных зонах. Выявленные различия термопреферендного поведения могут быть обусловлены предпочтением разных биотопов исследованными видами, ареалы которых значительно перекрываются.

Ключевые слова: сенегальский многопёр *Polypterus senegalus*, многопёр Эндлихера *Polypterus endlicherii*, термопреферендное поведение, избираемая температура, экологическая ниша, симпатрические виды.

DOI: 10.31857/S0042875224060108 EDN: QRWKJD

Естественные водоёмы гетерогенны по абиотическим условиям, в том числе и по температуре воды. В них происходят сезонные и суточные изменения температуры, возникают горизонтальные и вертикальные температурные градиенты, для разных локальностей характерны свои особенности (Литвинов, 1985; Lowney, 2000; Caissie, 2006). В гетеротермных условиях рыбы проявляют термопреферендное поведение, выражающееся в выборе оптимальных температурных зон, в которых физиологические процессы у рыб протекают с максимальной эффективностью (Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Зданович, 1999; Голованов, 2013; Armstrong et al., 2013). К настоящему времени избираемые температуры и термопреферендное поведение исследованы у более чем 300 видов рыб из свыше 70 семейств, относящихся в основном к костистым рыбам (Teleostei) и хрящевым ганоидам (Chondrostei) (Coutant, 1977; Голованов, 2013). Избираемые температуры у разных видов различаются и обусловлены условиями обитания, образом жизни рыб и возмож-

но их филогенией (Голованов, 2013). Термопреферендное поведение у многопёров (Cladistia), насчитывающих 14 видов и являющихся эволюционно наиболее древними представителями среди ныне существующих лучепёрых рыб (Actinopterygii), остаётся неизученным.

Сенегальский многопёр *Polypterus senegalus* и многопёр Эндлихера *P. endlicherii* – пресноводные рыбы, населяющие непроточные или слабопроточные водоёмы с обильной водной растительностью почти по всей экваториальной Африке (Lévêque, 1997). Ареалы этих видов широко перекрываются, поэтому они часто встречаются в одних и тех же водоёмах, но предпочитают в них разные биотопы (Moritz, Lalèye, 2018). Так, в оз. Чад сенегальский многопёр встречается в прибрежье у дна среди зарослей водных растений и других укрытий, тогда как многопёр Эндлихера более обычен на удалении от берега (Raji et al., 2004). В середине дня сенегальский многопёр может подниматься в более прогретые слои воды и задерживаться здесь у кромки

водных зарослей (Froese, Pauly, 2023). Эта особенность указывает на важное значение температурного фактора в поведении вида.

В неглубоких тропических водоёмах, даже несмотря на близость к экватору, наблюдаются отчётливые суточные колебания температуры воды. Различия температуры поверхностного слоя воды поздним вечером и ранним утром в таких водоёмах могут составлять 7–15 и даже 20°C (Paaijmans et al., 2008; Žák et al., 2018). Суточная температурная стратификация наблюдается в водоёмах глубиной в несколько метров. Например, в оз. Чад вертикальный температурный градиент может составлять 10°C в пределах глубины 2.4 м (Lévêque, 1997). Для экваториальных водоёмов характерны и сезонные колебания температуры. В водохранилищах северной части Ганы наибольшая температура поверхностного слоя воды (32°C) отмечается в октябре–декабре, наименьшая (26.3°C) – в ноябре–феврале (Quarcoorome et al., 2008). Среднегодовая температура в реках юго-восточной части Нигерии составляет $30.3 \pm 3.3^\circ\text{C}$ (Nwonumara, Okogwu, 2021). Температурная гетерогенность в водоёмах, населенных многопёрами, предполагает наличие у последних, как и у других обитающих в таких условиях рыб, способности к термоизбиранию – важной поведенческой и физиологической адаптации.

Цель нашей статьи – выявить избираемые температуры и исследовать поведение в термоградиентном поле у симпатрических сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенегальский многопёр (5 экз., масса 5.2–6.9 г) и многопёр Эндлихера (5 экз., масса 7.2–13.9 г) приобретены в зоомагазине “Аквариум” (Москва). До начала экспериментов рыб содержали раздельно по видам в аквариумах объёмом 100–150 л при ежедневном кормлении до насыщения живыми личинками хирономид. Искусственного освещения не было, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Температуру поддерживали терморегуляторами AquaEL (Польша) на уровне $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Принудительная аэрация обеспечивала полное насыщение воды кислородом.

Наблюдения за термопреферендным поведением многопёров проводили визуально в термоградиентной установке, в которой создавали горизонтальный температурный градиент от 20

до 35°C. Установка представляла собой лоток из оргстекла ($1.50 \times 0.12 \times 0.15$ м), разделённый на 12 отсеков полуперегородками, не препятствующими свободному перемещению рыб вдоль лотка. Градиент температуры в лотке создавали регулируемым подогревом и охлаждением воды в противоположных концах лотка нагревателем Juwel (Германия) и холодильником для аквариумов Hailea (Китай). Величина градиента составляла 0.1°C/см. Для контроля температуры воды в каждом отсеке устанавливали термометр с точностью измерения 0.1°C. Чтобы исключить возникновение вертикальной температурной стратификации, в отсеки помещали керамические распылители воздуха, подсоединённые к микрокомпрессорам (Зданович, 1999).

Для проведения опыта в термоградиентную установку в отсек с температурой 24°C помещали одного многопёра. Опыт продолжался 48 ч. Рыб в термоградиентной установке не кормили. Всего было проведено три серии наблюдений в светлое время суток. В первой исследовали термопреферендное поведение сенегальского многопёра сеансами длительностью по 15–20 мин через 0.25, 0.5, 1, 2, 3, 4, 24 и 48 ч после начала опыта. В течение сеанса каждую секунду отмечали, в каком отсеке лотка находится рыба, при этом за переход в соседний отсек считали пересечение головой рыбы границы между отсеками. В результате получали цифровую этограмму перемещений опытной особи. После завершения опыта многопёров возвращали в дополнительный аквариум с температурой воды $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. С многопёром Эндлихера провели две серии наблюдений (с перерывом для опытных особей в 2–3 нед.) сеансами через 0.5, 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 24 и 48 ч после начала опыта. Результаты наблюдений через 8 и 10 ч после начала опыта почти не отличались от предыдущих (через 6 ч), поэтому они в итоговых таблицах и на рисунках не представлены. В общей сложности выполнено 38 и 94 наблюдения за поведением соответственно сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера в установке.

По цифровым этограммам рассчитывали несколько параметров поведения рыб в термоградиентном пространстве: границы и ширину термопреферендного диапазона (разница между крайними по температуре воды отсеками, в которые заходила рыба), число посещений рыбами отсеков, продолжительность непрерывного пребывания рыбы в отсеке, число и параметры векторов перемещений особи из одного отсека в

другой. Приняли, что эти векторы параллельны продольной оси установки и могут быть только двух направлений: к зоне высоких или низких температур. Длину одного вектора считали равной расстоянию от середины длины начального сектора до середины длины конечного сектора. И в начальном, и в конечном секторах рыбы изменяют направление перемещения на противоположное. Путь особи при её однократном перемещении принимали равным длине вектора (D) и вычисляли по формуле: $D = D_n/2 + \sum D_p + D_k/2$, где D_n , D_p и D_k – длина соответственно начального, промежуточных и конечного секторов, по которым проходил вектор перемещения рыбы. Длина одного сектора 12.5 см, число промежуточных секторов может быть от 0 до 10. Продолжительность одного перемещения (T) рассчитывали по формуле: $T = T_n/2 + \sum T_p + T_k/2$, где T_n , T_p и T_k – длительность пребывания рыб соответственно в начальном, промежуточных и конечном секторах, по которым проходил вектор перемещения особи. Температурный сдвиг при одном перемещении равен абсолютному значению разности температур воды в начальном и конечном секторах. Скорость изменения температуры при однократном перемещении определяли как частное от деления величины температурного сдвига на длительность перемещения. По сумме длин и длительностей перемещений за сеанс рассчитывали длину пути, проплавываемого рыбой за один час. Кроме того, определяли среднюю избираемую температуру, взвешенную по времени пребывания рыб в отсеке: $t_{pref} = \sum(k_i t_i) / \sum k_i$, где i – номер отсека, k_i – суммарное время пребывания всех исследованных особей в i -том отсеке, c ; t_i – температура в i -том отсеке, °C (Константинов, Зданович, 1993).

Результаты рассчитывали по совокупности исходных данных, полученных для всех опытных рыб одного вида. Статистический анализ выполняли с применением непараметрического U -критерия Манна–Уитни и t -критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

После помещения в термоградиентную установку многопёры обоих видов первые несколько минут оставались неподвижными, но затем начинали перемещаться вдоль всего лотка. Температурный диапазон у сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера в первые полчаса был максимально широким – 20–35°C (рис. 1, 2). В последующие часы сенегальский много-

пёр перемещался в основном в зоне температур, близких к t_{pref} , а диапазон у многопёра Эндлихера сократился незначительно. Особенности поведения и характеристики термопреферендума у сравниваемых видов существенно различались.

У сенегальского многопёра нижняя граница термопреферендного диапазона в первые 2 ч повышалась до 28°C, тогда как верхняя граница практически не изменялась, оставаясь на уровне 34–35°C. Через 3–4 ч термопреферендный диапазон был ограничен 32–35°C и в дальнейшем не изменялся. Вариационные ряды, построенные для частоты посещений отсеков установки и для длительности пребывания рыб в них, сходны на протяжении всего периода наблюдений, т.е. наибольшей частоте посещений того или иного отсека соответствовала максимальная суммарная длительность нахождения в нём сенегальского многопёра (рис. 1).

У многопёра Эндлихера термопреферендный диапазон был значительно шире, чем у сенегальского, он охватывал почти все имеющиеся в термоградиентном лотке температурные зоны (отсеки) и оставался широким на протяжении всего опыта (рис. 2). В первые два часа термопреферендный диапазон лежал в пределах 20–33°C, в последующие 3–6 ч варьировал от 23–34 до 20–34°C, на протяжении вторых суток опыта составлял 22–34°C. Длительность нахождения многопёра Эндлихера в отсеках термоградиентного лотка варьировала значительно сильнее, чем частота встречаемости рыб в разных температурных зонах. Таким образом, поведение многопёра Эндлихера проявлялось в более частых посещениях зон с разной температурой, чем в более длительном нахождении в них.

В термоградиенте у рыб также изменялись и другие характеристики поведения. У сенегальского многопёра эти изменения происходили наиболее резко в первые 2 ч опыта, а начиная с 3-го ч показатели поведения относительно стабилизировались и их варьирование становилось незначительным. Так, среднее число перемещений к 3-му ч опыта снижалось в 7.9 раза по сравнению с тем, что наблюдалось после первых 30 мин эксперимента; средняя длина перемещений уменьшалась в 2.3 раза, а их продолжительность возрастала в 7.2 раза; температурный сдвиг и проплавываемый рыбами путь уменьшались соответственно в 2.2 и в 16.7 раза. Средняя избираемая температура увеличилась на 2.3°C (табл. 1).

У многопёра Эндлихера не выявлено закономерности изменения характеристик термопре-

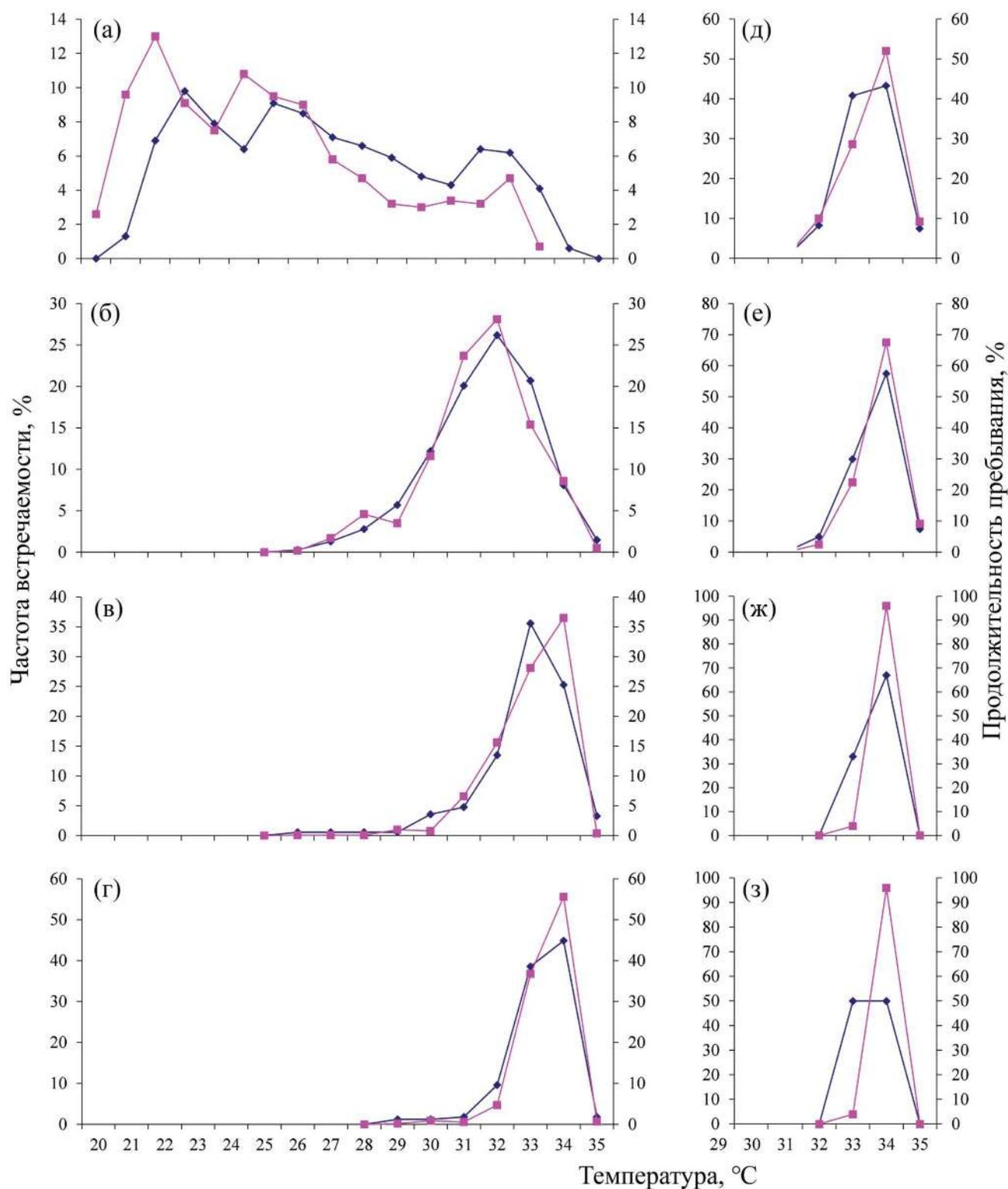


Рис. 1. Частота встречаемости (—◆—) и продолжительность пребывания (—■—) сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* в температурных зонах термоградиентного поля через разные промежутки времени после начала опыта, ч: а – 0.25, б – 0.5, в – 1, г – 2, д – 3, е – 4, ж – 24, з – 48.

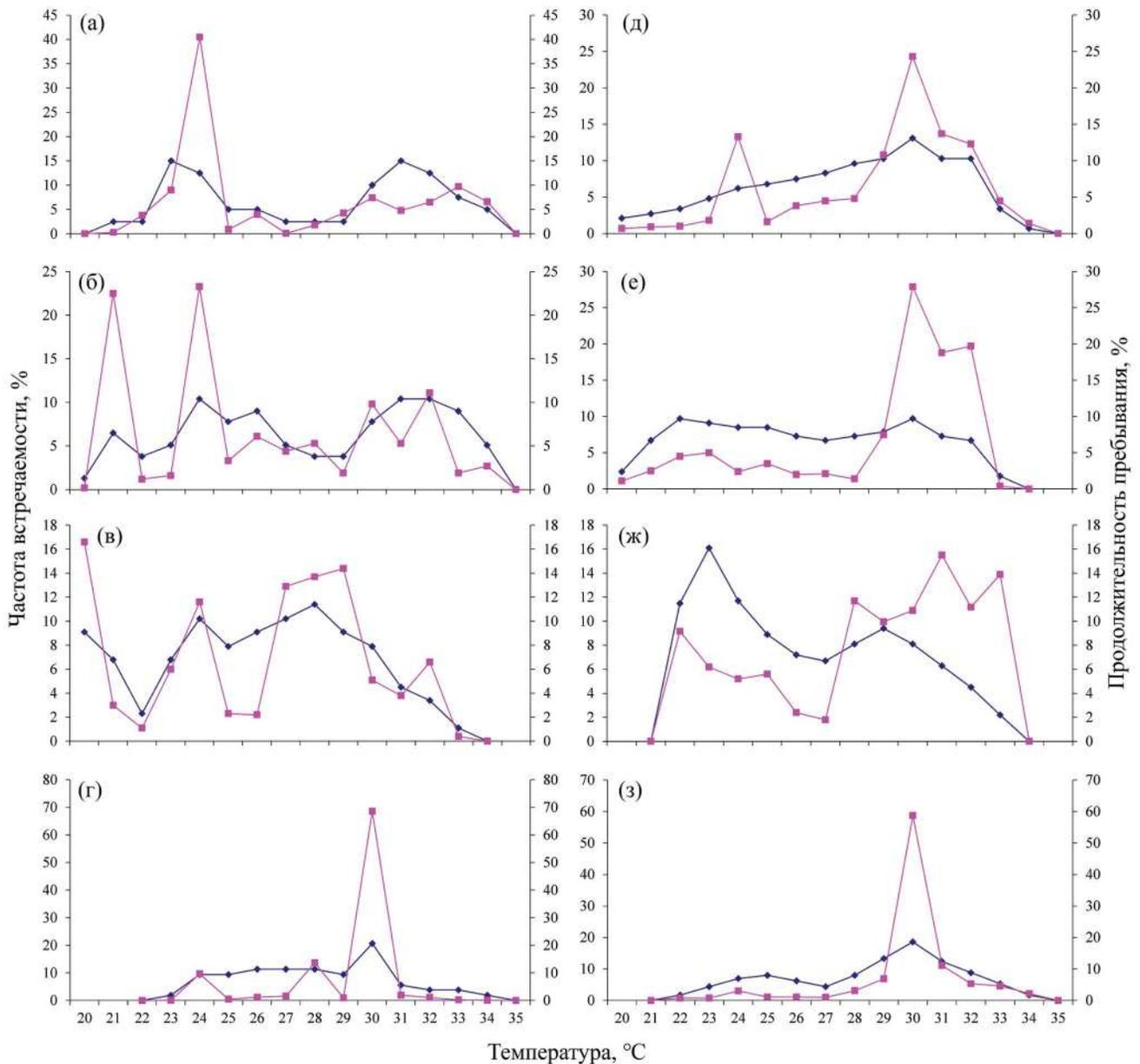


Рис. 2. Частота встречаемости и продолжительность пребывания многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii* в температурных зонах термоградиентного поля через разные промежутки времени после начала опыта, ч: а – 0,5, б – 1, в – 2, г – 3, д – 4, е – 6, ж – 24, з – 48. Обозначения см. на рис. 1.

ферентного поведения и они не стабилизировались. Среднее число перемещений к 3 ч опыта снижалось в 6.3 раза относительно первых 30 мин эксперимента, но затем вновь возрастало почти до начального уровня. Средняя длина и продолжительность перемещений уменьшались соответственно в 1.5 и в 1.4 раза, но к концу эксперимента превышали исходный уровень в 1.3 и 1.6 раза. Температурный сдвиг уменьшался к 3 ч в 1.3 раза, но резко увеличивался к 6 ч и затем вновь начинал снижаться. Проплываемый рыбами путь к 3 ч опыта сокращался в 2.6 раза,

однако в середине опыта в 1.3 раза увеличивался по сравнению начальным уровнем, но к концу опыта опять уменьшался и был ниже начального уровня в 1.2 раза. Динамика средней избираемой температуры была сходной с наблюдавшейся у сенегальского многопёра – к 3 ч она повышалась на 2.4°C, в дальнейшем её изменения становились менее заметными (табл. 2).

На протяжении вторых суток опыта показатели термопреферентного поведения и двигательной активности у сравниваемых видов многопёров значительно различались. Число пе-

Таблица 1. Некоторые характеристики ($M \pm m$) термопреферендного поведения сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*

Показатель	Время от начала опыта, ч							
	0.25	0.5	1	2	3	4	24	48
Число перемещений за 1 ч	67.3 ± 18.6*	51.4 ± 15.0*	38.1 ± 7.4**	10.6 ± 1.9	6.5 ± 1.5	5.0 ± 1.0	5.0 ± 0.9	6.0 ± 0.8
Дальность перемещения, м	0.345 ± 0.03*	0.346 ± 0.05*	0.255 ± 0.04	0.212 ± 0.05	0.152 ± 0.002	0.162 ± 0.01	0.141 ± 0.01	0.150 ± 0.01
Длительность перемещения, с	90.3 ± 28.5**	110.6 ± 36.9*	111.3 ± 20.8*	360.4 ± 50.0	800.0 ± 333.4	895.0 ± 301.7	750.0 ± 202.0	675.0 ± 75.0
Путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	23.6 ± 7.7*	16.7 ± 4.4*	10.7 ± 4.2**	2.4 ± 0.8	1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.9 ± 0.1
Граница термопреферендного диапазона, °С:								
— нижняя	21.5 ± 0.7**	28.6 ± 0.7*	30.7 ± 1.0	31.2 ± 1.0	32.5 ± 0.3	32.7 ± 0.5	33.0 ± 0.5	33.1 ± 0.5
— верхняя	33.7 ± 0.4	34.0 ± 0.3	34.1 ± 0.3	34.2 ± 0.2	34.0 ± 0.1	34.2 ± 0.2	34.3 ± 0.2	34.3 ± 0.2
Ширина преферендного диапазона, °С	12.1 ± 0.8***	5.4 ± 0.8*	3.5 ± 1.1	3.0 ± 1.2	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.1
Температурный сдвиг при перемещении, °С	3.1 ± 0.4*	3.1 ± 0.6*	2.4 ± 0.5	2.0 ± 0.6	1.4 ± 0.05	1.4 ± 0.05	1.3 ± 0.05	1.3 ± 0.05
Скорость изменения температуры при перемещении, °С/с	0.057 ± 0.019*	0.039 ± 0.01*	0.026 ± 0.01	0.006 ± 0.002	0.002 ± 0.0006	0.002 ± 0.0004	0.002 ± 0.0003	0.002 ± 0.0003
Избираемая температура, °С	26.0 ± 0.8***	31.4 ± 0.4**	32.8 ± 0.3*	33.5 ± 0.1	33.7 ± 0.1	33.8 ± 0.1	33.9 ± 0.1	33.9 ± 0.1

Примечание. Значение показателя отличается от соответствующего через 4 ч от начала опыта по критерию Стьюдента при p : * <0.05, ** <0.01, *** <0.001. Здесь и в табл. 2: $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка.

Таблица 2. Некоторые характеристики ($M \pm m$) термопреферендного поведения многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii*

Показатель	Время с начала опыта, ч							
	0.5	1	2	3	4	6	24	48
Число перемещений за 1 ч	31.4 ± 12.1	26.2 ± 8.0	14.5 ± 9.1	5.0 ± 4.0	10.3 ± 3.7	13.3 ± 4.1	29.5 ± 6.6	21.4 ± 8.5
Дальность перемещения, м	0.18 ± 0.05	0.14 ± 0.04	0.27 ± 0.1	0.12 ± 0.08	0.26 ± 0.08	0.29 ± 0.09	0.23 ± 0.05	0.23 ± 0.06
Длительность перемещения, с	81.8 ± 29.2	67.0 ± 19.0	192.1 ± 82.5	57.6 ± 46.4	155.7 ± 49.7	117.2 ± 42.0	74.2 ± 16.9	129.0 ± 40.9
Путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	6.9 ± 2.3	5.9 ± 1.8	3.7 ± 1.4	2.7 ± 2.1	4.1 ± 1.4	5.6 ± 1.5	8.7 ± 1.7	5.6 ± 1.5
Граница термопреферендного диапазона, °С:								
— нижняя	23.8 ± 1.4	24.4 ± 1.1	22.6 ± 0.9	26.8 ± 0.9	24.0 ± 1.2	24.2 ± 1.5	24.7 ± 1.1	25.6 ± 1.1
— верхняя	26.7 ± 1.6*	27.0 ± 1.5	27.1 ± 1.5	29.5 ± 0.8	31.2 ± 1.1	31.8 ± 0.3	31.1 ± 0.5	31.7 ± 0.4
Ширина преферендного диапазона, °С	2.8 ± 1.1	2.9 ± 0.9*	4.4 ± 1.4	2.7 ± 1.1*	7.2 ± 1.9	7.5 ± 1.7	6.4 ± 1.1	6.1 ± 1.3
Температурный сдвиг при перемещении, °С	1.4 ± 0.4	1.1 ± 0.3	2.3 ± 0.8	1.1 ± 0.7	2.6 ± 0.8	2.9 ± 1.0	1.8 ± 0.3	1.8 ± 0.4
Скорость изменения температуры при перемещении, °С/с	0.014 ± 0.004	0.013 ± 0.004	0.009 ± 0.003	0.007 ± 0.005	0.011 ± 0.003	0.015 ± 0.004	0.018 ± 0.003	0.012 ± 0.003
Избираемая температура, °С	26.5 ± 1.7	25.7 ± 1.2	25.2 ± 1.1*	28.9 ± 0.7	28.8 ± 0.7	29.0 ± 0.6	28.3 ± 0.8	29.9 ± 0.3

Примечание. *Значение показателя отличается от соответствующего через 4 ч от начала опыта по критерию Манна–Уитни ($p < 0.05$).

ремещений, совершаемых за час сенегальским многопёром и многопёром Эндлихера, в среднем составляли соответственно 5.5 и 25.4 ($p < 0.05$), а средний путь, проплываемый рыбами за час, — 0.8 и 7.1 м ($p < 0.001$). Ширина преферендного диапазона у сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера была равна соответственно 1.2 и 6.2°C ($p < 0.001$), а средняя скорость изменения температуры при перемещении составляла 0.02 и 0.015°C/с ($p < 0.001$). Средняя избираемая температура у сенегальского многопёра составила 33.9°C, а у многопёра Эндлихера — 29.1°C ($p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования свидетельствуют о наличии термопреферендного поведения у сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера, а также о существенных различиях между этими симпатрическими видами в проявлении термопреферендума. Сенегальскому многопёру присущи низкая двигательная активность, узкий диапазон предпочитаемых температур, сдвинутый в область наибольших значений (рис. 1), и, соответственно, относительно высокий уровень средней избираемой температуры (табл. 1). Многопёр Эндлихера, напротив, характеризуется большей двигательной активностью, более низкой средней избираемой температурой и бóльшим диапазоном предпочитаемых температур, который сдвинут в сторону более низких значений (табл. 2, рис. 2). Наблюдаемые различия показателей термопреферендного поведения могут быть связаны с предпочтением сравниваемыми видами многопёров разных биотопов в населённых ими водоёмах (Moritz, Lalèyè, 2018).

Сенегальский многопёр чаще встречается на мелководных, заросших растительностью прибрежных участках озёр, рек и болот, которые значительно прогреваются в течение дня. Он ведёт малоподвижный образ жизни, в ряде случаев переходит с питания рыбой, водными личинками насекомых и другими гидробионтами на преимущественное использование в пищу имаго насекомых (Raji et al., 2004; Ayoade, Akronine, 2016; Ayoade et al., 2018). Многопёр Эндлихера держится в водоёмах на большем расстоянии от берега, в открытых и более глубоких участках, где вертикальная температурная стратификация выражена сильнее. В рационе многопёра Эндлихера отмечают преобладание мелкой рыбы (Lévêque, 1997; Raji et al., 2004).

Несмотря на различия, выбираемые сенегальским многопёром и многопёром Эндлихера диапазоны температур сходны с термопреферендными диапазонами других видов рыб, населяющих биотопы с похожими температурными условиями. Так, перемещения мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* в термоградиентном поле ограничены диапазоном 15–37°C, а предпочитаемая температура равна 32.2°C (Stauffer, 1986; Boltz et al., 1987). Предпочитаемый температурный диапазон у нильской тиляпии *O. niloticus* составляет 31.0–32.0°C (Beamish, 1970; Nivellet et al., 2019). У чернохвостой тиляпии *Sarotherodon melanotheron* термальная толерантная зона находится в пределах 17–35°C, а предпочитаемая температура равна 33.5°C (Stauffer et al., 1984). Предпочитаемая температура у тиляпии *O. zilli* составляет 38.4°C (Stauffer et al., 1989). Молодь африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* в прибрежье рек встречается на участках с температурой воды от 28 до 32–36°C (Santi et al., 2017).

Сосуществование симпатрических видов рыб возможно, в том числе благодаря пространственному расхождению их по разным экологическим нишам. Температурные условия представляют для рыб и других эктотермов важную компоненту экологической ниши, оказывающую прямое влияние на их физиологические и биохимические процессы (Magnuson et al., 1979). Межвидовая конкуренция экологически близких видов может приводить к дифференциации термальных ниш, что часто наблюдается в водоёмах умеренной климатической зоны (Larsson, 2005; Ohlberger et al., 2008; Ridgway et al., 2022). Большеротый *Micropterus salmoides* и малоротый *M. dolomieu* окуни, обитающие в одних и тех же водоёмах и проявляющие суточную динамику терморегуляционного поведения, предпочитают днём и ночью разные температурные зоны (Reynolds, Casterlin, 1978). Существенно различается предпочитаемая температура у симпатрических и близкородственных европейской ряпушки *Coregonus albula* и *C. fontanae*, обитающих в оз. Штехлин, Германия — 9.0 против 4.2°C (Ohlberger et al., 2008). Не совпадает термопреферендный диапазон у обитающих в прибрежных приливных водоёмах зал. Святого Лаврентия трёхиглой *Gasterosteus aculeatus* и двухиглой *G. wheatlandi* колюшек — 9–12 против 11–14°C, а у живущей здесь же девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* термопреферендный диапазон бимодальный, с границами 9–10 и 15–16°C (Lachance et al., 1987).

Имеющиеся немногочисленные данные подтверждают дифференцировку температурных ниш у симпатрических видов рыб, населяющих тропические водоёмы. Так, средняя избираемая температура и длительность нахождения в разных зонах термоградиентного пространства различается у трёх видов *Nothobranchius*, обитающих совместно в эфемерных водоёмах Мозамбика. Несмотря на то что перемещения этих рыб происходят в равных температурных границах – от 20 до 31°C, средняя избираемая температура у *Nothobranchius furzeri* составляет 25°C, у *N. orthonotus* – 27°C и у *N. pianaari* – 23°C (Žák et al., 2018). Не совпадают температурные ниши у других симпатрических карпозубообразных рыб (Cyprinodontiformes), обитающих в гипертермальных прибрежных водоёмах Белиза, в которых в течение суток температура может варьировать от 26 до 40°C. Карпозубик *Cyprinodon artifrons* предпочитает открытые участки водоёмов, где температура воды достигает максимальных значений, тогда как флоридка *Floridichthys carpio* и гамбузия *Gambusia yucatana* выбирают зоны, где вода прогревается слабее (Heath et al., 1993).

Сенегальский многопёр и многопёр Эндлихера в составе монофилетического семейства Polypteridae входят в разные филогенетические группы (Suzuki et al., 2010; Near et al., 2014). Однако ареалы этих двух видов значительно перекрываются и во многих водоёмах они встречаются совместно. Биология сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера, как и других представителей Polypteridae, всё ещё остаётся слабо изученной. Сведений об образе жизни этих рыб, их питании и предпочитаемых биотопах крайне мало. Результаты нашего исследования позволяют частично компенсировать этот недостаток знаний. Разный термопреферендный диапазон, несовпадение средней избираемой температуры и других показателей термопреферендного поведения указывают на то, что сенегальский многопёр и многопёр Эндлихера занимают в водоёмах разные экологические ниши и разделены пространственно. Это способствует снижению конкуренции между многопёрами при симпатрии и создаёт условия для благополучного их сосуществования. Другой важной адаптацией, облегчающей совместное сосуществование сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера, является их различие по вкусовым предпочтениям к некоторым веществам (Sataeva, Kasumyan, 2022). Совместное действие этих и других поведенческих, физиологических и иных адаптаций обеспечивает длительное сохранение этих древних рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Е.А. Марусову и А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в содержании рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена в рамках научных проектов государственного задания МГУ № 121032300100-5 и 121032300102-9 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. 2013. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 286–314.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>
- Зданович В.В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // Там же. Т. 39. № 1. С. 105–110.
- Константинов А.С., Зданович В.В. 1993. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 1. С. 32–37.
- Литвинов А.С. 1985. Временная и пространственная изменчивость полей температур в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М.: Наука. С. 279–283.
- Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P. et al. 2013. Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources // Ecology. V. 94. № 9. P. 2066–2075.
<https://doi.org/10.1890/12-1200.1>
- Ayoade A.A., Akponine J.A. 2016. Growth and reproductive parameters of *Polypterus senegalus* Cuvier 1829 in Eleiyeye Lake // N. Y. Sci. J. V. 9. № 11. P. 27–31.
<https://doi.org/10.7537/marsnys091116.05>
- Ayoade A.A., Adeyemi S.A., Ayedun A.S. 2018. Food and feeding habits of *Hepsetus odoe* and *Polypterus senegalus* in Eleiyeye Lake, southwestern Nigeria // Trop. Freshw. Biol. V. 27. № 1. P. 43–53.
<https://doi.org/10.4314/tfb.v27i1.4>
- Beamish F.W.H. 1970. Influence of temperature and salinity acclimation on temperature preference of the euryhaline fish *Tilapia nilotica* // J. Fish. Res. Board Can. V. 27. № 7. P. 1209–1214.
<https://doi.org/10.1139/f70-143>
- Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Am. Zool. V. 19. № 1. P. 319–329.
<https://doi.org/10.1093/icb/19.1.319>
- Boltz J.M., Siemen M.J., Stauffer J.R. Jr. 1987. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis*

- mossambicus* (Peters) // Arch. Hydrobiol. V. 110. № 1. P. 143–146.
<https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/110/1987/143>
- Caissie D. 2006. The thermal regime of rivers: a review // Freshw. Biol. V. 51. № 8. P. 1389–1406.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x>
- Coutant C.C. 1977. Compilation of temperature preference data // J. Fish. Res. Board. Can. V. 34. № 5. P. 739–745.
<https://doi.org/10.1139/f77-115>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 10/2023).
- Heath A.G., Turner B.J., Davis W.P. 1993. Temperature preferences and tolerances of three fish species inhabiting hyperthermal ponds on mangrove islands // Hydrobiologia. V. 259. № 1. P. 47–55.
<https://doi.org/10.1007/BF00005964>
- Lachance S., Magnan P., FitzGerald G.J. 1987. Temperature preferences of three sympatric sticklebacks (Gasterosteidae) // Can. J. Zool. V. 65. № 6. P. 1573–1576.
<https://doi.org/10.1139/z87-245>
- Larsson S. 2005. Thermal preference of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta* – implications for their niche segregation // Environ. Biol. Fish. V. 73. № 1. P. 89–96.
<https://doi.org/10.1007/s10641-004-5353-4>
- Lévêque C. 1997. Biodiversity dynamics and conservation: the freshwater fish of tropical Africa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 452 p.
- Lowney C.L. 2000. Stream temperature variation in regulated rivers: evidence for a spatial pattern in daily minimum and maximum magnitudes // Water Resour. Res. V. 36. № 10. P. 2947–2955.
<https://doi.org/10.1029/2000WR900142>
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. 1979. Temperature as an ecological resource // Am. Zool. V. 19. № 1. P. 331–343.
<https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331>
- Moritz T., Lalèye P.R. 2018. Fishes of the Pendjari National Park (Benin, West Africa) // Bull. Fish Biol. V. 18. № 1/2. P. 1–57.
- Near T.J., Dornburg A., Tokita M. et al. 2014. Boom and bust: ancient and recent diversification in bichirs (Polypteridae: Actinopterygii), a relictual lineage of ray-finned fishes // Evolution. V. 68. № 4. P. 1014–1026.
<https://doi.org/10.1111/evo.12323>
- Nivelle R., Gennotte V., Kalala E.J.K. et al. 2019. Temperature preference of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles induces spontaneous sex reversal // PLOS ONE. V. 14. № 2. Article e0212504.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212504>
- Nwonumara G.N., Okogwu O.I. 2021. Seasonal dynamics in water quality and phytoplankton of four tropical rivers in Ebonyi State, southeastern Nigeria // Afr. J. Aquat. Sci. V. 46. № 4. P. 402–413.
<https://doi.org/10.2989/16085914.2021.1924110>
- Ohlberger J., Staaks G.B.O., Petzoldt T. et al. 2008. Physiological specialization by thermal adaptation drives ecological divergence in a sympatric fish species pair // Evol. Ecol. Res. V. 10. P. 1173–1185.
- Paaijmans K.P., Jacobs A.F.G., Takken W. et al. 2008. Observations and model estimates of diurnal water temperature dynamics in mosquito breeding sites in western Kenya // Hydrol. Process. V. 22. № 24. P. 4789–4801.
<https://doi.org/10.1002/hyp.7099>
- Quarcoopome T., Amevenku F.Y.K., Ansa-Asare O.D. 2008. Fisheries and limnology of two reservoirs in Northern Ghana // West Afr. J. Appl. Ecol. V. 12. № 1. N. p.
<https://doi.org/10.4314/wajae.v12i1.45757>
- Raji A., Saidu A.K., Maryam A.T. 2004. Preliminary studies on food and feeding habits of *Polypterus endlicheri* and *Polypterus senegalus* in Lake Chad // Proc. 18th Ann. Conf. Fish. Soc. Nigeria. Owerri: FISON. P. 186–193.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1978. Complementarity of thermoregulatory rhythms in *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu* // Hydrobiologia. V. 60. № 1. P. 89–91.
<https://doi.org/10.1007/BF00018689>
- Ridgway M.S., Bell A.H., Lacombe N.A. et al. 2022. Thermal niche and habitat use by co-occurring lake trout (*Salvelinus namaycush*) and brook trout (*S. fontinalis*) in stratified lakes // Environ. Biol. Fish. V. 106. № 5. P. 941–955.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01368-9>
- Santi S., Rougeot C., Toguyeni A. et al. 2017. Temperature preference and sex differentiation in African catfish, *Clarias gariepinus* // J. Exp. Zool. A. Ecol. Integr. Physiol. V. 327. № 1. P. 28–37.
<https://doi.org/10.1002/jez.2066>
- Sataeva V.V., Kasumyan A.O. 2022. Orosensory preferences and feeding behavior of Cladistia: a comparison of gray bichir *Polypterus senegalus* and saddle bichir *P. endlicherii* (Polypteridae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1501–1520.
<https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>
- Stauffer J.R. Jr. 1986. Effects of salinity on preferred and lethal temperatures of Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters) // J. Am. Water Resour. Assoc. V. 22. № 2. P. 205–208.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1986.tb01876.x>
- Stauffer J.R. Jr., Vann D.K., Hocutt C.H. 1984. Effects of salinity on preferred and lethal temperatures of the blackchin tilapia *Sarotherodon melanotheron* // Ibid. V. 20. № 5. P. 771–775.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1984.tb04760.x>
- Stauffer J.R. Jr., Boltz J.M., Boltz S.E. 1989. Temperature preference of the redbelly tilapia, *Oreochromis zilli* (Gervais) // Arch. Hydrobiol. V. 114. № 3. P. 453–456.
<https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/114/1989/453>
- Suzuki D., Brandley M.C., Tokita M. 2010. The mitochondrial phylogeny of an ancient lineage of ray-finned fishes (Polypteridae) with implications for the evolution of body elongation, pelvic fin loss, and craniofacial morphology in Osteichthyes // BMC Evol. Biol. V. 10. Article 21.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-21>
- Žák J., Reichard M., Gvoždík L. 2018. Limited differentiation of fundamental thermal niches within the killifish assemblage from shallow temporary waters // J. Therm. Biol. V. 78. P. 257–262.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.10.015>

**THERMAL PREFERENCE IN SYMPATRIC BICHIRS: SENEGAL BICHIR
POLYPTERUS SENEGALUS AND SADDLED BICHIR *P. ENDLICHERI*
(POLYPTERIDAE)**

V. V. Zdanovich^{1, *}, V. V. Sataeva¹, and A. O. Kasumyan¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

For the first time for Claudistia it is shown that Senegal bichir *Polypterus senegalus* and saddled bichir *P. endlicherii* exhibit thermopreferential behavior, the features of which differ between the two species. In the thermal-gradient field, the Senegal bichir in comparison to the saddled bichir is characterized by the lower motor activity, narrower range of the preferred temperatures, shifted toward the higher values (32–35 vs. 22–34°C), as well as relatively high mean preferred temperature (33.9 vs. 29.1°C), weighted for the time of occupancy of different temperature zones by the fishes. The differences of thermopreferential behavior we found could be caused by preference for different biotopes of the studied species, the distribution ranges of which overlap significantly.

Keywords: Senegal bichir *Polypterus senegalus*, saddled bichir *Polypterus endlicherii*, thermopreferential behavior, preferred temperature, ecological niche, sympatric species.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.334.1(265.53)

О ПОИМКЕ ПАРУСНИКОВ *ISTIOPHORUS PLATYPTERUS*
(ISTIOPHORIDAE) У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОСТРОВА КУНАШИР
(ОХОТСКОЕ МОРЕ) В СЕНТЯБРЕ 2023 Г.

© 2024 г. Ю. Н. Полтев¹, *, В. Г. Самарский¹

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: poltevyun@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 08.12.2023 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 28.02.2024 г.

Три неполовозрелые особи парусника *Istiophorus platypterus* были обнаружены 27.09.2023 г. в улове ставного невода, выставленного с охотоморской стороны о-ва Кунашир. Представлены описание внешнего вида и результаты морфометрических измерений одной из них. Общая длина исследованного экземпляра 1101.3 мм, длина от вершины верхней челюсти до выемки хвостового плавника – 973.8 мм, длина от вершины верхней челюсти до конца гипуралий – 966.6 мм, длина тела от вершины нижней челюсти до выемки хвостового плавника – 821.5 мм, масса тела – 2.25 кг. Температура поверхностного слоя воды в месте поимки в указанную дату составила 21°C.

Ключевые слова: парусник *Istiophorus platypterus*, морфометрия, внешний вид, температура поверхностного слоя воды, Кунаширский пролив, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875224060112 EDN: QRUWJN

Род *Istiophorus* (парусники) вместе с родами *Istiompax* (один вид – чёрный (индийский) марлин *I. indica*), *Kajikia* (два вида: атлантический белый *K. albida* и полосатый *K. audax* копьеносцы (марлины)), *Makaira* (макайры, два вида: индотихоокеанский голубой *M. mazara* и атлантический голубой *M. nigricans* марлины) и *Tetrapturus* (четыре вида: короткорылый *T. angustirostris*, средиземноморский *T. belone*, южноевропейский *T. georgii* и малый *T. pfluegeri* копьеносцы) представляют семейство Istiophoridae – парусниковые (марлиновые, копьерылые) (Решетников, Котляр, 2022; Fricke et al., 2023). В настоящее время род *Istiophorus* включает лишь один валидный вид – парусник *I. platypterus* (Shaw, 1792), представленный, по мнению одних исследователей (Ferrette et al., 2021), тремя высокоструктурированными циркумтропическими популяциями (Атлантического океана, индо-западной части Тихого океана и восточной части Тихого

океана), по мнению других¹ – четырьмя (Атлантического океана, Персидского залива, индо-западной части Тихого океана и восточной части Тихого океана). В западной части Тихого океана парусник встречается примерно между 45°05' с.ш. и 40°35' ю.ш. (Collette et al., 2006).

К настоящему времени зарубежные исследователи опубликовали множество работ, посвящённых этому виду, в частности, обитающим в водах у восточного побережья Тайваня представителям индо-тихоокеанской популяции (Chiang et al., 2004, 2006a, 2006b, 2009; Wang et al., 2006; Tsai et al., 2014, 2015). Данные отечественных учёных о некоторых особенностях биологии парусника получены в основном в 1960-х гг. (Жаров и др., 1961; Овчинников, 1963; Осипов, 1968). В России этот вид известен из

¹ McDowell J.R. 2002. Genetic stock structure of the sailfish, *Istiophorus platypterus*, based on nuclear and mitochondrial DNA: PhD dissertation. Williamsburg, Virginia: Virginia Inst. Mar. Sci. <https://doi.org/10.25773/v5-2wv9-6970>

зал. Петра Великого (Японское море) (Солдатов, Линдберг, 1930), о его встречаемости в водах у южных Курильских о-вов известно из японского источника (Ueno, 1971). Федоров и Парин (1998) предполагали, что парусник является редким видом в целом для экономической зоны России, в которую заходит лишь в годы заноса тёплых вод. Цель нашей работы – сообщить о первой за период отечественных исследований в Сахалино-Курильском регионе поимке особой парусника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

27.09.2023 г. в улове ставного невода, выставленного в трёх километрах севернее протоки оз. Ильинское (координаты 44°49'52" с.ш., 145°49'52" в.д.) (о. Кунашир, Охотское море) (рис. 1), были отмечены, по крайней мере, три рыбы с высоким спинным плавником и копьевидным выростом рыла. Одну из них сфотографировали непосредственно после поимки и использовали для описания внешнего вида (рис. 2а). Позже, когда пойманные особи уже потеряли прижизненную окраску, их сфотографировали вместе (рис. 2б). Одну из них поместили в морозильную камеру и 18 октября самолётом в замороженном состоянии доставили в Южно-Сахалинск и далее в СахНИРО, где 19 октября её исследовали. Удлинённая часть верхней челюсти особи была обломана на уровне вершины нижней челюсти, и наиболее тонкая часть этого обломка была утеряна (рис. 2в). Также была надломлена вершина нижней челюсти и отсутствовал левый брюшной плавник. Для установления длины верхней челюсти рыбы использовали фотографию особи (рис. 2а) с прижизненной окраской тела (по соотношению длины головы от вершины верхней челюсти к длине головы от вершины нижней челюсти). Для видовой идентификации использовали публикацию Накамуры (Nakamura, 1983).

В своей работе ориентировались на исследование парусника в водах у восточного Тайваня как географически наиболее близких к водам у Сахалина и Южных Курил. В качестве промера длины парусника, как и других копьерых, используют *EFL* (*EOFL*) – длину от заднего края глаза до выемки хвостового плавника (Осипов, 1968; Hernández-Herrera, Ramirez-Rodríguez, 1998; Hernández-Herrera et al., 2000) или *LJFL* – длину от вершины нижней челюсти до выемки хвостового плавника (Hoolihan, 2006; Wang et al., 2006; Tsai et al., 2014). Как и тайваньские

исследователи, мы в настоящей работе использовали *LJFL*. Морфометрические измерения преимущественно проводили согласно схеме, предложенной Накамурой (Nakamura, 1983), но также использовали промеры, встреченные и у других авторов (Hoolihan, 2006; Velayutham et al., 2012; Naputhantri, Perera, 2015). Также использованы следующие обозначения признаков: *UJTL* (*TL*) – общая длина тела, *UJFL* (*FL*) – длина тела по Смитту, *UJSL* (*SL*) – стандартная длина тела. Данные по температуре поверхностного слоя океана получены со станции приёма спутниковых данных TeraScan (спутники серии NOAA-18, 19; MetOp-1, Agra).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно ключу (Nakamura, 1983), первым систематическим признаком копьерых рыб из надсемейства Xiphiidae (отряд Carangiformes) является наличие или отсутствие брюшных плавников. Из всех копьерых он отсутствует только у меч-рыбы *Xiphias gladius*. У изученного нами экземпляра брюшные плавники имеются. Следующим систематическим признаком являются высота первого спинного и длина брюшных плавников. Парусник выделяется среди копьерых и высотой первого спинного плавника, сильно превышающей высоту тела на уровне середины туловища, и длиной лучей брюшного плавника с хорошо развитой перепонкой, достигающих чуть ли не до ануса. Именно такие плавники были у нашего экземпляра. Таким образом, выловленную у западного побережья о-ва Кунашир копьерую рыбу мы идентифицировали как парусник. Исходя из участков обитания представителей трёх его популяций (Ferrette et al., 2021), данную особь отнесли к индо-тихоокеанской популяции.

Морфологические признаки исследованного экземпляра: *UJTL* 1101.3, *UJFL* 973.8, *UJSL* 966.6, *LJFL* 821.5 мм, масса тела 2.25 кг. Максимальная известная *TL* вида – 340.4 см при массе 89.81 кг, максимальная масса – 100.24 кг при *TL* 327.7 см (Nakamura, 1985). Максимальная *LJFL* самок в дрейферных уловах в водах восточного Тайваня – 239 см, самцов – 227 см (Chiang et al., 2009). Согласно результатам обратного расчисления, одногодковые самцы парусника в этих водах достигают *LJFL* 99.9 см, самки – 103.51 см (Chiang et al., 2004). Средняя *LJFL* достижения полового созревания у самок – 166 см, наименьшая – 162 см (Chiang et al., 2006a). Желудок был пуст.

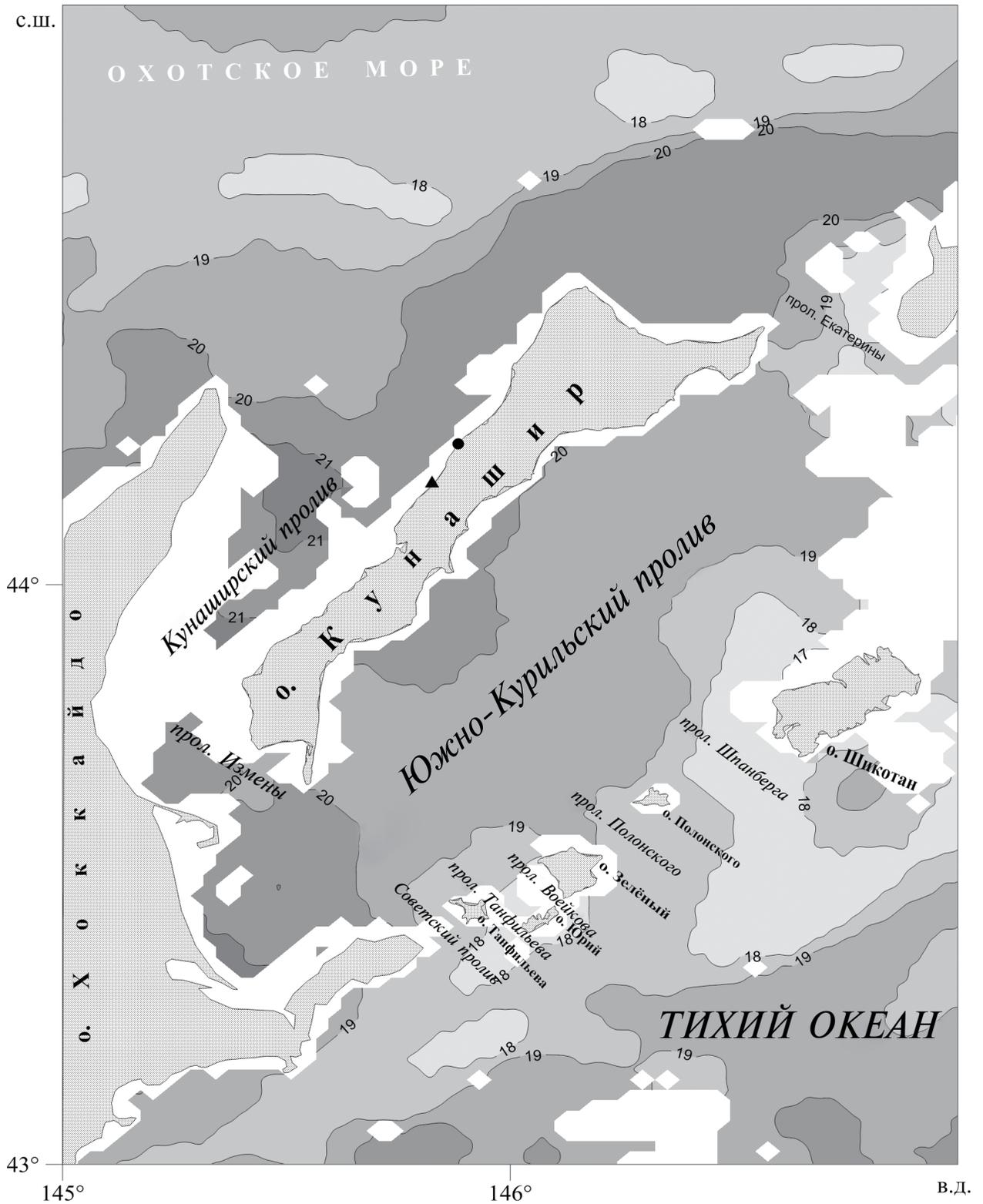


Рис. 1. Места поимок представителей семейства копьерыльных (Istiophoridae): (▲) – парусников *Istiophorus platypterus* 27.09.2023 г.; (•) – неидентифицированной до вида особи в августе 2007 г. (по: Полтев, Соков, 2023). Температура поверхности океана в день поимки парусников (неокрашенные области – участки тумана): (—) – изотермы.

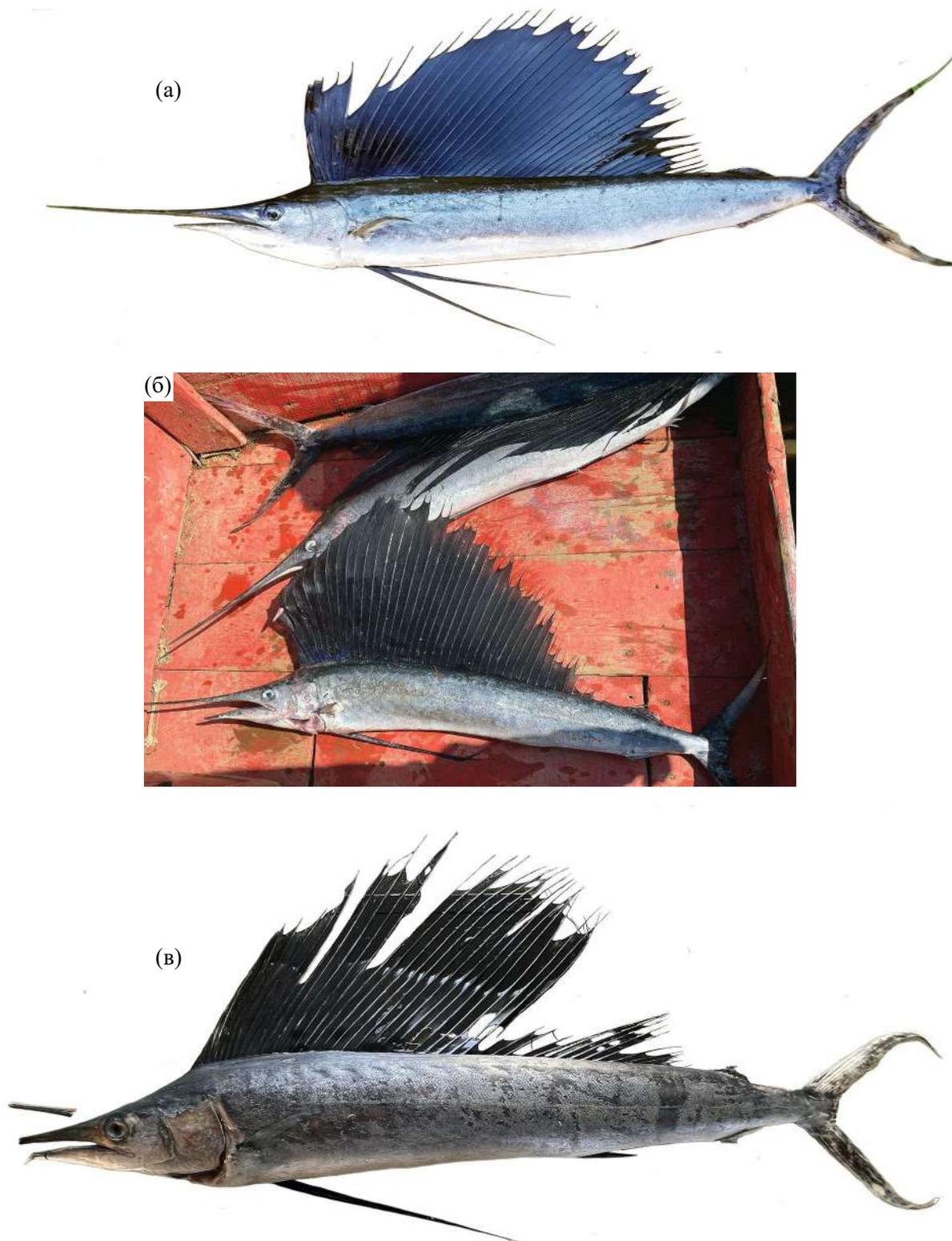


Рис. 2. Внешний вид парусников *Istiophorus platypterus*: а – непосредственно после поимки, б – потерявших прижизненную окраску тела, в – исследованной особи *TL* 1101.3 мм с обломком копьевидного выроста.

Таким образом, исследованная нами особь, пол которой установить не удалось, является неполовозрелой и не достигшей годовалого возраста. Известный предельный возраст самцов парусника – 11, самок – 12 лет (Chiang et al., 2004).

Внешний вид изученного парусника согласуется с описанием Накамуры (Nakamura, 1983, 1985), далее в скобках приведены его данные. Имеющиеся различия, вероятно, связаны с тем, что он описывал взрослых особей, а мы – неполовозрелую. Тело исследованного парусника удлинённое и сжатое с боков. Удлинённый копьевидный вырост округлый в сечении. Задний край верхней челюсти заходит за задний край глаза (рис. 3а). На обеих челюстях и нёбе расположены мелкие пилообразные зубы. Жаберных тычинок нет. Боковая линия довольно чёткая, изгибается над основанием грудного плавника (рис. 3б) и затем продолжается по прямой линии к хвостовому плавнику. Два спинных плавника, первый – большой с 47 (42–49), второй – маленький с шестью (шестью–семью) лучами. Первый спинной плавник парусовидный, с самыми длинными средними лучами, заметно превышающими высоту тела на уровне середины туловища. Длина его первых высоких лучей постепенно растёт и, достигнув максимума у 21-го луча, постепенно уменьшается (первые несколько лучей высокие, слегка уменьшаются к середине, затем становятся выше и, наконец, постепенно уменьшаются). Данный плавник заканчивается непосредственно перед вторым спинным плавником. Длина основания второго спинного плавника почти такого же размера, как и второго анального плавника. Два анальных плавника, в первом 11 (12–17), во втором шесть (шесть–семь) лучей. В грудных плавниках 20 (18–20) лучей. Брюшной плавник с одним ключим и несколькими мягкими лучами с хорошо развитой мембраной. Он значительно длиннее грудного и заходит за анальное отверстие (почти доходит до анального отверстия). Для брюшных плавников, как и для первых спинного и анального, в теле имеются желобки (рис. 3в). Хвостовой плавник глубоко вильчатый и мощный с двойными килями с каждой боковой стороны (рис. 3г). Анус расположен рядом с началом первого анального плавника.

Описание парусника приводим в сравнении с данными Солдатова и Линдберга (1930) по особи длиной 294 см (далее в скобках приведены результаты их измерений). В длине тела по Смитту наибольшая высота тела укладывается 8.0 раза (7.7),

длина головы от вершины верхней челюсти – 2.7 раза (3.0); длина рыла от вершины верхней челюсти до переднего края глаза – 3.7 раза (4.1), от вершины нижней челюсти – 8.7 раза (9.6); длина основания первого спинного плавника – 2.1 раза (около 2.0), второго спинного – 25.5 раза (около 24.0), первого анального – 9.6 раза (около 23.0), второго анального – 25.3 раза (24.0); высота наиболее длинного (21-го) луча первого спинного плавника – 3.1 раза (около 3.0); длина грудного плавника – 12.1 раза (6.4), правого брюшного – 3.7 раза (5.0). Диаметр глаза укладывается в длину головы от вершины верхней челюсти 17.7 раза (около 16.0). Для большинства признаков получены близкие значения. Исключением являются длины первого анального (различие более чем в два раза) и грудного (около двух раз) плавников.

Спинная сторона исследованного экземпляра серая, боковая – серебристо-голубая без продольных полос, вентральная – белая. Мембрана первого спинного плавника лазурно-синяя. У особи, описанной Солдатовым и Линдбергом (1930), тело тёмно-синее с дорсальной стороны, серебристо-беловатое с брюшной, светло-синее с коричневыми вкраплениями с латеральной стороны, на которой заметны ~ 20 рядов продольных полос, образованных множеством светло-голубых круглых точек. Жаров с соавторами (1961) отмечали, что свежевывловленные особи парусника ярко окрашены с преобладанием лилово-голубых тонов, мёртвые рыбы со временем тускнеют. Такая же потускневшая окраска наблюдается у описанных нами особей (рис. 2б, 2в). Как и у многих других видов рыб, среди парусников встречаются особи-альбиносы (Vidaurri-Sotelo et al., 2005).

Роль характерных для парусников особенностей строения тела частично объясняет Накамура (Nakamura, 1983): желоба используются для складывания плавников при преследовании добычи. Копьевидный вырост, сформированный предчелюстными костями (Нельсон, 2009), очевидно, служит для нанесения ударов по жертвам. Первый спинной плавник, согласно Тинсли (Tinsley, 1964 – цит. по: Nakamura, 1983), выполняет функции паруса, защиты от хищников, регулятора сложных движений, орудия для концентрирования жертв в косяки сферической формы. Последняя функция связана с защитным поведением пелагических рыб, косяки которых при угрозе нападения образуют компактную форму шара с постоянным движением внутри него для большей дезориентации хищника (Kasumyan,



Рис. 3. Морфологические черты исследованного парусника *Istiophorus platypterus* TL 1101.3 мм: а – расположение заднего края верхней челюсти относительно глаза, б – изгиб боковой линии; в – фрагмент брюшного плавника, сложенного в желобок; г – двойные кили на хвостовом плавнике.

Pavlov, 2023). Судя по всему, увеличение с помощью плавника размеров парусника усиливает восприятие рыбами-жертвами опасности и приводит к перестроению их косяков на защитную форму. Хищники этим пользуются, нанося удары копьевидным выростом по шару.

В водах у восточной части Тайваня состав пищи парусника характеризуется большим разнообразием, включая целый ряд прибрежных, бентосных, пелагических и мезопелагических рыб, но в основном жертвами становятся наиболее распространённые здесь виды (Tsai et al., 2015), особенно *Auxis rochei* (Tsai et al., 2014). Можно предположить, что в район поимки у южных Курильских о-вов парусники проникли вслед за объектами питания, занесёнными тёплыми водами и не распространёнными в этой акватории. На рис. 2б видно, что пойманные экземпляры парусника близки по размеру. Это согласуется с информацией о том, что в японских водах косяки парусника состоят или из молодежи

(EFL 55–110 см), или из взрослых особей (EFL 145–235 см), редко образуя смешанные скопления (Nakamura, 1985). В нашем случае в ставной невод зашли рыбы, по-видимому, из небольшой группы парусников, объединённых по размерному принципу.

Парусника, проводящего в зависимости от района обитания большую часть времени в поверхностном 10- (Hoolihan, 2006; Mourato et al., 2014) или 50-метровом (Chiang et al., 2013) слоях в диапазоне температур 21–28°C (Collette et al., 2022), относят к океаническим и эпипелагическим рыбам (Nakamura, 1985). Однако с учётом случаев нахождения его особей на глубинах, превышающих 100 и даже 500 м (Mourato et al., 2014) парусник является океаническим интерзональным видом или, по терминологии Парина (1968), никтоэпипелагическим. Это наименее океанический из всех копьерылых рыб вид, наиболее часто встречающийся и распределяющийся с наибольшей плотностью вблизи материко-

вых побережий и островов (Collette et al., 2022). У восточного побережья Тайваня парусники проводят >85% времени в верхнем равномерно перемешанном слое выше ~50 м, иногда совершая вертикальные перемещения от 0 до 214 м в температурном диапазоне от 30.0 до 17.8°C, более интенсивные в дневное время. Распределение особей по глубинам ограничивается разницей в температуре воды на ~6–8°C относительно температуры поверхности моря (Chiang et al., 2011, 2013).

По данным станции приёма спутниковой информации, температура поверхности океана на участке поимки парусника у охотоморского побережья о-ва Кунашир составила 21°C. Причём прогретые до такой температуры водные массы распространялись и до южной части о-ва Итуруп. Предполагаем, что и в этой части Южных Курил парусники могли быть встречены. Интересно, что в конце августа 2007 г. (рис. 1) недалеко от места поимки парусников также в ставном неводе были обнаружены останки неидентифицированного до вида представителя копьерых рыб (Полтев, Соков, 2023). Представляется, что заход копьерых рыб с тёплыми водами в охотоморские воды у о-ва Кунашир – обычное явление, а случаи их поимки в ставные невода не единичны. Однако в силу различных обстоятельств такие случаи остаются неизвестными.

После проведения соответствующих морфометрических промеров парусника передали в Сахалинский краеведческий музей для изготовления чучела.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят владельца компании ООО «Береговое предприятие прибрежного рыболовства “Айленд Фиш Инвест” А.А. Урумянца за сохранение и доставку в СахНИРО одного из пойманных парусников, а также ведущего научного сотрудника лаборатории океанологии СахНИРО Д.М. Ложкина за предоставленную информацию по температуре поверхностного слоя воды в районе южных Курильских о-вов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жаров В.Л., Карпеченко Ю.Л., Мартинсен Г.В. 1961. Тунцы и другие объекты тунцового промысла. М.: Рыб. хоз-во, 114 с.

Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком, 880 с.

Овчинников В.В. 1963. Парусник // Рыб. хоз-во. № 11. С. 7–9.

Осинов В.Г. 1968. Океанские пелагические рыбы. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 64 с.

Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука, 186 с.

Полтев Ю.Н., Соков Д.А. 2023. О поимке представителя сем. копьерых *Istiophoridae* в водах Кунаширского пролива // Вестн. Сахалин. музея. № 4. С. 119–121.

Решетников Ю.С., Котляр А.Н. 2022. Словарь названий рыб на шести языках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 838 с.

Солдатов В.К., Лундберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 574 с.

Федоров В.В., Парин Н.В. 1998. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны). М.: Изд-во ВНИРО, 154 с.

Chiang W.-C., Sun C.-L., Yeh S.-Z., Su W.-C. 2004. Age and growth of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in waters off eastern Taiwan // Fish. Bull. V. 102. № 2. P. 251–263.

Chiang W.-C., Sun C.-L., Yeh S.-Z. et al. 2006a. Sex ratios, size at sexual maturity, and spawning seasonality of sailfish *Istiophorus platypterus* from eastern Taiwan // Bull. Mar. Sci. V. 79. № 3. P. 727–737.

Chiang W.-C., Sun C.-L., Yeh S.-Z. et al. 2006b. Spawning frequency and batch fecundity of sailfish (*Istiophorus platypterus*) (*Istiophoridae*) in waters off eastern Taiwan // Zool. Stud. V. 45. № 4. P. 483–490.

Chiang W.-C., Sun C.-L., Wang S.-P. et al. 2009. Analysis of sex-specific spawning biomass per recruit of the sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the waters off eastern Taiwan // Fish. Bull. V. 107. № 3. P. 265–277.

Chiang W.-C., Musyl M.K., Sun C.-L. et al. 2011. Vertical and horizontal movements of sailfish (*Istiophorus platypterus*) near Taiwan determined using pop-up satellite tags // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 397. № 2. P. 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.11.018>

Chiang W.-C., Kawabe R., Musyl M.K. et al. 2013. Diel oscillations in sailfish vertical movement behavior in the East China Sea // J. Mar. Sci. Technol. V. 21. № 7. P. 267–273. <https://doi.org/10.6119/JMST-013-1220-15>

Collette B.B., McDowell J.R., Graves J.E. 2006. Phylogeny of recent billfishes (Xiphiidae) // Bull. Mar. Sci. V. 79. № 3. P. 455–468.

Collette B.B., Di Natale A., Fox W. et al. 2022. *Istiophorus platypterus* // The IUCN Red List of threatened species 2022: e.T170338A46649664. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T170338A46649664.en>

Ferrette B.L.S., Mourato B., Hazin F.H.V. et al. 2021. Global phylogeography of sailfish: deep evolutionary lineages with implications for fisheries management // Hydrobiologia. V. 848. № 17. P. 3883–3904. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04587-w>

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/2023).

- Haputhantri S.S.K., Perera H.A.C.C.* 2015. Estimation of length–weight relationship and some morphometric relationships of Indo-Pacific Sailfish (*Istiophorus platypterus*) using biological data of gillnet fishery and longline fishery in Sri Lanka // Meet. Doc. WPB. 13th session IOTC. IOTC–2015–WPB13–22. Victoria, Seychelles: IOTC, 17 p.
- Hernández-Herrera A., Ramírez-Rodríguez M.* 1998. Spawning seasonality and length at maturity of sailfish (*Istiophorus platypterus*) off the Pacific coast of Mexico // Bull. Mar. Sci. V. 63. № 3. P. 459–467.
- Hernández-Herrera A., Ramírez-Rodríguez M., Muhlia-Melo A.* 2000. Batch fecundity and spawning frequency of sailfish (*Istiophorus platypterus*) off the Pacific coast of Mexico // Pac. Sci. V. 54. № 2. P. 189–194.
- Hoolihan J.P.* 2006. Age and growth of Indo-Pacific sailfish, *Istiophorus platypterus*, from the Arabian Gulf // Fish. Res. V. 78. № 2–3. P. 218–226.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.11.019>
- Kasumyan A.O., Pavlov D.S.* 2023. Protective function of a fish school // J. Ichthyol. V. 63. № 7. P. 1297–1319.
<https://doi.org/10.1134/S0032945223070093>
- Mourato B.L., Carvalho F., Musyl M. et al.* 2014. Short-term movements and habitat preferences of sailfish, *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae), along the southeast coast of Brazil // Neotrop. Ichthyol. V. 12. № 4. P. 861–870.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20130102>
- Nakamura I.* 1983. Systematics of the billfishes (Xiphiidae and Istiophoridae) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 28. № 5/6. P. 255–396.
- Nakamura I.* 1985. FAO species catalogue. Billfishes of the World. An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. FAO Fish. Synop. V. 5. № 125. Rome: FAO, 65 p.
- Tsai C.-N., Chang W.-C., Sun C.-L. et al.* 2014. Trophic size-structure of sailfish *Istiophorus platypterus* in eastern Taiwan estimated by stable isotope analysis // J. Fish Biol. V. 84. № 2. P. 354–371.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12290>
- Tsai C.-N., Chiang W.-C., Sun C.-L. et al.* 2015. Stomach content and stable isotope analysis of sailfish (*Istiophorus platypterus*) diet in eastern Taiwan waters // Fish. Res. V. 166. P. 39–46.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.10.021>
- Ueno T.* 1971. List of marine fishes from the waters of Hokkaido and its adjacent regions // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. № 13. P. 61–102.
- Velayutham R., Veeramuthu S., Kesavan K.* 2012. Length–weight relationship and morphometrics of the sailfish, *Istiophorus platypterus* (Shaw & Nodder) from Parangipettai, Southeast coast of India // Asian Pac. J. Trop. Biomed. V. 2. № 1. Suppl. P. S373–S376.
[https://doi.org/10.1016/s2221-1691\(12\)60190-7](https://doi.org/10.1016/s2221-1691(12)60190-7)
- Vidaurre-Sotelo A.L., Macias-Zamora R., Cabello M.G.* 2005. Albinism in sailfish (*Istiophorus platypterus*) found in the coast of Colima, Mexico // Pakistan J. Biol. Sci. V. 8. № 4. P. 669–671.
<https://doi.org/10.3923/pjbs.2005.669.671>
- Wang S.-P., Sun C.-L., Yeh S.-Z. et al.* 2006. Length distributions, weight–length relationships, and sex ratios at lengths for the billfishes in Taiwan waters // Bull. Mar. Sci. V. 79. № 3. P. 865–869.

ON THE CAPTURE OF SAILFINS *ISTIOPHORUS PLATYPTERUS* (ISTIOPHORIDAE) IN WATERS OFF THE WEST COAST OF KUNASHIR ISLAND (SEA OF OKHOTSK) IN SEPTEMBER 2023

Yu. N. Poltev¹, * and V. G. Samarsky¹

¹*Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

*E-mail: poltevyun@sakhniro.vniro.ru

Three immature specimens of Indo-Pacific sailfish *Istiophorus platypterus* have been found in a catch using a fixed net from the Sea of Okhotsk side of Kunashir Island on September 27, 2023. Data of morphometric measurements of one of them are presented. The total length of the studied specimen was 1101.3 mm, fork length (FL) was 973.8 mm, standard length (SL) was 966.6 mm, lower jaw–fork length (LJFL) was 82.15 cm, and body weight was 2.25 kg. The temperature of the water surface layer in the catch site was 21°C on the date of the capture.

Keywords: Indo-Pacific sailfish *Istiophorus platypterus*, morphometry, external appearance, temperature of the water surface layer, Kunashirsky Strait (Sea of Okhotsk).

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ СЕРГЕЕВИЧА АЛЕКСЕЕВА (16.06.1959–11.10.2024)



Выдающийся отечественный ихтиолог и эволюционист, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии развития РАН Сергей Сергеевич Алексеев скончался 11 октября 2024 г. после тяжёлой болезни.

Сергей Сергеевич родился 16 июня 1959 г. в Москве в знаменитом роддоме № 7 имени Грауэрмана на Арбате, где появился на свет кумир нашего поколения Булат Окуджава. Отец, Сергей Петрович Алексеев (1922–2008), в Великую Отечественную войну был лётчиком-инструктором на штурмовиках Ил-2, но после тяжёлой травмы, полученной при крушении самолёта, оставил авиацию. Позднее он окончил вечернее отделение Оренбургского педагогического института по специальности “история”, стал редактором издательства “Детская литература”, а впоследствии — известным детским писателем. Мама, Валентина Алексеевна, имела два высших образования, после рождения сына преподавала английский язык в Институте иностранных языков (ныне Московский государственный лингвистический университет).

Детство и юность Сергея прошли в Москве в родительском “писательском доме” на Красноармейской улице недалеко от метро “Аэропорт”. В детстве он много времени проводил и в Киеве, у деда, который пристрастил его к рыбной ловле и, как считал Сергей, определил будущую профессию. Позднее, в школьные годы, вместе с другом

Андреем Беловым Сергей много занимался рыбалкой и собирал коллекцию рыб. Он учился в английской спецшколе в Леонтьевском переулке, с восьмого класса посещал кружок юных биологов и краеведов на Арбате. В 1975 г., за год до окончания школы, Сергей стал победителем школьной биологической олимпиады, организуемой Биологическим факультетом МГУ. На ней он познакомился с Михаилом Валентиновичем Миной, который стал его наставником на многие годы. Тогда же в журнале “Бюллетень МОИП” увидела свет первая научная статья Сергея, написанная в соавторстве с А.В. Беловым и посвящённая расселению обыкновенного горчака в водоёмах Московской области.

Окончив школу с золотой медалью, Сергей в 1976 г. поступил на Биологический факультет МГУ. Для него наступило счастливое время новых знакомств, романтики, путешествий по огромной стране — Советскому Союзу. Будучи почитателем книг Григория Федосеева, Владимира Арсеньева и Олега Куваева, он готовил себя к суровым испытаниям первопроходцев, длительным переходам с рюкзаком, ночёвкам у костра, расчётам запасов продуктов и снаряжения. Сергей Сергеевич очень рано получил охотничий билет, и ему от деда досталось замечательное облегчённое бельгийское ружьё, которое всегда сопровождало и кормило его в экспедициях. Навыки полевой работы впоследствии были доведены до совершенства, что позволило проводить зимние экспедиции в суровых условиях Забайкалья и Якутии, куда, за неимением дорог и денежных средств в 1970–1990-е гг., приходилось часто добираться “... пешком и только с рюкзаком, и лишь в сопровождении отваги”, как пел Юрий Визбор.

Студенческие экспедиции с опытным полевым руководителем Валерием Андреевичем Максимовым и научным руководителем Ксенией Александровной Савваитовой на озёра Забайкалья, в дельту Лены и в низовья Амура, на реки Мы и Большая Ирка, впадающие в Охотское море, определили научный интерес Сергея Сергеевича к изучению механизмов видо- и формообразования лососёвых рыб (Salmonidae), а именно ленков рода *Brachymystax* и гольцов рода *Salvelinus*, изучению которых он и посвятил главную часть своей научной жизни.

С отличием завершив университетское обучение в 1981 г., Сергей Сергеевич поступил в

аспирантуру на кафедру ихтиологии МГУ. Темой его кандидатской работы стало изучение структуры рода *Brachymystax*, населяющего огромный ареал в Сибири от бассейна Оби до Приморья и от Заполярья до Монголии и Китая. К началу этой работы было известно о существовании острорылых и тупорылых форм ленка в нескольких бассейнах сибирских рек и на Дальнем Востоке. Благодаря незаурядному организационному таланту, Сергею Сергеевичу удалось собрать огромный материал — 36 выборок ленков (в том числе из пяти участков симпатрии острорылых и тупорылых форм) в бассейнах рек Амур, Лена, Уда, Обь, Селенга, оз. Байкал и в Приморье. Так, в сезон 1983 г. Сергей Сергеевич вместе с коллегой, М.Ю. Пичугиным, успел в июне собрать нерестящихся ленков в притоках Подкаменной Тунгуски, с ним же в июле—августе в течение 24 суток обловить горные озёра Верхнекатунского хребта и верхнее течение Катунки (более 300 км по карте и вдвое больше на самом деле, учитывая горный рельеф и множество перевалов), а в конце августа с другой коллегой, М.А. Свириденко (Груздевой), посетить в Охотском море о. Большой Шантар, на который они попали на случайной барже. Они пересекли остров с проводником, местным промысловым охотником, и собрали в разных реках не только ленков, но и впервые обнаружили в тундровой р. Средняя уникальную речную популяцию микижи *Parasalmo mykiss* (позднее внесённую в Красную книгу РФ). Московские ихтиологи рисковали зазимовать на этом острове, просидев несколько недель на берегу в ожидании какого-нибудь корабля и питаясь впроголодь, и только активное вмешательство мамы Сергея Сергеевича — её звонки из Москвы — помогли вывезти молодых учёных попутным вертолётном.

Итогом исследований ленков стала широко принятая в настоящее время гипотеза (сформулированная С.С. Алексеевым в соавторстве с М.В. Миной и А.С. Кондрашовым) о параллельных клинах, сформировавшихся в результате встречного расселения особей и смещения признаков. Несбывшейся мечтой Сергея Сергеевича осталась экспедиция в китайскую провинцию Шаньси, чтобы исследовать предковые популяции ленка.

После защиты кандидатской диссертации в 1985 г. Сергей Сергеевич исследовал формы гольцов в чукотских озёрах, полиморфных усачей (род *Barbus*) оз. Тана в Эфиопии и трансформацию лжеосмана-нагорца *Schizopygopsis stoliczkaei* из речной в озёрную форму в Сарезском озере на Памире, помогал собирать живую икру арктических гольцов *Salvelinus alpinus* с подлёдным осенне-зимним нерестом в озёрах Забайкалья. С 1989 г. Сергей Сергеевич из МГУ перешёл на работу в Институт биологии развития РАН и вернулся к изучению гольцов в озёрах на севере Забайкалья, знакомых ему со студенческих лет — со времени участия в экспедициях К.А. Савваитовой и В.А. Максимова.

В середине 1990-х гг. С.С. Алексеев приступил к реализации разработанного им обширного плана исследований гольцов на изолированном участке ареала в Забайкалье. Постепенно стали разворачиваться уникальные по широте географического охвата труднодоступных озёр и разнообразию применяемых методических подходов работы. Странностями Сергея Сергеевича сформировалась группа коллег-единомышленников (главным образом из Москвы и Иркутска), надолго ставших деятельным ядром этой программы. Только за первых два десятилетия работ было пройдено более 3500 км пеших маршрутов, более 1 тыс. км сплавов, свыше 500 км составили вертолётные маршруты. В ходе поисковых работ обследованы 97 озёр Байкальской горной страны, неоднократно переизучены все ранее известные на территории популяции гольца, впервые описаны 23 новые популяции. С привлечением российских и зарубежных специалистов эта группа рыб была изучена с помощью морфологических, разнообразных генетических (включая кариологию) и экологических методов. Всем коллегам, кому довелось работать с Сергеем Сергеевичем, известна его неутомимость и скрупулёзность при получении научных фактов и осторожность в их трактовке.

Планы полного изучения особенностей жизненного цикла разных экологических форм гольцов требовали проведения работ в разные сезоны. Исследователь пришёл к идее основать в центре изолированного участка ареала гольца круглогодичный стационар и в 2014 г. на собственные деньги приобрёл большой дом с участком в старом забайкальском селе Чара. Опора на эту базу позволила вывести работы на новый уровень. В следующие несколько лет на стационаре появился целый парк техники для бездорожья: гусеничный вездеход, два высокопроходимых грузовика, два снегохода, другая мототехника. Экспедиция получила новые, ранее недоступные, организационные возможности. Начался этап углублённых исследований, в ходе которого на примере нескольких наиболее характерных популяций учёному удалось вскрыть множество экологических механизмов, обусловивших уникальное своеобразие забайкальских гольцов. В Москве зима проходила не менее напряжённо: обработка собранных коллекций (с многократными возвратами к исходному материалу, промерами и пересчётами), подготовка публикаций (множество новых данных требовали осмысления и интерпретации), тщательное планирование новых походов (Сергей Сергеевич придумал и своими руками создал несчётное множество разных устройств для сбора образцов и приспособлений для автономной жизни в зимней тайге, сам шил огромные тёплые палатки).

В результате 40-летнего изучения гольцов Забайкалья С.С. Алексеев с соавторами документировали их распространение, описали 36 популяций



С.С. Алексеев в разные годы жизни: а – май 1980 г., низовья р. Амур, слева направо: М.Ю. Пичугин, М.А. Груздева (Свириденко), Ю.И. Царёв, С.С. Алексеев, В.А. Максимов; б – август 1983 г., о. Большой Шантар; в–з – Северное Забайкалье: в – ноябрь 1988 г., оз. Леприндокан, слева направо: М.Ю. Пичугин, А.А. Зюзин, С.С. Алексеев; г – июль 2001 г., оз. Леприндокан, С.С. Алексеев с сыновьями Владимиром и Алексеем; д – июль 2010 г., оз. Амур; е – август 2014 г., оз. Каларский Даватчан; ж – август 2016 г., оз. Токко; з – апрель 2018 г., оз. Кирялта-3.

со множеством случаев дивергенции симпатрических и парапатрических форм. Выявили значительные различия в степени морфологической и генетической дивергенции и репродуктивной изоляции форм в разных озёрах. Показали, что экологической основой симпатрической дивергенции форм является, как правило, расхождение пищевых ниш. Установили значительные различия в сроках и местах нереста симпатрических форм, обеспечивающие репродуктивную изоляцию в ряде озёр. В одном из них впервые в России найдена форма гольца с зимне-весенним пиком нереста, симпатричная с осенненерестующей и парапатричная с летненерестующей формами; подобная ситуация ранее нигде не отмечалась. Впервые обнаружены кариотипические различия между симпатрическими формами *S. alpinus* complex. Показано, что в Забайкалье большинство “пучков”-форм возникло в результате симпатрического формообразования, а не множественных инвазий, что свидетельствует о широком распространении этого типа формообразования у арктических гольцов. Впервые выявлены онтогенетические переходы (“горизонтальные трансформации”) между симпатрическими формами гольцов, находящимися на ранних стадиях дивергенции. С нашей точки зрения, стараниями Сергея Сергеевича гольцы Забайкалья превратились в модельную группу для изучения дивергентной эволюции пресноводных рыб.

Велик вклад Сергея Сергеевича в изучение арктических гольцов и в других районах Сибири. С применением морфоэкологических и молекулярно-генетических методов проведено комплексное исследование арктических гольцов Сибири, основанное на оригинальных данных по 53 локальностям. В итоге показано, что гольцы, обитающие на большей части территории Сибири, родственны гольцам Европы. Впервые обнаружено широкое распространение на северо-восточных побережьях Сибири арктической гольцов с митохондриальным геномом северной мальмы *S. malma*, попавшим к их предкам в результате интрогрессивной гибридизации с нею; одна такая популяция обнаружена в бассейне средней Колымы. Высказано предположение о том, что в Восточной Сибири, где, в отличие от Европы и Северной Америки, в ледниковые периоды не было сплошного покровного оледенения, а имели место отдельные оледенения горных районов, гольцы переживали эти периоды не в немногих удалённых от современного ареала рефугиумах, а были широко распространены в горных, предгорных и равнинных водоёмах, в том числе в непосредственной близости от населённых ими в настоящее время озёр. В Забайкалье их основными местообитаниями в ледниковые периоды, видимо, были крупные ледниково-подпрудные озёра, такие как Верхневитимское, Верхнечарское и Верхнеолёкминское, что согласуется

с полученными генетическими данными. Показано родство гольцов Забайкалья с гольцами из бассейна верхней/средней Яны, указывающее на северное происхождение первых; получены свидетельства проникновения гольцов в бассейн Байкала из прилежащих частей бассейна Лены через Байкало-Ленский водораздел, а также их распространения через Алдано-Индибирский водораздел.

Сергей Сергеевич показал, что основным направлением морфологической эволюции арктических гольцов во внутренних районах Сибири является связанное со специализацией к планктонному типу питания увеличение числа жаберных тычинок далеко за пределы, известные для популяций Европы и северных побережий Сибири. Продемонстрировал параллельное возникновение популяций многотычинковых гольцов в разных районах Сибири и в разных локальностях внутри этих районов, связанное со специализацией к планктонному типу питания, а также параллельную пedomорфную редукцию окостенений в разных популяциях. Эти положения вошли в его докторскую диссертацию “Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири”, блестяще защищённую в 2016 г. на Биологическом факультете МГУ.

Значение работ Сергея Сергеевича не ограничивается изучением эволюции двух групп лососёвых рыб Северной Азии. Существенным вкладом в эволюционную теорию явилось выявление множественности экологических и онтогенетических механизмов радиации пресноводных рыб, когда к сходному эволюционному эффекту – возникновению симпатрических форм – приводят различные процессы дифференциации исходных популяций. Ярким свидетельством значения работ Сергея Сергеевича является длительное сотрудничество со многими коллективами зарубежных специалистов и публикации совместных работ в престижных изданиях. Нельзя не упомянуть и международное общество любителей гольцов (ISACF – International Society of Arctic Char Fanatics), авторитетнейшем членом которого Сергей Сергеевич был на протяжении десятилетий.

В дополнение к талантам исследователя, натуралиста и землепроходца Сергей Сергеевич обладал ярким даром стихосложения. Большинство событий его жизни находили отражения в стихах, которыми на протяжении многих лет он с присущей ему скромностью радовал только своих друзей и родственников. Ещё он обладал несомненным талантом человеческого общения, основанным на доброте и глубоком уважении ко всем встречавшимся на его жизненном пути. Эти качества привлекали к нему многочисленных друзей и коллег и

позволяли сотрудничать с самыми разными людьми в его бесчисленных путешествиях.

Его занятия наукой были бы невозможны без поддержки семьи, которая была с ним до последнего дня его жизни.

Будучи тяжело больным, Сергей Сергеевич организовал и профинансировал изучение его коллегами ещё одной группы забайкальских озёр, планы этих работ были готовы ещё несколько лет назад. В одном из крайне своеобразных водоёмов была найдена новая популяция арктического гольца, которая стала уже 36-й известной в изолированном участке ареала вида в Забайкалье и 27-й, обнаруженной стараниями учёного. Эта новость обрадовала Сергея Сергеевича всего за несколько дней до его ухода.

Стационар в Чаре он передал сотрудникам Иркутского государственного университета, чтобы исследования озёр Забайкалья продолжали его коллеги и последователи. И это лучшая память об учёном.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ

С.С. АЛЕКСЕЕВА

1977. Наблюдения над европейским горчаком *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch, 1782) в Московской области, в бассейне реки Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. С. 59–63. (соавтор: Белов А.В.).

1981. Характеристика симпатрических форм ленка (род *Brachymystax*) из озера Леприндокан и реки Кунда // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ. С. 181–201.

1982. Обнаружение личинок миноги (Petromyzonidae) в Московской области // Вопр. ихтиологии. Т. 22. № 3. С. 502–503.

1983. Многомерный статистический анализ морфологических признаков симпатрических форм ленка рода *Brachymystax* (Salmonidae) из водоемов бассейнов рек Лены и Амура // Там же. Т. 23. № 2. С. 193–208 (соавторы: Борисовец Е.Э., Мина М.В.).

Морфо-экологическая характеристика ленков (Salmonidae, *Brachymystax*) из бассейна Амура и из р. Уды // Зоол. журн. Т. 62. № 2. С. 193–208.

1985. К оценке параллельной изменчивости некоторых морфологических признаков лососевидных и ее роли в формировании структуры рода *Brachymystax* // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 21–26 (соавтор: Мина М.В.).

Микижа *Salmo mykiss* Walbaum (Salmonidae) Шантарских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 25. № 1. С. 68–73 (соавтор: Свириденко М.А.).

К вопросу о морфологии и распространении двух форм ленка рода *Brachymystax* Günther (Salmonidae) в бассейне Лены // Там же. Т. 25. № 4. С. 597–602 (соавтор: Кириллов А.Ф.).

К познанию фенетической структуры рода *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae): о формах ленков в бассейне Оби // Зоол. журн. Т. 64. № 4. С. 549–561 (соавтор: Мина М.В.).

Симпатрические формы ленка (род *Brachymystax*) бассейна Витима // Биол. науки. № 3. С. 41–48.

1986. Параллельные клины как результат встречного расселения особей и смещения признаков: анализ ситуации в роде *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 65. № 2. С. 227–234 (соавторы: Мина М.В., Кондрашов А.С.).

Морфология головы ленков из бассейна Селенги и их положение в структуре р. *Brachymystax* (Salmonidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. № 2. С. 36–40.

1989. Ленок *Brachymystax lenok* из рек острова Сахалин и его фенетические отношения с ленками из водоемов материковой части Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 2. С. 328–330 (соавтор: Дудник Ю.И.).

1990. Онтогенетическая изменчивость диагностических признаков острорылого и тупорылого ленка: о возможной роли гетерохронии в становлении разнообразия рода *Brachymystax* // Зоол. журн. Т. 69. № 7. С. 80–88.

Формы ленков рода *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) в свете данных популяционно-генетического анализа // Там же. Т. 69. № 8. С. 76–90. (соавторы: Осинцов А.Г., Ильин И.И.).

1993. Данные о закладке сошника у некоторых лососевидных рыб (Salmonoidei) в связи с вопросами их филогении // Там же. Т. 72. № 4. С. 97–105.

1994. Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высш. шк., 334 с. (соавторы: Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И.).

О роли гетерохронии в формировании морфологических различий “крупных” и “мелких” африканских усачей (*Barbus*, Cyprinidae) (по данным исследования видов фауны Эфиопии) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 3. С. 316–330.

Формирование морфологических различий между острорылым и тупорылым ленком (род *Brachymystax*, Salmonidae) в онтогенезе и роль гетерохронии в их дивергенции // Там же. Т. 34. № 6. С. 759–773.

1996. Small “large barbs” spawning in tributaries of Lake Tana: what are they? // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 85–96 (соавторы: Mina M.V., Dgebuadze Y.Yu., Mironovsky A.N.).

1997. К изучению рыб, внесённых в Красную Книгу РСФСР: формы гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из забайкальского озера Большой Намаракит (морфология, кариология, экология, популяционная структура) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 588–602 (соавторы: Пичугин М.Ю., Крысанов Е.Ю.).

Глубоководный карликовый голец — третья форма *Salvelinus alpinus* из забайкальского озера Даватчан // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 32 (соавтор: Пичугин М.Ю.).

- Новые данные о распространении и биологии гольца *Salvelinus alpinus* в Забайкалье // Там же. С. 33 (соавтор: Пичугин М.Ю.).
- 1998.** Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 328–337 (соавтор: Пичугин М.Ю.).
- 1999.** Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Там же. Т. 39. № 1. С. 48–55 (соавторы: Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П.).
- Observations on reproduction of the lake Tana barbs // J. Fish Biol. V. 54. № 2. P. 417–423. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00840.x> (соавторы: Dgebuadze Y.Y., Mina M.V., Golubtsov A.S.).
- Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // ISACF Inform. Ser. № 7. P. 71–86 (соавторы: Pichugin M.Y., Samusenok V.P.).
- 2000.** Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293–311 (соавторы: Пичугин М.Ю., Самусенок В.П.).
- О редукции скелетных элементов у гольцов *Salvelinus alpinus* Забайкалья и путях формирования морфологических особенностей длиннопёрой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi* // Там же. Т. 40. № 4. С. 446–456.
- Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (Северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 105. № 4. С. 22–41 (соавторы: Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П., Швелева Н.Г.).
- 2001.** Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и её значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 465–480 (соавтор: Кириллов А.Ф.).
- 2002.** Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 97–114. <https://doi.org/10.1023/A:1016050018875> (соавторы: Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu.).
- 2003.** Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Силиан-Кюёль (бассейн реки Яны): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 58–72 (соавторы: Осинев А.Г., Кириллов А.Ф.).
- Распространение и морфология осторыльких и тупорыльких ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae) Восточной Сибири // Там же. Т. 43. № 3. С. 311–333 (соавторы: Кириллов А.Ф., Самусенок В.П.).
- Морфоэкологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озёр Охотско-Колымского региона // Там же. Т. 43. № 5. С. 639–649 (соавторы: Гудков П.К., Кириллов А.Ф.).
- Озёрный арктический голец *Salvelinus alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Там же. Т. 43. № 6. С. 842–846 (соавторы: Макарова О.Л., Смирин Э.М.).
- Comparative phylogeography of salmonid fishes (Salmonidae) reveals late to post-pleistocene exchange between three now-disjunct river basins in Siberia // Divers. Distrib. V. 9. № 4. P. 269–282. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00024.x> (соавторы: Froufe E., Knizhin I., Alexandrino P., Weiss S.).
- 2004.** Ихтиофауна Шантарских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 42–58 (соавторы: Груздева М.А., Скопец М.Б.).
- 2005.** Comparative mtDNA sequence (control region, ATPase 6 and NADH-1) divergence in *Hucho taimen* (Pallas) across four Siberian river basins // J. Fish Biol. V. 67. № 4. P. 1040–1053. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00807.x> (соавторы: Froufe E., Knizhin I., Weiss S.).
- 2006.** Тупорылькие ленки (род *Brachymystax*: Salmoniformes, Salmonidae) бассейна Оби: новые данные по морфологии и аллозимной изменчивости // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 478–494 (соавтор: Осинев А.Г.).
- Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Там же. Т. 46. № 5. С. 616–629 (соавторы: Самусенок В.П., Матвеев А.Н., Гордеева Н.В. и др.).
- 2008.** MN class II α polymorphism in local and global adaptation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // Immunogenetics. V. 60. № 6. P. 325–337. <https://doi.org/10.1007/s00251-008-0290-6> (соавторы: Conejeros P., Phan A., Power M. et al.).
- The evolutionary history of sharp- and blunt-snouted Lenok (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)) and its implications for the paleo-hydrological history of Siberia // BMC Evol. Biol. V. 8. № 1. Article 40. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-40> (соавторы: Froufe E., Alexandrino P., Weiss S.).
- 2009.** Круглоротые (Cyclostomata) и рыбы (Pisces) водоемов бассейна верхнего течения реки Лены // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II. Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 448–473 (соавторы: Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л.).
- Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 4. P. 487–505. <https://doi.org/10.1007/s10641-009-9548-6> (соавторы: Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A.).

- Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. № 2. P. 368–392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x> (соавторы: Bajno R., Reist J.D., Gordeeva N.V. et al.).
- 2010.** Генетическая дифференциация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья, выявленная по микросателлитным маркерам // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 293–304 (соавторы: Гордеева Н.В., Осинов А.Г., Матвеев А.Н., Самусенок В.П.).
- 2012.** Global major histocompatibility Class II β (mh-II β)-polymorphism in Arctic charr *Salvelinus alpinus* // J. Fish Biol. V. 81. № 4. P. 1158–1174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03350.x> (соавторы: Conejeros P., Power M., Dixon B.).
- 2013.** Charr studies across countries, continents and decades: aspects of ecology, evolution, genetics and management // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 779–780. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100032> (соавтор: Glubokovskiy M.K.).
- Extant and extinct forms of arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // Ibid. V. 53. № 10. P. 792–803. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100020> (соавторы: Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N. et al.).
- 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> (соавторы: Гордеева Н.В., Матвеев А.Н., Самусенок В.П. и др.).
- First mtDNA sequencing of Volga and Ob basin taimen *Hucho taimen*: European populations stem from a late Pleistocene expansion of *H. taimen* out of western Siberia and are not intermediate to *Hucho hucho* // J. Fish Biol. V. 85. № 2. P. 530–539. <https://doi.org/10.1111/jfb.12428> (соавторы: Marić S., Snoj A., Askeyev O. et al.).
- Differentiation of sympatric arctic char morphotypes using major histocompatibility class II genes // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 3. P. 586–594. <https://doi.org/10.1080/0028487.2014.880734> (соавторы: Conejeros P., Phan A., Power M. et al.).
- 2015.** Parallel evolutionary divergence in arctic char *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 1. P. 96–115. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014> (соавторы: Gordeeva N.V., Matveev A.N., Samusenok V.P.).
- 2016.** The role of *Salvelinus* in contemporary studies of evolution, trophic ecology and anthropogenic change // Hydrobiologia. V. 783. P. 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2999-9> (соавторы: Knudsen R., Klemetsen A., Adams C.E., Power M.).
- 2017.** On the origin and phylogenetic position of arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from lake Cherechen (Middle Kolyma River basin): controversial genetic data // Polar Biol. V. 40. № 4. P. 777–786. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4> (соавторы: Osinov A.G., Volkov A.A., Sergeev A.A. et al.).
- 2018.** Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 659–669. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050107> (соавторы: Гордеева Н.В., Кириллов А.Ф., Вокин А.И., Самусенок И.В.).
- 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> (соавторы: Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В., Самусенок В.П. и др.).
- Биоразнообразие и структура биоты озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 30. С. 58–92. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.30.58> (соавторы: Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др.).
- Разнообразие сроков и гидрологических условий размножения аллопатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озера Забайкалья // Матер. Междунар. науч. конф. “Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения”. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 12–16 (соавторы: Пичугин М.Ю., Самусенок В.П., Гордеева Н.В. и др.).
- Особенности раннего онтогенеза эндемичной карликовой глубоководной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex // Там же. С. 87–92 (соавтор: Пичугин М.Ю.).
- Reproductive strategies of arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) forms in Kiryalta lakes, Transbaikalia, Russia // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 113–136. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3894-y> (соавторы: Pichugin M.Y., Samusenok V.P., Gordeeva N.V. et al.).
- 2020.** Первые находки пестроногого подкаменщика *Cottus cf. poecilopus* Heckel, 1837 в бассейне Байкала // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 31. С. 30–51. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.31.30> (соавторы: Андреев Р.С., Матвеев А.Н., Самусенок В.П. и др.).
- Биология рыб озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Там же. Т. 32. С. 50–82. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.32.50> (соавторы: Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др.).
- Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish // PLoS Genetics. V. 16. № 4. Article e1008658. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658> (соавторы: Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A. et al.).
- 2021.** 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> (соавторы: Самусенок В.П., Юрьев А.Л., Матвеев А.Н. и др.).

Обнаружение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) и пестроногого подкаменщика *Cottus* cf. *poecilopus* (Cottidae) в бассейне Верхней Ангары на водоразделе с системой Лены: новые данные о путях вселения представителей ленской ихтиофауны в бассейн Байкала // Там же. Т. 61. № 3. С. 314–325. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030036> (соавторы: Самусенок В.П., Матвеев А.Н., Андреев Р.С. и др.).

Новые данные о распространении трёх филогенетических линий арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в областях их контакта на севере восточной Сибири // Там же. Т. 61. № 5. С. 545–552. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030036> (соавторы: Гордеева Н.В., Кириллов А.Ф., Романов В.И., Пичугин М.Ю.).

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> (соавторы: Андреев Р.С., Вокин А.И., Гордеева Н.В. и др.).

К 25-летию работы Забайкальского гидробиологического отряда // Там же. Т. 38. С. 135–140 (соавторы: Самусенок В.П., Матвеев А.Н.).

2022. Fatty acid composition and contents of fish of genus *Salvelinus* from natural ecosystems and aquaculture // Biomolecules. V. 12. № 1. Article 144. <https://doi.org/10.3390/biom12010144> (соавторы: Gladyshev M.I., Makhrov A.A., Baydarov I.V. et al.).

2023. Особенности раннего онтогенеза карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр Токко и Большое Леприндо (Забайкалье). 1. Чистые формы // Вопр. ихтиологии Т. 63. № 6. С. 675–703. <https://doi.org/10.31857/S004287522306019X> (соавторы: Пичугин М.Ю., Коростелёв Н.Б.).

Profound and rapid allopatric differentiation of arctic charr *Salvelinus alpinus* on a microgeographic scale // Hydrobiologia. V. 850. № 5. P. 1021–1043. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05064-8> (соавторы: Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Yuriev A.L. et al.).

2024. Особенности раннего онтогенеза карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр Токко и Большое Леприндо (Забайкалье) в экспериментальных условиях. 2. Реципрокные гибриды // Вопр. ихтиологии Т. 64. № 5. С. 537–561. <https://doi.org/10.31857/S0042875224050022> (соавторы: Пичугин М.Ю., Коростелёв Н.Б.).

The role of temporal reproductive isolation, trophic polymorphism and growth rate fluctuations in the diversification of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Kalarskii Davatchan, Transbaikalia, Russia // Hydrobiologia. V. 851. № 9. P. 2099–2123. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05441-x> (соавторы: Samusenok V.P., Gordeeva N.V., Yur'ev A.L. et al.).

2025. Contrasting levels of sympatric divergence within lacustrine Arctic charr *Salvelinus alpinus* forms flock: high differentiation between size forms, low differentiation between seasonal races // Ibid. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05642-y> (соавторы: Tambovtseva V.G., Samusenok V.P., Yur'ev A.L. et al.).

А.С. Голубцов, Н.Б. Коростелев,
М.Ю. Пичугин, В.П. Самусенок