

СОДЕРЖАНИЕ

Том 65, Номер 5, 2025

Морфологическое и генетическое разнообразие пыжьяновидных сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae) в водоёмах Сибири

Н. А. Бочкарев

511

Новые данные о морфологии *Myoxocephalus scorpioides* (Cottidae) из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря и анализ изменчивости некоторых диагностических признаков вида

Е. А. Поезжалова-Чегодаева

531

Генетическая изменчивость и родственные связи *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae)

О. А. Радченко, А. В. Петровская

542

Зоогеографическое районирование севера европейской части России по составу пресноводной ихтиофауны

А. П. Новоселов

558

Распределение и некоторые аспекты биологии *Lycodes* cf. *brashnikovi* (Zoarcidae) у тихоокеанского побережья Камчатки с замечаниями о видовом составе рода *Lycodes* в этом районе

Ю. К. Курбанов

577

Биологические параметры *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) прибрежной акватории юго-западной части Крыма в 2020–2022 гг.

П. И. Дончик

590

Продолжительность эмбрионального и личиночного развития кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на островах Сахалин и Итуруп

В. Г. Самарский, А. М. Каев, Л. А. Животовский

605

Влияние температуры на спонтанную двигательную активность многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii* (Polypteridae)

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

618

Гистологическая структура печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Leuciscidae) из изолированной популяции озера Киделю (Республика Алтай)

Н. И. Кочетков, Д. Л. Никифоров-Никишин, Г. А. Романенко, Д. Г. Елизарьев,
О. А. Черенков, В. А. Климов, К. В. Гаврилин

625

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Обнаружение морской собачки-павлина *Salaria pavo* (Blenniidae) в Керченском проливе
(Крымский полуостров) и некоторые её эколого-поведенческие особенности

В. В. Шаганов

640

УДК 597.553.2:575

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЫЖЬЯНОВИДНЫХ СИГОВ *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE) В ВОДОЁМАХ СИБИРИ

© 2025 г. Н. А. Бочкарев^{1, 2, *}

¹Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН — ИСиЭЖ СО РАН,
Новосибирск, Россия

²Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: nikson_1960@mail.ru

Поступила в редакцию 17.10.2024 г.

После доработки 17.03.2025 г.

Принята к публикации 17.03.2025 г.

Сиговые рыбы (Salmonidae: Coregoninae) — важные компоненты субарктических и субальпийских водных экосистем Палеарктики. В большинстве сибирских арктических водоёмов они по численности занимают доминирующее положение. Наиболее многочисленны и морфологически разнообразны пыжьяновидные сиги *Coregonus lavaretus* sensu lato, среди которых описано несколько форм/видов с отложенным таксономическим статусом. Большинство морфологически значительно различающихся форм/видов пыжьяновидных сигов обитают на периферии всего ареала сиговых рыб. Генетический анализ сигов в большинстве случаев позволяет уточнить таксономический статус спорных видов и проанализировать их филогенетические отношения. Однако известны случаи, когда результаты морфологических и генетических исследований противоречат друг другу, и встаёт вопрос о применении дополнительных методов анализа. В нашей работе предпринята попытка проанализировать вопросы происхождения и дифференциации одних из наиболее сложных в таксономическом отношении форм/видов сигов на основе современных морфологических и генетических методов анализа.

Ключевые слова: *Coregonus*, сиг-пыжьян, митохондриальная ДНК, морфология, генетика, филогения, Сибирь.

DOI: 10.7868/S3034514625050016

В пресных и солоноватых водоёмах Голарктики сиговые рыбы по численности занимают одно из доминирующих положений (Biology ..., 1970; Решетников, 1980). Их выделяют в отдельное подсемейство Coregoninae Bonaparte, 1845 в составе семейства Salmonidae отряда Salmoniformes. Подсемейство включает три рода: *Prosopium* Jordan, 1878, *Stenodus* Richardson, 1836 и *Coregonus* Linnaeus, 1758. В родах *Prosopium* и *Stenodus* содержится относительно небольшое число видов, и только род *Coregonus* имеет сложную, а у некоторых видов и внутривидовую, структуру. Наиболее запутанным (сложным

в таксономическом отношении) считается комплекс *C. lavaretus*, который по разным оценкам включает от 20 до 100 экологических форм, часть из которых претендует на собственный таксономический статус (Берг, 1948; Правдин, 1954; Решетников, 1980; Bernatchez, Dodson, 1991; Bernatchez et al., 1991; Бодали и др., 1994; Reist et al., 1998; Богущкая, Насека, 2004; Kahilainen, Østbye, 2006; Kottelat, Freyhof, 2007). Наибольшее число экологических форм было описано для горных альпийских озёр и водоёмов Фенноскандии. В Сибири в состав комплекса входит большинство форм/видов пыжьяновид-

ных сигов, включая формы/виды сигов водоёмов п-ова Чукотка и оз. Байкал, которых относят к подвиду *C. lavaretus pidschian* (Исаченко, 1925; Берг, 1948; Михин, 1959; Новиков, 1966; Шапошникова, 1968, 1974; Кириллов, 1972; Гундризер, 1978; Калашников, 1978; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980; Карасев, 1987; Kottelat, 2006).

В больших озёрах Южной Сибири (Телецкое, Большое и Малое Капылюши, Доронг, Орон Витимский) обычно насчитывают не более двух форм/видов сигов. Как правило, это среднетычинковый планктофаг и малотычинковый бентофаг. В оз. Байкал, несмотря на его размеры и значительный геологический возраст, сиги представлены тремя хорошо обособленными видами: много/среднетычинковым байкальским омулем *C. migratorius* (Georgi, 1775), малотычинковыми байкальским озёрным сигом *C. baicalensis* Dybowski, 1874 и озёрно-речным сигом Исаченко *C. fluviatilis* Issatschenko, 1925 (Исаченко, 1925; Крогиус, 1933; Кожов, 1947; Краснощеков, 1981; Слабодянюк и др., 1996; Смирнов и др., 2009). И только из относительно небольшой по размерам Баунтовской системы озёр описано максимальное для сибирских водоёмов число (восемь) разнотычинковых, разночешуйчатых форм/видов сигов. Именно в водоёмах Южной Сибири присутствуют и описаны классические пары симпатрических сигов: сиг Правдина *C. l. pravdinellus* Dulkeit, 1949 — телецкий сиг *C. l. pidschian* n. *smitti* Warpachowski, 1900; баунтовский сиг *C. l. baunti* (Mukhomedyarov, 1948) — сиг-пыжьян *C. l. pidschian* (Gmelin, 1789); оронский сиг *C. l. oronensis* Kalashnikov, 1968 — сиг-пыжьян (Мухомедияров, 1948; Дулькейт, 1949; Гундризер, 1978; Калашников, 1978; Скрыбин, 1979; Гундризер и др., 1981; Bochkarev et al., 2013; Бочкарев и др., 2022). В больших арктических озёрах Таймыр, Хантайское, Кутарамакан, в устьях и дельтах рек Анабар, Анадырь, Енисей, Индигирка, Колыма, Лена, Обь, Оленёк, Пясины, Яна тоже обнаружены симпатрические пары малотычинковых, и в большинстве случаев малочешуйчатых, форм/видов. Значительной их части были присвоены собственные названия — колымский (юкагирский) сиг *C. l. pidschian* n. *jucagiricus* Drjagin (Berg), 1932, гыданский сиг *C. l. pidschian* n. *gydanus* Shaposhnikova, 1941, озёрный норильский сиг (чемогор) *C. l. pidschian* n. *norilensis* Logashev, 1940, сиг-моккегор *C. l. pidschian* n. *mokshegor* Ostroumov, 1937, оленёкский сиг *C. l. pidschian* n. *oleneki* Michin, 1959, *C. l. pidschian* *pjasinae* Ostroumov, 1937, сиг-хеню *C. l. pidschian* n. *ajaklien* Logashev, 1940 и другие,

в настоящее время редко используемые (Остругов, 1937; Логашев, 1940; Шапошникова, 1941; Берг, 1948; Михин, 1959).

При изучении питания сигов со средним и большим числом жаберных тычинок в Евразии было показано, что их географическое распределение в первую очередь связано с температурным режимом водоёмов. Соответственно, большинство форм/видов много/среднетычинковых сигов было обнаружено в более тёплых водоёмах северо-западной части Евразии. Тогда как в Сибири число популяций много/среднетычинковых форм/видов сигов невелико, и все они сосредоточены в озёрах, расположенных в истоках крупных рек. Малотычинковые формы/виды сигов бентофагов распространены повсеместно и встречаются почти во всех бассейнах рек Евразии, впадающих в моря Северного Ледовитого океана. Обоснованно предполагается, что современные экологические формы/виды сформировались относительно недавно в постледниковых водоёмах, возникших в результате таяния большого Скандинавского ледника (Kirkpatrick, Selander, 1979; Решетников, 1980; Vuorinen et al., 1993; Бодали и др., 1994; Svärdson, 1979, 1998; Østbye et al., 2006; McDermid et al., 2007). Считается, что число жаберных тычинок генетически детерминировано, и при описании форм/видов большинство исследователей ориентируется на них, как на главный таксономический признак (Koelz, 1931; Kliwer, 1970; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980; Китаев, 1983). Сигов подразделяют на мало-, средне- и многотычинковые формы/виды (Himberg, 1970; Решетников, 1980). Соответственно числу жаберных тычинок пыжьяновидные сиги осваивают две трофические экологические ниши — планктофагов соотносят с много- и среднетычинковыми ситами, бентофагов и рыбадных хищников относят к малотычинковым. Питание молодью рыб у сигов из сибирских водоёмов встречается редко, и доля рыб в составе пищи незначительна (Романов, Бочкарев, 2009; Bochkarev et al., 2017). В некоторых водоёмах малотычинковые сиги в летний период характеризуются смешанным питанием и даже способны полностью переключаться на питание зоопланктоном, в других — они более консервативны (Бочкарев, Зуйкова, 2009а, 2009б; Бочкарев и др., 2017а). Следует отметить, что не все авторы считали число жаберных тычинок главным таксономическим признаком (Gasowska, 1960; Шапошникова, 1974; Østbye et al., 2005). Известно, что число жаберных тычинок в искусственно созданных

популяциях европейской ряпушки за относительно короткий срок с момента заселения достоверно увеличивается (Vonlanthen et al., 2009; Bittner et al., 2010). Отечественные исследователи подтверждают эти данные (Боровикова, Малин, 2020). В процессе изучения структуры питания симпатрических сигов Телецкого озера авторы обнаружили прямую достоверную положительную связь числа жаберных тычинок с пластическими признаками жаберно-челюстного аппарата. Наличие таких корреляций свидетельствует о том, что число жаберных тычинок находится под сильным давлением естественного отбора. И, соответственно, их число может изменяться, адаптируясь к размерам потребляемых жертв, за относительно короткий промежуток времени в заметных пределах, что делает вклад этого признака в филогенетические исследования менее информативным, чем предполагалось ранее (Зуйкова, Бочкарев, 2008).

По числу прободённых чешуй в боковой линии (как и по числу жаберных тычинок) сигов подразделяют на много-, средне- и малочешуйчатые формы/виды. Выявить закономерности их расселения пытались немногие специалисты. Причиной низкой популярности этого признака были работы, демонстрирующие влияние низких температур на закладку миомеров (Hubbs, 1922; Татарко, 1968; Levin, 2010; Левин, 2011). В подтверждение этой гипотезы принимали тот факт, что при прочих равных условиях число прободённых чешуй в арктических популяциях сигов всегда ниже, чем у сигов, обитающих в водоёмах умеренной зоны (Кириллов, 1972). Из отечественных авторов на распространение данного признака в популяциях обратил внимание Гундризер (1978), анализируя морфологическую изменчивость сигов из водоёмов Республики Тыва, где в соседних озёрах зарегистрированы популяции с разным числом чешуй в боковой линии.

Известно, что в большинстве сибирских водоёмов доминируют малочешуйчатые формы/виды. Однако в водоёмах Байкальской рифтовой зоны (БРЗ) обитают только многочиселуйчатые формы/виды сигов. На периферии БРЗ (бассейны рек Енисей и Лена) много- и малочешуйчатые сиги могут обитать в соседних, часто тесно связанных, водоёмах (Бочкарев, Зуйкова 2009б; Бочкарев и др., 2022). Такое контрастное распределение признака, известное в научной литературе как “уступ”, маркирует зоны вторичной интерградации (Майр, 1968). Отсутствие

корреляций между числом прободённых чешуй в боковой линии с пластическими признаками, а также особенности географического распространения разночешуйчатых форм/видов (рис. 1), позволяют с высокой долей вероятности считать число чешуй признаком, близким к эволюционно нейтральному (Бочкарев, Зуйкова, 2009б).

Широкое применение молекулярно-генетических методов в популяционных исследованиях рыб началось в конце прошлого века. Они значительно дополнили сведения по разнообразию форм/видов пыжьяновидных сигов. Для их дифференциации были выбраны несколько кодирующих белок (*ND1*, *ND3*, *Cyt b*) митохондриальных генов (Politov et al., 2000; Sukhanova et al., 2000, 2012; Bochkarev et al., 2017; Бочкарев и др., 2023). Дополнительно использовали внутренний транскрибируемый спейсер (ITS1) ядерной ДНК (ядДНК), который доказал свою пригодность для идентификации сиговых рыб как на уровне рода, так на видовом уровне (Sajdak, Phillips, 1997; Sukhanova et al., 2004; Bochkarev et al., 2021b; Бочкарев, 2022). В результате генетических исследований была доказана обособленность чира *C. nasus* (Pallas, 1776), байкальского и арктического *C. autumnalis* (Pallas, 1776) омулей, тугуна *C. tugun* (Pallas, 1814), уссурийского сига *C. ussuriensis* Berg, 1906. В то же время оказалось, что европейская *C. albula* (Linnaeus, 1758) и сибирская *C. sardinella* Valenciennes, 1848 ряпушки, пелядь *C. peled* (Gmelin, 1789) и пенжинский омуль *C. subautumnalis* Kaganowsky, 1932 характеризуются почти идентичной по структуре митохондриальной ДНК (мтДНК). Идентичную мтДНК (одни и те же последовательности) имеют муксун *C. muksun* (Pallas, 1814) и большая часть симпатричных пыжьяновидных сигов группы *C. lavaretus* s.l. Байкальский омуль и байкальский озёрный сиг тоже имеют общую структуру мтДНК. Близкими последовательностями в мтДНК характеризуются почти все разнотычинковые, морфологически различные южно-сибирские формы/виды сигов, в том числе сиг Правдина, весенненерестующий баунтовский сиг и другие эндемичные формы. В то же время у некоторых малотычинковых форм сигов (известных среди специалистов как *natio*), а именно у сига Исаченко, сига-вострыка *C. anaulorum* Chereshevnev, 1996, юкагирского сига, а также ряпушковидного сига из оз. Баунт *C. karasjovi* Bogdanov, 2022, была обнаружена видоспецифичная мтДНК (Politov et al., 2000; Sukhanova et al., 2002; Смирнов и др., 2009; Bochkarev et al.,

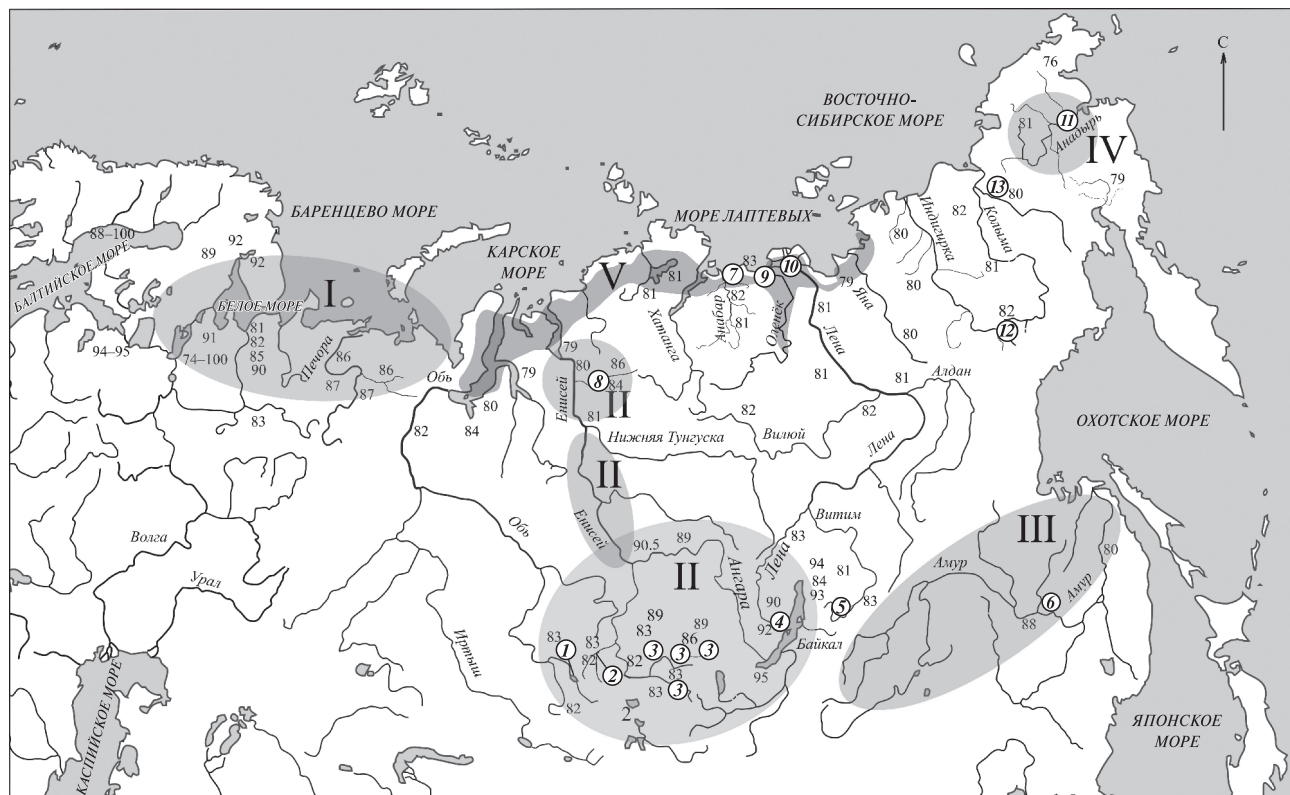


Рис. 1. Карта-схема распределения числа прободённых чешуй в боковой линии изученных форм/видов пыжьяновидных сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* в водоёмах Евразии (1–13): 1 — Телецкое озеро; 2 — р. Большой Абакан, оз. Каракул; 3 — водоёмы Тоджинской котловины бассейна р. Большой Енисей; 4 — бассейн оз. Байкал; 5 — Баунтовская система озёр, бассейн р. Витим; 6 — бассейн р. Амур; 7 — р. Анабар; 8 — бассейн Хантайского озера; 9 — бассейн р. Оленёк; 10 — дельта р. Лена; 11 — бассейн р. Анадырь; 12 — оз. Ичелях, бассейн р. Индигирка; 13 — оз. Илirней, бассейн р. Колыма. I–V — зоны вторичной интерградации (по: Правдин, 1954; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980; Bochkarev et al., 2011; Ильмаст и др., 2016).

2013, 2017, 2021b; Бочкарев и др., 2018; Bogdanov, Knizhin, 2022). В соответствии с полученными результатами были предложены концепции, снимающие противоречия между оригинальной морфологией у части форм/видов сигов и отсутствием у них же видоспецифичной мтДНК (Балдина и др., 2008; Смирнов и др., 2009; Боровикова, Будин, 2020). Одни авторы полагали, что отсутствие видоспецифичной мтДНК напрямую указывает на низкий таксономический статус изучаемых группировок и их эволюционную молодость, другие, ориентируясь на существенные морфологические различия форм, предполагали их древность и высокий таксономический статус. Третьи указывали на высокие адаптивные возможности пыжьяновидных сигов, допуская, что морфологическая дифференциация форм/видов сигов может значительно опережать генетическую. Между тем, выявленная интрогрессия мтДНК у родственных видов сигов снимает большую часть выявленных противоречий (за счёт быстрого замещения мтДНК) и не от-

вергает возможность значительной дифференциации этих форм/видов (Бочкарев, 2022).

С появлением генетических инструментов у отечественных и зарубежных учёных вновь возник, угасший было, интерес к вопросам таксономии и формообразования сигов. В результате недавнего пересмотра таксономического статуса альпийских сигов по комплексу морфологических и генетических признаков было описано семь новых видов (Selz, Seehausen, 2023). Морфогенетические исследования сигов из водоёмов Сибири тоже дали свои результаты. Так, на основе различий в экологии, морфологии и мтДНК был подтверждён видовой статус нескольких форм/видов сигов (Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2017b; Bochkarev et al., 2021b; Bogdanov, Knizhin, 2022; Vasil'eva et al., 2024). На основании географического распределения существенно морфологически различающихся и значительно генетически удалённых групп пыжьяновидных сигов было сделано заключение о том, что большая их часть обитает по окраинам

всего ареала сиговых рыб рода *Coregonus*, тогда как в центральной части ареала находятся более однообразные (морфологически и генетически) популяции/формы.

В нашей работе будет рассмотрена морфологическая и генетическая изменчивость наиболее удалённых форм/видов пыжьяновидных сигов, в отношении таксономического статуса которых отечественные специалисты долгое время не могут прийти к единому заключению. Предположительно высокая степень дифференциации большинства из них приведёт в дальнейшем к пересмотру таксономического статуса как отдельных форм, так и всей группы *C. lavaretus* в целом.

ФОРМЫ/ВИДЫ ПЫЖЬЯНОВИДНЫХ СИГОВ

Сиги бассейна Телецкого озера. Наиболее известной симпатрической парой форм/видов сигов в Сибири являются осенненерестующие сии из Телецкого озера (Дулькейт, 1949). Они представляют собой типичную для южносибирских водоёмов пару — малотычинковый озёрный всеядный сиг, ранее описанный как телецкий сиг, и среднетычинковый озёрный планктофаг сиг Правдина. Обе формы/вида малочешуйчатые. Диаметральные взгляды специалистов на их экологию и внешний облик привели к противоположным взглядам на их систематику (Решетников, 1980; Гундризер и др., 1981; Журавлев, 2003; Бочкарев, Зуйкова, 2006; Голубцов и др., 2007; Bockharev et al., 2011). Соответственно, авторы придерживаются различных взглядов и на их происхождение. Большинство специалистов полагают, что эти симпатрические сии сформировались в результате дифференциации в Телецком озере от единого предка, что хорошо соотносится с гипотезой адаптивной радиации. Подтверждением тому служит отсутствие у сига Правдина видоспецифичной мтДНК. Другие полагают, что в больших озёрах верхнего течения сибирских рек (в том числе и Телецком озере) наблюдаются последствия расселения относительно древних видов сигов, численность одного из которых на последнем этапе своей эволюции подверглась катастрофическому сокращению, а также произошла гибридизация, которая сопровождалась потерей видоспецифичной мтДНК. Такой сценарий описан для множества форм/видов как водных, так и сухопутных животных (Babik et al., 2005; Bittner et al., 2010; Hailer et al., 2012; Bockharev et al., 2013; Картавцев,

2013). Генетический анализ фрагмента генов *16S RNA—tRNA—Leu—ND1—tRNA^{Ala}—IletR—RNA—Gln* мтДНК (в дальнейшем *ND1*) показал, что структура сети гаплотипов сигов Телецкого озера характерна для популяций, прошедших в прошлом через “бутылочное горлышко”. Звёздообразная структура с большим числом минорных гаплотипов первого, второго, третьего порядков указывает на значительный возраст группы симпатрических сигов. Наличие же нескольких более удалённых гаплотипов в медианной сети, вернее всего, свидетельствует о давней интрогрессии. Аллозимный анализ подтверждает наличие между формами существенных генетических различий по яДНК (Гордон и др., 2010).

Сиги бассейна р. Большой Абакан. Мелкий всеядный осенненерестующий сиг из оз. Каракуль (озеро связано с р. Б. Абакан короткой протокой) был описан как *C. l. pidschian n. karakolensis* (Иоганзен, Моисеев, 1955). Несколько позже на основе собственного материала Лобовикова (1959) отнесла эту форму к телецкому сигу. Относительно недавно в этом же районе р. Б. Абакан была обнаружена речная популяция малотычинкового сига-бентофага (Бочкарев и др., 2017a). При морфологически однообразных сигах, обитающих в оз. Каракуль, в русле р. Б. Абакан были обнаружены две хорошо морфологически (по размерам и форме) различающиеся формы сигов. Широкоотелые речные сии внешне напоминают сигов из озёр Тоджинской котловины бассейна р. Большой Енисей. Узкоотелые напоминают сига из оз. Каракуль. Реконструкция генетических взаимоотношений сигов из оз. Каракуль продемонстрировала простейшую звёздообразную структуру с незначительным числом минорных гаплотипов первого порядка, что подтверждает эффект основателя и относительную молодость популяции. Об этом свидетельствует и унимодальное распределение частот гаплотипов у каракульских сигов (Бочкарев и др., 2017a). Исследование изменчивости фрагмента гена *ND1* мтДНК речных сигов показало, что среди гаплотипов каракульских сигов присутствуют гаплотипы сигов ленского происхождения. Анализ фрагмента ITS1 яДНК подтвердил родственную связь сигов оз. Каракуль с сиами Телецкого озера (Бочкарев и др., 2022).

В бассейне р. Большой Енисей сии обнаружены в большинстве крупных озёр (рис. 1). В озёрах, расположенных выше по течению, обитают озёрные формы, ниже по течению — как озёр-

ные, так и речные (озёрно-речные) формы/виды сегов. Речные сегои (всегда бентофаги) обнаружены в реках Б. Енисей и Хамсара и морфологически близки к сегом из р. Б. Абакан. Озёрные сегои, как правило, характеризуются смешанным питанием. Подобные формы/виды из больших озёр Тоджинской котловины (Шурам-Холь, Борзу-Холь, Олбук, Тоджа) описаны в качестве подвида — саянский высокотелый сиг *C. l. sajanensis* (Гундризер, 1978). В состав подвида включены группировки более низкого порядка — саянский озёрно-речной сиг *C. lavaretus pidschian* n. *sajanensis*, саянский озёрный низкотелый сиг *C. lavaretus pidschian* n. *lacustris*, нойон-хольский сиг *C. lavaretus sajanensis* n. *nojoncholensis*. Все эти формы/виды сегов малотычинковые. Морфологические и экологические различия между высокотелой и низкотелой формами сегов визуально заметны и статистически значимы (Гундризер, 1978; Бочкарев, Зуйкова, 2009б). В озёрах, расположенных в верхнем течении рек (бассейны рек Ий-Хем, Азас, Хамсара), обитают малочешуйчатые сегои; в озёрах, лежащих ниже по течению (Тоджа, Борзу-Холь), — многочиселые формы/виды. Анализ структуры мтДНК показал присутствие у сегов нескольких филогенетических линий и подтвердил, что в бассейне р. Б. Енисей в недавнее время расселялось не менее трёх генетически значительно удалённых друг от друга форм/видов сегов (Бочкарев, Зуйкова, 2009а, 2010; Бочкарев и др., 2018). Об этом свидетельствует и полимодальное распределение частот гаплотипов сегов из большинства озёр Тоджинской котловины (Бочкарев и др., 2017а). Анализ фрагмента ITS1 яДНК выявил родственную связь сегов озёр Тоджинской котловины с сегоми Телецкого озера.

Изучением сегов оз. Байкал занималось большое число специалистов. Так как в период проведения ими исследований основным системообразующим признаком было число жаберных тычинок, таксономия байкальских форм/видов строилась на его основе (Крогиус, 1933; Скрябин, 1969; Мамонтов, 1977; Смирнов и др., 2009; Sukhanova et al., 2012). Наибольшие таксономические проблемы были связаны с идентификацией и таксономией байкальского озёрно-речного сегоа. В результате было описано несколько его экологических форм, в настоящее время известных как байкальский сиг-пыжьян *C. lavaretus baicalensis*, озёрно-речной байкальский сиг, баргузинский сиг *C. lavaretus pidschian* n. *bargusini*, речной сиг *C. fluviatilis*. Однако генетические исследования показали, что все

они имеют идентичную мтДНК и относятся к ранее описанному в р. Енисей сигу Исаченко (Исаченко, 1925; Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2018; Dyldin et al., 2024; Vasil'eva et al., 2024). Не меньшие споры возникли вокруг таксономического статуса байкальского омуля. Большинство специалистов указывали на его родство с арктическим омулем. Тем не менее, результаты генетических исследований Суханова и др. (1996) показали его принадлежность к настоящим (пыжьяновидным) сегом. Изучение изменчивости байкальского озёрного сегоа не привело к многочисленным переописаниям, однако его таксономический статус был понижен до уровня экологической формы (Решетников, 1980). Было выявлено, что у байкальского озёрного сегоа и байкальского омуля идентичная мтДНК. В то же время сиг Исаченко, также относящийся к байкальской группе сегов, имеет видоспецифичную мтДНК. Соответственно, относительно их происхождения была предложена гипотеза, согласно которой байкальский озёрный сиг является дериватом байкальского омуля, а сиг Исаченко сформировался в прилегающих к озеру крупных водоёмах, ранее существовавших в бассейне оз. Байкал (Смирнов и др., 2009). В то же время была высказана и альтернативная гипотеза, согласно которой современный байкальский озёрный сиг сформировался в результате катастрофического сокращения численности озёрного сегоа и его гибридизации с байкальским омулем (Мамонтов, 2000; Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2023).

Баунтовская система состоит из трёх озёр, расположенных в бассейне р. Витим. Верхние озёра Доронг и Капылюши (Большое и Малое) связаны с центральным озером Баунт через реки Ципикан, Точа и Верхняя Ципа. Из оз. Баунт вытекает р. Нижняя Ципа, впадающая в р. Витим бассейна р. Лена. Сложная система связанных водоёмов отразилась и на числе (восемь) описанных в них форм/видов сегов, главным образом, весенненерестующих. В каждом из трёх озёр обитают симпатрические разнотычинковые и разнотычинковые сегои. В оз. Капылюши живут симпатрические разнотычинковые многочиселые сегои, один из которых имеет статус вида — баунтовский сиг. Все остальные разнотычинковые формы сегов из озёр Доронг и Баунт имеют меньшее (относительно сегов оз. Капылюши) число прободённых чешуй в боковой линии. Все описанные формы/виды сегов в той или иной степени различаются как по пластическим, так и по меристическим признакам

(Калашников, 1978; Скрыбин, 1979; Карасев, 1987; Bochkarev et al., 2013; Пронин и др., 2015; Бочкарев и др., 2022). Кроме того, в оз. Баунт описан многотычинковый ряпушковидный сиг, единственный из всех сигов баунтовской системы озёр, имеющий видоспецифичную мтДНК (Bochkarev et al., 2013; Бочкарев и др., 2022; Bogdanov, Knizhin, 2022). Исходя из морфологических, экологических и генетических характеристик, а также численности той или иной формы сигов в оз. Баунт было предположено, что часть форм являются покатниками из озёр, расположенных выше по течению (Bochkarev et al., 2013). Медианная сеть гаплотипов сигов из Баунтовской системы озёр состоит из множества тесно связанных звёздообразных структур с большим числом минорных гаплотипов первого, второго, третьего и большего порядков, что указывает на значительный возраст системы и гибридизацию большого числа филогенетических линий, о чём также свидетельствует и полимодальное распределение частот гаплотипов (Бочкарев, 2022). Популяционная структура разнотычинковых и разночешуйчатых сигов Баунтовской системы озёр дополнительно усложняется симпатрической парой разнотычинковых сигов из оз. Орон Витимский среднего течения р. Витим, морфогенетические характеристики которых недостаточно изучены (Биота ..., 2006).

В бассейне р. Амур обитают два вида симпатрических сигов — сиг-хадары *C. chadary* Dybowski, 1869 и уссурийский сиг, которого можно отнести (с долей условности) к пыжьяновидным сигам. Уссурийский сиг встречается в русле р. Амур, устьях его притоков, лимане и на о-ве Сахалин, тогда как сиг-хадары предпочитает горные притоки р. Амур (рис. 2а, 2б). Внешне сиги мало различимы, но отличаются друг от друга по числу жаберных тычинок и, значительнее, по числу прободённых чешуй в боковой линии (Никольский, 1956; Подушко, 1967а, 1967б, 1970а, 1970б; Решетников, 1980). Согласно структуре мтДНК уссурийский сиг относится к байкальской группе многочешуйчатых сигов. Анализ фрагментов генов *ND1* и *ND3* мтДНК показал, что гаплотипы обоих видов формируют общую, связанную с гаплотипами байкальского омуля кладу, что подтверждает их связь с сигами байкальской филогенетической группы (Смирнов и др., 2009). В пределах общей клады каждый из видов формирует свой статистически поддержанный кластер, что указывает на их недавнюю обособленность. Кроме того, данные виды отличаются от всех сибирских форм/видов

по структуре ITS1 яДНК (Бочкарев и др., 2017б; Bochkarev et al., 2017). Морфологические характеристики сига-хадары, присущие сибирским сигам, и слабо дифференцированная мтДНК наводят на гипотезу о вторичной интерградации сибирских форм/видов сигов в бассейне р. Амур.

В бассейне р. Анабар обитают две формы/вида малотычинковых и малочешуйчатых сигов — восточносибирский *C. l. pidschian* n. *brachymystax* и ледниково-равнинный *C. l. pidschian* n. *glacialis* сиги, которых ранее описали Берг (1948) и Кириллов (1972). В верхнем течении (в условиях горной реки) обитают только восточносибирские сиги, а в нижнем течении и в устье доминирует ледниково-равнинный сиг (рис. 2в, 2г). В зоне влияния прилива всегда присутствует некоторое количество гибридных особей с разной степенью выраженности видоспецифичных признаков. Типичные восточносибирские сиги в нижнем течении реки и лимане встречаются редко. При реконструкции медианной сети *ND1* гаплотипы восточносибирского сига группируются в звёздообразные структуры, характерные для южносибирских форм/видов, которые расположены на фоне слабо связанных цепей и сетей гаплотипов ледниково-равнинных сигов (Бочкарев и др., 2018). Исследование структуры фрагмента ITS1 всех известных арктических форм/видов сигов не выявило между ними различий.

В устье р. Оленёк (р. Буолкалах) в середине прошлого века Михин (1959) описал неизвестную до того времени форму — оленёкского сига. Как и все остальные сибирские арктические формы, оленёкский сиг относится к малотычинковым и малочешуйчатым бентофагам. Автор показал, что по некоторым морфологическим признакам оленёкский сиг достоверно отличается от енисейских и ленских сигов. При повторном исследовании сигов из устья р. Оленёк были обнаружены две формы/вида, по морфологическим и генетическим характеристикам идентичные сигам из устья р. Анабар (Бочкарев и др., 2018). На основании сходства некоторых пластических признаков было сделано заключение, что Михин, вероятно, в качестве “natio” описал одну из популяций ледниково-равнинного сига (рис. 2д). Приступая к собственному исследованию, мы с соавторами полагали, что по аналогии с распределением форм/видов сигов в р. Анабар в среднем течении р. Оленёк будут доминировать речные восточносибирские сиги, однако в районе устья р. Арга-Сала была



Рис. 2. Сиги бассейна р. Амур (а, б), рек Анабар (в, г), Оленёк (д, е), Малый Анюй (ж) и Анадырь (з): а — уссурийский сиг *Coregonus ussuriensis*, б — сиг-хадары *C. chadary* р. Хованда, в — типичный восточносибирский сиг *C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax*, г — хорошо выраженный ледниково-равнинный сиг *C. l. pidschian* n. *glacialis*, д — ледниково-равнинный сиг из устья р. Оленёк, е — типичный сиг *C. l. pidschian* n. *oleneki* р. Оленёк, устье р. Арга-Сала; ж — колымский (юкагирский) сиг *C. l. pidschian* n. *jucagiricus*, з — сиг-востряк *C. anaulorum*. Фото автора.

обнаружена форма (рис. 2е), которая по внешним признакам (высота тела, форма головы) отличается как от восточносибирского, так и от ледниково-равнинного сига из устья р. Оленёк (Бочкарев и др., 2018, 2020, 2021). Все пойманные сиги среднего течения р. Оленёк по внешним

морфологическим признакам выглядели довольно однообразно (Бочкарев и др., 2021). Анализ гена *ND1* мтДНК указал на принадлежность изучаемой формы к ледниково-равнинным сигам, однако анализ белкового полиморфизма не подтвердил результаты секвенирования.

На основании итогов аллозимного анализа сига из среднего течения р. Оленёк необходимо было отнести к восточносибирским сигам. Выявленные противоречия позволили сделать вывод о гибридной природе сига среднего течения р. Оленёк и вероятном формировании в реке очередной экологической формы. Было сделано заключение о высокой результативности анализа пластических признаков.

На основании результатов ранее проведённых исследований можно полагать, что в арктической части бассейна р. Лена (и сопредельных водотоках) обитают две формы/вида сига. Морфологическая структура этой суперпопуляции представлена большим спектром различающихся по внешнему виду форм — от типичных ледниково-равнинных и восточносибирских до промежуточных с той или иной степенью выраженности видоспецифичных признаков. Известно, что ледниково-равнинный сиг, как правило, встречается в озёрах и эстуариях рек, и обширная по площади и биотопически однородная дельта р. Лена позволяет им доминировать в этом регионе (Кириллов, 1972; Романов и др., 2016). Восточносибирский сиг чаще встречается выше по течению, в протоках и затонах, избегая основного русла. Так как обе формы предпочитают речные нерестилища, симпатрическое сосуществование морфологически различных, но экологически близких форм/видов сига приводит к широкой зоне интерградации. Анализ мтДНК сига из этого региона выявил высокое нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие, представленное на медианной сети рыхлыми сетями и цепями уникальных гаплотипов. Последний факт подтверждает гипотезу о гибридизации и присутствии в арктических водоёмах форм/видов сига более древнего происхождения, чем современные дериваты южносибирских филогенетических линий (Бочкарев и др., 2023).

Исследования пыжьяновидных сига из бассейнов рек Индигирка и Колыма ограничены небольшим числом работ (Берг, 1948; Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Берг (1948) рассматривает малотычинкового и малочешуйчатого сига из рек Колыма и Индигирка, внешне похожего на ледниково-равнинного сига, как “*natio*” — *C. lavaretus pidschian* n. *jucagiricus*. Новиков (1966) полагает, что в р. Колыма обитают речные и озёрные осененерестующие малотычинковые малочешуйчатые сики, но описывает речного (по внешнему виду) восточносибирского сига.

Кириллов (1972) относит колымских сига к ледниково-равнинной форме/виду. Согласно нашему с соавторами исследованию (Boschkarev et al., 2021b), юкагирский сиг по внешним признакам напоминает ледниково-равнинного сига, который доминирует в озёрах верхнего течения рек Индигирка и Колыма и в оз. Илирней бассейна р. Малый Анюй (рис. 2ж). Современных обобщающих морфологических исследований по этой форме/виду не проводили, однако генетический анализ показал общность гаплотипов *ND1* сига из исследованных водоёмов бассейнов Индигирки и Колымы и продемонстрировал их значительную удалённость от гаплотипов всех остальных евразийских форм/видов. В итоге мы заключили, что юкагирский сиг является аллопатрическим дериватом ледниково-равнинного сига.

Пыжьяновидные сики на п-ове Чукотка имеют ограниченное распространение (Черешнев и др., 2002). Они обнаружены в некоторых озёрах (Коолень, Иони) побережья Берингова пролива, однако исследований этих форм до последнего времени не проводили. В р. Анадырь обнаружена пара симпатрических форм/видов — сиг-востряк и сиг-горбун *C. lavaretus pidschian* (Решетников и др., 1979; Черешнев и др., 2002; Шестаков, Хохлов, 2012). Оба сига относятся к малотычинковым и малочешуйчатым формам/видам, которые достоверно различаются по числу жаберных тычинок, но близки по числу прободённых чешуй в боковой линии. По внешним признакам сики различимы, но встречаются и промежуточные варианты (Бочкарев и др., 2017a). Сиг-горбун внешне больше напоминает южносибирских высокотельных речных сига из рек Б. Енисей, Хамсара, тогда как сиг-востряк (рис. 2з) имеет большее сходство с мелким муксуном, или сигом-вальком *P. cylindraceum* (Pennant, 1784). Исследованная гаплогруппа сига-востряка представлена двумя митохондриальными линиями, которые формируют собственный кластер с высокой степенью поддержки. Большая часть гаплотипов сига-горбуна образует общий кластер с сигами южносибирского происхождения, меньшая часть тяготеет к гаплогруппе ленских сига (Бочкарев и др., 2017a; Бочкарев, 2022). Аллозимный анализ подтвердил различия между ними на уровне яДНК (Ermolenko, 1992; Gordon et al., 2014). До последнего времени считалось, что сиг-востряк является мигрантом из водоёмов американского побережья (Решетников, 1980). Анализ гена *ND1* мтДНК показал, что его гаплотипы не имеют ничего общего с гаплотипами

американских форм/видов сигов и принадлежат к отдельной филогенетической группе (Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2017б).

Кроме рассмотренных форм/видов сигов Сибири некоторые авторы к группе пыжьяновидных сигов относят муксуна, ареал которого (как полагают) лежит в сибирских пределах. Несмотря на хозяйственную значимость, этот вид оказался наименее исследованным. Муксун относится к многотычинковым (среднетычинковым) и многочешуйчатым озёрно-речным (полупроходным) формам/видам. Таксономический статус муксуна основывается на его оригинальной внешней морфологии и экологии, а его валидность до последнего времени не вызывала нареканий. Решетников (1980) в своей таксономии ставит муксуна в основу всего подрода *Coregonus*, предполагая его значительную древность. Некоторые сомнения относительно таксономического статуса муксуна появились с результатами первых генетических исследований (Ermolenko, 1992; Бодали и др., 1994; Politov, 2000; Sukhanova et al., 2012). Предварительный генетический анализ показал, что большинство популяций пыжьяновидных сигов и муксун имеют идентичную по своей структуре мтДНК (Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2018; Бочкарев, 2022). И, соответственно, часть специалистов решительно выступили за понижение его таксономического статуса и включение в состав комплекса *C. lavaretus* s.l. (Боровикова, Будин, 2020). Другие исследователи предпола-

гают его полифилетическое происхождение и, согласно выдвинутой гипотезе, муксун является гибридом между местными пыжьяновидными формами/видами и пелядью (Балдина и др., 2008; Балдина, 2010). Данная точка зрения косвенно подтверждается изменчивостью внешней формы муксуна от бассейна к бассейну, хотя подробных морфологических исследований муксунов до последнего времени тоже не проводили. Две отчётливые формы муксуна описал Берг (1948) и они обнаружены в дельте р. Лена (рис. 3а, 3б). В Быковской протоке дельты р. Лена автор настоящего исследования тоже обнаружил эти формы муксуна (рис. 3в, 3г). Существуют некоторые сведения о различиях между муксунами из бассейнов великих сибирских рек (Остроумов, 1937; Гайденок, Пережилин, 2020а, 2020б). Из дельты р. Лена описаны четыре формы муксуна (Александрова, Кузнецов, 1968, 1972; Александрова, 1970). Относительно ареала муксуна тоже существует неопределённость. Если ориентироваться только на число жаберных тычинок и число прободённых чешуй в боковой линии, ареал муксуна на запад должен простирается до бассейна Белого моря. В то же время постулируемая изменчивость пластических признаков пыжьяновидных сигов такова, что ладожского *C. l. ludoga* n. *onegi* и онежского ямного *C. l. widegreni* n. *tscholmugensis* сигов можно легко отнести к муксунам (Берг 1948, рис. 212, 214, 241). Ледниково-равнинный сиг, обитающий в устьях и лиманах сибирских рек,

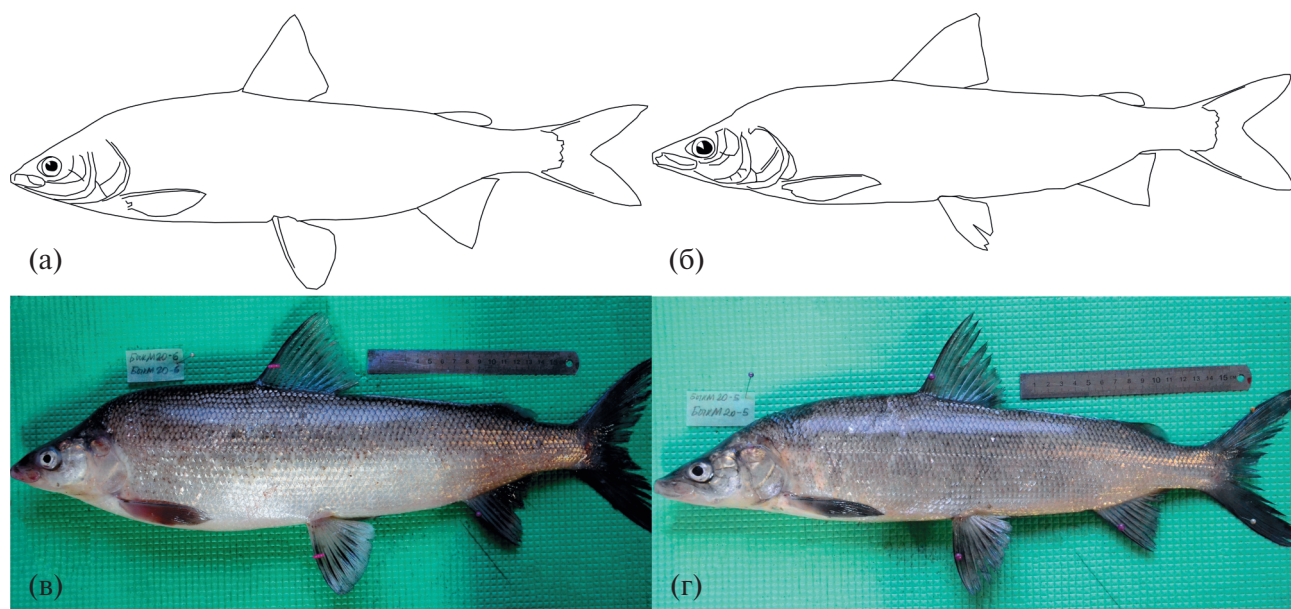


Рис. 3. Муксуны *Coregonus muksun* из р. Обь (а) и Быковской протоки дельты р. Лена (б–г): а, б — по: Берг, 1948; в, г — фото автора.

и сиг-востряк из р. Анадырь тоже характеризуются определённым сходством с муксуном. В настоящее время обнаружены малотычинковые популяции муксуна, по меристическим признакам идентичные многочешуйчатым и малотычинковым пыжьяновидным сигам байкальского происхождения (Кузнецов, 1994; Романов, 2023). Сиг-мокчегор и сиг Исаченко (что может быть одно и то же) на части ареалов имеют с муксуном близкие характеристики по меристическим признакам (Исаченко, 1925; Остроумов, 1937). Если отбросить некоторые частные мнения относительно разнообразия форм/видов, можно утверждать, что известные формы муксуна отличаются от любых сибирских форм/видов пыжьяновидных сигов несколько более крупными размерами, длинными развитыми жаберными тычинками, всегда широкой рыльной площадкой и прямоугольной нижней челюстью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на близкое число жаберных тычинок, много- и среднетычинковые формы/виды сигов из водоёмов Фенноскандии отличаются от сигов из сибирских водоёмов по своим экологическим характеристикам. В водоёмах Сибири много- и среднетычинковые сии всегда имеют мелкие размеры, никогда не образуют речных (озёрно-речных) популяций и всегда обитают симпатрично с малотычинковыми сиами. Согласно опубликованным данным, все сибирские среднетычинковые сии являются облигатными планктофагами (Скрябин, 1979; Гундризер и др., 1981; Зуйкова, Бочкарев, 2008; Bochkaev et al., 2013). Малотычинковые формы/виды сигов доминируют во всех сибирских пригодных для их существования водоёмах, где при наличии условий они могут формировать морфологически схожие озёрные, озёрно-речные и речные популяции (Бочкарев, Гафина, 1996; Бочкарев и др., 2017а). Обитающие в водоёмах озёрные и речные формы/виды сигов могут иметь разное происхождение. В итоге можно наблюдать как морфологически почти идентичные, родственные (как в Телецком озере и р. Чулышман) популяции, так и заметно отличающиеся друг от друга морфологическими и (иногда) генетическими характеристиками — озёрные и речные формы/популяции (как в озёрах бассейна р. Б. Енисей), являющиеся результатом вторичной интерградации (Бочкарев, Гафина, 1996; Бочкарев, Зуйкова, 2009а, 2009б; Бочкарев

и др., 2017а, 2017б). Подтверждением данному тезису являются морфогенетические особенности симпатрических сигов из рек Анадырь и Амур. Обитая в схожих условиях, эти формы/виды хорошо различаются по меристическим признакам и, как было выявлено ранее (Черешнев и др., 2002; Bochkaev et al., 2017), имеют разное происхождение. Соответственно, наличие “уступа” позволяет выявить (подтвердить) в морфологических или генетических исследованиях существование в этих регионах зоны вторичной интерградации.

Наиболее известная зона вторичной интерградации совпадает с территорией последнего Скандинавского оледенения (Himberg, 1970; Сендек и др., 2024). Именно в этом регионе обитают (или обитали) почти все известные многотычинковые формы/виды европейских сигов, по поводу происхождения которых существует несколько гипотез. В настоящее время считается, что при наличии свободной экологической ниши многотычинковые формы сигов формируются из малотычинковых за относительно короткий промежуток времени (Østbye et al., 2005, 2006). Такая гипотеза имеет право на существование, но кажется маловероятным, чтобы значительное увеличение числа жаберных тычинок (у части особей панмиктической популяции), особенно сопряжённое со сменой экологической ниши, произошло за короткий (последниковый) период времени. Существует другая гипотеза, согласно которой многотычинковость (и многочешуйчатость) североморских и беломорских форм/видов сигов могла быть обеспечена расселяющимися группировками арктического омуля и, возможно, муксуна, которые переносят высокую солёность воды и характеризуются высокой миграционной активностью (Новиков, 1966; Пирожников, 1966; Москаленко, 1971; Behnke, 1970; Sendek et al., 2013, 2017; Bochkaev et al., 2021a). Малотычинковые и многочешуйчатые формы муксуна (идентичные сибирским пыжьяновидным сиами) из дельт и лиманов сибирских рек известны уже довольно давно (Дрягин, 1936). Соответственно, при встречном расселении и близкородственной гибридизации мтДНК одного из видов может быть утеряна. В этом случае формирование многотычинковых форм может произойти за относительно короткий период времени.

Вторая зона вторичной интерградации совпадает с БРЗ, в пределах которой все известные формы/виды сигов имеют большое (среднее)

число прободённых чешуй в боковой линии. В пределах зоны обитают малотычинковые, среднетычинковые и многотычинковые формы/виды. Водоёмы БРЗ за свою историю претерпели значительные геологические преобразования. Существует обоснованное предположение того, что водосборный бассейн Баунтовской системы озёр относительно недавно был связан с бассейном оз. Байкал (Кожов, 1950) и высокое число чешуй в боковой линии у сигов из оз. Капылюши, как у всех байкальских форм/видов сигов, является тому подтверждением. Пониженное число чешуй в боковой линии у доронгских и баунтовских форм (этой же системы озёр), очевидно, связано с гибридизацией местных многочиселых сигов с малочешуйчатыми ситами, расселяющимися из бассейна р. Лена. Проникновение последних в оз. Баунт имело место после перехвата рекой Витим байкальского направления стока (Мац, 1995; Bochkaev et al., 2013; Бочкарев и др., 2022). Кроме симпатрических сигов Баунтовской системы озёр симпатрические разнотычинковые малочешуйчатые ситы — баунтовский и оронский — были обнаружены в оз. Орон (Орон Витимский, среднее течение р. Витим) (Калашников, 1978). Соответственно, просматривается схема, согласно которой наибольшее число чешуй в боковой линии наблюдается у форм/видов сигов из верхней части бассейна р. Ципикан, тогда как ниже по течению реки обитают популяции сигов с меньшим числом чешуй в боковой линии. В бассейне р. Лена среднее число прободённых чешуй в боковой линии у сигов почти неизменно от верхнего до нижнего течения. Наличие среднетычинковых сигов в оз. Орон и близких к ним по морфологическим характеристикам сигов из озёр Доронг, Капылюши и Баунт наталкивает на мысль об их общем происхождении. Не исключено, что все выявленные формы/виды южносибирских среднетычинковых сигов произошли в результате гибридизации плиоценовых весенненерестующих ряпушковидных форм/видов сигов (или близких к ним) байкальского происхождения с сибирскими формами пыжьяновидных сигов. На вероятность такого сценария указывает наличие генетически подтверждённых гибридов ряпушковидного и пыжьяновидных сигов в оз. Баунт и внешнее морфологическое сходство всех южносибирских форм/видов среднетычинковых сигов (Зуйкова, Бочкарев, 2008; Смирнов и др., 2009; Bochkaev et al., 2013). Анализ мтДНК подтверждает гибридную сущность баунтовских симпатрических

сигов (Бочкарев, 2022). Через бассейн р. Енисей БРЗ связана с арктическим бассейном, в котором в устье рек Енисей и Пясины единственно в сибирской Арктике отмечены среднечешуйчатые популяции сигов. Кроме того, как в верхнем, так и в нижнем течении р. Енисей (особенно в озёрах р. Пясины) встречаются ситы, по морфологическим признакам мало отличимые от сита Исаченко.

Третья зона вторичной интерградации тоже связана с БРЗ. Необходимо отметить, что группа амурских симпатрических сигов значительно отличается от всех других симпатрических сигов Евразии. По числу жаберных тычинок различия между симпатрическими ситами достоверны, но не велики. Оба вида относятся к малотычинковым формам и занимают близкие трофические ниши, однако они сильно различаются по числу прободённых чешуй в боковой линии. Оригинальность уссурийского сита не требует подтверждения, поскольку как по морфологическим, так и по генетическим характеристикам он обособлен и относится к байкальской филогенетической линии. Относительно происхождения сита-хадары существует несколько альтернативных точек зрения. Одни авторы полагают сходство сита-хадары с сибирскими ситами конвергентным (Baldina et al., 2007), другие, что его предок вселился в бассейн р. Амур в относительно недавнее время (Пирожников, 1973). Анализ больших фрагментов мтДНК подтверждает последнюю гипотезу (Bochkaev et al., 2017). В связи со смежным географическим расположением БРЗ и бассейна р. Амур можно полагать, что происхождение форм/видов сигов из этих водоёмов следует рассматривать на фоне общих геологических событий, произошедших в этом регионе 0.4–0.7 млн лет назад. Вероятно, вселение сибирских сигов в бассейн р. Амур совпадает с началом фрагментации БРЗ и перехватом рекой Витим стока Баунтовской системы озёр. Точно известно, что в период Сарганского оледенения в результате образования ледниково-подпрудного водоёма на р. Витим (с отметкой 860 м) открывался канал стока в систему р. Нерча, по которому ситы ленского происхождения имели возможность вселяться в бассейн р. Амур (Биота ..., 2006; Еникеев, 2018). Не исключено, что такие события происходили неоднократно. После проникновения сигов в бассейн р. Амур и кратковременной гибридизации с уссурийским ситом мтДНК сибирских вселенцев (из-за их малочисленности) была утеряна и формы/виды стали существовать уже обособленно

(Bochkarev et al., 2017). Многочешуйчатость уссурийского сига предполагает родственную связь с байкальской филогенетической группой. Анализ мтДНК поддерживает это положение.

Четвёртая зона вторичной интерградации. По морфогенетическим и экологическим характеристикам симпатрические сиги из р. Анадырь напоминают симпатрических сигов р. Амур. Сиг-востряк мигрирует по всей системе, включая лиман, тогда как сиг-горбун предпочитает речные биотопы. Если мтДНК у амурских симпатрических сигов различаются незначительно, то, согласно анализу структуры гена *ND1* мтДНК, симпатрические сиги из р. Анадырь состоят в отдалённых родственных отношениях. Тем не менее, было обнаружено, что гибридизация между анадырскими симпатрическими сигами имеет место (Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2017б). Основываясь на результатах генетического анализа, можно утверждать, что в постледниковый период в расселении в основном участвовали южносибирские формы/виды пыжьяновидных сигов и в меньшей степени сиги ленского, колымского и индигирского происхождения (Бочкарев и др., 2017а; Bochkarev et al., 2021b; Бочкарев, 2022). Чрезвычайно низкий уровень морфогенетических исследований сигов водоемов п-ова Чукотка не позволяет делать окончательные выводы относительно точного времени и маршрутов их расселения, но позволяет выявить происхождение вселенцев и утверждать, что вселение сибирских форм/видов сигов в водоемы полуострова происходило неоднократно.

Пятая зона вторичной интерградации простирается вдоль всего побережья арктических морей, но её границы с востока и запада в настоящее время чётко не определены. Арктические симпатрические формы/виды сигов (восточносибирский и ледниково-равнинный сиги) хорошо различаются по признакам пластическим, но по меристическим (почти все малочешуйчатые) различия между ними минимальны или отсутствуют, что не позволяет их однозначно идентифицировать по этим признакам. Гибридные формы сигов наиболее многочисленны в верхней части зоны влияния прилива. Выше и ниже доминируют типичные формы сигов. Несколько гибридных среднечешуйчатых популяций восточносибирских сигов были обнаружены в озёрах нижнего течения р. Енисей (Бочкарев и др., 2020). Наличие среднечешуйчатых крупных форм сигов (например, сига-мокшегора)

(Остроумов, 1937) в Хантайской и Норило-Пясинской системе озёр свидетельствует в поддержку гипотезы о гибридизации арктических форм с многочешуйчатыми сигами БРЗ.

Известно, что видоспецифичная мтДНК у арктических форм/видов сигов, в том числе и у муксуна, не обнаружена. Однако с помощью более простого аллозимного анализа некоторые арктические формы сигов хорошо различаются (Сендек, Иванов, 2017; Бочкарев и др., 2021). Если предположить большую древность ледниково-равнинного сига (на что указывает характер связей между гаплотипами), то производные этой формы/вида должны иметь циркумполярное распространение с большим числом морфологически выраженных локальных форм (Бочкарев и др., 2023). Косвенным доказательством этой гипотезы служит почти идентичная форма тела у ледниково-равнинного сига из устья р. Анабар (рис. 2г) и сига-лудогы *C. lavaretus ludoga* из Ладожского озера (Kottelat, Freyhof, 2007. Р. 373), а также у сигов больших озёр бассейна нижней Оби и Байдараты. Идентичные ледниково-равнинному сигу рисунки озёрных сигов из водоемов Канады приведены в книге “Biology of Coregonid Fishes” (1970). Можно обоснованно полагать, что зона вторичной интерградации восточносибирского и ледниково-равнинного сигов лежит вдоль всей береговой линии арктических морей, захватывая устья и лиманы впадающих рек, и в бассейнах крупных арктических озёр. В удалённых от устья притоках, вероятно, обитают дискретные, морфологически различающиеся гибридные группировки (Романов и др., 2016). Однако все они имеют (в той или иной степени) общие черты, позволяющие их отнести к одной из двух основных форм/видов. Маловероятно, чтобы эти изолированные в настоящее время популяции/формы имели значимый эволюционный возраст.

При изучении форм/видов сигов Сибири, исследователи часто сталкиваются с проблемой, когда различные методы анализа дают противоположные результаты (Бочкарев, Гафина, 1996; Bochkarev et al., 2013; Сендек, Иванов, 2017; Бочкарев и др., 2021). При изучении оленёкских сигов было показано, что результаты прямого секвенирования гена *ND1* мтДНК и анализа белкового полиморфизма противоречат друг другу. Тогда как морфологические исследования показали, что оленёкская выборка сигов выглядит довольно единообразно и хорошо отличается как

от восточносибирских, так и от ледниково-равнинных сигов. Соответственно, был сделан вывод о гибридной природе сигов из среднего течения р. Оленёк. Изучение ряпушковидного сига различными методами тоже выявило противоречия в результатах. Было обнаружено, что уникальный, морфологически единообразный ряпушковидный сиг из оз. Баунт представлен двумя филогенетическими линиями. При этом одна линия принадлежит древним сигам байкальского происхождения, другая — современным пыжьяновидным сигам. Обнаружена вторичная интерградация группы анадырских сигов и байкальского омуля и сига Исаченко в оз. Байкал. И эти факты выявлены за очень короткий промежуток времени при незначительном исследованном материале. Создаётся впечатление, что все морфологически значимые формы/виды пыжьяновидных сигов являются гибридными. Было сделано обоснованное предположение о том, что после гибридизации морфологически и генетически значительно различающихся форм/видов сигов относительно быстро формируется новая, отличная от родительских видов, экологическая форма (Кожов, 1973; Schluter, McPhail, 1993; Hudson et al., 2011; April et al., 2013). В другом случае было обнаружено, что некоторые внешне мало различимые популяции/формы сигов имеют видоспецифичную мтДНК. Наиболее ярким примером является юкагирский сиг, внешне почти идентичный ледниково-равнинному. Но гаплотипы юкагирского сига формируют хорошо поддержанную филогенетическую линию, характерную для популяций, прошедших “бутылочное горлышко”. Наличие генетически чистых популяций юкагирского сига в озёрах Ичелях и Илirianей указывает на его недавнее аллопатрическое происхождение. Исходя из внешнего облика и структуры мтДНК, можно предположить, что в основе юкагирского сига лежит небольшая по численности популяция ледниково-равнинного сига, некоторое время изолированная в озёрах Сарданохского плато (Bochkarev et al., 2021b). Такое же сочетание внешних признаков и общих генетических характеристик (только в меньших размерах) обнаружено и у каракульских сигов из бассейна р. Енисей. Из чего можно сделать предварительный вывод о том, что изолированные аллопатрические популяции сигов довольно быстро накапливают мутации, не претерпевая при этом внешних изменений. По всей видимости, диверсификация форм сигов может идти двумя путями. Географическая (репродуктивная) изоляция сигов способствует накоплению

генетической изменчивости сигов, что, однако, не ведёт к появлению заметных наследственных морфофункциональных изменений. Тогда как интрогрессия мтДНК способствует быстрому их накоплению. Большое число описанных различающихся морфологически экологических форм пыжьяновидных сигов в совокупности с крайне небольшим числом генетически (мтДНК) подтверждённых видов косвенно подтверждают выдвинутые предположения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках программы фундаментальных научных исследований на 2021–2030 гг., проект № FWGS-2021-0003.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работа основана на обобщении и анализе ранее опубликованных материалов, непосредственное изучение рыб отсутствовало, использованы только фотографии, а также описания и рисунки из литературных источников. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Е.Н. 1970. Морфобиологический анализ дифференциации муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) р. Лены: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. 1968. О внутривидовых формах ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) Smitt // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. № 1. С. 28–37.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. 1970. Дифференциация муксуна р. Лены. 1. Морфологическая характеристика четырех форм муксуна // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. № 4. С. 15–23.
- Балдина С.Н. 2010. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (Р. *Coregonus*) Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен РАН, 23 с.
- Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. 2008. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика. Т. 44. № 7. С. 896–905.

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Биота Витимского заповедника. Структура биоты водных экосистем. 2006. Новосибирск: Гео, 256 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Бодали Р.А., Вуоринен Д.А., Решетников Ю.С., Рист Д.Д. 1994. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 2. С. 195–203.
- Боровикова Е.А., Будин Ю.В. 2020. Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 707–720.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220060016>
- Боровикова Е.А., Малин М.И. 2020. Морфо-экологические особенности популяции переславской ряпушки (*Coregonus albula*) в начале XXI века // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 90 (93) С. 66–90.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10013>
- Бочкарев Н.А. 2022. Сиги комплекса *Coregonus lavaretus* (Pisces: Coregonidae) из водоемов Сибири: филогеография и филогения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 49 с.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Е. 1996. Морфобиологическая характеристика популяции телецкого сига р. Чулышман // Сиб. экол. журн. Т. 1. № 2. С. 175–178.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2006. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 950–958.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2009а. Морфологическая изменчивость сига-пыжьяна в водоемах верхнего течения рек Обь и Енисей и возможные пути расселения // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 2. № 2. С. 23–26.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2009б. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. Т. 88. № 1. С. 47–60.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2010. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины // Сиб. экол. журн. Т. 17. № 5. С. 753–761.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Соловьев М.М. 2017а. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае–Саянской горной страны // Экол. генетика. Т. 15. № 2. С. 31–43.
<https://doi.org/10.17816/ecogen15231-43>
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. 2017б. Таксономический статус и происхождение некоторых экологических форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.) из водоемов Сибири // Генетика. Т. 53. № 8. С. 922–932.
<https://doi.org/10.7868/S0016675817080033>
- Бочкарев Н.А., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С. и др. 2018. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) р. Анабар: морфогенетическая структура популяций // Генетика. Т. 54. № 9. С. 1057–1067.
<https://doi.org/10.1134/S0016675818090047>
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И. и др. 2020. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Генетика. Т. 56. № 5. С. 571–583.
<https://doi.org/10.31857/S0016675820050033>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. 2021. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленёк // Генетика. Т. 57. № 7. С. 797–809.
<https://doi.org/10.31857/S0016675821070043>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Катохин А.В. и др. 2022. Морфологическая, экологическая и генетическая изменчивость сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* из верхнего и среднего течения р. Лены // Генетика. Т. 58. № 11. С. 1292–1310.
<https://doi.org/10.31857/S0016675822110030>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. 2023. Причины морфологической и генетической неоднородности сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* арктической части бассейна р. Лены // Генетика. Т. 59. № 11. С. 1235–1252.
<https://doi.org/10.31857/S0016675823110036>
- Гайденок Н.Д., Пережилин А.И. 2020а. Анализ морфометрических показателей сиговых // Матер. Междунар. конф. “Современное состояние и развитие аквакультуры: экологическое и ихтиопатологическое состояние водоемов и объектов разведения, технологии выращивания”. Новосибирск: Изд-во НГАУ. С. 233–239.
- Гайденок Н.Д., Пережилин А.И. 2020б. В настоящее время промысел строится на тундровом муксуне // Там же. С. 225–233.
- Голубцов А.С., Малков Н.П. 2007. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК, 164 с.
- Гордон Н.Ю., Балдина С.Н., Мамонтов А.М. и др. 2010. Анализ родственных связей сигов озера Телецкое по данным полиморфизма митохондриальной ДНК // Матер. VII Междунар. науч.-производ. совещ. “Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб”. Тюмень: Госрыбцентр. С. 19–24.
- Гундризер А.Н. 1978. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Вопр. биологии. Вып. 2. Томск: Изд-во ТГУ. С. 20–42.

- Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривошеков Г.М. 1981. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука, 160 с.
- Дрягин П.А. 1936. Помеси сиговых рыб реки Колымы. Материалы Колымского ихтиологического отряда Якутской экспедиции Академии Наук СССР // Тр. ЗИН АН СССР. Т. III. С. 443–455.
- Дулькейт Г.Д. 1949. Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бии // Заметки по фауне и флоре Сибири. Вып. 8. Томск: Изд-во ТГУ. С. 9–12.
- Еникеев Ф.И. 2018. Палеогеография сартанского оледенения горного обрамления Муйской впадины (Северное Забайкалье) // Геосфер. исслед. № 3. С. 58–70. <https://doi.org/10.17223/25421379/8/6>
- Журавлев В.Б. 2003. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во АлтГУ, 292 с.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2008. Особенности строения и функционирования жаберно–челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 767–776.
- Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф. и др. 2016. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (157). С. 42–53.
- Иоганзен Б.Г., Моисеев В.П. 1955. Каракольский сиг из Восточного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Вып. 18. Томск: Изд-во ТГУ. С. 15–24.
- Исаченко В.Л. 1925. Новый вид сига из бассейна р. Енисей // Тр. Сиб. ихтиол. лаб. Т. II. Вып. 2. 18 с.
- Калашиников Ю.Е. 1978. Рыбы бассейна Витим. Новосибирск: Наука, 191 с.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 295 с.
- Картацев Ю.Ф. 2013. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии // Успехи соврем. биологии. Т. 133. № 5. С. 419–451.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии М.: Наука, 360 с.
- Кутаев С.П. 1983. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 18–42.
- Кожов М.М. 1947. Животный мир Байкала. Иркутск: ОГИЗ, 303 с.
- Кожов М.М. 1950. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск: Иркут. обл. кн. изд-во, 368 с.
- Кожов М.М. 1973. Становление и пути эволюции фауны озера Байкал // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 5–30.
- Краснощеков С.И. 1981. Биология омуля озера Байкал. М.: Наука, 144 с.
- Крогиус Ф.В. 1933. Материалы по систематике и биологии сига оз. Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. Т. 5. С. 5–154.
- Кузнецов В.В. 1994. Рост морфобиологических форм ленского муксуна *Coregonus muksun* и влияние на него абиотических факторов // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 2. С. 243–251.
- Левин Б.А. 2011. О причинах и механизмах изменчивости числа чешуй у рыб: подход evo-devo // Матер. II Всерос. конф. “Современные проблемы эволюционной морфологии животных”. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 226–228.
- Лобовикова А.А. 1959. О нахождении телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian* nation Wapachowski) в озере Черном бассейна среднего Енисея // Вопр. ихтиологии. Вып. 13. С. 55–58.
- Логащев В.М. 1940. Оз. Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во. Вып. 11. Рыбохозяйственное значение Норильских озер (Мелкое и Лама). С. 7–74.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 598 с.
- Мамонтов А.М. 1977. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 247с.
- Мамонтов А.М. 2000. Ледниковые периоды и формообразования реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Матер. Междунар. конф. “Озера холодных регионов”. Ч. 5. Якутск: Изд-во ЯГУ. С. 127–146.
- Мац В.Д. 1995. Развитие байкальской рифтовой впадины: хронология трансформации зоогеографических барьеров // Тез. докл. II Верещагинской байкал. конф. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 130.
- Михин В.С. 1959. Сиг-пыжьян реки Оленёк // Вопр. ихтиологии. Вып. 13. С. 71–74.
- Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 182 с.
- Мухомедияров Ф.Б. 1948. Ряпушка — *Coregonus sardinella baunti* ssp. nova из Ципо-Ципиканской системы озер бассейна р. Витим // Докл. I науч. сессии Якут. базы АН СССР. Якутск: Якут. гос. изд-во. С. 270–280.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Новиков А.С. 1966. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 135 с.
- Остроумов Н.А. 1937. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Поляр. комиссии. Вып. 30. С. 3–115.
- Пирожников П.Л. 1966. Проходные рыбы Восточной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 44 с.
- Пирожников П.Л. 1973. О формообразовании у сиговых (Coregonidae, Pisces) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 132–142.

- Подушко М.В. 1967а. Характеристика питания амурского сига в лимане Амура // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 73–83.
- Подушко М.В. 1967б. К распространению и биологии сига-хадары (*Coregonus chadary* Dybowski) // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 322–327.
- Подушко М.В. 1970а. Питание амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg в низовье Амура // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 146–152.
- Подушко М.В. 1970б. Особенности роста чешуи и повторность нереста амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 6 (65). С. 1057–1064.
- Правдин И.Ф. 1954. Сиги водоёмов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 324 с.
- Пронин Н.М., Бурдуковская Т.Г., Батуева М.Д.-Д. и др. 2015. Паразитофауна сиговых рыб рода *Coregonus* из водоёмов Ципо-Ципиканской системы (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 603–610.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215040141>
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Решетников Ю.С., Слугин И.В., Мамонтова Т.Г. 1979. О симпатрических популяциях сига р. Анадырь // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 113–136.
- Романов В.И., Бочкарев Н.А. 2009. К вопросу о статусе экологических форм сигов (*Coregonus lavaretus pidschian*) Таймырского озера // Вестн. ТГПУ. Вып. 11 (89). С. 186–193.
- Романов В.И., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2016. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из оз. Таймыр // Сиб. экол. журн. Т. 23. № 3. С. 343–351.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20160306>
- Сендек Д.С., Иванов Е.В. 2017. О причинах генетической неоднородности сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* реки Анабар // Экол. генетика. Т. 15. № 3. С. 20–26.
<https://doi.org/10.17816/ecogen15320-26>
- Сендек Д.С., Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. и др. 2024. Изменчивость некоторых счетных признаков и полиморфизм фрагмента митохондриальной ДНК, включающего ген *nd1*, сигов группы *Coregonus lavaretus* sensu lato из водоёмов севера Европы // Сиб. экол. журн. Т. 31. № 6. С. 857–877.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20240603>
- Слабодянюк С.Я., Кирильчик С.В., Мамонтов А.М., Скулин В.А. 1993. Сравнительный рестрикционный анализ митохондриальной ДНК байкальского *Coregonus lavaretus baicalensis* и баунтовского *C. lavaretus baunti* озёрных сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 5. С. 631–636.
- Скрябин А.Г. 1969. Биология байкальских сигов. М.: Наука, 112 с.
- Скрябин А.Г. 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 230 с.
- Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.В. 2009. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 246 с.
- Суханова Л.В., Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. и др. 1996. Исследования популяций байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* методом рестрикционного анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 5. С. 667–673.
- Татарко К.И. 1968. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 3 (50). С. 425–439.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шапошникова Г.Х. 1941. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian* natio gydanus nova) Гыданского залива // Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во. Вып. 15. С. 63–82.
- Шапошникова Г.Х. 1968. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 46. С. 207–256.
- Шапошникова Г.Х. 1974. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоёмов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 5 (88). С. 749–768.
- Шестаков А.В., Хохлов Ю.Н. 2012. Новые данные по биологии сига-востряка *Coregonus anaulorum* (Coregonidae) бассейна р. Анадырь // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 148–157.
- April J., Hanner R.H., Dion-Côté A.M., Bernatchez L. 2013. Glacial cycles as an allopatric speciation pump in north-eastern American freshwater fishes // Mol. Ecol. V. 22. № 2. P. 409–422.
<https://doi.org/10.1111/mec.12116>
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J. et al. 2005. Phylogeography of two European newt species — discordance between mtDNA and morphology // Mol. Ecol. V. 14. № 8. P. 2475–2491.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02605.x>
- Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. 2007. Genetic relationships of the Ussuri cisco, *Coregonus ussuriensis* Berg 1906, in view of mtDNA data // Adv. Limnol. V. 60. P. 83–89.
- Behnke R.J. 1970. The application of cytogenetic and biochemical systematics to phylogenetic problems in the family Salmonidae // Trans. Am. Fish. Soc. V. 99. № 1. P. 237–248.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1970\)99%3C237:TAOCAB%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1970)99%3C237:TAOCAB%3E2.0.CO;2)
- Bernatchez L., Dodson J.J. 1991. Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and its relationships to Pleistocene glaciations // Evolution. V. 45. № 4. P. 1016–1035.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb04367.x>

- Bernatchez L., Colombani F., Dodson J.J. 1991. Phylogenetic relationships among the subfamily Coregoninae as revealed by mitochondrial DNA restriction analyses // J. Fish Biol. V. 39. № 5A. P. 283–290.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05091.x>
- Biology of Coregonid Fishes. 1970. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 560 p.
- Bittner D., Excoffier L., Largiadèr C.R. 2010. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? // Mol. Ecol. V. 19. № 10. P. 2152–2167.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04623.x>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. 2011. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei rivers // Evol. Ecol. V. 25. № 3. P. 557–572.
<https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. 2013. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Adv. Limnol. V. 64. P. 257–277.
<https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0025>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. 2017. The sympatric whitefishes *Coregonus ussuriensis* and *C. chadary* from the Amur River basin: morphology, biology and genetic diversity // Fundam. Appl. Limnol. V. 189. № 3. P. 193–207.
<https://doi.org/10.1127/fal/2016/0801>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. et al. 2021a. Evidence of dispersal between the Yenisei and the Lena river basins during the late Pleistocene within the whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*) complex // Can. J. Zool. V. 99. № 12. C. 1028–1039.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0255>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Pestryakova L.A. et al. 2021b. Intraspecific structure of the *Coregonus lavaretus* complex in water bodies of Siberia: a case of postglacial allopatric origin of Yukagirian whitefish // Can. J. Zool. V. 99. № 12. P. 1040–1053.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0045>
- Bogdanov B.E., Knizhin I.B. 2022. The Salmonid fishes of Lake Baikal and its adjacent water systems: annotated checklist with new taxa description // Limnol. Freshw. Biol. V. 5. № 6. P. 1688–1704.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2022-A-6-1688>
- Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Hanel L. et al. 2024. Ichthyofauna of the fresh and brackish waters of Russia and adjacent areas: annotated list with taxonomic comments. 3. Orders Siluriformes–Synnathiformes // J. Ichthyol. V. 64. № 6. P. 903–961.
<https://doi.org/10.1134/S0032945224700772>
- Ermolenko L.N. 1992. Genetic divergence in the family Coregonidae // Pol. Arch. Hybrobiol. V. 39. № 3–4. P. 533–539.
- Gąsowska M. 1960. Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new systematic feature that of shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare // Ann. Zool. V. XVIII. № 26. P. 471–513.
- Gordon N.Y., Baranov S.B., Khokhlov Y.N. et al. 2014. Molecular markers variability in two sympatric whitefish forms from the Anadyr' river basin // Abstr. 12th Int. Symp. on the biology and management of coregonid fishes. Irkutsk: Asprint. P. 36.
- Hailer F., Kutschera V.E., Hallström B.M. et al. 2012. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage // Science. V. 336. № 6079. P. 344–347.
<https://doi.org/10.1126/science.1216424>
- Himberg K.J.M. 1970. A systematic and zoogeographic study of some North European coregonids // Biology of coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba. Press. P. 219–250.
- Hubbs C.L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // Am. Nat. V. 56. № 645. P. 360–372.
<https://doi.org/10.1086/279875>
- Hudson A.G., Vonlanthen P., Seehausen O. 2011. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population // Proc. R. Soc. B. V. 278. № 1702. P. 58–66.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0925>
- Kahilainen K., Østbye K. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 68. № 1. P. 63–79.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00876.x>
- Kirkpatrick M., Selander R.K. 1979. Genetics of speciation in lake whitefishes in the Allegash basin // Evolution. V. 33. № 1. Pt. 2. P. 478–485.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04700.x>
- Kliwer E.V. 1970. Gill raker variation and diet in lake whitefish *Coregonus clupeaformis* in Northern Manitoba // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba. Press. P. 147–165.
- Koelz W. 1931. The coregonid fishes of north-eastern America // Pap. Mich. Acad. Sci. Arts. Lett. V. 13. P. 303–432.
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Levin B.A. 2010. Drastic shift in the number of lateral line scales in the common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data // J. Appl. Ichthyol. V. 26. № 2. P. 303–306.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01426.x>
- McDermid J.L., Reist J.D., Bodaly R.A. 2007. Phylogeography and postglacial dispersal of whitefish

- (*Coregonus clupeaformis* complex) in Northwestern North America // Adv. Limnol. V. 60. P. 91–109.
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F. et al. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. V. 14. № 14. P. 4371–4388.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02737.x
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. V. 15. № 13. P. 3983–4001.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03062.x
- Politov D.V., Gordon N.Y., Afanasiev K.I. et al. 2000. Identification of Palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish Biol. V. 57. № 5A. P. 51–71.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02244.x
- Reist D.J., Maiers L.D., Bodaly R.A. et al. 1998. The phylogeny of new- and old-world coregonine fishes as revealed by sequence variation in a portion of the d-loop of mitochondrial DNA // Adv. Limnol. V. 50. P. 323–339.
- Sajdak S.L., Phillips R.B. 1997. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 7. P. 1494–1503.
https://doi.org/10.1139/f97-057
- Schluter D., McPhail J.D. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation // Trends Ecol. Evol. V. 8. № 6. P. 197–200.
https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90098-A
- Selz O.M., Seehausen O. 2023. A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae) // ZooKeys. V. 1144. P. 95–169.
https://doi.org/10.3897/zookeys.1144.67747
- Sendek D.S., Ivanov E.V., Khodulov V.V. et al. 2013. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas // Adv. Limnol. V. 64. P. 223–246.
https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0014
- Sendek D.S., Bochkarev N.A., Zuykova E.I. et al. 2017. Signs of introgression of Baikal omul (*Coregonus migratorius*) or Arctic cisco (*C. autumnalis*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in the eastern Baltic Sea // Fundam. Appl. Limnol. V. 189. № 3. P. 209–225.
https://doi.org/10.1127/fal/2016/0791
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2000. The phylogenetic relationships of Lake Baikal coregonines as revealed by mitochondrial DNA d-loop analysis // Proc. First Int. Conf. “Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia”. V. 5. Pt. 2. Novosibirsk: IC and G. P. 199–201.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2002. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), as revealed by sequence analysis of the mtDNA cytochrome b gen and control region // Adv. Limnol. V. 57. P. 97–106.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2004. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // Ann. Zool. Fenn. V. 41. № 1. P. 41–49.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al. 2012. Molecular phylogeography of Lake Baikal coregonid fishes // Adv. Limnol. V. 63. P. 261–283.
https://doi.org/10.1127/advlim/63/2012/261
- Svärdson G. 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. № 57. P. 3–95.
- Svärdson G. 1998. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // Nord. J. Freshw. Res. № 74. P. 3–32.
- Vasil’eva E.D., Matveev A.N., Politov D.V. 2024. Neotype designation for *Coregonus fluviatilis* (Salmonidae: Coregoninae) from the only known museum specimen // J. Ichthyol. V. 64. P. 721–726.
https://doi.org/10.1134/s0032945224700474
- Vonlanthen P., Roy D., Hudson A.G. et al. 2009. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) // J. Evol. Biol. V. 22. № 3. P. 498–514.
https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01670.x
- Vuorinen J.A., Bodaly R.A., Reist J.D. et al. 1993. Genetic and morphological differentiation between dwarf and normal size forms of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Como Lake, Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 1. P. 210–216.
https://doi.org/10.1139/f93-023

MORPHOLOGICAL AND GENETIC DIVERSITY OF THE PIDSCHIAN-LIKE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE) IN THE WATER BODIES OF SIBERIA, RUSSIA

N. A. Bochkarev^{1, 2, *}

¹*Institute of Animal Taxonomy and Ecology, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

²*St. Petersburg Branch, Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography, St. Petersburg, Russia*

*E-mail: nikson_1960@mail.ru

Whitefishes (Salmonidae: Coregoninae) are important components of the subarctic and subalpine aquatic ecosystems of the Palearctic. In most Siberian Arctic water bodies, they dominate by abundance. The most numerous and morphologically diverse are the pidschian-like whitefishes *Coregonus lavaretus* sensu lato, among which several forms/species with an unclear taxonomic status have been described. Most of the morphologically significantly different forms/species of whitefish live on the periphery of the entire range of the whitefish species. In most cases, genetic analysis of whitefish allows us to clarify the taxonomic status of disputed species and to analyze their phylogenetic relationships. However, there are cases when the results of morphological and genetic studies contradict each other, so additional methods of analysis are necessary. In our work, we attempted to analyze the issues of origin and differentiation of some of the most taxonomically complex forms/species of whitefish based on modern morphological and genetic methods of analysis.

Keywords: *Coregonus*, whitefish, mitochondrial DNA, morphology, genetics, phylogeny, Siberia.

УДК 597.58.591.4

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ *MYOXOCEPHALUS SCORPIOIDES* (COTTIDAE) ИЗ ЧАУНСКОЙ ГУБЫ ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО МОРЯ И АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДА

© 2025 г. Е. А. Поезжалова-Чегодаева^{1, *}

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН — ИБПС ДВО РАН, Магадан, Россия

*E-mail: zoarces@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2024 г.

После доработки 04.03.2025 г.

Принята к публикации 04.03.2025 г.

Приведено морфологическое описание *Myoxocephalus scorpioides* из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Сравнительный анализ изученных особей с представителями вида из Берингова моря, а также со сведениями литературы по совместной выборке *M. scorpioides* из Чукотского моря и Берингова пролива выявил географическую изменчивость пластических признаков, а также высокую степень стабильности ряда меристических признаков (число лучей в 1-м спинном и анальном плавниках, общее число позвонков). Уточнена значимость некоторых таксономических признаков. Показано, что такие характеристики, как отсутствие заглазничных и затылочных бугров, наличие на их месте усиков, присутствие костных бляшек по бокам тела, а также длины верхней и нижней челюстей с большой надёжностью можно использовать в таксономических целях.

Ключевые слова: *Myoxocephalus scorpioides*, морфологическая изменчивость, пластические признаки, меристические признаки, Чаунская губа, Восточно-Сибирское море, Берингово море.

DOI: 10.7868/S3034514625050025

Род *Myoxocephalus* — самый многочисленный в группе бычков-керчаков подсемейства *Myoxocephalinae* (Cottidae), виды рода широко распространены в северных морях. Эти рыбы характеризуются наличием бугров и гребней на голове и/или усиков, присутствием различных шипиков и округлых костных пластинок и/или бляшек по бокам тела, преимущественно поперечнополосатой окраской с разного рода пятнами. Однако большинство перечисленных признаков подвержены значительной размерной и географической изменчивости, изученной очень слабо, что существенно затрудняет идентификацию бычков рода *Myoxocephalus*. Особенно остро проблема стоит для неполовозрелых представителей симпатрично обитающих видов. Например, молодых особей *M. scorpioides*

(Fabricius, 1780) и *M. scorpius* (Linnaeus, 1758), ареалы которых перекрываются в северо-западной части Атлантического океана, или *M. scorpioides* и *M. verrucosus* (Bean, 1881), совместно обитающих в Восточно-Сибирском, Чукотском и Беринговом морях, различить очень сложно, так как мелкие представители всех перечисленных видов характеризуются сходными внешними чертами (Rendahl, 1931; Андрияшев, 1954; Неелов, 1979; Mecklenburg et al., 2002). Таким образом, уточнение диагностических признаков представителей данного рода, в том числе и *M. scorpioides*, а также обсуждение вопросов морфологической изменчивости и значимости некоторых идентификационных признаков указанного вида внесёт определённый вклад в решение вышеупомянутой проблемы.

M. scorpioides в своём распространении ограничен арктической областью, однако характеризуется довольно обширным ареалом, населяя Берингово и Чукотское моря, далее на запад до Чаунской губы Восточно-Сибирского моря, на восток — вдоль северного побережья Аляски до Канады; обнаружен он и в Северо-Западной Атлантике вплоть до зал. Святого Лаврентия на юге и Юго-Восточной Гренландии на востоке (Таранец, 1937; Андрияшев, 1954; Walters, 1955; Неелов, 1979, 2008; Mecklenburg et al., 2002, 2016; Сиделева и др., 2006; Парин и др., 2014; Радченко и др., 2020; Chernova et al., 2022). В водах Восточно-Сибирского моря является обычным видом, населяющим глубины 0–40 м (Черешнев, Кириллов, 2007).

Впервые вид был описан из прибрежных вод о-ва Гренландия без указания наиболее характерных признаков. Литературные сведения по морфологии *M. scorpioides* немногочисленны (Солдатов, Линдберг, 1930; Rendahl, 1931; Андрияшев, 1954; Неелов, 1979; Mecklenburg et al., 2016) и в основном сводятся к краткой или сравнительной характеристике вида. По мнению Коуэна (Cowan, 1971), несмотря на весьма обширный ареал, этот вид характеризуется относительно низким уровнем географической изменчивости меристических и ряда других морфологических признаков по сравнению с другими представителями рода. Однако в основном эти данные относятся к популяциям *M. scorpioides*, населяющим воды у северного побережья Аляски и Канады, а также Северо-Западной Атлантики. Данные о морфологии представителей этого вида из Восточно-Сибирского моря, являющегося в арктическом секторе западной границей его распространения, отсутствуют.

Цель работы — исследовать морфологию (пластические и меристические признаки, особенности окраски) *M. scorpioides* из Восточно-Сибирского моря и сравнить полученные данные с таковыми у выборки из Берингова моря и ранее опубликованными сведениями, а также определить наиболее значимые для идентификации вида признаки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Статус и номенклатура таксонов приведены с учётом сводок каталога Парина с соавторами (2014). Основным материалом послужили сборы *M. scorpioides* в прибрежье Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Рыб фиксировали

4%-ным раствором формальдегида, затем после вымачивания в воде перемещали в 70%-ный этиловый спирт. Морфологический анализ проведён по 8 экз. стандартной длиной (*SL*) 81.8–167.0 (в среднем 122.2) мм.

Для сравнительного анализа изучены 12 экз. *M. scorpioides* *SL* 70.0–126.0 (110.8) мм из бух. Провидения Берингова моря; а также 5 экз. *M. scorpius* *SL* 76.0–164.0 (117.8) мм из Канда-лакшского залива Белого моря. Использованы также сведения по морфологии *M. scorpioides* и *M. scorpius* из работы Рендала (Rendahl, 1931).

Измерения проводили штангенциркулем на левой стороне тела с точностью до 0.1 мм по системе Талиева (1955), разработанной для коттоидных рыб. Для подсчёта числа позвонков, лучей в плавниках, изучения формы и расположения зубов на челюстях и некоторых особенностей скелета *M. scorpioides* изготавливали али-зариновые препараты по методике Якубовски (1970) — 3 экз. *SL* 131.2–144.6 (135.2) мм из Восточно-Сибирского моря и 3 экз. *SL* 105.0–117.2 (110.6) мм из Берингова моря. В число позвонков включён уростилярный. Для сравнения размеров члеников туловищного канала у рыб из разных выборок данные элементы у всех особей просматривали на вертикали заднего края первого спинного плавника (*D1*).

В тексте помимо вышеприведённых использованы следующие обозначения признаков: *pD* — предорсальное расстояние, *h1D1* — высота 1-го луча *D1*; *IP*, *IV* — длина грудного и брюшного плавников; *IC* — длина хвостового плавника, *c* — длина головы, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *io* — межглазничное расстояние; *D2*, *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно 2-й спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *CLL* — туловищный канал, *vert.* — число позвонков. При описании некоторых каналов и пор сейсмодатчик системы использована терминология Неелова (1979). Результаты обработаны статистически с использованием программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 10.0. Достоверность различий пластических признаков между рыбами из разных районов оценивали с применением непараметрического *U*-критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованные экземпляры идентифицированы как *M. scorpioides* на основании следующих признаков: отсутствие бугров на голове, наличие

заглазничных и затылочных усиков, а также мелких бляшек над *CLL*, характерная окраска самцов.

Описание. Морфологические данные представлены в табл. 1. *M. scorpioides* из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря характеризуется следующими счётными признаками: *D1* IX, *D2* 16–17 (16.1 ± 0.11), *A* 11–14 (12.2 ± 0.29), *P* 15–16 (15.2 ± 0.15), *VI* 3, число члеников *CLL* 38–42 (39.3 ± 1.32), *vert.* 37–38 (37.6 ± 0.32), что в целом сопоставимо с ранее опубликованными данными (Солдатов, Линдберг, 1930; Rendahl, 1931; Андрияшев, 1954; Cowan, 1971; Неелов, 1979; Mecklenburg et al., 2002, 2016) (табл. 2).

Голова небольшая, слегка сжатая в дорсо-вентральном направлении, её длина в среднем составляет 35.0% *SL*, ширина головы в 1.6 раза меньше её длины. Рыло немного больше *o*, его длина ~23.1% *s*. Бугры на голове отсутствуют (рис. 1). За глазами и на затылке имеются усиковидные кожные придатки, сидящие на костных гребнях, — заглазничные в виде одинарного тонкого выроста, расширенного у основания, длиной ~18% *o*, и затылочные выросты, длина которых меньше заглазничных в 1.5–2.0 раза (у 2 экз. они раздвоены на конце). Длина гребней между заглазничными и затылочными выростами составляет ~30% длины *s*. Расстояние между заглазничными выростами примерно в 2.0 раза больше такового между затылочными. Межглазничное пространство среднего размера (~13.1% *s*) и в некоторой степени вдавлено за счёт слегка приподнятых краёв глазниц. Затылок и межглазничное пространство у крупных экземпляров в большей степени покрыты бугорковидными порами, чем у более мелких.

Рот достигает вертикали середины глаза. Челюсти примерно равной длины. Глаз овальной формы, его продольный диаметр составляет 20.8% *s*. На предкрышечной кости три шипа, длина верхнего шипа сопоставима с длиной межглазничного пространства, средний шип примерно в два раза короче, нижний погружён в кожу и слабо развит.

Зубы на верхней и нижней челюстях конические, заострённые; на верхней челюсти расположены в четкие три–четыре ряда, на нижней — в три ряда. На обеих челюстях зубы внутреннего ряда крупнее остальных и наклонены внутрь ротовой полости. На головке сошника зубы расположены в два–три ряда, крючьевидные, наклонены внутрь. На нёбных костях зубы отсутствуют.

Туловище удлинённое, его высота у начала *A* в среднем 14.5% *SL*. Хвостовой стебель сравнительно низкий и длинный, его высота содержится 3.2 раза в его длине (рис. 2а). На теле, выше боковой линии, у всех рыб *SL* > 110 мм, а у самцов даже чуть меньшего размера имеются округлые мелкие костные бляшки с тонкими зубцами на поверхности, размер бляшек в среднем составляет 1.2% *SL* (рис. 2б). У самых крупных особей *SL* > 127.0 мм и у одного самца *SL* 116.0 мм бляшки значительно крупнее, с поверхностью, полностью покрытой зубцами; они заходят вперёд за начало *D1*, на затылочную часть головы, располагаясь плотно друг к другу, несколькими рядами (рис. 2в). Бляшки под *D2* уменьшаются в размере и по мере приближения к хвостовому плавнику преобразуются в костные пластинки, погружённые в кожу передним краем и имеющие зубцы по заднему. Ниже *CLL*, на уровне заднего края *D1*, также имеются мелкие костные пластинки, погружённые передней частью в кожу, имеющие три–четыре тонких шипика по заднему краю.

Передний край *D1* прямой за счёт длинного 1-го луча, высота которого составляет 80.6% длины самого высокого 4-го луча. Верхний профиль плавника слегка округлый, наибольшая высота *D1* составляет 13.7% *SL* и сопоставима с длиной основания *P*. Основание *D1* в 1.7 раза короче такового *D2*. Спинные плавники сильно сближены. Наибольшая высота *D2* равна длине основания *D1* и составляет 17.1% *SL*. Анальный плавник начинается на вертикали 4-го луча *D2*, длина основания *A* сопоставима с длиной *V* и равна 21.5% *SL*, высота *A* — 12.4% *SL*. Последний луч *A* расположен на вертикали предпоследнего луча *D2*. Межлучевые складки на лучах *V* тонкие, а внутренний и следующий лучи одной длины. Грудной плавник длинный, доходит до основания *A* или заходит за него, его длина ~30.9% *SL*.

Осевой скелет. Общее число позвонков 37–38, из них туловищных 10–11, хвостовых 27–28. Все туловищные позвонки имеют слабо заметную перетяжку, первые пять–шесть более узкие и высокие, последующие более широкие. Остистые отростки имеются с 1-го позвонка, все они тонкие, умеренной длины, наклонены назад. Отростки первых пяти–шести позвонков в отличие от всех остальных имеют расширенное основание. К первому птеригиофору *D1*, более крупному, чем все остальные, крепятся два первых луча *D1*. Хвостовые позвонки приобре-

Таблица 1. Пластические и меристические признаки *Myoxocephalus scorpioides* из нескольких районов исследования и наличие (+) между группами достоверных различий по *U*-критерию Манна–Уитни при $p < 0.05$

Признак	Район (источник информации)			Пары сравнений		
	1. Восточно-Сибирское море (данные автора), $n = 8$	2. Берингово море (данные автора), $n = 12$	3. Чукотское море и Берингов пролив (Rendahl, 1931), $n = 6$	1–2	2–3	1–3
<i>SL</i>	$\frac{81.8-167.0}{122.2 \pm 8.75}$	$\frac{70.0-126.0}{110.8 \pm 4.87}$	$\frac{91.0-238.0}{134.5 \pm 22.64}$			
В % <i>SL</i>						
<i>c</i>	$\frac{33.6-37.6}{35.0 \pm 0.41}$	$\frac{30.5-36.9}{33.6 \pm 0.52}$	$\frac{36.3-37.8}{36.9 \pm 0.21}$	+	+	
<i>pD</i>	$\frac{31.0-36.5}{33.8 \pm 0.61}$	$\frac{29.9-36.5}{34.3 \pm 0.63}$	$\frac{32.4-34.3}{33.0 \pm 0.29}$			
<i>lD1D2</i>	$\frac{19.2-26.0}{23.2 \pm 0.76}$	$\frac{19.5-28.2}{25.6 \pm 0.75}$	$\frac{23.1-26.9}{24.8 \pm 0.56}$	+		
<i>aA</i>	$\frac{58.1-64.1}{62.3 \pm 0.50}$	$\frac{55.8-62.6}{58.8 \pm 0.58}$	$\frac{52.2-61.8}{59.4 \pm 1.45}$	+		+
<i>lD1</i>	$\frac{14.6-19.7}{17.7 \pm 0.52}$	$\frac{14.5-22.1}{20.1 \pm 0.71}$		+		
<i>lD2</i>	$\frac{25.8-35.9}{31.2 \pm 0.95}$	$\frac{26.2-34.7}{31.4 \pm 0.77}$				
<i>lA</i>	$\frac{18.2-23.9}{21.5 \pm 0.61}$	$\frac{20.5-26.2}{24.1 \pm 0.53}$		+		
<i>lP</i>	$\frac{28.7-32.2}{30.9 \pm 0.35}$	$\frac{27.3-33.3}{29.9 \pm 0.66}$	$\frac{27.3-32.0}{29.6 \pm 0.72}$			
<i>lV</i>	$\frac{20.2-23.7}{21.7 \pm 0.39}$	$\frac{19.0-24.1}{20.7 \pm 0.56}$	$\frac{19.4-22.6}{21.1 \pm 0.48}$			
<i>hP</i>	$\frac{12.9-15.4}{14.2 \pm 0.26}$	$\frac{13.6-15.0}{14.2 \pm 0.12}$				
<i>lpc</i>	$\frac{15.5-19.6}{17.7 \pm 0.56}$	$\frac{14.5-20.6}{17.6 \pm 0.49}$				
<i>h</i>	$\frac{5.0-6.0}{5.5 \pm 0.78}$	$\frac{5.8-7.1}{6.4 \pm 0.14}$	$\frac{4.9-5.6}{5.3 \pm 0.10}$	+	+	
<i>lC</i>	$\frac{18.4-22.0}{20.2 \pm 0.40}$	$\frac{19.6-22.5}{20.7 \pm 0.26}$	$\frac{19.8-22.9}{21.3 \pm 0.56}$			
<i>hD1</i>	$\frac{10.1-15.8}{13.7 \pm 0.61}$	$\frac{10.7-17.9}{15.3 \pm 0.86}$	$\frac{12.1-14.3}{13.5 \pm 0.30}$	+	+	
<i>hD2</i>	$\frac{15.5-19.9}{17.1 \pm 0.52}$	$\frac{12.8-20.3}{16.3 \pm 0.64}$	$\frac{16.8-20.3}{18.3 \pm 0.60}$		+	
<i>hA</i>	$\frac{10.1-14.2}{12.4 \pm 0.48}$	$\frac{9.7-15.9}{12.9 \pm 0.52}$	$\frac{13.7-17.1}{15.0 \pm 0.52}$		+	+
В % <i>c</i>						
<i>cw</i>	$\frac{54.7-71.6}{63.0 \pm 2.29}$	$\frac{59.4-78.7}{68.6 \pm 1.50}$	$\frac{59.6-71.8}{63.6 \pm 1.82}$	+	+	
<i>ao</i>	$\frac{21.8-25.4}{23.1 \pm 0.37}$	$\frac{23.7-30.4}{26.9 \pm 0.77}$	$\frac{22.3-25.7}{24.0 \pm 0.52}$	+	+	
<i>o</i>	$\frac{19.5-22.7}{20.8 \pm 0.38}$	$\frac{20.8-24.3}{21.2 \pm 0.31}$	$\frac{14.9-21.2}{18.1 \pm 1.03}$		+	
<i>io</i>	$\frac{11.0-15.6}{13.1 \pm 0.43}$	$\frac{11.3-17.9}{14.0 \pm 0.74}$	$\frac{11.7-16.1}{13.4 \pm 0.70}$			

Таблица 1. Окончание

Признак	Район (источник информации)			Пары сравнений		
	1. Восточно-Сибирское море (данные автора), $n = 8$	2. Берингово море (данные автора), $n = 12$	3. Чукотское море и Берингов пролив (Rendahl, 1931), $n = 6$	1–2	2–3	1–3
<i>lpr</i>	$\frac{12.1-17.7}{14.1 \pm 0.67}$	$\frac{10.8-16.2}{13.7 \pm 0.85}$	$\frac{13.8-17.3}{16.2 \pm 0.65}$		+	+
<i>lmx</i>	$\frac{36.0-42.5}{40.0 \pm 0.92}$	$\frac{40.0-45.2}{42.9 \pm 0.67}$	$\frac{38.1-42.5}{40.0 \pm 0.61}$	+	+	
<i>lmd</i>	$\frac{39.1-44.8}{42.9 \pm 0.99}$	$\frac{42.5-48.6}{45.2 \pm 0.60}$	$\frac{44.2-45.9}{45.1 \pm 0.21}$	+		+
<i>h1D1</i>	$\frac{23.2-39.6}{31.5 \pm 1.74}$	$\frac{23.9-38.7}{31.7 \pm 1.97}$	$\frac{26.3-32.2}{29.4 \pm 1.02}$			
<i>hD1</i>	$\frac{28.6-44.4}{39.1 \pm 1.88}$	$\frac{31.2-48.0}{42.1 \pm 1.31}$	$\frac{33.3-39.1}{36.9 \pm 0.81}$	+	+	
<i>hA</i>	$\frac{32.9-41.3}{36.4 \pm 1.07}$	$\frac{31.8-40.0}{35.7 \pm 1.33}$	$\frac{37.1-45.2}{40.7 \pm 1.22}$		+	+
Меристические признаки						
<i>D1</i>	9	$\frac{8-9}{8.7 \pm 0.15}$	9			
<i>D2</i>	$\frac{16-17}{16.1 \pm 0.11}$	$\frac{14-16}{15.0 \pm 0.25}$	$\frac{15-16}{15.6 \pm 0.20}$	+		
<i>A</i>	$\frac{11-14}{12.2 \pm 0.29}$	$\frac{11-13}{11.7 \pm 0.21}$	$\frac{11-13}{12.0 \pm 0.31}$ (5)			
<i>P</i>	$\frac{15-16}{15.2 \pm 0.15}$	$\frac{14-15}{14.8 \pm 0.13}$	$\frac{15-16}{15.3 \pm 0.11}$ (12)		+	
<i>vert.</i>	$\frac{37-38}{37.6 \pm 0.32}$ (3)	$\frac{37-38}{37.3 \pm 0.27}$ (3)				

Примечание. n — число исследованных особей, SL — стандартная длина тела, s — длина головы, pD — предорсальное расстояние, $ID1D2$ — расстояние между началами 1-го и 2-го спинных плавников, aA — антеанальное расстояние; $ID1$, $ID2$, IA — длина основания соответственно 1-го и 2-го спинных и анального плавников; IP , IV — длина грудного и брюшного плавников; hP — длина основания грудного плавника; lpc , h — длина и высота хвостового стебля; IC — длина хвостового плавника; $hD1$, $hD2$, hA — наибольшая высота соответственно 1-го и 2-го спинных и анального плавников; sw — ширина головы, ao — длина рыла, o — горизонтальный диаметр глаза, io — межглазничное расстояние, lpr — длина верхнего предкрышечного шипа; lmx , lmd — длина верхней и нижней челюстей; $h1D1$ — высота 1-го луча 1-го спинного плавника. Над чертой — пределы варьирования значений признака; под чертой — среднее значение и его ошибка, в скобках число исследованных экземпляров по данному признаку. Здесь и в табл. 2: $D1$, $D2$, A , P — число лучей соответственно в 1-м и 2-м спинных, анальном и грудном плавниках; *vert.* — число позвонков.

 Таблица 2. Счётные признаки *Myoxocephalus scorpioides* по опубликованным ранее данным

Признак	Солдатов, Линдберг, 1930	Андряшев, 1954	Walters, 1955	Cowan, 1971	Неелов, 1979	Mecklenburg et al., 2002
<i>D1</i>	9–10	8–10		8–10	8–10	8–10
<i>D2</i>	15–16	15–17		13–17	14–17	14–17
<i>A</i>	11–14	11–13		11–14	11–13	11–13
<i>P</i>	15–17	14–16	14–16	15–17	14–16	14–16
Число члеников <i>CLL</i>	40	37–39		38–43	36–42	36–42
<i>vert.</i>				35–38		35–38

Примечание. *CLL* — туловищный канал.



Рис. 1. Голова самки *Myoxocephalus scorpioides* SL 127.6 мм из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря.

тают квадратную форму и имеют более заметную перетяжку, расположенную посередине. Между *D1* и *D2* расположены два свободных птериофора. Несколько последних позвонков хвостового стебля более высокие и имеют расширенные остистые отростки. При этом отросток первого преурального позвонка сближен с комплексным терминальным центром. В хвостовом плавнике имеется три *epuralia*, из них две первые длиннее третьей и плотно прилегают друг к другу, последняя — массивнее и шире остальных. В комплексном терминальном центре имеются две гипуральные пластинки, слившиеся в основании и дистально разделённые вырезкой.

Некоторые особенности сейсмосенсорной системы. Отверстия пор каналов головы и туловища очень мелкие. Длина канала задней центральной затылочной поры варьирует в значительных пределах и составляет 16.3–56.2 (в среднем 38.4)% расстояния между медиальной частью затылочной комиссуры и началом основания *D1*.

Число члеников *CLL* варьирует в пределах 38–42 (в среднем 39.3), расположены они выше уровня медиальной линии, идут до основания хвостового плавника, иногда одним—двумя члениками заходя на него. *CLL* делает изгиб на середине хвостового стебля, занимая медиальное положение. У семи просмотренных экземпляров туловищный канал с небольшим разрывом, расположенным чуть далее вертикали заднего края *D2* или немного не доходя до основания *C*. У 1 экз. SL 81.8 мм канал неполный и доходит лишь до вертикали заднего края *D2*. Членики

туловищного канала среднего размера с хорошо заметными отверстиями (рис. 2б) для пор и сетчатым рисунком, верхние боковые каналы туловищного канала незначительно короче нижних или одинаковой с ними длины.

Окраска после хранения в спирте. Верхняя часть головы и туловища тёмно-серые или чёрные с размытыми, слабо заметными серыми пятнами разного размера. В медиальной части тела, под *CLL*, окраска меняется на более светлую; далее, к основанию анального плавника, тон переходит в светло-серый. Брюхо грязно-белое, иногда светло-серое. Нижняя часть головы характеризуется наличием густого крапа тёмного цвета. У самцов участок тела чуть ниже *CLL* и над *A* имеет хорошо заметные белые глазчатые пятна овальной формы, размер которых примерно в 2.0 раза меньше *o*. Такой же рисунок у самцов имеется и на нижней части головы. Брюхо у самцов светлое, почти белое. У самок *D1* чёрный, со слабо выраженными более светлыми пятнами в начале плавника. *D2* и *A* у рыб обоих полов чёрные, со слабо заметными светлыми полосами. *P* у самок тёмный, с размытыми светлыми полосами (рис. 2г). *V* с чередующимися чёрными и светлыми полосами. Самцы имеют характерную более яркую окраску, на плавниковой мембране *D1* между 4–5–6-м лучами имеются овальные светлые полупрозрачные пятна, подобные пятна имеются и на *P* (рис. 2д) — от середины и до заднего края плавника.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Коуэна (Cowan, 1971), *M. scorpioides* по сравнению с другими представителями рода *Myoxocephalus* является одним из наиболее стабильных по целому комплексу признаков (включая меристические). Большая часть результатов настоящего исследования подтверждает это утверждение. Число лучей в плавниках у рыб из исследованных выборок имеет сходную степень варьирования (в основном в пределах двух—трёх значений), и в целом все показатели сопоставимы с ранее опубликованными данными (Солдатов, Линдберг, 1930; Андрияшев, 1954; Walters, 1955; Cowan, 1971; Неелов, 1979; Mecklenburg et al., 2002) (табл. 1, 2). Рыбы из трёх удалённых районов по меристическим признакам демонстрируют высокий уровень стабильности — достоверные различия выявлены лишь по числу лучей *D2* между выборками из Восточно-Сибирского и Берингова морей и по числу лучей *P* между особями

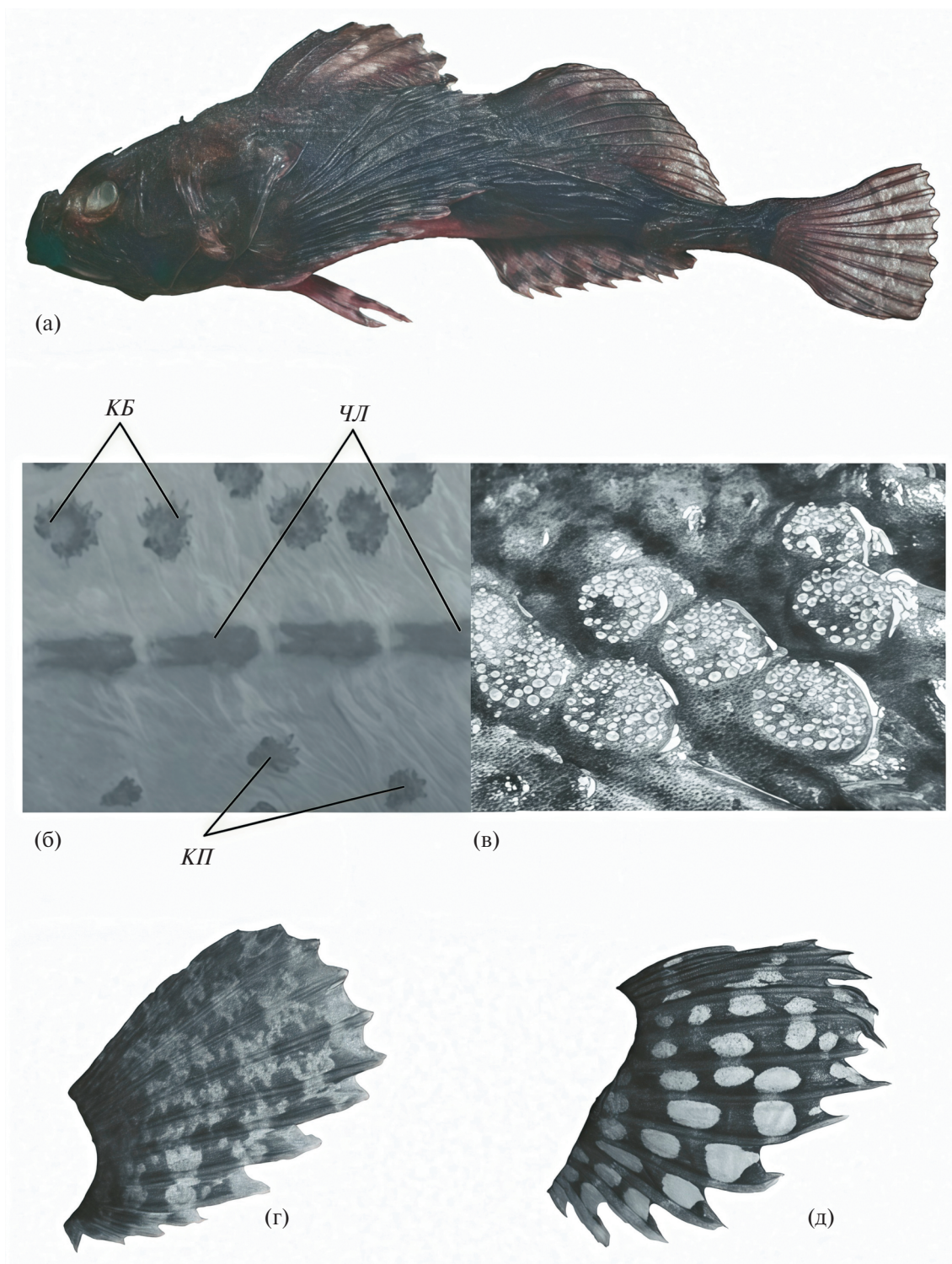


Рис. 2. Некоторые особенности морфологии *Myoxocephalus scorpioides* из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря: а — внешний вид самки *SL* 127.6 мм; б — членики туловищного канала (ЧЛ), расположенные над каналом боковой линии костные бляшки (КБ) и под каналом костные пластинки (КП), самка *SL* 131.4 мм; в — костные бляшки, расположенные на затылке, самка *SL* 167.0 мм; г, д — окраска грудного плавника самки *SL* 132.8 мм (г) и самца *SL* 136.7 мм (д).

Берингова моря и выборкой из Чукотского моря и Берингова пролива. По мнению Коуэна (Cowan, 1971), в вариативности значений метрических признаков (числа лучей в $D1$, $D2$, P , числа члеников CLL и $vert.$) у *M. scorpioides* наблюдается небольшая тенденция к увеличению их среднего числа с увеличением географической широты места вылова экземпляров, но нет чётких географических закономерностей, проявляющихся ни по одному из рассматриваемых признаков. По полученным в настоящей работе данным, несмотря на небольшой диапазон варьирования счётных признаков и малочисленность исследованных групп, наблюдается тенденция увеличения значений некоторых признаков в следующем направлении: Берингово море → сборная выборка Чукотского моря и Берингова пролива → Восточно-Сибирское море; число лучей $D2$ в данных выборках увеличивалось соответственно в следующем порядке — 15.0–15.6–16.1; число лучей P изменялось соответственно так — 14.8–15.3–15.2 (табл. 1).

Анализ изменчивости пластических признаков *M. scorpioides* из сравниваемых районов показал, что минимальное количество различий имеется между выборкой из Восточно-Сибирского моря и сборной выборкой из Чукотского моря и Берингова пролива, особи которых достоверно различались по пяти признакам из 21, или в 23.8% случаев (табл. 1). Выборка из Берингова моря в большей степени отличалась от двух остальных — по 12 признакам (46.1% исследованных признаков) от бычков из Восточно-Сибирского моря и по 12 признакам (57.1%) от особей из Чукотского моря и Берингова пролива. Рыбы Берингова моря характеризовались в отличие от двух других выборок большими значениями высоты хвостового стебля и высоты $D1$, более широкой головой, большими размерами рыла и верхней челюсти, но меньшими размерами головы. По шести признакам (pD , IP , IV , IC , io , $h1D1$) между тремя выборками достоверных различий не выявлено. Стоит отметить, что особи из Берингова моря характеризовались наименьшими из всех трёх исследованных групп размерами, что также могло послужить одной из причин большего количества отличий от других выборок.

От двух морфологически сходных видов — *M. scorpius* и *M. verrucosus* — исследованный вид отличается набором следующих признаков: наличие хорошо заметных заглазничных и затылочных усиков (у *M. scorpius* они слабо

развиты у мелких и отсутствуют у крупных особей, а у *M. verrucosus* встречаются крайне редко даже у мелких особей); полное отсутствие бугров на голове (у *M. scorpius* имеются слабо развитые образования у крупных экземпляров; у *M. verrucosus* всегда имеются основные и дополнительные бугры, даже у мелких особей); более поздние сроки формирования костных члеников CLL (у молодых *M. scorpioides* ряд CLL часто неполный или прерывается на хвостовом стебле); отсутствие у самцов гребенчатых образований на внутренней поверхности грудных плавников (у двух других видов гребенчатые придатки имеются); отсутствие канальца 2-го порядка задней центральной затылочной поры (у *M. scorpius* и *M. verrucosus* такой каналец имеется); средние размеры хвостового стебля (у *M. scorpius* он более короткий и высокий, у *M. verrucosus* более низкий). Также *M. scorpioides* абсолютной длиной 9–12 см отличается от *M. scorpius* наличием хорошо заметных костных бляшек над CLL , почти полностью отсутствующих у последнего вида и развитых в большей степени у *M. verrucosus*.

По данным Коуэна (Cowan, 1971) и Неелова (1979), изучавших особенности внешней морфологии рыб рода *Myoxocephalus*, наиболее важными для идентификации не только *M. scorpioides*, но и других представителей рода являются следующие признаки: форма и размер члеников CLL ; морфология костных бляшек, расположенных выше CLL ; особенности строения сейсмическо-сенсорной системы головы. Оба автора также указывают на высокую степень внутривидовой стабильности данных признаков. Однако результаты сравнительного исследования, а также анализ литературных данных (Rendahl, 1931; Cowan, 1971; Неелов, 1979), показали, что часть вышеперечисленных признаков характеризуются некоторой степенью изменчивости. Так, данные по морфологии члеников туловищного канала несколько противоречивы: Коуэн (Cowan, 1971) описывает членики CLL *M. scorpioides* как тонкие, с небольшими углублениями в области отверстий; Неелов (1979) отмечает, что членики у этого вида короткие и высокие. Анализ результатов настоящего исследования показал, что рыбы как из Восточно-Сибирского, так и из Берингова морей имеют членики с хорошо заметными отверстиями, но различаются их размером: у рыб SL 123.0–127.0 мм из первой выборки членики несколько крупнее — длиной 2.5 мм и шириной 0.7 мм против соответственно 2.1 и 0.5 мм у рыб SL 121.0–126.0 мм из второй выборки.

Другим диагностическим признаком, отличающим *M. scorpioides* от *M. scorpius* и *M. verrucosus*, является наличие очень короткого неветвящегося канальца задней центральной затылочной поры, который у двух других видов длиннее и имеет канальцы 2-го порядка (Неелова, 1979). Экземпляры *M. scorpioides* из двух рассматриваемых выборок, действительно, характеризуются отсутствием канальцев 2-го порядка, но различаются длиной канальца задней центральной затылочной поры. В отличие от рыб из Берингова моря, имеющих типичный короткий каналец, у большей части бычков из Восточно-Сибирского моря длина канальца лишь незначительно не достигает половины расстояния от затылочной комиссуры до основания *D1*.

Такой признак, как высота хвостового стебля, отмеченный некоторыми авторами как таксономически важный, также с осторожностью должен быть использован в идентификационных целях, так как демонстрирует некоторую степень изменчивости — особи из Берингова моря имеют достоверно более высокий хвостовой стебель, чем рыбы из двух других выборок (табл. 1).

Таким образом, такие признаки, как форма и размер члеников *CLL*, длина канальца задней центральной затылочной поры и высота хвостового стебля по причине высокой вариабельности не могут служить основными диагностическими признаками.

По данным Рендала (Rendahl, 1931), одними из наиболее надёжных характеристик, отличающих даже мелких особей *M. scorpioides* от *M. scorpius*, являются длины верхней и нижней челюстей — значения этих признаков у второго вида значительно выше. Так, длина верхней челюсти у *M. scorpius* из сборной выборки, по данным Рендала (Rendahl, 1931), составила 45.5–50.9 (в среднем 47.7)% *с*, длина нижней — 46.9–55.7 (49.9)% *с*, что соответствует данным автора настоящей работы по выборке вида из Белого моря — длина верхней челюсти 42.1–48.8 (в среднем 46.1)% *с*, нижней — 43.8–52.2 (48.5)% *с*. Эти значения существенно выше соответствующих у *M. scorpioides* из трёх исследованных выборок (табл. 1). Высокую устойчивость показали и такие характеристики, как полное отсутствие заглазничных и затылочных бугров, наличие на их месте кожных выростов, присутствие костных бляшек над *CLL*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведённого сравнительно-морфологического анализа выборок

M. scorpioides из Восточно-Сибирского и Берингова морей и сопоставления результатов с ранее опубликованными данными (Rendahl, 1931) по сборной выборке этого вида из Чукотского моря и Берингова пролива показано, что ряд меристических признаков (число лучей в *D1* и *A*, *vert.*) в наименьшей степени подвержены географической изменчивости, это указывает на высокую стабильность вида по данным характеристикам. Пластические признаки показали некоторую степень изменчивости — максимальное количество различий обнаружено между выборкой из Берингова моря и двумя другими. Особи первой выборки отличались от остальных пропорциями головы, высотой хвостового стебля, наибольшей высотой *D1* и рядом других признаков. Ранее отмеченные как одни из стабильных и важных для таксономии признаки — морфология члеников туловищного канала, длина канальца задней центральной затылочной поры, высота хвостового стебля — продемонстрировали некоторую степень вариабельности, в связи с чем они не могут служить в качестве основных диагностических характеристик. Такие признаки, как отсутствие заглазничных и затылочных бугров, наличие на их месте кожных выростов, наличие костных бляшек над *CLL*, а также меньшие, чем у *M. scorpius*, длины верхней и нижней челюстей показали высокую стабильность у особей из трёх популяций и с большой надёжностью могут быть использованы в таксономических целях. Однако полученные результаты имеют предварительный характер, так как для подтверждения полученных выводов и определения значимости перечисленных признаков для систематики требуется дальнейший анализ внутривидовой изменчивости (аллометрической и полового диморфизма) на примере других популяций и в сравнении с данными по морфологии других видов рода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета ИБПС ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данном исследовании использовали хранящихся в 70%-ном этаноле рыб из коллекций лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН. Раз-

решение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Неелов А.В. 1979. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: *Myoxocephalinae*, *Artediellinae*). Л.: Наука, 208 с.
- Неелов А.В. 2008. Рыбы Чаунской губы Восточно-Сибирского моря // Арктика и Антарктика. Вып. 6 (40). С. 154–184.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Радченко О.А., Морева И.Н., Петровская А.В. 2020. Кариологическая и молекулярно-генетическая дивергенция керчаков рода *Myoxocephalus* Gill, 1859 (Cottidae) // Генетика. Т. 56. № 10. С. 1171–1183. <https://doi.org/10.31857/S0016675820100112>
- Сиделева В.Г., Неелов А.В., Воронина Е.П., Волкова Г.А. 2006. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд скорпенообразные (Scorpaeniformes). Подотряд Cottoidei. Ч. I // Исследования фауны морей. Т. 57 (65). 223 с.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 603 с.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Известия ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Черешнев И.А., Кириллов А.Ф. 2007. Рыбообразные и рыбы морских и пресных вод бассейнов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 95–106.
- Якубовски М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Chernova N.V., Syomin V.L., Kolbasova G.D. et al. 2022. Marine fish of the Chaunskaya Bay — a shallow estuary of the East-Siberian Arctic // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 52. Article 102344. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102344>
- Cowan G.I. McT. 1971. Comparative morphology of the cottid genus *Myoxocephalus* based on meristic, morphometric, and other anatomical characters // Can. J. Zool. V. 49. № 11. P. 1479–1496. <https://doi.org/10.1139/z71-217>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri: CAFF, 377 p.
- Rendahl H. 1931. Ichthyologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka-Expedition // Ark. Zool. Bd. 22A. H. 4. № 18. 76 p.
- Walters V. 1955. Fishes of Western Arctic America and Eastern Arctic Siberia: taxonomy and zoogeography // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V. 106. Article 5. P. 255–368.

NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF *MYOXOCEPHALUS SCORPIOIDES* (COTTIDAE) FROM THE CHAUN BAY OF THE EAST SIBERIAN SEA AND ANALYSIS OF THE VARIABILITY OF SOME DIAGNOSTIC CHARACTERS OF THE SPECIES

E. A. Poezzhalova-Chegodaveva^{1, *}

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

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

This paper presents a morphological description of *Myoxocephalus scorpioides* from the Chaun Bay of the East Siberian Sea. A comparative analysis of the studied individuals with representatives of the species from the Bering Sea, as well as with the literature data on a combined sample of *M. scorpioides* from the Chukchi Sea and Bering Strait, has revealed a geographical variability of morphometric characters and a high degree of stability of a number of meristic characters (number of rays in the 1st dorsal fin and anal fin and total number of vertebrae). The significance of some taxonomic characters has been clarified. It is shown that characteristics such as the absence of postorbital and occipital tubercles, the presence of barbels in their place, the presence of bone plaques on the sides of the body, and the lengths of the upper and lower jaws, can be used for taxonomic purposes with high reliability.

Keywords: *Myoxocephalus scorpioides*, morphological variability, morphometric characters, meristic characters, Chaun Bay, East Siberian Sea, Bering Sea.

УДК 597.58.575.832

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ *GYMNOCANTHUS PISTILLIGER* (COTTIDAE)

© 2025 г. О. А. Радченко¹*, А. В. Петровская¹

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН — ИБПС ДВО РАН,
Магадан, Россия

*E-mail: mradchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2025 г.

После доработки 25.02.2025 г.

Принята к публикации 27.02.2025 г.

Проведено сравнительное молекулярно-генетическое изучение *Gymnocanthus pistilliger* из Охотского, Японского и Берингова морей. На основе анализа генов митохондриальной ДНК выявлена гетерогенность вида, не связанная с его географическим распространением. Изученный вид характеризуется близкородственными отношениями с *G. intermedius*, генетическая дифференциация между ними имеет низкий для разных видов уровень. Полученные молекулярно-генетические результаты, а также морфологические данные, приведённые другими авторами, предполагают, что *G. pistilliger* и *G. intermedius* могут представлять собой либо географические формы (подвиды) одного вида, либо эволюционно молодые виды.

Ключевые слова: *Gymnocanthus pistilliger*, *Gymnocanthus intermedius*, митохондриальная ДНК, генетическая дивергенция, родственные отношения.

DOI: 10.7868/S3034514625050031

Бореально-азиатский вид *Gymnocanthus pistilliger* (Pallas, 1814) — широко распространённый представитель рода *Gymnocanthus* семейства Cottidae (Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016). Он обитает в северной части Тихого океана — вдоль побережья Берингова моря, у Командорских и Алеутских о-вов; в Японском море от Татарского пролива до зал. Петра Великого, у японских островов до Хоккайдо; вдоль побережья Охотского моря, у Курильских о-вов; в Тихом океане от Юго-Восточной Камчатки до Хоккайдо (Парин и др., 2014; Дылдин и др., 2020). По некоторым данным, вид встречается в Арктике — в южной части Чукотского моря (Wilson, 1973; Mecklenburg et al., 2016).

Биология *G. pistilliger* относительно хорошо изучена. Этот элиторальный, донный вид обитает в прибрежных водах на глубинах до 100 м, редко встречается глубже — до 325 м, совершает сезонные миграции, живёт до 9–12 лет. Самки

крупнее самцов, особи из южных частей ареала крупнее северных (до 33 см в Японском море и 20 см в Беринговом море). По характеру питания *G. pistilliger* — хищник (Hoff, 2000; Панченко и др., 2020).

Род *Gymnocanthus* включает шесть видов — *G. pistilliger*, *G. detrisus* Gilbert et Burke, 1912, *G. galeatus* Bean, 1881, *G. herzensteini* Jordan et Starks, 1904, *G. intermedius* (Temminck et Schlegel, 1843) и *G. tricuspis* (Reinhardt, 1830) (Парин и др., 2014); в Каталоге рыб (Fricke et al., 2024) в состав рода включён ещё один вид — *G. vandesandeii* Poll, 1949. Как и другие виды рода, *G. pistilliger* характеризуется следующими признаками: отсутствие зубов на нёбных костях и сошнике, шероховатые костные пластинки по верху головы; четыре мощных шипа на предкрышке, первый из которых длинный, с направленными вверх отростками; чешуя редуцирована до шипиков под грудными плавниками, брюшные плавники

с одним шипом и тремя мягкими лучами; боковая линия снабжена костными или хрящевыми, скрытыми в коже пластинками; у самцов имеется анальная папилла (Wilson, 1973; Линдберг, Красюкова, 1987; Mecklenburg et al., 2016).

Существующие взгляды разных авторов на филогению *Gymnocanthus*, в том числе и на положение *G. pistilliger*, основанные на морфологических и молекулярно-генетических данных, в целом однозначны: род образует очень чёткую, близкородственную группу видов, которая разделяется на две эволюционные линии. Одна линия, включающая *G. detrisus*, *G. galeatus* и *G. herzensteini*, характеризуется более крупным размером особей и сниженным половым диморфизмом; другая, состоящая из *G. pistilliger*, *G. intermedius* и *G. tricuspis*, напротив, — меньшим размером и развитым половым диморфизмом. Эти две группы различаются также распределением по глубине обитания — виды первой группы приспособились к большей глубине (50–150 м и более), виды второй группы обитают на меньшей глубине (в основном до 50 м) (Wilson, 1973; Yamazaki et al., 2013).

Систематика рода *Gymnocanthus* долгое время была запутанной из-за широкого ареала и морфологической изменчивости видов. Видовые различия по меристическим признакам, развитию полового диморфизма, высоте тела и головы, ширине и вооружению межглазничного промежутка, длине предкрышечного шипа, окраске подвержены значительному варьированию в зависимости от возраста, размера, условий обитания. По мнению Уилсона (Wilson, 1973), видам рода свойственно существенное перекрывание меристических признаков и отсутствие значимых остеологических различий. В связи с этим возникает сложность в идентификации видов и, как следствие, появляются недостоверные сведения об их распространении. Наибольший вклад в систематическую неопределённость внёс циркумполярный, высоко изменчивый *G. tricuspis*, которого отождествляли с *G. detrisus*, *G. galeatus* и *G. pistilliger*. В свою очередь, *G. pistilliger* путали с *G. intermedius*, поскольку эти виды имеют значительное сходство в размерном диапазоне и выраженности полового диморфизма (Wilson, 1973).

Цель настоящей работы — оценить внутривидовую вариабельность *G. pistilliger* и его родственные отношения с видами рода *Gymnocanthus* на основе анализа митохондриальной ДНК и с использованием полученных другими авторами морфологических данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Районы сбора и объём изученного материала представлены в табл. 1. Экземпляры рыб и образцы тканей хранятся в коллекции лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН. Образцы тканей *G. tricuspis* из Белого моря любезно предоставила В.Г. Сиделева (ЗИН РАН).

Проведён анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов *COI* длиной 1114 пар нуклеотидов (п.н.), цитохрома *b* (877 п.н.), 16S рРНК (613 п.н.) митохондриальной ДНК (мтДНК). Для сравнительного молекулярно-генетического анализа использовали данные из GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov) по шести видам рода *Gymnocanthus*, в том числе по *G. detrisus* (гены *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК) и *G. galeatus* (участок гена *COI* длиной 601 п.н.), экземпляры которых отсутствовали в нашей коллекции. Виды *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *Bero elegans* и *Argyrocottus zanderi* (семейство Cottidae¹) использовали в качестве внешней группы.

Геномную ДНК выделяли из мышечной ткани по стандартной методике, которая включает лизис ткани 1%-ным додецилсульфатом натрия в присутствии протеиназы К (0.2 мг/мл) и депротенинизацию фенолом (Maniatis et al., 1982). Для амплификации и секвенирования ДНК использовали олигонуклеотидные праймеры и условия, описанные ранее (Meyer, 1993; Радченко, 2005; Морева и др., 2017). С применением пакета программ MEGA 12 (Kumar et al., 2024) выравнивали нуклеотидные последовательности, определяли параметры изменчивости генетических маркеров, рассчитывали генетические дистанции с использованием метода максимального правдоподобия (с учётом гетерогенности скорости нуклеотидных замен), выбирали оптимальные модели нуклеотидных замен для каждого гена с использованием байесовского информационного критерия.

С применением байесовского анализа в программе MrBayes v. 3.2.1 (Ronquist et al., 2012) реконструировали филогенетические деревья отдельно для объединённых последовательностей мтДНК (гены *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК) и последовательностей участка гена *COI*, который используется в ДНК-штрихкодировании. Для контроля динамики байесовского анализа

¹ В Каталоге рыб (Fricke et al., 2024) род *Gymnocanthus* и виды внешней группы отнесены к семейству Psychrolutidae, мы в своей работе придерживаемся классификации, приведённой в монографии Парина с соавторами (2014).

Таблица 1. Список изученных видов рода *Gymnosanthus* и видов внешней группы

Вид	№ образца или источник данных	Район сбора	Ген		
			COI	цитохром <i>b</i>	16S рРНК
<i>Gymnosanthus pistilliger</i>	1783	Охотское море, Тауйская губа, бух. Шестакова	PV022312	PV033728	PV022251
	1860	Охотское море, Тауйская губа, о. Спафарьева	PV022313	PV033729	PV022252
	1862	Охотское море, Тауйская губа, о. Талан	PV022314	PV033730	PV022253
	1863	То же	PV022315	PV033731	PV022254
	1865	»	PV022316	PV033732	PV022255
	1866	»	PV022317	PV033733	PV022256
	1944	Охотское море, Тауйская губа, о. Недоразумения	PV022318	PV033734	PV022257
	1994	Японское море, Татарский пролив, зал. Ситуан	MN172281	MN172299	PV022258
	2051	Охотское море, Тауйская губа, зал. Одян	PV022319	PV033735	PV022259
	2161	Японское море, Татарский пролив, зал. Ситуан	PV022320	PV033736	PV022260
<i>G. intermedius</i>	gb	Берингово море, северо-восток, Аляска	NC082786		
	gb	Охотское море, Юго-Западная Камчатка	MW128541	—	—
	1828	Японское море, зал. Восток	PV022321	PV033737	PV022261
	1984	Японское море, Северное Приморье, бух. Малая Кема	PV022322	PV033738	PV022262
	2163	Японское море, зал. Петра Великого	PV022323	PV033739	PV022263
	gb	Японское море, Корейский п-ов	NC034650		
	gb	Тихий океан, север о-ва Хонсю	JF952748	—	—
	gb	—	JQ406341	—	—
	gb	—	JQ406357	—	—
	1729	Курильские о-ва, о. Шикотан, бух. Крабовая	PV022324	PV033740	PV022264
<i>G. herzensteini</i>	1732	То же	PQ517315	PQ536822	PQ517281
	1735	»	PV022325	PV033741	PV022265
	1992	Японское море, Северное Приморье	PV022326	PV033742	PV022266
	2160	То же	PV022327	PV033743	PV022267
	gb	Японское море, Корейский п-ов	NC034651		

Таблица 1. Окончание

Вид	№ образца или источник данных	Район сбора	Ген		
			COI	цитохром <i>b</i>	16S рРНК
<i>G. tricuspis</i>	gb	Корея	KU199131	—	—
	2240	Белое море, Кандалакшский залив	PV022328	PV033744	PV022268
	2254	То же	PV022329	PV033745	PV022269
	2255	»	PV022330	PV033746	PV022270
	2258	»	PV022331	PV033747	PV022271
<i>G. detritus</i>	gb	Чукотское море, южная часть	NC045927		
	gb	Канада, Квебек, зал. Св. Лаврентия	KC015431	—	—
	gb	Берингово море	MW435066	—	—
	gb	Канада, Манитоба, запад Гулзонова залива	MG421611	—	—
	gb	Берингово море, Аляска	NC082787		
	gb	—	JQ406279	—	—
	gb	—	JQ406283	—	—
	gb	—	JQ406285	—	—
	gb	—	JQ406292	—	—
	gb	—	JQ406300	—	—
<i>G. galeatus</i>	gb	Берингово море, западное побережье	MW128536	—	—
	gb	Тихий океан, Аляска	OR608266	—	—
	gb	Тихий океан, зал. Аляска, о-ва Семиди	HQ712425	—	—
	Внешняя группа				
	Семейство Cottidae				
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	1745	Курильские о-ва, о. Шикотан, бух. Горобец	MN115338	MN115374	MN097194
<i>Bero elegans</i>	1977	Татарский пролив, о. Монерон	PQ517316	PQ536823	PQ517282
<i>Argyrocoottus zanderi</i>	1733	Курильские о-ва, о. Шикотан, бух. Крабовая	MW555247	MW562142	PQ517283

Примечание. gb — GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov); “—” — нет данных. Систематическое положение и названия видов приведены по: Парин и др., 2014.

использовали программу Tracer v. 1.7 (Rambaut et al., 2018). Установки для анализа методом Монте-Карло по схеме цепей Маркова были следующими: четыре цепи, 1000000 генераций, отбор деревьев через каждые 100 генераций. Из 10001 отбросили первые 1001 деревьев с нестабильными параметрами моделей нуклеотидных замен, остальные использовали для получения консенсусных деревьев и апостериорных вероятностей их ветвления. Узлы ветвления с оценкой вероятности ≥ 0.95 принимали как значимые (Leachée, Reeder, 2002).

Для подтверждения границ видов, выявленных в ходе филогенетического анализа, с использованием последовательностей гена *COI* применяли метод ASAP (Assemble Species by Automatic Partitioning) (Puillandre et al., 2021). Анализ ASAP проводили в онлайн-версии программы (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap/asapweb.html>) с использованием предложенных моделей нуклеотидных замен — модели Джукса–Кантора, двухпараметрической модели Кимуры и модели простых попарных дистанций. Для определения гаплотипов и их взаимосвязей строили сеть в программе SplitsTree4 v. 6.4.7 (Huson, Bryant, 2006) с использованием метода медианных сетей (Bandelt et al., 1999) и объединённой последовательности мтДНК (гены *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нуклеотидные последовательности участков генов *COI*, цитохрома *b* и 16S рРНК размещены в GenBank, их регистрационные номера указаны в табл. 1.

Выявлены следующие параметры изменчивости молекулярных маркеров в пределах рода *Gymnocanthus*. Для гена *COI* обнаружено 107 нуклеотидных замен и 103 полиморфных сайта, 88 филогенетически информативны; из 371 кодируемого аминокислотного остатка два вариабельных. Для гена цитохрома *b* обнаружено 130 замен и 120 полиморфных сайтов, 93 филогенетически информативны; из 292 кодируемых аминокислотных остатков пять вариабельных и три филогенетически информативных. Для гена 16S рРНК обнаружено 10 нуклеотидных замен и 10 полиморфных сайтов, восемь филогенетически информативны.

Параметры генетической изменчивости мтДНК *G. pistilliger*: для гена *COI* — восемь нуклеотидных замен, пять филогенетически

информативных сайтов; для гена цитохрома *b* — 18 нуклеотидных замен, пять филогенетически информативных сайтов, три замены аминокислотных остатков; для гена 16S рРНК — две нуклеотидные замены.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов показал наличие мутаций, маркирующих род *Gymnocanthus* в целом и каждый вид в отдельности. Для рода зафиксировано 19, 11 и четыре идентифицирующие нуклеотидные замены соответственно в генах *COI*, цитохрома *b* и 16S рРНК. *G. pistilliger* и *G. intermedius* имели по одной замене в генах *COI* и цитохрома *b*; *G. herzensteini* — 17, 13 и три замены в генах *COI*, цитохрома *b* и 16S рРНК; *G. tricuspis* — 16 и 12 замен в генах *COI* и цитохрома *b*; *G. detrisus* — 16 и 15 замен в генах *COI* и цитохрома *b*; *G. galeatus* — четыре замены в участке гена *COI* (601 п.н.). У *G. pistilliger* зафиксированы общие мутации с *G. intermedius* — 17, 16 и три замены в генах *COI*, цитохрома *b* и 16S рРНК.

Значения генетических дистанций между мтДНК видов рода *Gymnocanthus* и внешней группы варьировали от 7.73 (*G. herzensteini*/*M. polycanthocephalus*) до 9.39% (*G. tricuspis*/*A. zanderi*). Между видами в пределах рода *Gymnocanthus* минимальное значение составило 0.45 (*G. pistilliger*/*G. intermedius*), максимальное — 3.60% (*G. herzensteini*/*G. pistilliger* и *G. herzensteini*/*G. intermedius*). Внутривидовые генетические дистанции *G. pistilliger* варьировали от 0.03 до 0.28% (табл. 2).

У *G. pistilliger* выявлено 11 гаплотипов, у *G. intermedius* — четыре (рис. 1). Виды формируют две группы, которые дифференцированы на 17 нуклеотидных замен и соединены альтернативными связями между *G. pistilliger* (1862) и *G. intermedius* (2163 или 1828), возникшими в результате параллельных (или обратных) мутаций. В пределах группы *G. pistilliger* гаплотипы различаются 1–14 нуклеотидными заменами; в пределах *G. intermedius* — 4–12 заменами.

На основе данных об объединённых последовательностях мтДНК, а также фрагмента гена *COI* (601 п.н.) реконструированы филогенетические деревья (рис. 2, 3). В основании деревьев расположены виды внешней группы, затем следует макрокластер *Gymnocanthus*. На дереве, по данным об объединённой мтДНК (рис. 2), макрокластер рода разделяется на два кластера — *G. pistilliger* + *G. intermedius* и *G. tricuspis* + (*G. detrisus* + *G. herzensteini*) — с высокой вероятностью ($PP \geq 0.95$), за исключением ассоциации

Таблица 2. Значения генетических дистанций, рассчитанные методом максимального правдоподобия для объединённых нуклеотидных последовательностей генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК мтДНК, %

Вид	Номер образца	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Gymnocranius herzensteini</i>	1729	1																													
	1732	2	0.19																												
	1735	3	0.19	0.17																											
	1992	4	0.14	0.17	0.11																										
	2160	5	0.14	0.11	0.06	0.06																									
	NC034651	6	0.28	0.25	0.14	0.19	0.14																								
<i>G. pistilliger</i>	1783	7	3.60	3.44	3.48	3.45	3.48	3.51																							
	1860	8	3.51	3.36	3.45	3.42	3.45	3.48	0.25																						
	1862	9	3.51	3.35	3.45	3.42	3.45	3.48	0.25	0.28																					
	1863	10	3.60	3.45	3.54	3.51	3.54	3.57	0.22	0.19	0.25																				
	1865	11	3.48	3.32	3.42	3.39	3.42	3.45	0.22	0.25	0.03	0.22																			
	1866	12	3.54	3.38	3.48	3.45	3.48	3.51	0.17	0.14	0.19	0.06	0.17																		
	1944	13	3.54	3.39	3.48	3.45	3.48	3.51	0.19	0.22	0.22	0.19	0.19	0.14																	
	1994	14	3.57	3.41	3.51	3.48	3.51	3.54	0.19	0.17	0.22	0.03	0.19	0.03	0.17																
	2051	15	3.60	3.45	3.48	3.45	3.48	3.51	0.17	0.19	0.25	0.17	0.22	0.11	0.19	0.14															
	2161	16	3.48	3.32	3.41	3.38	3.41	3.44	0.22	0.08	0.25	0.17	0.22	0.11	0.19	0.14	0.17														
	NC082786	17	3.51	3.35	3.45	3.42	3.45	3.48	0.25	0.28	0.06	0.25	0.03	0.19	0.22	0.22	0.25	0.25													
<i>G. intermedius</i>	1828	18	3.57	3.42	3.51	3.48	3.51	3.60	0.70	0.56	0.45	0.64	0.47	0.59	0.67	0.61	0.64	0.64	0.50												
	1984	19	3.51	3.35	3.45	3.42	3.45	3.54	0.70	0.73	0.50	0.75	0.53	0.70	0.73	0.73	0.75	0.75	0.56	0.28											
	2163	20	3.45	3.30	3.39	3.36	3.39	3.48	0.70	0.61	0.45	0.64	0.47	0.59	0.67	0.61	0.64	0.64	0.50	0.11	0.22										
	NC034650	21	3.45	3.29	3.39	3.36	3.39	3.48	0.75	0.67	0.50	0.70	0.53	0.64	0.73	0.67	0.70	0.70	0.56	0.22	0.11	0.11									
<i>G. tricuspis</i>	2240	22	2.92	2.99	2.92	2.89	2.92	3.07	3.29	3.20	3.14	3.17	3.17	3.23	3.26	3.20	3.29	3.16	3.20	3.14	3.14	3.02	3.08								
	2254	23	2.89	2.96	2.89	2.86	2.89	3.04	3.32	3.23	3.17	3.20	3.20	3.26	3.29	3.23	3.32	3.19	3.23	3.17	3.17	3.05	3.11	0.03							
	2255	24	2.89	2.95	2.89	2.86	2.89	3.04	3.32	3.23	3.17	3.20	3.20	3.26	3.29	3.23	3.32	3.20	3.23	3.17	3.17	3.05	3.11	0.08	0.06						
	2258	25	2.92	2.98	2.92	2.89	2.92	3.07	3.29	3.20	3.14	3.17	3.17	3.23	3.26	3.20	3.29	3.16	3.20	3.14	3.14	3.02	3.08	0.06	0.03	0.03					
<i>G. detritus</i>	NC045927	26	2.89	2.96	2.89	2.86	2.89	3.04	3.32	3.17	3.17	3.26	3.20	3.26	3.29	3.29	3.32	3.13	3.23	3.17	3.17	3.05	3.11	0.08	0.06	0.11	0.08				
	NC082787	27	3.40	3.40	3.27	3.24	3.27	3.43	3.49	3.58	3.49	3.52	3.52	3.55	3.55	3.52	3.49	3.49	3.49	3.46	3.46	3.37	3.43	3.11	3.08	3.02	3.05	3.14			
	1733	28	9.29	9.22	9.11	9.18	9.18	9.22	9.30	9.31	9.20	9.23	9.20	9.27	9.35	9.23	9.27	9.26	9.23	9.15	9.12	9.08	9.05	9.28	9.32	9.32	9.35	9.39	9.06		
	1745	29	7.80	7.80	7.76	7.73	7.76	7.79	7.98	8.01	7.84	7.98	7.84	7.98	7.98	7.98	7.94	8.01	7.97	7.87	7.84	7.81	7.88	7.84	7.80	7.83	7.83	7.87	7.90	8.23	6.48
<i>Argyrocottus zanderi</i> <i>Myoxocephalus</i> <i>polyacanthocephalus</i>	1977	30	8.41	8.48	8.51	8.37	8.44	8.54	7.78	7.78	7.75	7.85	7.75	7.78	7.82	7.81	7.78	7.75	7.78	7.89	7.82	7.82	7.75	8.18	8.21	8.28	8.24	8.21	8.31	9.28	8.97

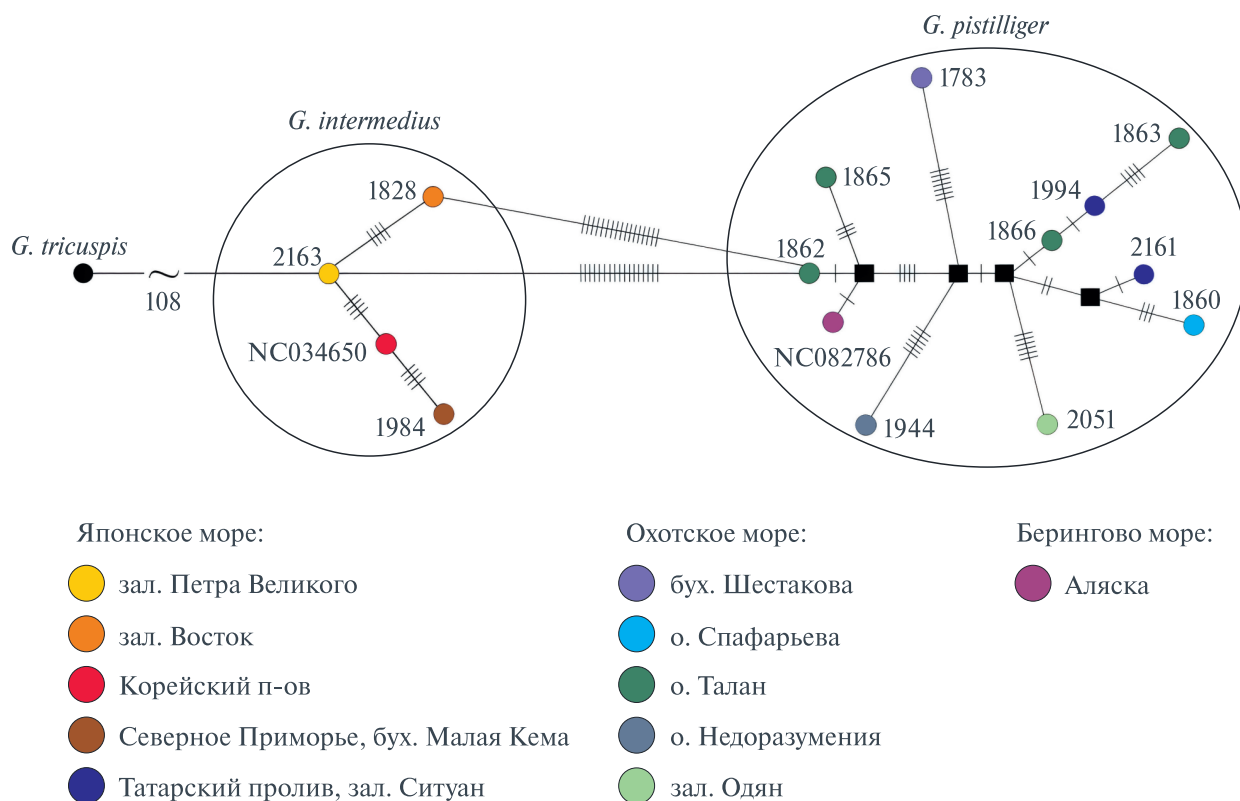


Рис. 1. Сеть гаплотипов *Gymnocanthus pistilliger* и *G. intermedius* по данным об объединённых нуклеотидных последовательностях генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК: (о) — гаплотипы и их географическое распределение, рядом с гаплотипами указаны номера наших образцов или номера в базе данных (см. табл. 1); (■) — гипотетические гаплотипы (пока не обнаружены, но необходимы для соблюдения принципа минимизации числа мутационных событий); курсивом и количеством штрихов на ветвях указано число нуклеотидных замен.

G. detrisus + *G. herzensteini*. Филогенетическое дерево, по данным о коротком фрагменте гена *COI*, характеризуется другим порядком ветвления (рис. 3). Макрокластер рода *Gymnocanthus* разделяется на три кластера: *G. tricuspis*, *G. herzensteini* + (*G. detrisus* + *G. galeatus*) и *G. pistilliger* + *G. intermedius*. При этом хорошую статистическую поддержку имеют кластеры *G. tricuspis* и *G. pistilliger* + *G. intermedius* ($PP \geq 0.95$).

Кластеры, выявленные в ходе филогенетического анализа, подтверждены методом ASAP; оптимальная оценка ASAP (1.5) получена с использованием всех трёх моделей нуклеотидных замен для пяти видовых кластеров — *G. tricuspis*, *G. herzensteini*, *G. detrisus*, *G. galeatus* и *G. pistilliger* + *G. intermedius* (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Внутривидовая генетическая изменчивость *G. pistilliger*

Сравнение *G. pistilliger* из разных участков ареала демонстрирует существенную изменчивость

его гаплотипов — каждая особь имеет собственный тип мтДНК. Однако для гаплотипов вида не характерна географическая приуроченность, они не образуют группы, связанные с местами обитания (рис. 1). При этом у *G. pistilliger* обнаружен довольно низкий полиморфизм нуклеотидных последовательностей — значения генетических дистанций варьируют от 0.03 до 0.28 (в среднем 0.18)%.

Экземпляры из значительно удалённых и расположенных близко мест обитания почти одинаково дифференцированы друг от друга. Так, выловленные в одном районе (о. Талан Охотского моря) особи различаются в среднем на 0.15%. Уровень генетической изменчивости в пределах группы *G. pistilliger* из Тауйской губы Охотского моря (0.19%), а также между этой группой и экземплярами из других участков ареала оказался одинаковым (0.19% с экземпляром из Берингова моря) или даже ниже (0.16% с экземплярами из северной части Японского моря). Генетические дистанции между особями из крайних мест

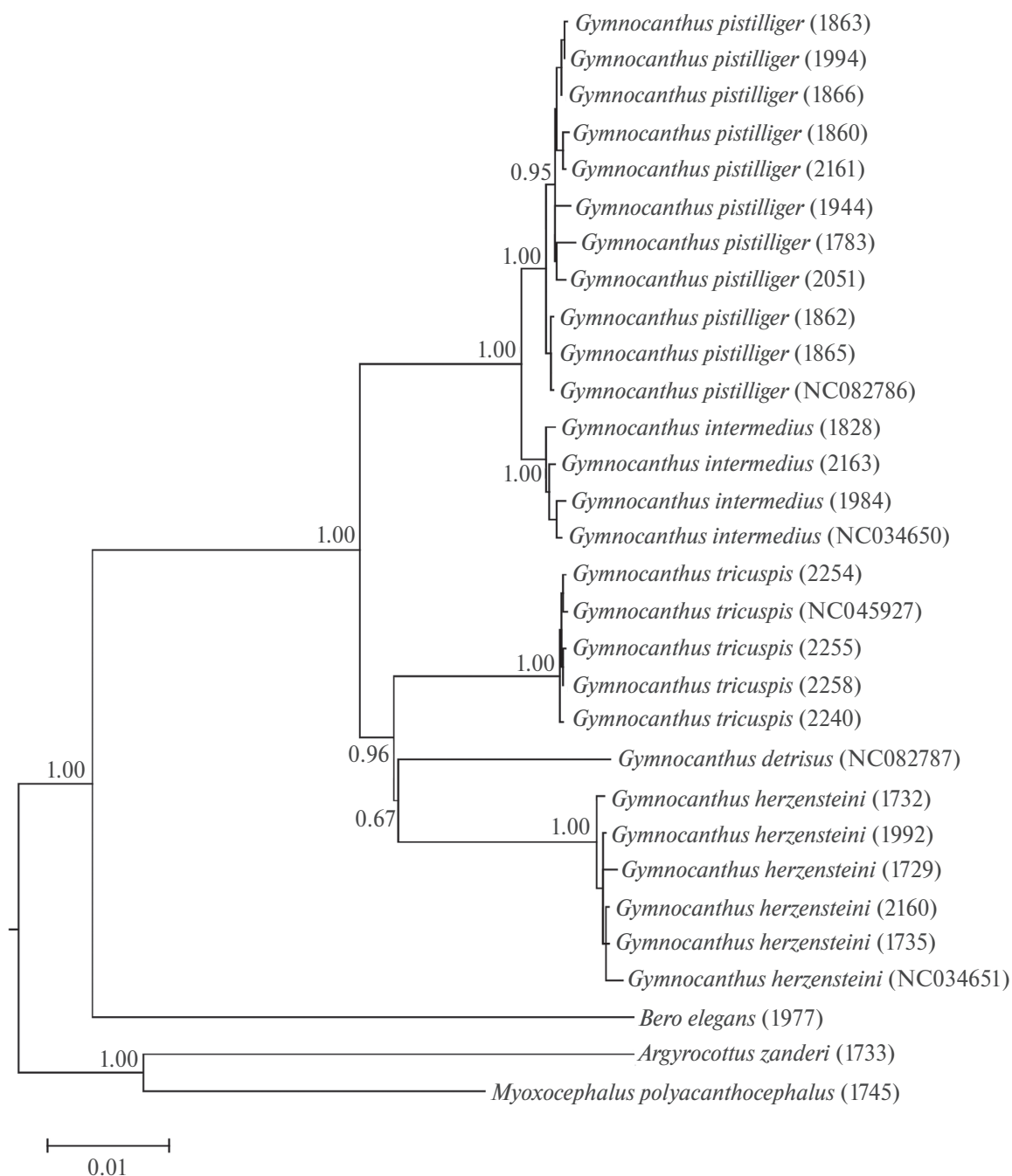


Рис. 2. Байесовское дерево по данным об объединённых нуклеотидных последовательностях генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК. Здесь и на рис. 3: после названия вида в скобках указан номер нашего образца или номер в базе данных (см. табл. 1), у узлов приведены значения апостериорной вероятности, масштаб длины ветвей указан в числе замен на сайт.

обитания — северной части Японского моря и Берингова моря — составили в среднем 0.23%.

Топологии филогенетических деревьев (рис. 2, 3) указывают на существование внутривидовой изменчивости, не связанной с географическим распределением *G. pistilliger*. Гаплотипы формируют смешанные группы, в состав которых входят экземпляры как из соседних

(бух. Шестакова, зал. Одян, о-ва Спафарьева, Талан, Недоразумения), так и из удалённых (Тауйская губа Охотского моря, зал. Ситуан севера Японского моря, северо-восток Берингова моря) мест обитания.

Необходимо отметить ограничение анализа внутривидовой изменчивости *G. pistilliger*, которое выражается в отсутствии общих га-

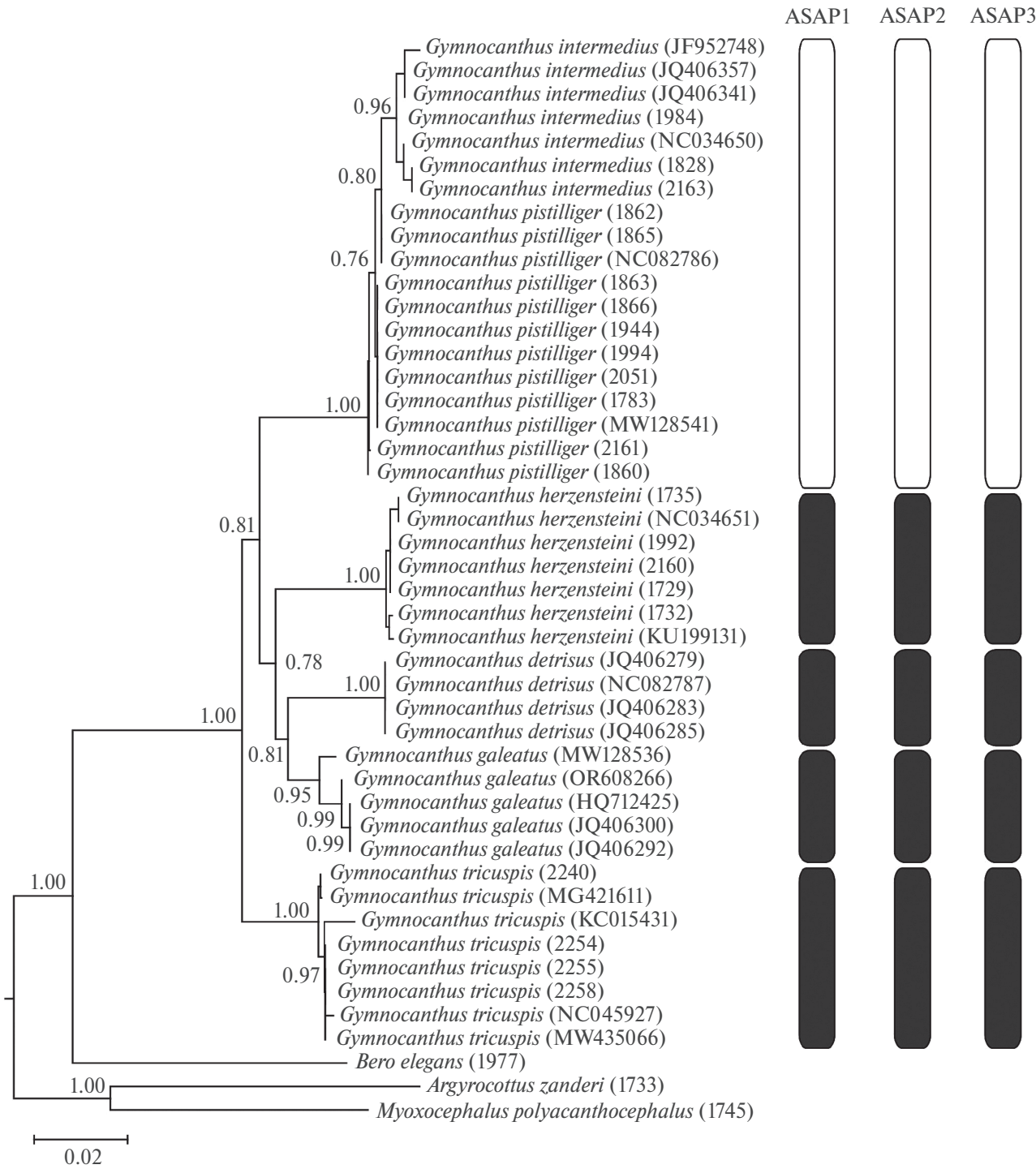


Рис. 3. Байесовское дерево по данным о нуклеотидных последовательностях фрагмента гена *COI*, совмещённое с результатами анализа ASAP: 1 — выделение видов автоматическим разделением с использованием модели Джукса–Кантора, 2 — с использованием двухпараметрической модели Кимуры, 3 — с использованием модели простых попарных дистанций.

плотипов и может быть связано с небольшим объёмом исследованной выборки, недостаточным количеством экземпляров из каждой точки сбора материала и из разных районов обитания вида.

Родственные связи *G. pistilliger* по морфологическим данным

Морфологические исследования рода *Gymnocanthus* ограничены единичными работами. Детальную ревизию *Gymnocanthus*, вклю-

чающую морфологический анализ, описание изменчивости и географического распространения видов, а также обсуждение филогении и происхождения рода представил Уилсон (Wilson, 1973). Кроме того, морфологические данные о некоторых видах рода *Gymnocanthus* имеются и в других работах (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1987; Mecklenburg et al., 2002). В соответствии с филогенетической гипотезой (Wilson, 1973. Fig. 83) *G. pistilliger* и *G. intermedius* образуют общую кладу, которая объединяется с *G. tricuspis*. Эта группа рода отличается меньшими размерами и выраженным половым диморфизмом от группы более крупных видов *G. galeatus*, *G. detrisus* и *G. herzensteini* с менее развитым половым диморфизмом.

Родство *G. pistilliger* и *G. intermedius* подтверждает ряд общих морфологических особенно-

стей: наличие бугров на голове, межглазничное пространство шириной $< 10\%$ длины головы, кожные придатки у самцов под грудными плавниками, за глазами есть усики, имеется плечевая игла, формула плавников и число позвонков сходны (табл. 3). Различия между *G. pistilliger* и *G. intermedius* состоят в степени проявления перечисленных признаков: большее/меньшее развитие затылочных и заглазничных бугров, расширенные/нерасширенные на концах придатки под грудными плавниками, узкое и вогнутое/умеренно широкое и слабо вогнутое межглазничное пространство, только у молодых особей/у всех особей есть заглазничные усики, короткая и тупая/длинная и острая плечевая игла (Шмидт, 1950; Wilson, 1973; Линдберг, Красюкова, 1987; Mecklenburg et al., 2002).

Таблица 3. Некоторые пластические и меристические признаки *Gymnocanthus pistilliger* и *G. intermedius* по литературным данным

Признак	<i>G. pistilliger</i>			<i>G. intermedius</i>	
	Шмидт, 1950 <i>G. pistilliger</i> <i>pistilliger</i>	Wilson, 1973	Mecklenburg et al., 2002	Шмидт, 1950 <i>G. pistilliger</i> <i>ventralis</i>	Wilson, 1973
Кожные придатки под грудными плавниками у самцов	Сильно расширены на концах	Широкие, терминальная ширина превышает в ≥ 3 раза ширину основания	Пестикообразные	Несильно расширены на концах	Длинные и узкие
Заглазничные и затылочные бугры на голове	Сильно развиты, выдаются в виде шишек	Хорошо развиты	Хорошо развиты	Слабо развиты, более или менее сглажены	Низкие, не развиты или отсутствуют
Ширина и форма межглазничного пространства	$< 10\%$ длины головы, узкое, желобообразное	Узкое, $\sim 5.2\%$ длины головы, V-образное	$< 10\%$ длины головы	$< 10\%$ длины головы, более широкое	Умеренное, $\sim 7.4\%$ длины головы, плоское или слабо вогнутое
Усики за глазами	Имеются, короткие	Имеются только у молодых особей	Отсутствуют у взрослых особей	Имеются, длинные	Имеются
Плечевая игла	—	Короткая и тупая	—	—	Длинная и острая
Общая формула плавников: $D + A + P$	54–63*	51–65	51–65	51–61*	53–61
Общее число позвонков	—	34–37	35–38	—	33–35

Примечание. * Данные по: Линдберг, Красюкова, 1987; $D + A + P$ — общее число лучей в 1-м и 2-м спинных ($D1 + D2$), анальном (A), грудном (P) плавниках; “—” — нет данных.

Уилсон (Wilson, 1973) в качестве основных признаков для дифференциации *G. pistilliger* и *G. intermedius* предлагает использовать форму головы, степень развития бугров, размер плечевой иглы, форму придатков под грудными плавниками у самцов, наличие заглазничных усиков у взрослых особей. При этом автор подчёркивает определённые ограничения диагностических признаков, которые, с одной стороны, часто различаются у разных видов рода *Gymnocanthus*, с другой — сильно перекрываются, и различия могут быть незначительны, тем не менее, в комплексе они позволяют выделять виды.

Аналогичную точку зрения на ограниченное использование для дифференциации *G. pistilliger* и *G. intermedius* морфологических особенностей, подверженных значительной изменчивости, высказал Шмидт (1950. С. 171): “Степень развития бугров на голове, зависящая к тому же и от пола, и от возраста, очень сильно варьирует, и наблюдаются самые разнообразные переходы. Ещё более варьирует в размерах усик над глазом и форма кожных придатков. Сильной вариации подвержена и ширина межглазничного пространства и степень его вогнутости”. Таким образом, придавая состояниям диагностических признаков небольшой вес, Шмидт (1950) не считает их достаточными для признания отдельных видов *G. pistilliger* и *G. intermedius*. По его мнению, в северных районах (Берингово, Охотское, Японское моря до зал. Петра Великого и зал. Посыета) распространён *G. pistilliger pistilliger* с “резко выраженными заглазничными и затылочными буграми и гребнями, с более узким и глубоким межглазничным пространством, с широкими на концах кожными придатками и маленькими кожными усиками над глазами”. В южных районах Японского моря (до Корейского п-ова) обитает *G. pistilliger ventralis* “со сглаженными буграми, более узкими кожными придатками и с длинными усиками над глазами”, который встречается вместе с *G. pistilliger pistilliger* от зал. Владимира до зал. Посыета (Шмидт, 1950. С. 169–172).

Родственные связи *G. pistilliger* по генетическим данным

Из более ранних молекулярно-генетических исследований известно о монофилетическом роде *Gymnocanthus*, который разделяется на две эволюционные группы видов — глубоководную, включающую *G. herzensteini*, *G. galeatus* и *G. detrisus*, и мелководную, содержащую *G. intermedius*, *G. pistilliger* и *G. tricuspis* (Yamazaki

et al., 2013). Однако положение *G. tricuspis* нестабильно, его родственные связи с *G. intermedius* и *G. pistilliger* статистически не поддерживаются на максимально правдоподобном (ML) дереве, и он объединяется с *G. herzensteini*, *G. galeatus* и *G. detrisus* с высокой вероятностью на байесовском (BI) дереве (Yamazaki et al., 2013. Fig. 2). Тем не менее, тесное родство *G. pistilliger* с *G. intermedius* достоверно подтверждено топологией филогенетических реконструкций, полученных в этой работе. Важно отметить, что авторы обнаружили сходство *G. intermedius* и *G. pistilliger* по филогенетически весомому признаку — общей для двух видов инсерции аденина в нуклеотидной последовательности участка 12–16S рРНК, одного из самых стабильных в митохондриальном геноме. Эта однонуклеотидная вставка, свидетельствующая о родстве и общности происхождения, является уникальным мутационным изменением, не обнаруженным у других видов рода *Gymnocanthus*.

В нашем исследовании также получены доказательства близкородственных отношений *G. pistilliger* и *G. intermedius*. Только у этих видов в генах мтДНК зафиксировано 36 общих нуклеотидных замен — это максимальное число мутаций, маркирующих виды, либо группы видов рода *Gymnocanthus*. Программа ASAP, предназначенная для подтверждения гипотез о разграничении видов на основе генетических расстояний, помещает *G. pistilliger* и *G. intermedius* в один видовой кластер, в то время как остальные виды — *G. tricuspis*, *G. herzensteini*, *G. detrisus* и *G. galeatus* — имеют собственные кластеры (рис. 3).

Генетические дистанции между *G. pistilliger* и *G. intermedius* составляют 0.63%, с минимальным и максимальным значениями соответственно 0.45 и 0.75% (табл. 2). При этом максимальные дистанции в пределах *G. pistilliger* и *G. intermedius* — 0.28% в обоих случаях. Другие межвидовые дистанции варьируют в среднем от 2.93% между *G. herzensteini* и *G. tricuspis* до 3.52% между *G. pistilliger* и *G. detrisus*, что в 5–6 раз выше, чем между *G. pistilliger* и *G. intermedius*. Низкие значения генетических дистанций двух последних видов не превышают внутривидового уровня и не соответствуют различиям между отдельными видами рода *Gymnocanthus*.

Тем не менее, топологии гаплотипической сети (рис. 1) и филогенетических деревьев (рис. 2, 3) свидетельствуют о существовании отчётливых границ и генетической дифференциации между

G. pistilliger и *G. intermedius*, представители которых образуют обособленные группы. На рис. 2 кластер *G. pistilliger* включает особей из северной части Японского моря (Татарский пролив), Охотского (Тауйская губа) и Берингова морей (район п-ова Аляска); кластер *G. intermedius* — особей из южной (вблизи Корейского п-ова), западной (зал. Петра Великого) и северо-западной (бух. Малая Кема) частей Японского моря. На рис. 3 к первому кластеру добавляется *G. pistilliger* от Юго-Западной Камчатки (восточное Охотоморье), ко второму кластеру — *G. intermedius* от северо-восточного побережья о-ва Хонсю (Тихий океан).

По имеющимся данным, *G. intermedius* обитает в Японском море от Татарского пролива до Кореи, на юге Охотского моря, в Тихом океане у северных японских и южных Курильских о-вов; его ареал перекрывается с ареалом *G. pistilliger* в Японском и Охотском морях (южная часть), у Хоккайдо и Южных Курил (Wilson, 1973; Парин и др., 2014; Дылдин и др., 2020). Однако точно определить область симпатрии этих видов довольно сложно, поскольку однозначные сведения о южной границе распространения *G. pistilliger* и северной границе распространения *G. intermedius* отсутствуют. Так, по данным разных авторов, самые южные районы обитания *G. pistilliger* находятся в зал. Петра Великого и вдоль побережья Хоккайдо (Wilson, 1973. Fig. 6; Дылдин и др., 2020), в Приморье (Парин и др., 2014), у побережья Корейского п-ова (Mecklenburg et al., 2002); крайние северные районы для *G. intermedius* — у юго-западного, юго-восточного, восточного и западного побережий Сахалина (Wilson, 1973. Fig. 5; Dyldin, Orlov, 2022), в Татарском проливе (Парин и др., 2014).

Из предшествующих исследований известно, что генетические различия близкородственных таксонов семейства Cottidae, обитающих в разных районах Северной Пацифики, могут достигать разного уровня — от групп, например, у *M. stelleri* (Moreva et al., 2021), и подвидов, *Megalocottus platycephalus* (Радченко, Петровская, 2019), до видов одного рода — виды *Enophrys* и *Porocottus* (Moreva и др., 2017, 2019). Аналогичный тренд наблюдается и в других таксонах рыб — генетическая дифференциация охотоморских и япономорских популяций *Lycodes matsubarae* (Sakuma et al., 2014), *Bothrocara hollandi* (Kodama et al., 2008), южной и северной форм *Tribolodon* (= *Pseudaspius*) *hakonensis* (Рязанова, Полякова, 2012).

Полученные в настоящей работе низкие значения генетических дистанций между *G. pistilliger* и *G. intermedius* (0.45–0.75%) могут характеризовать и подвиды одного вида, как, например, у *M. platycephalus platycephalus* и *M. platycephalus taeniopterus* (0.56–0.76%) (Радченко, Петровская, 2019), и валидные виды — *Stichaeus* (= *Dinogunellus*) *nozawae* и *S. grigorjewi* (0.35–0.56%) (Морева и др., 2016), *M. verrucosus* и *M. scorpius* (0.54%) (Radchenko et al., 2023). С другой стороны, филогенетические реконструкции свидетельствуют о существовании достоверных границ между *G. pistilliger* и *G. intermedius*. Таким образом, результаты молекулярно-генетического анализа не позволяют однозначно подтвердить самостоятельность видов *G. pistilliger* и *G. intermedius*, которых большинство авторов считает валидными. Возможно, речь идёт о формах (подвидах) одного широко распространённого вида, или о недавно дивергировавших видах, которые ещё не накопили достаточного количества мутационных изменений мтДНК для отчётливой видовой дифференциации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У *G. pistilliger* выявлена существенная изменчивость гаплотипов и низкий уровень полиморфизма генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК. *G. pistilliger*, представленный в исследовании особями из Охотского и Берингова морей, а также севера Японского моря, характеризуется отсутствием генетической подразделённости в соответствии с географической приуроченностью к определённому месту обитания, поскольку у вида не обнаружены ассоциации гаплотипов, связанные с распространением.

Молекулярно-генетический анализ показывает, что *G. pistilliger* связан тесными родственными отношениями с *G. intermedius*. Представители видов образуют обособленные группы, однако генетическая дифференциация этих групп не превышает внутривидовые различия.

Близкородственные связи *G. pistilliger* и *G. intermedius* подтверждаются и результатами морфологических исследований. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют, что основные пластические и меристические признаки *G. pistilliger* и *G. intermedius* варьируют и перекрываются, между ними отсутствуют разрывы, позволяющие однозначно идентифицировать виды. На основе сведений о морфоло-

гии этих видов, полученных разными авторами, можно сделать предположение о постепенном переходе от охотоморских форм с узким, вогнутым межглазничным пространством и выраженными буграми на голове к япономорским формам с более широким, слабо вогнутым межглазничным пространством и сглаженными буграми.

На основе полученных генетических данных выявлен высокий уровень сходства *G. pistilliger* и *G. intermedius*. И если их родство очевидно, то уровень этого родства остаётся неясным. Отсутствие между *G. pistilliger* и *G. intermedius* генетических различий, достаточных для видовой идентификации, может свидетельствовать о том, что они представляют собой географические формы (подвиды) одного вида, либо эволюционно молодые виды.

Решение вопроса об уровне родственных отношений *G. pistilliger* и *G. intermedius* требует обстоятельного сравнительно-морфологического исследования с одновременным молекулярно-генетическим анализом. Необходимо дальнейшее изучение представителей этих видов из разных районов обитания с расширением объёма выборок и увеличением точек сбора материала по всему ареалу. Обязательным условием успеха таких исследований является точное определение областей симпатрии *G. pistilliger* и *G. intermedius*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.А. Поезжаловой-Чегодаевой (ИБПС ДВО РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках проекта Российского научного фонда № 25-24-00011 (<https://rscf.ru/project/25-24-00011/>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использован биологический материал от хранящихся в 70%-ном этаноле рыб в коллекции лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН. Одобрение комиссии по биоэтике на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Великанов А.Я. и др. 2020. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). Новосибирск: Золотой колос, 396 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Морева И.Н., Радченко О.А., Незнанова С.Ю. и др. 2016. Родственные отношения *Stichaeus nozawae* (Jordan et Snyder, 1902) и *Stichaeus grigorievi* (Herzenstein, 1890) (Pisces: Stichaeidae) по данным молекулярно-генетического, кариологического анализа и ультраструктурного исследования сперматозоидов // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 359–367.
- Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. 2017. Молекулярно-генетический и кариологический анализ двурогих бычков группы *Enophrus diceraus* (Cottidae) // Генетика. Т. 53. № 9. С. 1086–1097. <https://doi.org/10.7868/S0016675817090119>
- Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В. 2019. Кариологическая и молекулярно-генетическая дифференциация бахромчатых бычков рода *Porocottus* Gill, 1859 (Cottidae: Muchocephalinae) // Биология моря. Т. 45. № 3. С. 208–216. <https://doi.org/10.1134/S0134347519020086>
- Панченко В.В., Матвеев А.А., Панченко Л.Л. 2020. Сезонное распределение нитчатого шлемоносца *Gymnancanthus pistilliger* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 174–182. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020174>
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Радченко О.А. 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 153 с.
- Радченко О.А., Петровская А.В. 2019. Молекулярно-генетическая дифференциация дальневосточной широколобки *Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814) (Scorpaeniformes: Cottidae) // Биология моря. Т. 45. № 1. С. 61–72. <https://doi.org/10.1134/S0134347519010078>
- Рязанова И.Н., Полякова Н.Е. 2012. Дифференциация крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* (Pisces: Cyprinidae) на российской части ареала по данным кариологического анализа и ПЦР-ПДРФ-анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 48. № 2. С. 225–234.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>

- Dyldin Yu.V., Orlov A.M. 2022. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 4. Families Triglidae–Agonidae // J. Ichthyol. V. 62. № 1. P. 34–68.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222010039>
- 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 10/2024).
- Hoff G.R. 2000. Biology and ecology of threaded sculpin, *Gymnocanthus pistilliger*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 98. № 4. P. 711–722.
- Huson D.H., Bryant D. 2006. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. V. 23. № 2. P. 254–267.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msj030>
- Kodama Y., Yanagimoto T., Shinohara G. et al. 2008. Deviation age of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*, between the Japan Sea and the Okhotsk Sea // Mol. Phylogenet. Evol. V. 49. № 2. P. 682–687.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.022>
- Kumar S., Stecher G., Suleski M. et al. 2024. MEGA12: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 12 for adaptive and green computing // Mol. Biol. Evol. V. 41. № 12. Article msae263.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msae263>
- Leaché A.D., Reeder T.W. 2002. Molecular systematics of the Eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches // Syst. Biol. V. 51. № 1. P. 44–68.
<https://doi.org/10.1080/106351502753475871>
- Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. 1982. Molecular cloning, a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab., 480 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri: CAFF, 377 p.
- Meyer A. 1993. Evolution of mitochondrial DNA in fishes // Biochemistry and molecular biology of fishes. V. 2. Amsterdam: Elsevier Press. P. 1–38.
- Moreva I.N., Radchenko O.A., Petrovskaya A.V. 2021. Differentiation of the frog sculpin *Myoxocephalus stelleri* Tilesius, 1811 (Actinopterygii, Cottidae) based on mtDNA and karyotype analyses // Comp. Cytogenet. V. 15. № 2. P. 179–197.
<http://doi.org/10.3897/CompCytogen.v15.i2.63207>
- Puillandre N., Brouillet S., Achaz G. 2021. ASAP: assemble species by automatic partitioning // Mol. Ecol. Resour. V. 21. № 2. P. 609–620.
<http://doi.org/10.1111/1755-0998.13281>
- Radchenko O.A., Moreva I.N., Poezshalova-Chegodaeva E.A., Petrovskaya A.V. 2023. Identification, differentiation, and relationships of the warty sculpin *Myoxocephalus verrucosus* (Cottidae) from the Arctic, East Siberian Sea // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 67. Article 103182.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103182>
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using tracer 1.7 // Syst. Biol. V. 67. № 5. P. 901–904.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Syst. Biol. V. 61. № 3. P. 539–542.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Sakuma K., Ueda Y., Hamatsu T., Kojima S. 2014. Contrasting population histories of the deep-sea demersal fish, *Lycodes matsubarae*, in the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk // Zool. Sci. V. 31. № 6. P. 375–382.
<https://doi.org/10.2108/zs130271>
- Wilson D.E. 1973. Revision of the cottid genus *Gymnocanthus*, with a description of their osteology: M.S. Thesis. Vancouver: Univ. Brit. Columbia, 223 p.
<https://doi.org/10.14288/1.0093237>
- Yamazaki A., Markevich A., Munehara H. 2013. Molecular phylogeny and zoogeography of marine sculpins in the genus *Gymnocanthus* (Teleostei; Cottidae) based on mitochondrial DNA sequences // Mar. Biol. V. 160. № 10. P. 2581–2589.
<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2250-4>

GENETIC VARIABILITY AND RELATIONSHIPS OF THE THREADED SCULPIN *GYMNOCANTHUS PISTILLIGER* (COTTIDAE)

O. A. Radchenko^{1, *} and A. V. Petrovskaya¹

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

*E-mail: mradchenko@mail.ru

Comparative molecular genetics study was performed for the threaded sculpin *Gymnocanthus pistilliger* from the Sea of Okhotsk, the Sea of Japan, and the Bering Sea. According to the analysis of mitochondrial DNA genes, the species heterogeneity is found, which does not relate to its geographical distribution. *Gymnocanthus pistilliger* is characterized by a closely related relationship with *Gymnocanthus intermedius*, the genetic differentiation between these species is low if considering them different species. The analysis of the obtained results in molecular genetics and morphological data published by other authors, suggest that *G. pistilliger* and *G. intermedius* represent either geographical forms (subspecies) of the same species, or evolutionarily young species.

Keywords: *Gymnocanthus pistilliger*, *Gymnocanthus intermedius*, mitochondrial DNA (mtDNA), genetic divergence, relationships.

УДК 597.2/.5:591.9(470.1/.2)

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПО СОСТАВУ ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ

© 2025 г. А. П. Новоселов^{1, *}

¹Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
Уральского отделения РАН — УрО РАН, Архангельск, Россия

*E-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 19.04.2024 г.

После доработки 03.09.2024 г.

Принята к публикации 03.09.2024 г.

Уточнены зоогеографические изменения состава ихтиофауны крупных рек севера европейской части России. Характерной чертой исследованного региона является значительное число видов рыб холодноводного комплекса: лососёвых (Salmoninae), сиговых (Coregoninae), хариусовых (Thymallinae) и корюшковых (Osmeridae). С продвижением с запада на восток доля различных групп рыб в составе ихтиофаун речных бассейнов существенно меняется. Доля лососеобразных (Salmoniformes) — представителей холодноводного комплекса — увеличивается, а карпообразных (Cypriniformes) — снижается. Число семейств из других отрядов, представленных значительно меньшим числом видов, почти не меняется. Бассейн р. Печора является трансграничным, через него проходит взаимопроникновение европейских и азиатских ихтиофаун. По степени фаунистического сходства бассейны рек Онега, Северная Двина и Мезень ближе к Западному зоогеографическому подокругу с преобладанием рыб балтийского комплекса; Волонга, Печора и Кара — к Восточному подокругу с преобладанием рыб сибирского комплекса. Условная граница разделения двух групп проходит по бассейну р. Волонга, в котором доли европейских и сибирских видов одинаковы. При зоогеографическом районировании территории севера европейской части России предложено подразделение Восточного подокруга на Северодвинский и Печорский районы с выделением в первом Онего-Северодвинского и Мезенского подрайонов, во втором — Печорского и Карского.

Ключевые слова: крупные речные бассейны, ихтиофауна, взаимопроникновение европейской и азиатской ихтиофаун, уточнение зоогеографического районирования, север европейской части России.

DOI: 10.7868/S3034514625050044

Пресноводная ихтиофауна севера европейской части России (бассейнов Белого, Баренцева и Карского морей, омывающих территорию Архангельской области и Ненецкого автономного округа, а также наиболее крупных речных бассейнов Европейского Севера — рек Онега, Северная Двина, Мезень и Печора) к настоящему времени довольно полно освещена в научной литературе. При этом основное внимание исследователи уделяли речным бассейнам, имеющим наиболее серьёзное промысловое значение — Печорскому (Солдатов, 1924; Никольский и др., 1947; Зверева и др., 1953; Ку-

чина, 1959; Соловкина, 1961, 1962; Корнилова, 1970; Бознак, Рафиков, 2009; Новоселов, 2021) и Северодвинскому (включая р. Вычегда) (Кучина, 1967; Соловкина, 1975; Новоселов, 2000; Бознак, 2003, 2004; Новоселов, 2018), а также озёрам Большеземельской тундры (Друккер, 1927; Сидоров, 1974, 1978; Соловкина, 1975; Пономарев, 1996). Исследовали состав ихтиофауны и определяли рыбохозяйственное значение рек Онега (Кудерский, Мельникова, 1983), Мезень (Данильченко, 1935; Остроумов, 1954; Захаров, Мацук, 2015), Волонга (Даниленко, 1964), Кара (Пробатов, 1934; Иванова, 1959).

В последние десятилетия ускорился процесс изменения видового состава рыбного населения региона под воздействием природных и антропогенных факторов, и уточнение современного состава аборигенной ихтиофауны, а также её изменения в результате интродукционных работ и саморасселения видов представляет значительный научный интерес. В зоогеографическом аспекте важен анализ взаимосвязей состава ихтиофауны основных речных бассейнов севера европейской части России, и особенно Печорского, в котором перекрываются ареалы многих европейских и сибирских видов рыб (Соловкина, 1974; Решетников, 1980; Кудерский, 1987; Новоселов, 2021). Именно через водоёмы рассматриваемого региона проходило и проходит взаимопроникновение ихтиофаун: европейской — на восток, сибирской — на запад.

Цель исследования — проанализировать видовой состав ихтиофауны крупных речных бассейнов севера европейской части России и актуализировать зоогеографическое районирование исследованного региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для уточнения современных списков ихтиофауны, выявления путей проникновения новых

видов и происходящих зоогеографических изменений проведён анализ ихтиофауны бассейнов рек (включая озёра на площади водосбора) Онега, Северная Двина, Мезень, Волонга, Печора и Кара (рис. 1, табл. 1).

Для сравнения (в качестве фоновых) взяты составы ихтиофауны с запада — Балтийского зоогеографического комплекса (р. Нева) — и с востока — сибирского комплекса (р. Обь). Видовой состав рыб и рыбообразных, встречаемых в анализируемых речных бассейнах, установлен на основании как собственных материалов (бассейны рек Онега, Двина, Мезень и Печора), так и с использованием данных литературы (Пробатов, 1934; Никольский и др., 1947; Остроумов, 1954; Москаленко, 1955; Даниленко, 1964; Кучина, 1967; Соловкина, 1969; Елсукова, 1981; Кудерский, Мельникова, 1983; Кудерский, 1987; Богданов, 1997; Новоселов, Студенов, 2002; Сидоров, Решетников, 2014; Захаров, Мацук, 2015; Новоселов, 2018, 2020, 2021; Novoselov, Imant, 2022).

Собственные данные получены в результате многолетних мониторинговых исследований (1980–2022) и с использованием архивных

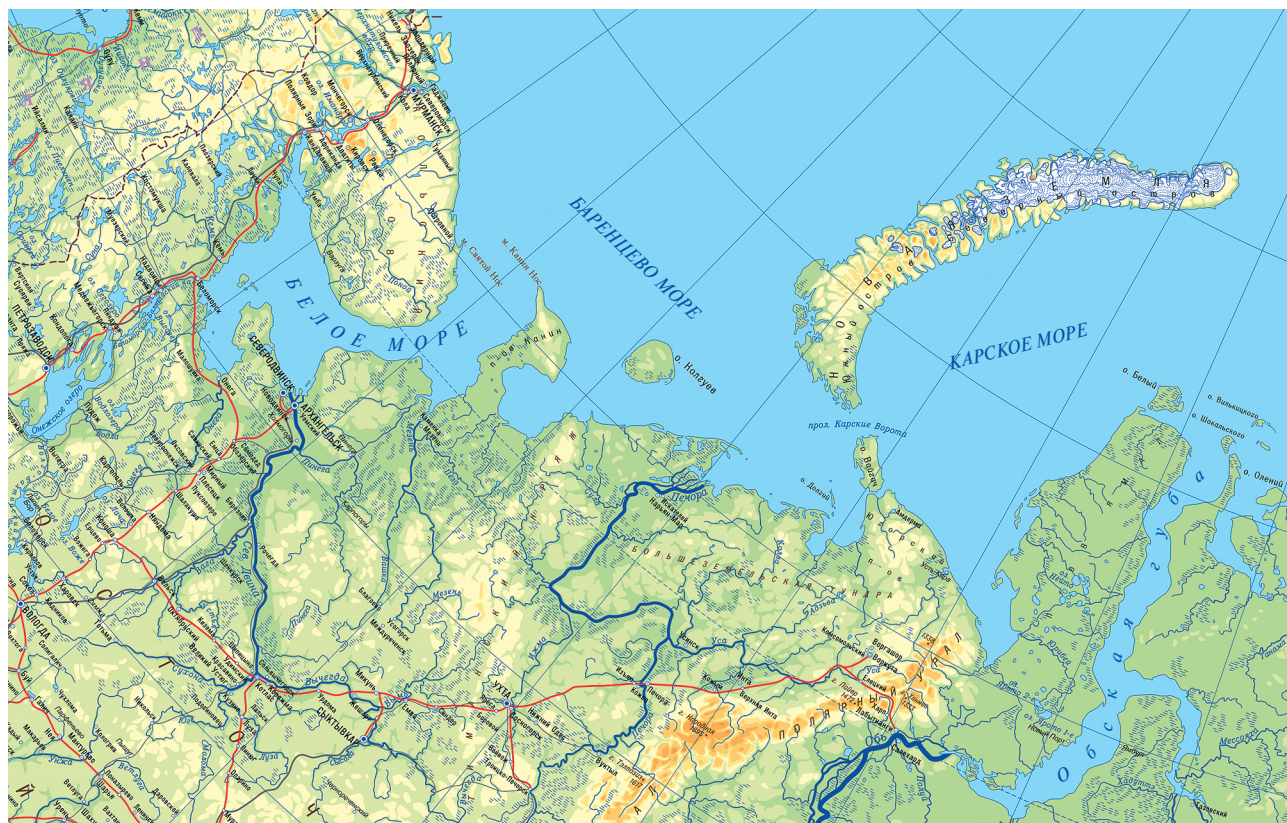


Рис. 1. Район проведения исследования.

Таблица 1. Наиболее крупные реки севера европейской части России

Река	Длина, км	Площадь бассейна, тыс. км ²	Средний годовой расход, м ³ /с	Стационарный пункт наблюдений
Онега	416	56.900	485	с. Порог
Северная Двина	1803*	357.000	3330	с. Усть-Пинега
Мезень	966	78.000	649	д. Малонисогорская
Печора	1809	322.000	3400	с. Усть-Цильма
Волонга	110	0.767	—	с. Волонга
Кара	257	13.400	4730	с. Усть-Кара

Примечание. Информация приведена по: Исаченко, 1995. * Длина реки указана от истоков р. Вычегда, “—” — нет данных.

материалов Северного филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов. Учитывали все виды — как постоянно обитающие, так и временно заходящие (проходные) в водные системы северной части Европейской России. Таксономический анализ проводили с использованием каталога Эшмайра (Fricke et al., 2024; Van der Laan et al., 2024).

При зоогеографическом анализе состава аборигенной ихтиофауны индивидуальную специфичность сравниваемых бассейнов относительно друг друга определяли исходя из анализа мер включения, представляющих собой доли общих видов в попарно сравниваемых бассейнах в числе видов, встречающихся в каждом из них (Simpson, 1943): $M_{i/j} = D/I$; $M_{j/i} = D/J$, где $M_{i/j}$ — мера включения ихтиофауны бассейна i в ихтиофауну бассейна j ; $M_{j/i}$ — мера включения ихтиофауны бассейна j в ихтиофауну бассейна i ; I и J — число видов в бассейнах i и j ; D — число общих видов в двух сравниваемых бассейнах.

Результаты представляли в виде матрицы мер включения, анализ которой проводили с использованием теории графов (Берж, 1962), дающей графические представления отношений на множествах. Анализируемые бассейны изображали на плоскости в виде фигур, связанных стрелками при двух порогах значимости (τ): при $\tau = 90$, т.е. при взаимном включении 90% видов ихтиофауны и выше, и при $\tau = 85$ ($85 \leq \tau < 90$). Направление стрелок показывало, ихтиофауна какого из двух сравниваемых бассейнов входит в состав другого.

При попарном сравнении районов ихтиофауна бассейна i , имеющего большую долю общих видов с ихтиофауной бассейна j в числе

видов в бассейне i , является более банальной, поскольку в большей мере входит в состав ихтиофауны бассейна j . В то же время ихтиофауну бассейна j можно считать более оригинальной, поскольку она имеет меньшую долю общих видов с ихтиофауной бассейна i в числе видов в бассейне j , и включает в себя часть ихтиофауны бассейна i .

Для определения сходства и различий ихтиофаун сравниваемых бассейнов (i и j) и построения иерархической системы использовали коэффициент фаунистического сходства Сёренсена—Чекановского: $K_{(i,j)} = 2D/(I + J)$.

Анализ построенной матрицы мер сходств выявил исходную точку для построения дендрограммы сходства анализируемых бассейнов по взвешенному парно-групповому методу (Бейли, 1970; Андреев, Решетников, 1978), что позволило объединить анализируемые бассейны в более крупные категории.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав ихтиофауны. В восьми сравниваемых речных бассейнах отмечено 65 видов рыб и рыбообразных, из которых 60 входят в состав аборигенной ихтиофауны (присутствуя хотя бы в одном из бассейнов), а пять — чужеродные виды, изначально не обитавшие в водоёмах севера европейской части России. К последним относятся акклиматизированная в бассейнах Белого и Баренцева морей дальневосточная горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, случайно интродуцированный ротан-головешка *Perccottus glenii*, а также саморасселившиеся в Двинском бассейне белоглазка *Ballerus sapa*, жерех *Leuciscus aspius* и судак *Sander lucioperca* (табл. 2).

Таблица 2. Список видов пресноводной ихтиофауны сравниваемых речных бассейнов

№	Вид	Бассейн реки (включая озёра)							
		Нева ¹	Онега ²	Северная Двина ³	Мезень ⁴	Волонга ⁵	Печора ⁶	Кара ⁷	Обь ⁸
Семейство миноговые — Petromyzontidae									
1	Тихоокеанская минога <i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811)		+	+	+	+	+	+	+
2	Сибирская минога <i>L. kessleri</i> (Anikin, 1905)			+	+	+	+	+	+
3	Речная минога <i>Lampetra fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	+							
4	Ручьевая минога <i>L. planeri</i> (Bloch, 1784)	+							
Семейство осетровые — Acipenseridae									
5	Сибирский осётр <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869						+	A	+
6	Стерлядь <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758		+	A	+	+	A	+	+
Семейство угревые — Anguillidae									
7	Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+		+	E	
Семейство лососёвые — Salmonidae									
Подсемейство лососёвые — Salmoninae									
8	Таймень <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773)							—	+
9	Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)		+	A	+	A	+	A	+
10	Атлантический лосось (сёмга) <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	+	+	
11	Кумжа <i>S. trutta</i> Linnaeus, 1758	+	+	+		+	+		
12	Арктический голец <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)					+	+	+	+
13	Ленок <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773)					+			+
Подсемейство сиговые — Coregoninae									
14	Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	c	
15	Сибирская ряпушка <i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848							+	+
16	Арктический омуль <i>C. autumnalis</i> (Pallas, 1776)					+	+	+	
17	Сиг <i>C. lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 2. Продолжение

№	Вид	Бассейн реки (включая озёра)							
		Нева ¹	Онега ²	Северная Двина ³	Мезень ⁴	Волонга ⁵	Печора ⁶	Кара ⁷	Обь ⁸
18	Мукеун <i>C. miksun</i> (Pallas, 1814)							+	+
19	Чир <i>C. nasus</i> (Pallas, 1776)					+	+	+	+
20	Пелядь <i>C. peled</i> (Gmelin, 1789)		+	+	+	+	+	+	+
21	Тугун <i>C. tugun</i> (Pallas, 1814)	+	+						+
22	Нельма <i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstädt, 1772)		+	+	+	+	+	+	+
Подсемейство хариусовые — Thymallinae									
23	Европейский хариус <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	
24	Сибирский хариус <i>T. arcticus</i> (Pallas, 1776)						+	+	+
Семейство корюшковые — Osmeridae									
25	Европейская корюшка <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+			+	+	
26	Азиатская корюшка <i>O. mordax</i> (Mitchill, 1814)		+	+	+	+	+	+	+
27	Малоротая корюшка <i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1814)							+	
Семейство щуковые — Esocidae									
28	Щука <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	+	+	+
Семейство ельцовые — Leuciscidae									
29	Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) Leuciscidae	+	+	+	+		+		+
30	Синец <i>Ballerus ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+					
31	Белоглазка <i>B. sapa</i> (Pallas, 1814)			+					
32	Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+		+		
33	Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+					
34	Верховка <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	+	+	+			+		
35	Голавль <i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+					
36	Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+		+	+	+

Таблица 2. Продолжение

№	Вид	Бассейн реки (включая озёра)							
		Нева ¹	Онега ²	Северная Двина ³	Мезень ⁴	Волонга ⁵	Печора ⁶	Кара ⁷	Обь ⁸
37	Елец <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+		+	+
38	Жерех <i>L. aspius</i> (Linnaeus, 1758)	+		+ С					
39	Карликовый осман <i>Oreoleuciscus humilis</i> Wagrachowski, 1889								+
40	Осман Потанина <i>O. rotanini</i> (Kessler, 1879)								+
41	Гольян Чекановского <i>Rhynchocypris czekanowskii</i> (Dybowski, 1869)							+	+
42	Озёрный гольян <i>Rh. perspurus</i> (Pallas, 1814)			+	+		+		+
43	Гольян обыкновенный <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+		+
44	Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+
45	Красноплётка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+				
46	Рыбец <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758)	+							
Семейство пескарёвые — Gobionidae									
47	Пескарёв <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+				+
Семейство карповые — Cyprinidae									
48	Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	+		+	+		+		+
49	Золотой карась <i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+		+		+
Семейство линьёвые — Tincidae									
50	Линь <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+							+
Семейство немахейловые — Nemacheilidae									
51	Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+		
52	Сибирский голец <i>B. toni</i> (Dybowski, 1869)								+
Семейство вьюновые — Cobitidae									
53	Сибирская шиповка <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925								+

Таблица 2. Окончание

№	Вид	Бассейн реки (включая озёра)							
		Нева ¹	Онега ²	Северная Двина ³	Мезень ⁴	Волонга ⁵	Печора ⁶	Кара ⁷	Обь ⁸
54	Обыкновенная щиповка <i>C. taenia</i> Linnaeus, 1758	+		+					
Семейство сомовые — Siluridae									
55	Сом <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	+							
Семейство налимовые — Lotidae									
56	Налим <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+
Семейство колюшковые — Gasterosteidae									
57	Трёхиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+			
58	Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+
Семейство окунёвые — Percidae									
59	Ёрш <i>Gymnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+
60	Окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	+	+	+
61	Судак <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+					+
Семейство головешковые — Odontobutidae									
62	Ротан-головешка <i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877			+					
Семейство рогащковые — Cottidae									
63	Обыкновенный подкаменщик <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	+	+	
64	Сибирский подкаменщик <i>C. sibiricus</i> Wapachowski, 1889								+
65	Пестроногий подкаменщик <i>Alpinocottus roeicilopus</i> (Heckel, 1837)								+
Число видов: общее/аборигенных/вселенцев		38/37/1	33/29/4	42/36/6	30/28/2	24/23/1	35/31/4	25/24/1	40/37/3

Примечание. По: ¹ Кудерский и др., 2007; ² Кудерский, Мельникова, 1983; ³ Кучина, 1967; Кудерский, Мельникова 1970; Елсукова, 1981; Новоселов, Студенов, 2000, 2002; Новоселов, 2018; ⁴ Остроумов, 1954; Захаров, Мауш, 2015; ⁵ Даниленко, 1964; ⁶ Никольский и др., 1947; Соловкина, 1962; Новоселов, 2021; ⁷ Пробатов, 1934; ⁸ Москаленко, 1955; Богданов, 1997. “А” — вид акклиматизирован, “И” — интродукция, “С” — саморасселение, “Е” — информация есть, но требует проверки, “—” — вид предположительно исчез, поскольку в последнее время нет достоверных сведений о его поимке; “с” — экологическая форма печорской ряпушки — саурей, “з” — экологическая форма печорской ряпушки — зельдь.

При этом сибирский осётр *Acipenser baerii*, являясь нативным видом для Обского бассейна, к настоящему времени близок к натурализации в р. Печора (Захаров и др., 2007). Стерлядь *A. ruthenus* является нативным видом в Северной Двине, но была интродуцирована в Онегу, Мезень и Печору (Новоселов, 1999). Горбуша успешно освоила почти все реки бассейнов Белого, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей, имеющие подходящие условия для естественного воспроизводства (Богданов, Кижеватов, 2015). Пелядь *Coregonus peled* в Печорском бассейне является одним из наиболее многочисленных сиговых видов рыб (Coregoninae), в бассейне р. Мезень её распространение становится мозаичным (край естественного ареала), а в результате акклиматизационных работ она была интродуцирована в озёра бассейнов рек Северной Двины и Онеги (Новоселов, Решетников, 1988). Верховка *Leucaspis delineatus* и уклейка *Alburnus alburnus* были интродуцированы в водоёмы бассейна р. Печора (Захаров, Бознак, 2011).

По числу аборигенных видов ихтиофауны сравниваемые бассейны группируются следующим образом. От 34 до 37 видов обитают в бассейнах Невы (37), Северной Двины (36), Печоры (34) и Оби (36). Промежуточное число видов характерно для бассейнов Онеги (29) и Мезени (28), низкое число видов встречается в бассейнах Волонги (23) и Кары (24).

Ихтиофаунистические комплексы. Следует отметить, что характерной чертой нативной ихтиофауны изученного региона является значительное количество рыб холодноводного комплекса:

лососёвых (Salmoninae), сиговых, хариусовых (Thymallinae) и корюшковых (Osmeridae). Здесь преобладают сиговые (восемь видов) и карпообразные (Cypriniformes) из семейств Leuciscidae (18 видов), Gobionidae (1), Cyprinidae (2), Tincidae (1) Cobitidae (2) и Nemacheilidae (2), при этом наибольшее разнообразие видов характерно для Северной Двины (табл. 2), поскольку она в прошлом имела тесные связи с верховьями рек Балтийского бассейна и Волги (Берг, 1948; Линдберг, 1972). Анализируя состав ихтиофауны водоёмов севера европейской территории страны, в которую входили бассейны рек Онега, Северная Двина, Мезень и Печора, Кудерский (1987) выявил 17 холодолюбивых видов, что составило в совокупности ~ 40% общего числа видов на рассматриваемой территории. По материалам настоящего исследования, в Неве доля рыб холодноводного комплекса составляет 13.5% состава ихтиофауны. В бассейнах рек, впадающих в Белое море, их доля изменяется в среднем от 17 до 22%, составляя в Онежском 20.7%, Северодвинском — 17.2% и Мезенском 22.2%. В бассейнах рек юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря их доля в составе ихтиофауны увеличивается до 35–45%, составляя в бассейне Волонги 39.4%, Печоры — 35.5% и Кары — 45.8%. В то же время в р. Обь лишь треть всего состава ихтиофауны (30.0%) являются видами холодноводного комплекса (табл. 3).

Анализ полученного материала показал, что с продвижением с запада на восток значение различных групп рыб в составе ихтиофауны речных бассейнов севера европейской части России

Таблица 3. Доля основных таксономических групп в ихтиофауне рассмотренных бассейнов рек, % общего числа видов

Группа	Бассейн реки (включая озёра)							
	Нева	Онега	Северная Двина	Мезень	Волонга	Печора	Кара	Обь
Salmoniformes:	13.5	20.7	17.2	22.2	39.4	35.5	45.8	30.0
Salmoninae	5.4	6.9	5.7	3.7	13.0	8.8	8.3	10.0
Coregoninae	5.4	10.3	8.6	14.8	22.1	20.8	29.2	17.5
Thymallinae	2.7	3.5	2.9	3.7	4.3	5.9	8.3	2.5
Cypriniformes	46.0	37.6	42.6	37.1	13.0	26.5	12.5	37.5
Perciformes	8.1	6.9	5.7	7.4	8.7	5.9	8.3	7.5
Прочие	32.4	34.8	34.5	33.3	38.9	32.1	33.4	25.0

существенно меняется. Доля лососеобразных (Salmoniformes) — представителей холодно-водного комплекса — увеличивается, карпообразных — снижается. Относительное количество семейств из других отрядов (корюшкообразных (Osmeriformes), окунеобразных (Perciformes) и прочих, представленных значительно меньшим количеством видов) остаётся примерно одинаковым (рис. 2).

Ихтиофауна сравниваемых бассейнов включает примерно одинаковое число европейских (24), сибирских (23) и несколько меньшее число повсеместно распространённых (18) видов (табл. 4).

По отдельным бассейнам комплексы рыб распределены следующим образом. Наибольшее число европейских видов (65.8%) обитает в бассейне р. Нева (Балтийский бассейн), в котором сейчас присутствует только один вид (2.6%), принадлежащий сибирскому комплексу — интродуцированная пелядь. В бассейне р. Онега (Беломорский бассейн) доля европейских видов снижается и составляет уже чуть больше половины (51.5%) всех обитающих в ней рыб. В составе

её ихтиофауны отмечены три представителя сибирского комплекса (9.1%) — акклиматизированные горбуша и пелядь (Новоселов, 2020), а также широко распространённая азиатская корюшка *Osmerus mordax* (Балагурова, 1957; Кудерский, Мельникова, 1983). В бассейне р. Северная Двина доля европейских видов остаётся примерно на том же уровне (52.4%), в то же время к сибирским видам добавляются ещё два — сибирская минога *Lethenteron kessleri* (Кудерский, Мельникова, 1970) и интродуцированный ротан-головешка (Бознак, 2004; Новоселов, 2018). Далее по беломорским рекам, в бассейне р. Мезень доля европейских видов в составе ихтиофауны снижается до 36.7%; список сибирских видов включает сибирскую миногу, азиатскую корюшку, акклиматизированную горбушу и пелядь. При этом необходимо отметить, что пелядь здесь уже является нативным видом на западном краю её естественного ареала в озёрах бассейна р. Пёза (Остроумов, 1954; Кудерский, 1987; Новоселов, 1991) (табл. 5).

При продвижении далее на восток (р. Волонга бассейна Баренцева моря) доли европейских

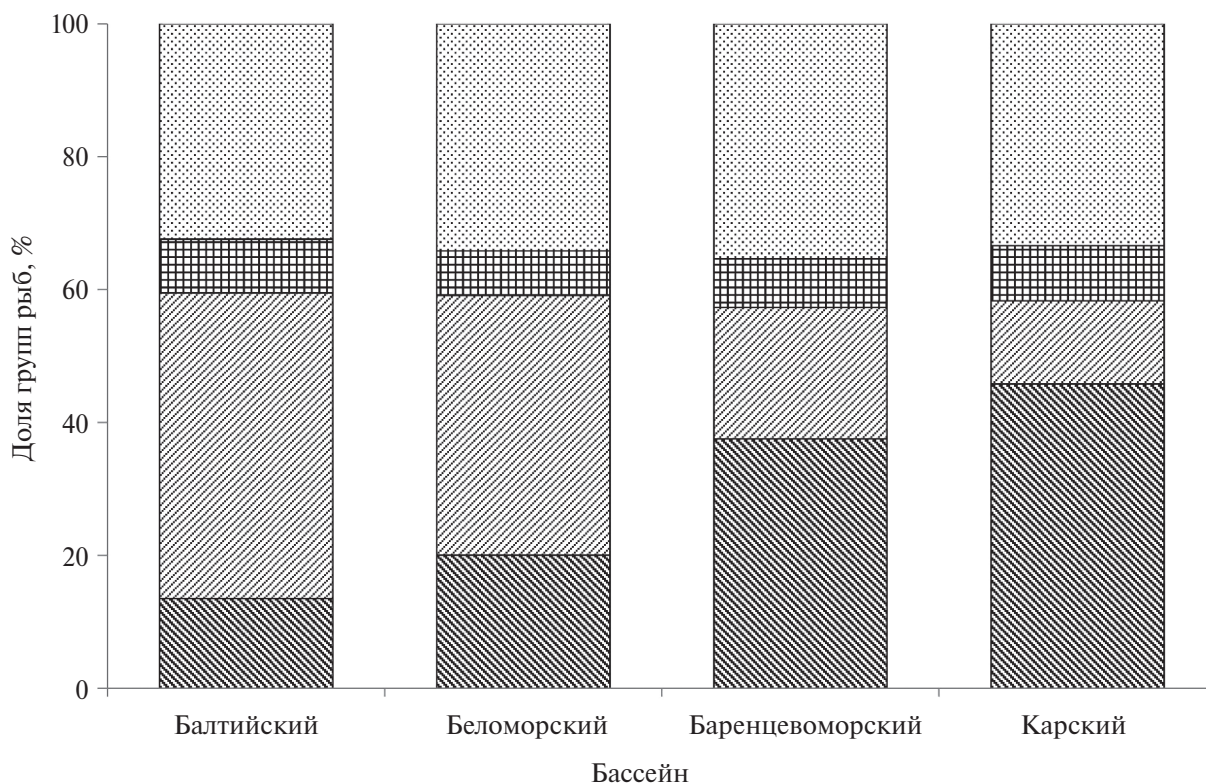


Рис. 2. Клиновидная изменчивость состава ихтиофауны анализируемого региона (с запада на восток): (▨) — лососеобразные, (▩) — карпообразные, (▧) — окунеобразные, (░) — прочие.

Таблица 4. Современный состав ихтиофауны рассмотренных бассейнов рек в географическом аспекте

Виды		
европейские	распространённые повсеместно	сибирские
1. Речная минога	1. Тихоокеанская минога	1. Сибирская минога
2. Ручьевая минога	2. Стерлядь	2. Сибирский осётр
3. Атлантический лосось	3. Сиг	3. Таймень
4. Кумжа	4. Нельма	4. Арктический голец
5. Европейская ряпушка	5. Щука	5. Ленок
6. Европейский хариус	6. Язь	6. Горбуша
7. Европейская корюшка	7. Елец	7. Арктический омуль
8. Речной угорь	8. Озёрный гольян	8. Муксун
9. Синец	9. Голянь обыкновенный	9. Чир
10. Лещ	10. Плотва	10. Пелядь
11. Уклейка	11. Пескарь	11. Сибирская ряпушка
12. Жерех	12. Серебряный карась	12. Тугун
13. Густера	13. Золотой карась	13. Сибирский хариус
14. Верховка	14. Налим	14. Азиатская корюшка
15. Голавль	15. Девятииглая колюшка	15. Малоротая корюшка
16. Краснопёрка	16. Ёрш	16. Карликовый осман
17. Белоглазка	17. Окунь	17. Осман Потанина
18. Рыбец (сырть)	18. Линь	18. Голянь Чекановского
19. Усатый голец		19. Сибирский голец
20. Обыкновенная щиповка		20. Сибирская щиповка
21. Сом		21. Сибирский подкаменщик
22. Судак		22. Пестроногий подкаменщик
23. Трёхиглая колюшка		23. Ротан-головешка
24. Обыкновенный подкаменщик		

Таблица 5. Распределение принадлежащих разным географическим районам видов современной ихтиофауны в рассмотренных бассейнах рек

Бассейн реки	Виды						Общее число видов
	европейские		распространённые повсеместно		сибирские		
	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %	
Нева	25	65.8	12	31.6	1	2.6	38
Онега	17	51.5	13	39.4	3	9.1	33
Северная Двина	22	52.4	15	35.7	5	11.9	42
Мезень	11	36.7	15	50.0	4	13.3	30
Волонга	6	25.0	12	50.0	6	25.0	24
Печора	11	31.4	15	42.9	9	25.7	35
Кара	3	12.0	11	44.0	11	44.0	25
Обь	5	12.5	16	40.0	19	47.5	40

и сибирских видов в составе ихтиофаун становятся одинаковыми (по 25.0%) (табл. 5). Из европейских остались атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *S. trutta*, европейский хариус *Thymallus thymallus*, усатый голец *Barbatula barbatula*, трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* и обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* (Даниленко, 1964); к сибирским добавились омуль *C. autumnalis* и чир *C. nasus* (Суворов, 1929). В бассейне р. Печора доля сибирских видов составляет уже четверть (25.7%) всех обитающих в нём видов и почти приближается к таковой европейских (31.4%), включающих атлантического лосося, вселенную стерлядь, печорскую форму европейской ряпушки (саурей) (Сендек, 2000), европейского хариуса, европейскую корюшку *Osmerus eperlanus* (представленную экологической формой, имеющей местное название “нагиш”), речного угря *Anguilla anguilla*, леща *Abramis brama*, верховку и уклейку, усатого гольца и обыкновенного подкаменщика (Кирпичников, 1935; Никольский и др., 1947; Новиков, 1964; Захаров, Бознак, 2011).

В бассейне р. Кара уже значительная часть рыб (44.0%) относится к сибирскому комплексу, и лишь три вида (12.0%) — европейские. К последним относятся изредка заходящий в Карскую губу и р. Кара атлантический лосось (сёмга), европейский хариус, обитающий симпатрически с сибирским *T. arcticus*, и обыкновенный подкаменщик. В Обском бассейне европейские виды составляют незначительную часть ихтиофауны (пять видов, или 12.5%) и представлены стерлядью, линём *Tinca tinca*, пескарём *Gobio gobio* и вселёнными лещом и судаком. В то же время чуть меньше половины всех обитающих в нём рыб (47.5%) уже являются типично сибирскими (табл. 5).

Следует отметить, что во всех сравниваемых речных бассейнах доля повсеместно распространённых видов примерно одинакова (от 31.6 до 50.0%) и незначительно изменчива при рассмотрении анализируемых водоёмов в долготном направлении с запада на восток, включая пограничные реки Нева и Обь (табл. 5). Они составляют основу (ядро) ихтиофауны, на фоне которой и проходит взаимопроникновение европейских и сибирских видов на стыке их ареалов на территории бассейна р. Печора.

Специфичность видов отдельных бассейнов. Только в бассейне р. Нева обитают четыре европейских вида: речная *Lampetra fluviatilis* и ручьевая *L. planeri* миноги, рыбец (сырть)

Vimba vimba и сом *Silurus glanis*. В реках Онега, Северная Двина, Мезень, Печора и Волонга специфичных видов нет. Только в р. Кара обитает малоротая корюшка *Hypomesus olidus*. Исключительно для бассейна р. Обь характерно присутствие девяти сибирских видов: тайменя *Hucho taimen*, ленка *Brachymystax lenok*, тугуна *C. tugun*, двух видов османов (карликового *Oreoleuciscus humilis* и османа Потанина *O. potanini*), а также сибирского гольца *B. toni*, сибирской щиповки *Cobitis melanoleuca*, подкаменщиков сибирского *C. sibiricus* и пестроногого *Alpinocottus poecilopus*.

Общими для всех сравниваемых бассейнов являются семь повсеместно распространённых видов: из карпообразных — плотва *Rutilus rutilus*, из окунеобразных — ёрш *Gymnocephalus cernua* и окунь *Perca fluviatilis*, из других отрядов — сиг, щука *Esox lucius*, налим *Lota lota* и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. В речных бассейнах севера европейской части России (от р. Онега на западе до р. Кара на востоке) отмечено 13 общих видов, из которых 10 (76.9%) также относятся к повсеместно распространённым видам. Они представлены тихоокеанской миногой *L. camtschaticum*, азиатской корюшкой *O. mordax*, сиговыми (сигом и нельмой *Stenodus leucichthys*), окунёвыми (Percidae) (ершом и окунем), а также щукой, плотвой, налимом, девятииглой колюшкой. Лишь три общих вида (20.0%) относятся к европейским (атлантический лосось, европейский хариус и обыкновенный подкаменщик). Общих сибирских видов рыб для этих рек не выявлено.

Границы распространения видов. При продвижении в долготном направлении из европейских видов восточнее р. Северная Двина не встречается голавль *Squalius cephalus*, лишь до р. Мезень доходит уклейка, попавшая пока невыясненным образом в Печорский бассейн (Захаров, Бознак, 2011). Дальше р. Волонга не распространяются кумжа и трёхиглая колюшка, р. Печора — экологические формы европейской ряпушки (саурей) (Сендек, 2000) и европейской корюшки (нагиш) (Кирпичников, 1935), усатый голец, речной угорь и лещ. Бассейн р. Кара является восточной границей распространения атлантического лосося, европейского хариуса (проходит чуть дальше — до р. Нгосовэйяха) (Богданов, Мельниченко, 2010) и обыкновенного подкаменщика (рис. 3).

Из сибирских видов западнее бассейна р. Кара не встречаются муксун *C. muksun* (отмечается только в Карской губе, в р. Кара не заходит), голянь Чекановского *Rhynchocypris czekanowskii* и малоротая корюшка (Иванова, 1959). Позднее

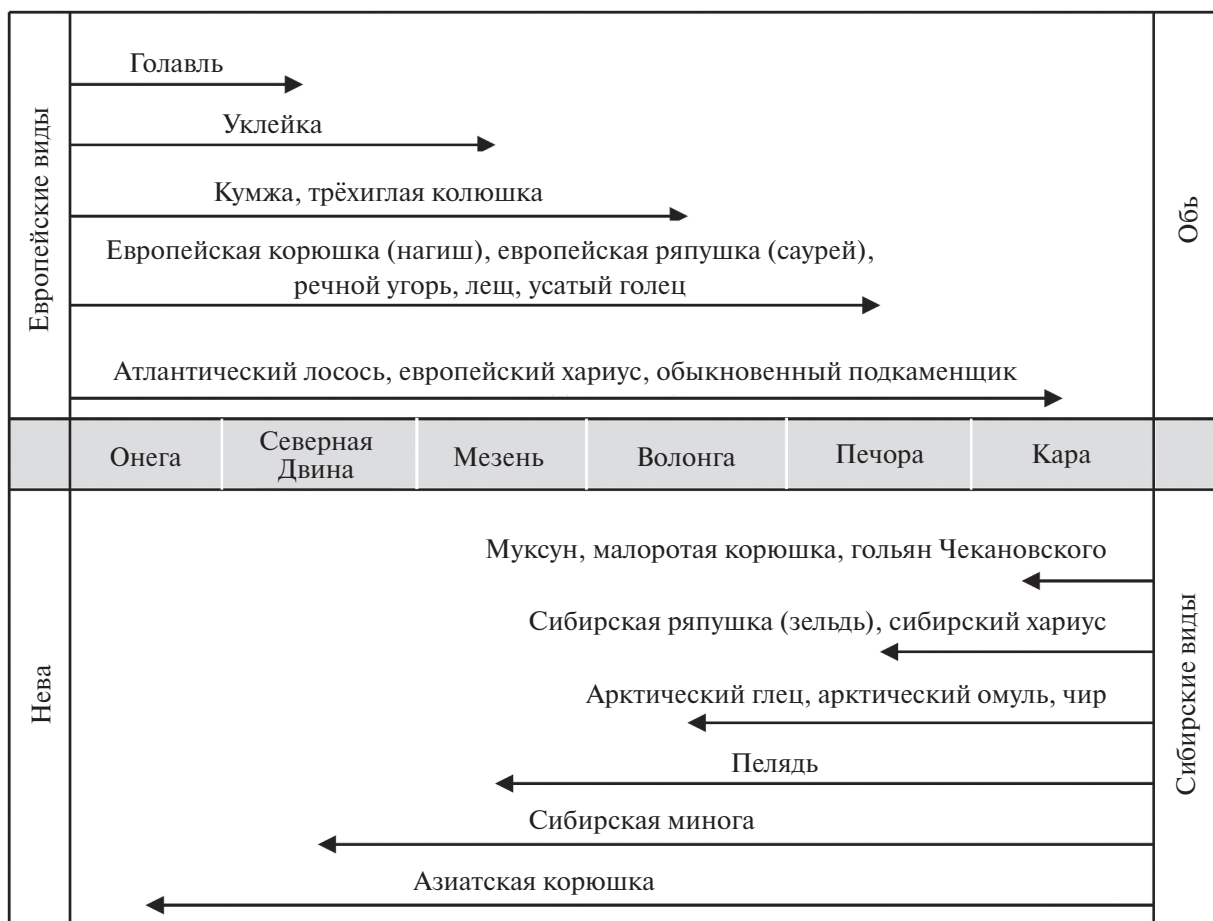


Рис. 3. Распространение европейских и сибирских видов в водоёмах севера европейской части России.

малоротая корюшка была обнаружена западнее бассейна р. Кара — уже в Баренцевом море, у пос. Варандей (Новоселов и др., 2019). Лишь до бассейна р. Печора доходят ареалы сибирской ряпушки (в виде местной формы, называемой “зельдь”) (Сендек, 2000) и сибирского хариуса. Бассейном р. Волонга ограничивается распространение на запад арктического голяца, омуля и чира. Мозаичное распространение в озёрах правобережных притоков р. Мезень (р. Пёза) характерно для западной границы ареала пеляди. Единичные виды доходят до бассейнов рек Северная Двина (сибирская минога) и Онега (азиатская корюшка) (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сходства и различия сравниваемых бассейнов по видовому составу ихтиофауны. Для решения задач зоогеографического анализа ихтиофауны водоёмов севера европейской части России

исходная информация (установленные списки видов рыб по бассейнам) уплотнена до легко обозримой и операбельной формы, представленной в матрице мер пересечения аборигенной ихтиофауны восьми сравниваемых бассейнов. В ней по диагонали указано число видов рыб, обитающих в каждом отдельном бассейне, а число на пересечении двух сравниваемых бассейнов (столбца и строки) — число общих для них видов, т.е. видов, присутствующих в обоих бассейнах (табл. 6).

Результаты дальнейшего анализа представлены в матрице мер включения, которая получена из матрицы мер пересечения, только без заполнения диагонали таблицы, как это сделано в табл. 6. При попарном сравнении ихтиофаун бассейнов определена их банальность и оригинальность (учитывая вхождение полностью или частично ихтиофауны одного из бассейнов в состав другого). Например, ихтиофауна р. Онега полностью входит в состав ихтиофауны р. Се-

Таблица 6. Матрица мер пересечения (число общих аборигенных видов ихтиофауны) по восьми сравниваемым бассейнам рек

Бассейн реки	Нева	Онега	Северная Двина	Мезень	Волонга	Печора	Кара	Обь
Нева	37							
Онега	26	29						
Северная Двина	30	29	36					
Мезень	22	23	27	28				
Волонга	15	18	19	19	23			
Печора	18	21	24	23	20	31		
Кара	11	14	15	16	19	20	24	
Обь	14	14	19	19	16	19	18	37

Примечание. Полужирным шрифтом выделено число видов в бассейне.

верная Двина ($\tau = 100$), т.е. она наиболее банальна. В то же время ихтиофауна р. Северная Двина имеет с р. Онега лишь 83% общих видов, остальные виды в ней специфичны, и её ихтиофауна довольно оригинальна. Аналогичное попарное сравнение проведено по всем анализируемым речным бассейнам (табл. 7).

Среди рассматриваемых речных бассейнов севера европейской части России наиболее оригинальными являются составы ихтиофаун рек Северная Двина и Печора, имеющих наибольшее число специфических видов. Состав ихтиофауны р. Северная Двина полностью включает в себя ихтиофауну р. Онега ($\tau = 100$) и в значительной мере (на 90%) ихтиофауну р. Мезень. Ихтиофауна р. Печора включает в себя ихтиофауны рек Волонга ($\tau = 86$), Мезень ($\tau = 82$) и Кара ($\tau = 83$).

Ихтиофауна р. Мезень на 82% входит в состав таковой р. Онега ($\tau = 82$), а ихтиофауна Онеги на 90% входит в таковую Невы. Реки Волонга и Кара наиболее банальны, поскольку их ихтиофауны входят в бассейн р. Печора (соответственно при $\tau = 86$ и 83) (рис. 4).

Таким образом, по специфичности ихтиофауны бассейны рек в исследованном регионе можно подразделить на три категории.

I. Оригинальные: бассейны Северной Двины и Печоры, они включают в себя (при разных уровнях значимости) ихтиофауны других бассейнов.

II. Промежуточные: бассейны Онеги и Мезени, включают в себя ихтиофауны рек с более банальным составом и, в свою очередь, сами

Таблица 7. Матрица мер взаимного включения (τ) аборигенных ихтиофаун восьми сравниваемых бассейнов рек, %

Бассейн реки	Нева	Онега	Северная Двина	Мезень	Волонга	Печора	Кара	Обь
Нева		90	83	78	65	60	45	37
Онега	70		80	82	78	70	58	37
Северная Двина	81	100		96	82	80	62	51
Мезень	59	79	90		82	76	66	51
Волонга	40	62	52	67		66	79	43
Печора	48	72	66	82	86		83	51
Кара	29	48	41	57	82	66		48
Обь	37	48	52	67	69	63	75	

Примечание. Тёмно-серым цветом в таблице выделены значения $\tau \geq 90$, светло-серым — $80 \leq \tau < 85$.

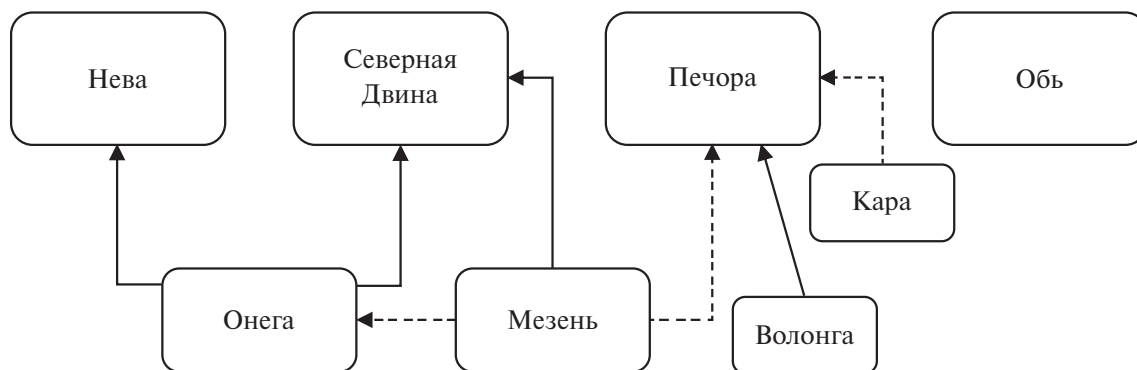


Рис. 4. Ориентированные графы, построенные по матрице мер включения ихтиофаун рек при разных порогах значимости (τ): $\tau = 90$ (—>), $\tau = 85$ (- - ->).

входят в состав ихтиофаун более оригинальных бассейнов.

III. Банальные: бассейны Волонги и Кары, их ихтиофауны лишь входят в состав других бассейнов, ничего в себя не включая.

При зоогеографическом анализе бассейны рек, имевшие наибольшее значение коэффициента сходства, рассматривали как один объединённый. Проводили подсчёт общего числа видов в нём и число общих видов с другими бассейнами. Таким образом попарно объединяли бассейны с наибольшими значениями коэффициента фаунистического сходства до тех пор, пока не остались два бассейна с минимальным его значением. Это значение и было принято за исходную точку для построения дендрограммы сходства анализируемых бассейнов (рис. 5).

Зоогеографическое подразделение рассматриваемой территории. Берг (1949) в зоогеографическом аспекте подразделил Голарктическую область на три подобласти: Циркумполярную, Байкальскую и Средиземноморскую. Циркумполярная подобласть включает в себя Ледовитоморскую провинцию, в которую входит Европейский округ. Исходя из различий ихтиофаун основных речных бассейнов, Остроумов (1948) выделил в его составе три самостоятельных участка — Северодвинский, Мезенский и Печорский. Вместо Европейского округа Соловкина (1974) предложила название “Северо-Европейский округ”, в пределах которого выделила лишь два подокруга — Западный и Восточный. Первый включал Норвежский (от м. Стад до м. Нордкап) и Кольско-Северокарельский (весь Кольский п-ов и Северная Карелия с бассейнами рек Белого моря до Онеги) районы. Второй первоначально делили на Беломорскую и Баренцевоморскую части (Соловкина, 1969),

а позднее — на Печоро-Северодвинский и Карский районы (Соловкина, 1974).

На основании методов теории множеств (Андреев, Решетников, 1978) Решетников (1980) уточнил зоогеографические границы пресноводных рыб Палеарктики. Автор показал, что в Восточном подокруге самостоятельный комплекс образует ихтиофауна водоёмов от Северной Карелии до Кары, при этом довольно обособленными являются ихтиофауны рек Кара и Коротаиха. На основании проведённого анализа он предложил подразделение Восточного подокруга на районы Северной Карелии, Северодвинский (от р. Онега до Чёшской губы), Печоры, Коротаихи и Кары.

Исходя из принятых в ихтиологии зоогеографических представлений (Берг, 1948; Правдин, 1964; Соловкина, 1974; Решетников, 1980), рассматриваемую в настоящей работе территорию можно определить как Восточный подокруг Северо-Европейского округа. Выявленная по итогам анализа степень фаунистического сходства сравниваемых акваторий свидетельствуют о возможности разделения рек (бассейнов) на две группы: 1) Онега, Северная Двина, Мезень и 2) Волонга, Печора, Кара. Первая группа ближе к Западному подокругу, и состав её ихтиофауны более схож с таковым Балтийского бассейна (р. Нева), вторая тяготеет к Восточному подокругу с преобладанием рыб сибирского комплекса (рис. 5). При этом более тесную связь имеют в первой группе Онега и Северная Двина, протекающие по окраине Русской платформенной равнины, во второй — Волонга и Кара, более близкие по составам ихтиофаун реки, площадь водосбора которых находится за Полярным кругом. Условная граница разделения двух групп проходит по бассейну р. Волонга, в котором число европейских и си-

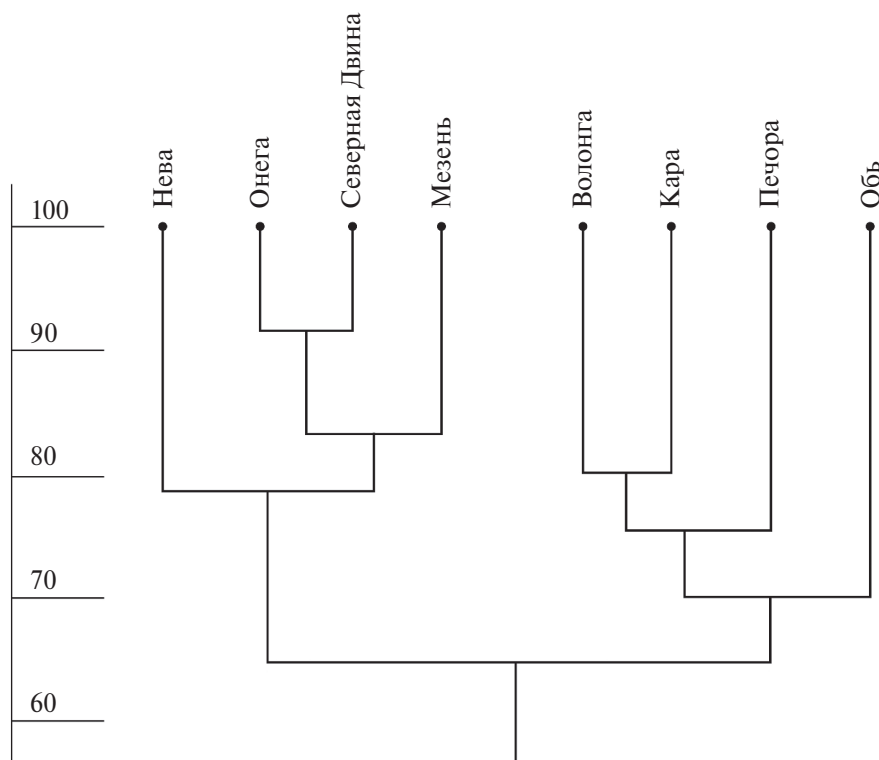


Рис. 5. Дендрограмма сходства состава ихтиофауны восьми сравниваемых речных бассейнов, построенная на основе коэффициента Сёренсена—Чекановского (K). Шкала приведена в $K \times 100$.

бирских видов одинаково. Западнее (до р. Онега включительно) доминируют европейские виды, восточнее (до р. Кара включительно) преобладают сибирские (табл. 5).

Полученные данные подтвердили правомочность выделения в Восточном подокруге Беломорской части (бассейны рек Онега, Северная Двина и Мезень) и Баренцевоморской (восточнее п-ова Канин) районов, именуемых как Северодвинский и Печорский. При этом район р. Кара довольно специфичен. Его рассматривали или как отдельный район (Соловкина, 1969), или в комплексе с р. Коротаиха (Решетников, 1980). По полученным материалам, ихтиофауна р. Кара образует комплекс с р. Волонга, и при сборе более детальных данных, вероятнее всего, будет иметь тесную связь с реками заполярного побережья Баренцева и Карского морей. В итоге при зоогеографическом районировании севера европейской части России можно предложить следующее подразделение Восточного подокруга Северо-Европейского округа.

Восточный подокруг, район Северодвинский (от р. Онега до Чёской губы):

подрайон Онего-Северодвинский (бассейны рек Онега и Северная Двина),

подрайон Мезенский (бассейн р. Мезень и п-ов Канин);

район Печорский (от Чёской губы до р. Кара):

подрайон Печорский (бассейн р. Печора),

подрайон Карский (бассейны заполярных рек побережий юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из пресноводной ихтиофауны в анализируемых бассейнах отмечено 65 видов рыб и рыбообразных, из которых 60 входят в состав аборигенной ихтиофауны, пять являются вселенцами. Среди всех видов велика доля рыб холодноводного комплекса (лососёвых, сиговых, хариусовых и корюшковых), которая увеличивается с запада на восток при таком же закономерном уменьшении доли теплолюбивых весеннерестующих представителей карпообразных и окунёвых. Число европейских, сибирских и распространённых повсеместно

видов примерно одинаково, при этом по отдельным бассейнам европейские и сибирские виды распределяются, как бы заменяя друг друга, доля широко распространённых видов остаётся неизменной. По специфичности ихтиофауны бассейны рек Северная Двина и Печора являются оригинальными, включая в себя ихтиофауну других бассейнов; Онеги и Мезени — промежуточными, а Волонги и Кары — банальными, ихтиофауна которых входит на разных уровнях значимости в состав других бассейнов. По степени фаунистического сходства бассейны рек Онега, Северная Двина и Мезень ближе к Западному зоогеографическому подокругу с преобладанием рыб балтийского комплекса; Волонга, Печора и Кара — к Восточному подокругу с преобладанием рыб сибирского комплекса. Условная граница разделения двух групп проходит по бассейну р. Волонга, в котором число европейских и сибирских видов одинаково. Западнее (до р. Онега включительно) доминируют европейские виды, восточнее (до р. Кара включительно) преобладают сибирские.

При зоогеографическом районировании территории севера европейской части России можно предложить подразделение Восточного подокруга на Северодвинский и Печорский районы с выделением в первом Онего-Северодвинского и Мезенского подрайонов, во втором — Печорского и Карского.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счёт средств целевой субсидии на выполнение государственного задания по темам: “Исследование закономерностей формирования пресноводной ихтиофауны Европейского Северо-Востока России в условиях меняющегося климата и воздействия антропогенных факторов” (№ 0332-2019-0001, номер государственной регистрации АААА-А19-119011690119-9) и “Изучение экосистем бассейнов речных систем, а также водоёмов особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского севера России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (№ государственной регистрации 125021902575-3).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утвер-

ждённым правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Этического комитета ФИЦКИА УрО РАН (протокол № 002-10/12 от 10.12.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 2. С. 165–175.
- Балагурова М.В. 1957. Материалы по биологии корюшки Онежского залива Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 155–184.
- Бейли Н. 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 326 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 927–1382.
- Берж К. 1962. Теория графов и ее применение. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 319 с.
- Богданов В.Д. 1997. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 39 с.
- Богданов В.Д., Кижеватов Я.А. 2015. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792) — новый вид водных биологических ресурсов в Ямало-Ненецком национальном округе // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хозяйство. № 3. С. 7–14.
- Богданов В.Д., Мельниченко И.П. 2010. Граница пресноводной европейской и азиатской ихтиофауны в арктической части Полярного Урала // Экология. № 5. С. 372–377.
- Бознак Э.И. 2003. Ихтиофауна реки Вычегды (морфология, биология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 22 с.
- Бознак Э.И. 2004. Головешка-ротан *Perccottus glenii* (Eleotridae) из бассейна реки Вычегда // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5. С. 712–713.
- Бознак Э.И., Рафиков Р.Р. 2009. О находках уклейки (*Alburnus alburnus*) и верховки (*Leucaspis delineatus*) в водоемах бассейна реки Печора // Матер. докл. Всерос. науч. конф. “Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере”. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 34–35.
- Даниленко Л.А. 1964. Ихтиофауна реки Волонга Архангельской области // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 2 (31). С. 382–384.
- Данильченко П.Г. 1935. Материалы к биологии семги р. Мезени // Изв. ВНИОРХ. Т. 20. С. 312–323.

- Друккер Г.Ф. 1927. Рыбный промысел Большеземельской тундры // Тр. Ин-та по изучению Севера. Вып. 38. С. 5–21.
- Елсукова Р.Р. 1981. Рыбы р. Северной Двины и пути повышения их численности // Матер. семинара “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: Б. и. С. 19–20.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2011. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского Северо-Востока России // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 23–33.
- Захаров А.Б., Мацук М.А. 2015. Рыбы и рыбный промысел на реке Мезень: исторические аспекты // Вестн. ИБ Коми НЦ УрО РАН. № 5. С. 34–41.
- Захаров А.Б., Туманов М.Д., Шалаев С.Н. 2007. Сибирский осетр *Acipenser baerii* в реке Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 196–201.
- Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. 1953. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.: Изд-во АН СССР, 230 с.
- Иванова Е.И. 1959. Ихтиофауна и рыбный промысел Карской губы (по материалам Карской экспедиции 1945–1946 гг.) // Проблемы Севера. Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР. С. 78–90.
- Исаченко А.Г. 1995. Физико-географическая характеристика региона // Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России. СПб.: Наука. С. 7–31.
- Кирпичников В.С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // Тр. ВНИРО. Т. 2. С. 103–194.
- Корнилова В.П. 1970. Ихтиофауна низовьев Печора и Печорского залива Баренцева моря // Матер. рыбохоз. исслед. Север. бассейна. Вып. 13. С. 5–44.
- Кудерский Л.А. 1987. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 258. С. 102–121.
- Кудерский Л.А., Мельникова М.Н. 1970. Сибирская минога в бассейне Северной Двины // Рыбохоз. изучение внутр. водоемов. Вып. 4. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 16–17.
- Кудерский Л.А., Мельникова М.Н. 1983. Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне реки Онеги // Современное состояние и качество вод реки Онеги и водоемов ее бассейна. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 84–99.
- Кудерский Л.А., Шурухин А.С., Попов А.Н. и др. 2007. Рыбное население Невской губы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 336. С. 9–35.
- Кучина Е.С. 1959. Новые данные по ихтиофауне бассейна р. Печоры // Изв. Коми филиала Всесоюз. географ. о-ва. Вып. 5. С. 184–187.
- Кучина Е.С. 1967. Общая характеристика ихтиофауны, стерлядь и лососевые р. Северной Двины // Изв. Коми филиала Всесоюз. географ. о-ва. Т. 2. Вып. 1 (11). С. 92–105.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. Л.: Наука, 548 с.
- Москаленко Б.К. 1955. Сиговые рыбы Обского бассейна. Тюмень: Тюм. кн. изд-во, 108 с.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пиккулева В.А. 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП, 224 с.
- Новиков П.И. 1964. Рыбы водоемов Архангельской области и их промысловое значение. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 143 с.
- Новоселов А.П. 1991. Распространение сиговых рыб в озерах Архангельской области // Биологические проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 23–37.
- Новоселов А.П. 1999. К вопросу о распространении стерляди на Европейском Северо-Востоке и перспективах ее искусственного воспроизводства в бассейне р. Северная Двина // Матер. II (XXV) Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 263–266.
- Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Рыбное: ВНИИПРХ, 50 с.
- Новоселов А.П. 2018. Видовое и экологическое разнообразие рыб бассейна реки Северная Двина // Экология. № 2. С. 127–136.
<https://doi.org/10.7868/S0367059718020063>
- Новоселов А.П. 2020. Новые виды рыб в водоемах Европейского Северо-Востока России // Экология. № 6. С. 457–464.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720060074>
- Новоселов А.П. 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 261–270.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030116>
- Новоселов А.П., Решетников Ю.С. 1988. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 78–114.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. 2000. Биологическая характеристика нерестового стада корюшки (*Osmerus eperlanus* Linnaeus, 1758) в дельтовой части р. Северной Двины // Матер. Междунар. науч.-техн. конф., посвященной 70-летию основания КГТУ. Ч. V. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 13–14.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. 2002. О появлении белоглазки *Abramis sara* и жереха *Aspius aspius* в бассейне Северной Двины // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 639–645.
- Новоселов А.П., Кондаков А.В., Гофаров М.Ю., Болотов И.Н. 2019. Обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Osmeridae) — новый вид для фауны Баренцева моря // Там же. Т. 59. № 1. С. 28–32.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219010090>

- Остроумов Н.А. 1948. Рыбы среднего и нижнего течения Печоры // Докл. АН СССР. Т. 59. № 8. С. 1497–1500.
- Остроумов Н.А. 1954. Рыбы реки Мезени // Изв. Коми филиала Всесоюз. географ. о-ва. Вып. 2. С. 33–41.
- Пономарев В.И. 1996. Некоторые популяционные характеристики рыб разнотипных озер северной части Большеземельской тундры // Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 147. С. 139–151.
- Правдин И.Ф. 1964. Об ихтиофауне Кольского полуострова // Уч. зап. Карел. гос. пед. ин-та. № 15. С. 40–46.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. Материалы для изучения пищевого режима промысловых рыб низовьев реки Кары и Карской губы. М.: Изд-во ВНИРО, 164 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.
- Сендек Д.С. 2000. Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 22 с.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П. 1978. Рыбы // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука. С. 78–83.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Солдатов В.К. 1924. Рыбы р. Печоры. М.; Петроград: Тип. Красный Агитатор, 74 с.
- Соловкина Л.Н. 1961. Особенности ихтиофауны бассейна реки Усы в связи с историей четвертичного периода: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 18 с.
- Соловкина Л.Н. 1962. Рыбы среднего и нижнего течения реки Усы // Рыбы бассейна реки Усы их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 88–136.
- Соловкина Л.Н. 1969. Обоснование ихтиогеографических границ и районов Европейского Северо-Востока СССР // Изв. Коми филиала Географ. о-ва СССР. Т. 2. Вып. 2 (12). С. 79–84.
- Соловкина Л.Н. 1974. О нижних единицах зоогеографического районирования (на примере деления Европейского Севера по ихтиофауне пресных вод) // Изв. Всесоюз. географ. о-ва. Т. 106. Вып. 2. С. 160–164.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.
- Суворов Е.К. 1929. К ихтиофауне Чешской губы // Тр. Ин-та по изучению Севера. № 43. С. 101–132.
- 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 04/2024).
- Novoselov A.P., Imant E.N. 2022. Morphobiological characteristic of the Arctic Lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontidae) in the basins of large rivers of the Arkhangelsk region, Russia // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1237–1244. <https://doi.org/10.1134/S0032945222070049>
- Simpson G.G. 1943. Mammals and nature of continents // Am. J. Sci. V. 241. № 1. P. 1–31. <https://doi.org/10.2475/ajs.241.1.1>
- Van der Laan R., Fricke R., Eschmeyer W.N. (Eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: classification (<http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification/>. Version 04/2024).

ZOOGEOGRAPHICAL ZONING OF NORTHERN EUROPEAN RUSSIA BY THE COMPOSITION OF FRESHWATER ICHTHYOFAUNA

A. P. Novoselov^{1, *}

¹*Ural Branch of the Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the
Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

**E-mail: alexander.novoselov@rambler.ru*

Zoogeographic changes in the composition of the ichthyofauna of large rivers in northern European Russia have been clarified. A characteristic feature of the studied region is a significant number of fish species of the cold-water complex: Salmoninae, Coregoninae, Thymallinae and Osmeridae. The proportion of different fish groups in the ichthyofauna of the river basins changes significantly in the direction from west to east. The proportion of Salmoniformes, representatives of the cold–water complex, increases, while that of Cypriniformes decreases. The number of families from other orders, represented by a much smaller number of species, remains almost unchanged. The Pechora River basin is transboundary, and the interpenetration of the European and Asian ichthyofauna occurs through it. According to the degree of faunal similarity, the basins of the Onega, Northern Dvina and Mezen rivers are closer to the Western zoogeographic subdistrict with a predominance of fish of the Baltic complex; Volonga, Pechora and Kara are closer to the Eastern subcircle with a predominance of fish of the Siberian complex. According to the degree of faunal similarity, the basins of the Onega, Northern Dvina and Mezen rivers are closer to the Western zoogeographic subdistrict with a predominance of fish of the Baltic complex; the basins of the Volonga, Pechora and Kara rivers are closer to the Eastern subdistrict with a predominance of fish of the Siberian complex. The conditional boundary between the two groups runs along the basin of the Volonga River, in which the proportions of European and Siberian species are the same. In the zoogeographic zoning of the territory of the north of northern European Russia, it is proposed to subdivide the Eastern subdistrict into Severodvinsk and Pechora areas, with Severodvinsk and Mezen subareas in the first, and Pechora and Kara subareas in the second.

Keywords: large river basins, ichthyofauna, interpenetration of European and Asian ichthyofauna, specification of zoogeographic zoning, northern European Russia.

УДК 597.556.331.7(265.5)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ *LYCODES* CF. *BRASHNIKOV* (ZOARCIDAE) У ТИХООКЕАНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ С ЗАМЕЧАНИЯМИ О ВИДОВОМ СОСТАВЕ РОДА *LYCODES* В ЭТОМ РАЙОНЕ

© 2025 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

²Камчатский государственный технический университет — КамчатГТУ,
Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: gremlin__91@mail.ru

Поступила в редакцию 29.12.2024 г.

После доработки 03.02.2025 г.

Принята к публикации 03.02.2025 г.

По результатам донных траловых съёмок рассмотрены распределение и некоторые стороны биологии *Lycodes* cf. *brashnikovi* Soldatov, 1918 у тихоокеанского побережья Камчатки. В летний период основные его скопления отмечены в Кроноцком заливе, а южнее 52° с.ш. он встречался редко. Батиметрический диапазон встречаемости вида — 83–202 м, наибольшие уловы характерны для глубин 100–180 м. Предельная длина *L. cf. brashnikovi* в тихоокеанских водах составила 53 см, масса — 554 г. Исходя из данных по степени созревания гонад в летний период, предполагается, что размножение вида протекает в осенне-зимнее время. На основе критического анализа литературы и полученных данных показано, что в настоящее время род *Lycodes* у тихоокеанского побережья Камчатки представлен пятью видами, среди которых *L. cf. brashnikovi* в элиторали является наиболее массовым.

Ключевые слова: *Lycodes* cf. *brashnikovi*, Zoarcidae, встречаемость, распределение, биология, тихоокеанское побережье Камчатки.

DOI: 10.7868/S3034514625050059

Исследованию видового состава, экологии и биологии бельдюговых (Zoarcidae) северо-западной части Тихого океана в последнее время уделяется значительное внимание (Глубоков, Орлов, 2000; Токранов, Орлов, 2002; Баланов и др., 2004, 2006; Антоненко и др., 2005; Баланов, Соломатов, 2008; Савельев, 2011; Бадаев, 2014). В то же время фауна данной группы рыб у тихоокеанского побережья Камчатки рассмотрена слабо. Это справедливо, в том числе и для представителей рода *Lycodes*. Несмотря на то, что в литературе встречается информация о составе ликодов указанного района (Токранов, Полутов, 1984; Абрамова, 1990; Борец, 1997; Орлов, 1998; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров

и др., 2003; Balushkin et al., 2011; Золотов, Дубинина, 2013; Парин и др., 2014; Варкентин и др., 2019; Savin et al., 2019), до сих пор нет устоявшегося мнения о точном числе обитающих здесь видов, что существенно препятствует их изучению.

Ранее Токранов и Орлов (2002) рассмотрели распределение и некоторые особенности биологии бурополосого *L. brunneofasciatus* Suvorov, 1935 и белолинейного *L. albolineatus* Andriashev, 1955 ликодов в верхней батииали тихоокеанских вод у Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки. Тем не менее подобных ориентированных исследований по другим видам рода *Lycodes*, обитающим вдоль вос-

точно-камчатского побережья, не проводили. Ликод *L. cf. brashnikovi* Soldatov, 1918 не стал исключением. Прежде было отмечено (Курбанов, 2019), что в целом изучение ликода Бражникова *L. brashnikovi* затруднено проблемами его таксономии и, как следствие, расхождением сведений о географическом распространении, так как различные ихтиологи его указывали под разными видовыми названиями.

Согласно последней ревизии (Парин и др., 2014), *L. brashnikovi* обитает у обоих берегов Камчатки. Однако морфология вида из океанических вод до сих пор не исследована. В связи с этим пойманные у тихоокеанского побережья полуострова особи в настоящем сообщении указаны как *L. cf. brashnikovi*. В то же время известно (Шейко, Фёдоров, 2000), что этот вид¹ — довольно обычный представитель ихтиофауны юго-восточного шельфа Камчатки. Результаты донных траловых съёмок, выполненных сотрудниками КамчатНИРО летом 2018–2022 гг., также свидетельствуют, что он является характерным и среди бельдюговых относительно многочисленным видом в элиторали указанного района (рис. 1). Цель настоящей работы — впервые привести сведения о распределении и некоторых аспектах биологии *L. cf. brashnikovi* у тихоокеанского побережья Камчатки, а также обсудить видовой состав обитающих здесь представителей рода *Lycodes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты пяти донных траловых съёмок (в трёх из них автор прини-

мал непосредственное участие), выполненных у тихоокеанского побережья Камчатки (от м. Лопатка до Кроноцкого залива) в июне–июле 2018–2022 гг. на рыболовном судне “МРТК-316” и МРТК² “Инженер Мартынов”. Проанализированы уловы 415 тралений, охвативших глубины 26–220 м (рис. 2). Орудие лова — трал ДТ 18.8/28.5 с вертикальным раскрытием 3.5 м и горизонтальным 16 м, за исключением 2018 г., когда использовали ДТ 14.3/24.2 с параметрами соответственно 3 и 12 м. Продолжительность тралений варьировала в пределах 5–30 мин при средней скорости судна 3 узла. Всего было выловлено 408 экз. *L. cf. brashnikovi*. Все уловы вида пересчитали на стандартное промысловое усилие — экз. (кг) за 1 ч траления. При расчётах результатов 2018 г. применяли поправочный коэффициент, который изменял итоговые величины уловов пропорционально различию тралов ДТ 18.8/28.5 и ДТ 14.3/24.2 в длине нижней подборки: $16/12 \approx 1.3$. Таким образом, расчётные значения стандартного промыслового усилия за 2018 г. дополнительно умножали на 1.3.

Методика расчётов плотности изложена в предыдущих работах (Курбанов, 2019, 2022). Однако при вычислении средних значений относительного обилия были учтены не только результативные траления, но и те, в которых вид отсутствовал. По отношению к *L. cf. brashnikovi* был принят коэффициент уловистости 0.3 (Борец, 1997). Частоту встречаемости (в %) определяли как отношение числа результативных тралений (в которых обнаружен исследуемый вид) к их общему числу в каждом выделенном

¹ В цитируемом источнике указан как *L. fasciatus* (Schmidt, 1904).

² МРТК — малый рыболовный траулер кормовой.



Рис. 1. *Lycodes* cf. *brashnikovi* из тихоокеанских вод у п-ова Камчатка: а — ювенильная особь TL 15 см, б — взрослая особь TL 43 см.

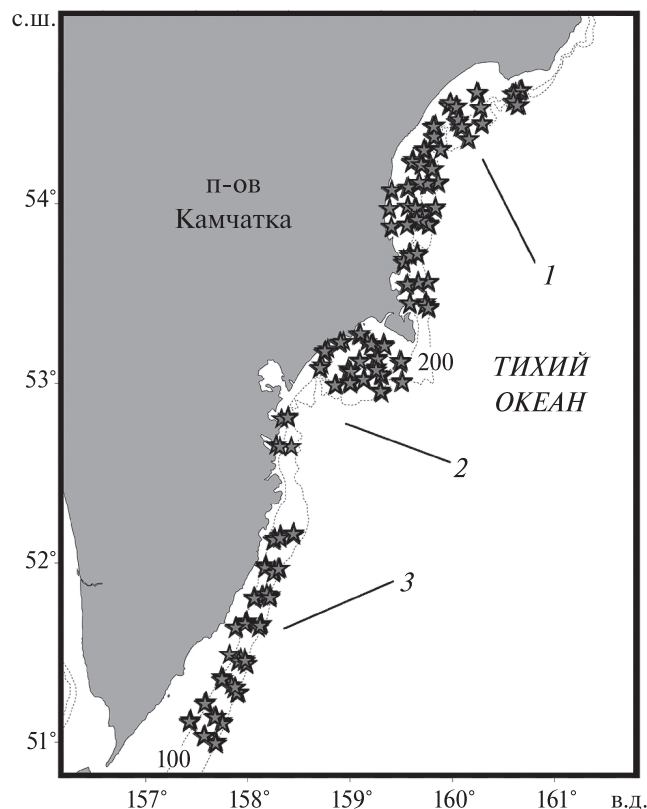


Рис. 2. Схема траловых станций (★), выполненных у тихоокеанского побережья Камчатки в июне–июле 2018–2022 гг.: 1 — Кроноцкий залив, 2 — Авачинский залив, 3 — юго-восточная оконечность п-ова. Здесь и на рис. 3: (---) — изобаты.

районе (Кроноцкий залив, Авачинский залив, юго-восточная оконечность Камчатки). Пространственное распределение уловов строили с использованием программы ArcView GIS 3.3. Среднюю массу рыб по батиметрическим диапазонам рассчитывали как отношение суммарной массы особей к их общему числу в уловах.

Биологическая характеристика *L. cf. brashnikovi* дана по результатам измерений абсолютной длины (TL) и индивидуальных взвешиваний соответственно 221 и 125 особей. Из них 102 экз. подвергли вскрытию (июнь–июль 2021–2022 гг.) с последующим определением пола, массы гонад (с точностью до 1.0 г) и их стадии зрелости по шкале, разработанной для ликода Солдатова *L. soldatovi* Taranetz et Andriashev, 1935 (Бадаев, Баланов, 2006). К неполовозрелым особям относили рыб с гонадами II стадии зрелости, к созревающим — III, к половозрелым — с IV по VI–III (Сакун, Буцкая, 1963). Зависимость массы тела *L. cf. brashnikovi* от его длины выражали степенной функцией, имеющей вид: $W = aTL^b$, где W — масса, г; TL — длина, см;

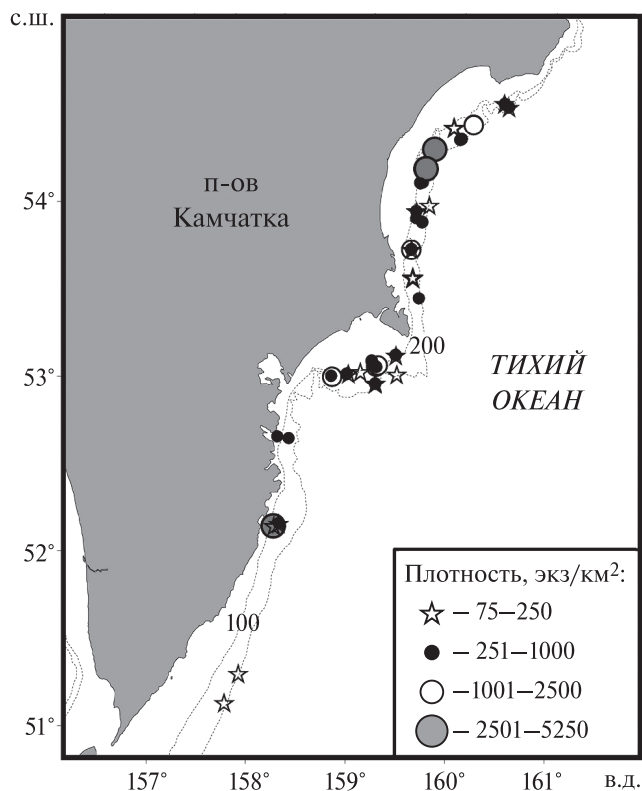


Рис. 3. Пространственное распределение *Lycodes cf. brashnikovi* у тихоокеанского побережья Камчатки в июне–июле 2018–2022 гг.

a — константа, b — степенной коэффициент (Винберг, 1971). Кроме того, в полевых условиях у самок измеряли диаметр икринок (с точностью до 0.5 мм). Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) вычисляли как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей, умноженное на 100.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наибольшая доля пойманных особей *L. cf. brashnikovi* от их общего числа (61.0%) была отмечена в Кроноцком заливе. На данном участке также зарегистрированы максимальные относительное обилие и уловы на усилие, которые в некоторые годы достигали соответственно 5250 экз/км² (1359.9 кг/км²) и 140 экз/ч траления (35.4 кг/ч траления). Частота встречаемости вида достигала 24.5% общего числа станций (тралений), выполненных в 2018–2022 гг. (рис. 3, табл. 1). Довольно обычен *L. cf. brashnikovi* был и в северной части Авачинского залива (28.4%), однако здесь его плотность не превышала 1300 экз/км² (375.0 кг/км²).

На значительной площади шельфа юго-восточной оконечности Камчатки исследуемый вид отсутствовал. В то же время обращает на себя

Таблица 1. Количественные показатели встречаемости *Lycodes* cf. *brashnikovi* по участкам траловых работ у тихоокеанского побережья Камчатки в июне—июле 2018—2022 гг. на глубинах 83—202 м

Район	Доля в общем улове, %	Улов за 1 ч траления*		ЧВ, %	N
		экз.	кг		
Кроноцкий залив	61.0	2—140/4.1	0.6—35.4/1.2	24.5	208
Авачинский залив	30.2	2—35/3.6	0.2—9.8/0.9	28.4	88
Юго-восточная оконечность Камчатки	8.8	4—68/1.1	0.8—10.6/0.2	5.9	119

Примечание. Здесь и в табл. 2: ЧВ — частота встречаемости вида; * до черты — пределы варьирования показателя по данным результатов уловов, после — среднее значение, рассчитанное по результатам всех тралений; N — общее число тралений.

внимание скопление, обнаруженное на траверзе м. Асача (52°04' с.ш., 158°27' в.д.) в 2019 г., в котором плотность *L. cf. brashnikovi* была оценена в 2550 экз/км² (399.0 кг/км²), а улов за 1 ч траления составил 68 экз. (10.6 кг). Однако в последующие годы при проведении учётных работ подобных случаев зафиксировано не было. Южнее 52° с.ш. *L. cf. brashnikovi* в уловах был представлен единичными экземплярами.

Примечательно, что из других представителей рода *Lycodes* в уловах присутствовал только *L. brunneofasciatus*. При этом частота его встречаемости соответствовала таковой *L. cf. brashnikovi*, варьируя в рассматриваемые годы в пределах 13.1—24.6 (против 13.3—24.1)%. Тем не менее, доля *L. brunneofasciatus* в уловах в среднем превышала таковую исследуемого вида по численности — 1.1 (<0.1—6.9) против 0.7 (<0.1—6.7)%, особенно по массе — 2.5 (0.1—18.4) против 0.5 (<0.1—4.5)%. Однако такие различия обусловлены более высокими значениями размерно-массовых показателей первого из них.

Область вертикального распределения *L. cf. brashnikovi* охватывала глубины 83—202 м. Высокая частота его встречаемости (>30.0%) была характерна для диапазона 100—180 м. Глубже этого интервала *L. cf. brashnikovi*, за редким исключением, не отмечался. Динамики средних уловов вида на усилие и плотности его распределения по глубинам в целом соответствовали таковой частоты встречаемости. Каких-либо значительных различий средней массы тела по батиметрическим диапазонам не обнаружено (табл. 2).

В июне—июле 2018—2022 гг. в уловах в тихоокеанских водах у п-ова Камчатка *L. cf. brashnikovi* был представлен особями TL 14—53 см, массой 11—554 г. Среди обоих полов в целом доминировали одни и те же размерные группы: 31—35 и 41—45 см (рис. 4а). Следует подчеркнуть, что максимальные размеры (51—53 см) были зарегистрированы исключительно у самцов, а длина самок не превышала 50 см. Распределение разнополых особей *L. cf. brashnikovi* по массе также несколько различалось. Если среди

Таблица 2. Батиметрическое распределение *Lycodes* cf. *brashnikovi* в тихоокеанских водах у п-ова Камчатка в июне—июле 2018—2022 гг.

Глубины, м	ЧВ, %	Улов за 1 ч траления*		Плотность*		W, кг	N/n _o
		экз.	кг	экз/км ²	кг/км ²		
<100	6.5	3—24/0.7	0.8—6.6/0.2	100—900/25	30.0—247.5/6.2	0.244	201/51
100—120	43.4	3—35/6.1	0.6—9.8/1.6	112—1300/228	24.3—375.0/60.5	0.262	53/115
121—140	50.0	2—68/9.5	0.9—13.3/2.9	75—2550/355	33.0—499.2/109.2	0.308	38/87
141—160	34.4	2—140/6.9	0.2—35.4/1.7	75—5250/260	7.8—1359.9/65.9	0.263	64/143
161—180	33.3	8—20/4.5	1.8—6.5/1.3	300—750/169	69.0—243.0/49.3	0.292	9/9
181—200	3.1	4/0.1	0.8/< 0.1	150/5	28.5/1.0	0.190	32/1
>200	11.1	3—4/0.4	1.4—1.6/0.1	149—150/15	51.0—60.0/5.5	0.370	18/2

Примечание. W — средняя масса особей, n_o — общее число пойманных особей.

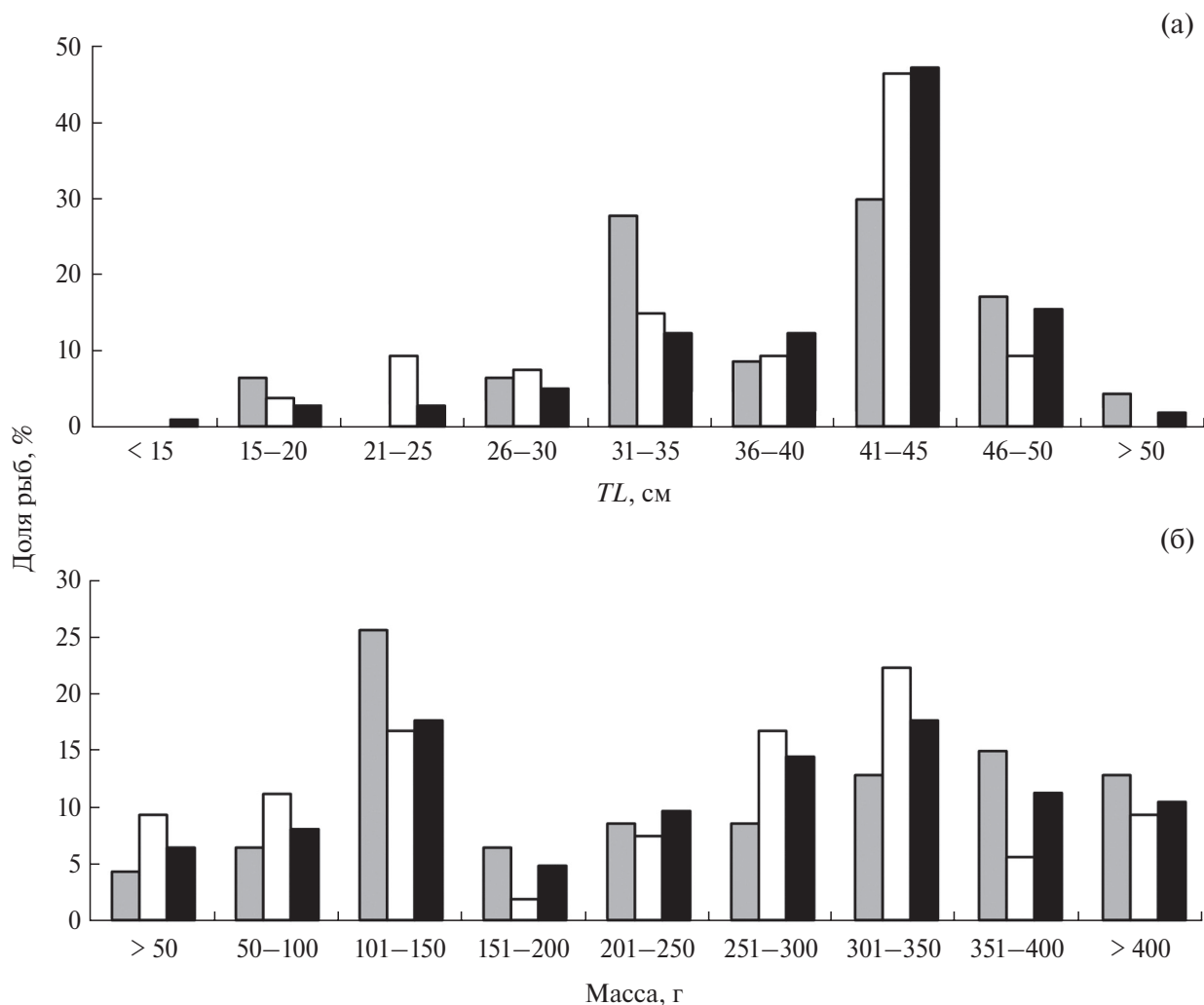


Рис. 4. Распределение по абсолютной длине (TL) (а) и массе (б) тела *Lycodes cf. brashnikovi* из уловов в тихоокеанских водах у п-ова Камчатка в июне–июле 2018–2022 гг.: (■) — самцы (средняя длина 38.7 см, масса 249.9 г, $n = 47$ экз.), (□) — самки (37.5 см, 232.9 г, $n = 54$ экз.), (■) — все особи без разделения по полу (39.9 см, 247.7 г, 221 экз. промерено и 125 экз. взвешено).

рыб обоих полов в размерной группе 31–35 см преобладали экземпляры массой 101–150 г, то среди крупных самцов — чаще 301–450 г, а среди самок — 251–350 г (рис. 4б).

Связь между длиной (TL, см) и массой тела (W , г) самок и самцов *L. cf. brashnikovi* хорошо аппроксимируется степенными функциями, имеющими вид соответственно: $W = 0.0024TL^{3.1338}$ и $W = 0.0081TL^{2.7949}$. В обоих случаях коэффициент детерминации (R^2) был близок к 1.0 и отражал высокую значимость корреляции рассматриваемых параметров (рис. 5).

Различные размерные группы *L. cf. brashnikovi* по батиметрическим диапазонам были распределены неодинаково. Мелкие особи TL < 20–25 см

заселяли глубины 83–160 м. Более крупные рыбы TL 41–45 см были распространены повсеместно (табл. 3). Число промеренных особей, выловленных глубже 180 м, было незначительным и не позволило более адекватно оценить размерный состав *L. cf. brashnikovi*, обитающего в указанном диапазоне.

В июне–июле 2021–2022 гг. в уловах незначительно преобладали самки (52.9%). Кроме того, была встречена одна ювенильная особь TL 15 см. Среди самцов доминировали неполовозрелые и созревающие рыбы, доля которых составила соответственно 57.4 и 31.9% (рис. 6). Их ГСИ оказался крайне низким и составил <0.50%, и лишь у одной особи TL 48 см данный параметр оценён в 0.84% (табл. 4). У половозрелых сам-

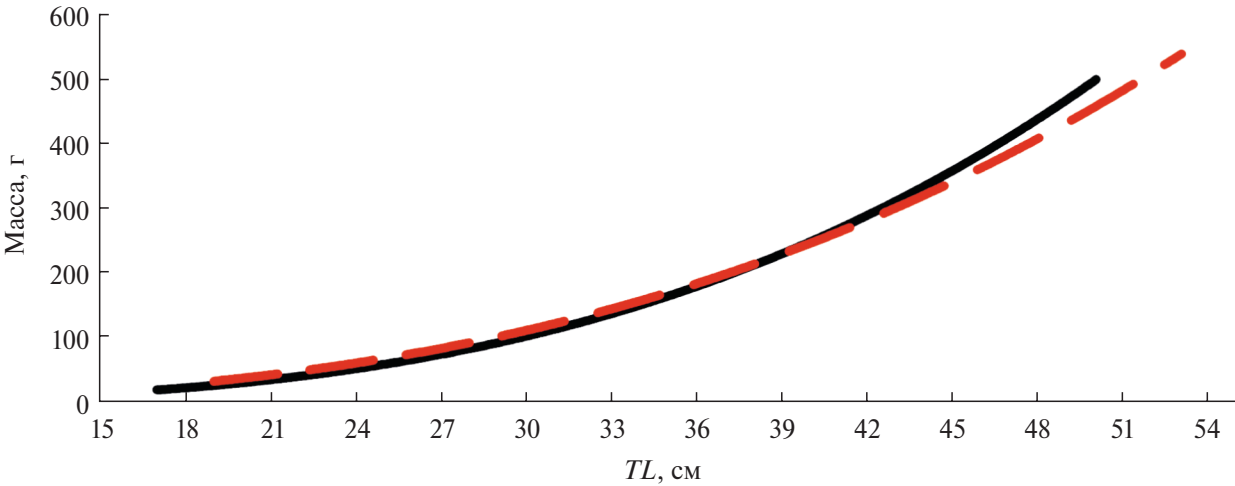


Рис. 5. Зависимость массы тела (W) от его длины (TL) для *Lycodes* cf. *brashnikovi* из тихоокеанских вод у п-ова Камчатка: (—) — самки, $W = 0.0024TL^{3.1338}$, $R^2 = 0.973$, $n = 54$ экз.; (—) — самцы, $W = 0.0081TL^{2.7949}$, $R^2 = 0.9462$, $n = 47$ экз.

Таблица 3. Распределение размерных групп *Lycodes* cf. *brashnikovi* по глубинам в тихоокеанских водах у п-ова Камчатка в июне–июле 2018–2022 гг., %

Глубины, м	Размерная группа, см								M	n
	<20	20–25	26–30	31–35	36–40	41–45	46–50	>50		
<100		6.2	6.3	6.3	12.5	56.2	12.5		40.3	16
100–120	8.8	5.9	2.9	8.8	11.8	32.4	23.5	5.9	39.2	34
121–140		2.8	2.9		8.6	51.4	28.6	5.7	43.7	35
141–160	2.4	3.3	6.5	17.9	13.0	46.3	10.6		38.8	123
161–180				11.1	11.1	66.7	11.1		42.3	9
181–200					100				37.0	1
>200						100			42.7	3

Примечание. M — средняя абсолютная длина особей, см; n — число промеренных рыб, экз.

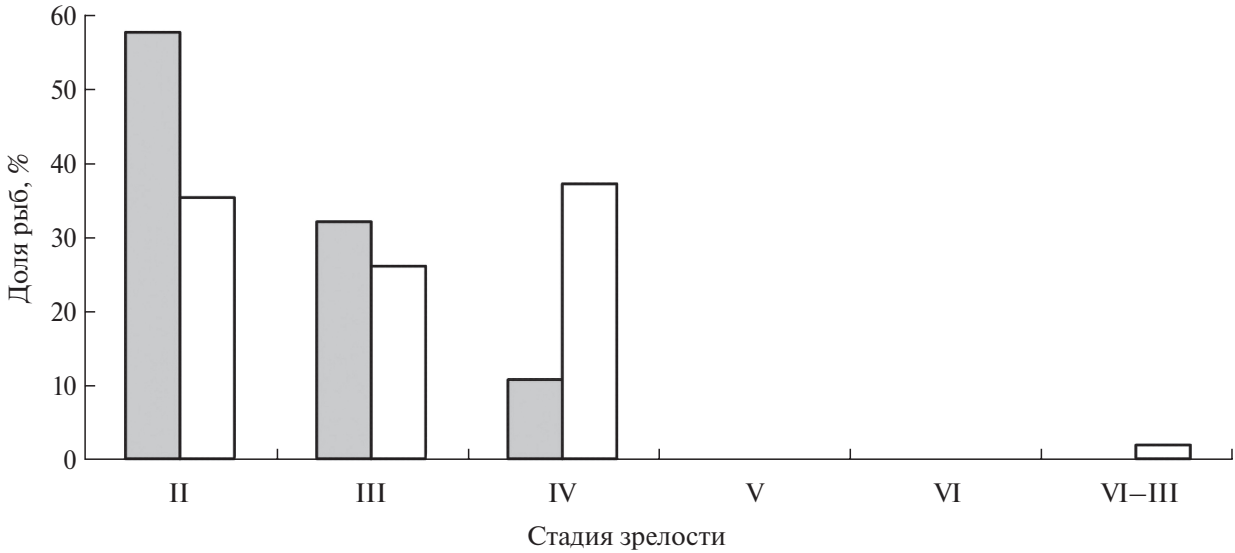


Рис. 6. Распределение особей *Lycodes* cf. *brashnikovi* из тихоокеанских вод у п-ова Камчатка в июне–июле 2021–2022 гг. по стадиям зрелости гонад. Обозначения см. на рис. 4.

цов ГСИ также был низок, варьируя в пределах 0.31–0.78%, максимальное значение отмечено у экземпляра *TL* 42 см.

У самок *L. cf. brashnikovi*, как и у всех бельдюговых (Anderson, 1984), половые железы непарные, был развит только правый яичник. В уловах помимо особей с гонадами II (35.2%) и III (25.9%) стадий зрелости присутствовали и половозрелые преднерестовые рыбы (IV стадия) (37.0%). Следует отдельно отметить поимку одной отнерестившейся, повторно созревающей (VI–III стадия) самки *TL* 49 см, в яичнике которой обнаружена частичная резорбция ооцитов (рис. 6). Диаметр икринок в гонадах II, III и VI–III стадий зрелости варьировал от 0.5 до 1.5 мм. ГСИ незрелых и созревающих самок *TL* 26–45 см был низкий — <1.0%. У преднерестовых рыб, размеры которых варьировали в пределах

40–49 см, выявлена дифференциация ооцитов текущей генерации янтарно-жёлтого или оранжевого цвета (диаметр 1.5–3.5 мм) от икринок резервного фонда (до 1.0 мм). ГСИ этих особей составил 0.68–14.91% (табл. 5). Высокие значения этого показателя отмечены у самок *TL* 45 (6.64%), 47 (11.29%) и 42 см (14.91%). Наиболее зрелые особи пойманы в Авачинском и Кроноцком заливах на глубинах 108–148 м.

В целом гонады у самок *L. cf. brashnikovi* начинали созревать при достижении *TL* 20–25 см. Доля созревающих рыб резко увеличивалась при *TL* 36–40 см. Напротив, размеры самцов, при которых наступает период их созревания, остались неизвестными. Тем не менее, можно предполагать, что массовое созревание особей обоих полов протекало синхронно при *TL* 41–45 см (табл. 6).

Таблица 4. Гонадосоматический индекс (ГСИ) самцов *Lycodes cf. brashnikovi* разных размерных групп из тихоокеанских вод у п-ова Камчатка в июне–июле 2021–2022 гг.

Стадия зрелости гонад	Размерная группа, см	ГСИ, %*	<i>n</i> , экз.
II	46–50	0.50	1
III	41–45	0.14–0.38 (0.21)	5
	46–50	0.13–0.84 (0.34)	5
	>50	0.25	1
IV	41–45	0.31–0.78 (0.51)	3
	46–50	0.58	1

Примечание. Здесь и в табл. 5: * пределы варьирования показателя и (в скобках) его среднее значение; *n* — число особей, для которых был рассчитан ГСИ.

Таблица 5. Гонадосоматический индекс (ГСИ) и диаметр ооцитов самок *Lycodes cf. brashnikovi* разных размерных групп из тихоокеанских вод у п-ова Камчатка в июне–июле 2021–2022 гг.

Стадия зрелости гонад	Размерная группа, см	ГСИ, %*	Диаметр ооцитов, мм	<i>n</i> , экз.
II	26–30	0.57–0.65 (0.60)	0.5–1.0	3
	31–35	0.38–0.54 (0.46)	—	5
	35–40	0.71	1.0	1
	41–45	0.67	1.5	1
III	36–40	0.47–1.60 (0.90)	1.0	3
	41–45	0.54–1.02 (0.76)	1.0–1.5	4
IV**	35–40	2.61	—	1
	41–45	0.68–14.91 (4.05)	1.5–3.5	14
	46–50	2.40, 11.29 (6.84)	2.0–3.0	2
VI–III	46–50	0.98	1.0	1

Примечание. “—” — нет данных, ** диаметр указан только для ооцитов текущей генерации.

Таблица 6. Распределение особей *Lycodes* cf. *brashnikovi* с гонадами разных стадий зрелости по размерным группам в уловах в тихоокеанских водах у п-ова Камчатка в июне–июле 2021–2022 гг., %

Стадия зрелости	Размерная группа, см								n, экз.
	<20	20–25	26–30	31–35	36–40	41–45	46–50	>50	
Самцы									
II	3.7	7.4	11.1	48.1	14.8	11.1	3.7		27
III						53.3	40.0	6.7	15
IV						60.0	20.0	20.0	5
Самки									
II	10.5	21.1	21.1	36.8	5.3	5.3			19
III		7.1		7.1	21.4	64.3			14
IV					5.0	75.0	20.0		20
VI–III							100		1

Примечание. n — число промеренных рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности распределения и биологии *Lycodes* cf. *brashnikovi*

Сравнение величин уловов и относительно-го обилия рассматриваемого вида в Охотском море и у тихоокеанского побережья Камчатки показало, что численность *L. cf. brashnikovi* в исследуемом районе существенно ниже. Так, если в первом случае эти значения для охотоморской формы *L. brashnikovi* могли достигать 2166 экз/ч траления и 86633 экз/км² (Курбанов, 2019; собственные данные), то во втором они были более чем в 15 раз ниже (соответственно 140 экз/ч траления и 5250 экз/км²) (рис. 2, табл. 1). Однако максимальная плотность *L. brashnikovi* в Притауйском районе Охотского моря, согласно Савельеву и Метелёву (Saveliev, Metelyov, 2021), была ещё меньше и составила лишь 400 экз/км². Вероятно, данную оценку не следует считать исчерпывающей, так как вышеупомянутые авторы обследовали малую площадь указанной акватории. В то же время результаты донных траловых съёмок у северо-западного побережья Камчатки (участка, смежного с Притайским районом) также свидетельствуют о резком сокращении обилия этого вида севернее 57°–58° с.ш. (Курбанов, 2019).

Почти все уловы *L. cf. brashnikovi* в тихоокеанских водах были локализованы в интервале глубин 100–180 м, а в верхних участках шельфа он наблюдался значительно реже (табл. 2).

Напротив, у Западной Камчатки охотоморская форма *L. brashnikovi* помимо диапазона 100–150 м была многочисленна и в сублиторальной зоне (<50 м) (Курбанов, 2019). Отсутствие *L. cf. brashnikovi* в уловах с глубин <80 м, вероятно, связано с особенностями гидрологического режима и структуры тихоокеанских вод, которые могут препятствовать его более широкому распространению.

Следует отметить, что максимальная глубина обитания *L. brashnikovi* в Охотском море составляет 429 м (Курбанов, 2019). Полученные в настоящем исследовании данные не позволяют в полной мере охарактеризовать область вертикального распространения *L. cf. brashnikovi* в тихоокеанских водах, так как в ходе учётных работ траления глубже 220 м не проводили. Однако не исключены его находки здесь и на глубинах до 340 м, как было указано ранее (Шейко, Фёдоров, 2000).

Согласно предыдущим исследованиям (Курбанов, 2019), в северо-восточной части Охотского моря максимальная абсолютная длина *L. brashnikovi* составляет 52 см, а в уловах доминируют рыбы TL 36–45 см. Полученные результаты в тихоокеанских водах, несмотря на общую схожесть в целом, несколько отличаются от охотоморских. Если максимальные длины особей были близки (53 см), то доминирующую группу представляли уже два размерных класса — 31–35 и 41–45 см (рис. 4). Кроме того, пока-

зано, что исследуемому виду свойствен половой диморфизм, который выражается в достижении самцами больших, чем самками, максимальных размеров и массы (рис. 4, 5). Для представителей рода *Lycodes* нечто подобное было выявлено у редкозубого *L. raridens* Taranetz et Andriashev, 1937 и коротконового *L. brevipes* Bean, 1890 лико-дов в Беринговом, а также у *L. soldatovi* в Охотском морях (Бадаев, Баланов, 2006; Баланов и др., 2006; Антоненко и др., 2012).

Репродуктивная биология исследуемого вида до сих пор не изучена. Отсутствует информация и о сроках его размножения. По полученным в настоящем исследовании материалам точный нерестовый период установить не представляется возможным. Тем не менее, присутствие в уловах в июне–июле экземпляров с гонадами IV стадии зрелости (рис. 6: табл. 4, 5) позволяет предположить, что размножается *L. cf. brashnikovi* в осенне–зимнее время, а особи обоих полов массово созревают при достижении TL 41–45 см.

Видовой состав рода *Lycodes*

К настоящему времени известно, что у тихоокеанского побережья Камчатки достоверно обитают пять видов рыб рода *Lycodes*: *L. albolineatus*, *L. brunneofasciatus*, *L. cf. brashnikovi*, а также берингийский *L. beringi* Andriashev, 1935 и одноцветный *L. concolor* Gill et Townsend, 1897 (Андрияшев, 1955; Stevenson, Sheiko, 2009; Balushkin et al., 2011; Парин и др., 2014; Savin et al., 2019; собственные данные). Тем не менее, в других источниках (Токранов, Полутов, 1984; Абрамова, 1990; Борец, 1997; Орлов, 1998; Коростелёв, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Орлов, Токранов, 2012; Золотов, Дубинина, 2013; Варкентин и др., 2019) состав рода *Lycodes* значительно варьирует и в сумме может включать 11 таксонов. В их число входят, например, такие экзотические для исследуемой акватории лико-ды, как *L. brevipes*, полосатый *L. fasciatus* (Schmidt, 1904), а также гребенчатый *L. palearis* Gilbert, 1896 с разделением его в некоторых случаях на подвиды. Подобные разночтения можно объяснить отсутствием у ряда видов надёжных диагностических признаков из-за их значительной пластичности, что приводит к неверной идентификации рыб в полевых условиях. Следует отметить, что в ходе работ автора настоящей статьи от м. Лопатка до Кроноцкого залива в уловах с глубин 26–220 м были встре-

нены только *L. cf. brashnikovi* и нередко сопутствовавший ему *L. brunneofasciatus*. Таким образом, можно заключить, что ранее упомянутые виды являются результатом ошибочной идентификации *L. cf. brashnikovi* вследствие изменчивости его окраски, либо это могли быть среднеразмерные особи *L. brunneofasciatus*.

Вероятность обитания в тихоокеанских водах у Камчатки *L. palearis*, близкого к *L. cf. brashnikovi* вида, требует подтверждения на основе коллекционного материала. Известно (Фадеев, 2005), что в заливах юго-западной части Берингова моря он является наиболее массовым среди бельдюговых. Однако, как показал предварительный анализ донных траловых съёмок, выполненных в упомянутой акватории, *L. palearis* наиболее многочислен в Олюторском заливе, а южнее прол. Литке в уловах уже отмечен не был (собственные данные). Кроме того, сложность в более точном определении границ ареалов *L. cf. brashnikovi* и *L. palearis* у п-ова Камчатка вносит отсутствие учётных работ в смежных для тихоокеанских и берингоморских вод акваториях, таких как заливы Камчатский и Озёрный. В первом районе последняя донная траловая съёмка была проведена в 2002 г. (Золотов, Дубинина, 2013; Варкентин и др., 2019), а во втором подобных исследований никогда не проводили. Несмотря на то, что в двух упомянутых работах *L. palearis* указан для Камчатского залива, всё же эти сведения требуют подтверждения на основе коллекционного материала. Стоит отметить, что подобной точки зрения придерживаются Мекленбург с соавторами (Mecklenburg et al., 2016), ограничивая ареал *L. palearis* у восточного побережья Камчатки юго-западной частью Берингова моря.

Помимо *L. brevipes*, *L. fasciatus* и *L. palearis* для тихоокеанских вод ряд авторов (Борец, 1997; Коростелёв, 2000; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Золотов, Дубинина, 2013; Варкентин и др., 2019) указывают *L. raridens*. На текущий момент известно, что в прикамчатских водах он достоверно обитает у западного и северо-восточного побережий полуострова (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Balushkin et al., 2011), а его присутствие в океанических районах до сих пор не подтверждено (Mecklenburg et al., 2016). Заметим, что в юго-западной части Берингова моря *L. raridens* встречается на глубинах 50–120 м, а основная часть рыб концентрируется в интервале до 100 м (Баланов и др., 2006).

В ходе текущих исследований в уловах всех 415 тралений, охвативших диапазон 26–220 м от м. Лопатка до Кроноцкого залива включительно, не было встречено ни одного экземпляра данного вида.

Известно, что с возрастом характер окраски *L. raridens* подвержен значительным изменениям: от полосатой у молоди до сложного мраморного узора у крупных взрослых рыб (Андрияшев, 1937, 1954). Интересно, что в работе Андрияшева (1937), в которой впервые дано описание *L. raridens*, был представлен оригинальный рисунок этого вида, выполненный по молодой особи TL 12 см, с широкими поперечными полосами на боках тела. Впоследствии это изображение использовали в различных определителях рыб дальневосточных морей (Линдберг, Красюкова, 1975; Черешнев и др., 2001; Фёдоров и др., 2003; Тупоногов, Кодолов, 2014). Однако при ознакомлении с этим рисунком напрашивается явное сходство с другим имеющим схожий полосатый окрас видом — *L. brunneofasciatus*. Вероятно, ориентируясь на это изображение в качестве базового, в полевых условиях неверно идентифицировали мелко- и среднеразмерных особей *L. brunneofasciatus*, принимая их за *L. raridens*.

Согласно данным последних аннотированных каталогов (Парин и др., 2014; Fricke et al., 2024), для тихоокеанских вод у Камчатки и северных Курильских о-вов фигурирует также сигматоидный ликод *L. sigmatoides* Lindberg et Krasnyukova, 1975. Однако присутствие этого вида в данных районах не подкреплено каким-либо фактическим материалом, включая ихтиологическую коллекцию музея Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) (Balushkin et al., 2011). Непосредственные наблюдения автора настоящей работы в ходе, как траловых съёмок, так и мониторинговых исследований на промысле донных рыб в 2016–2024 гг. (суммарно проанализированы результаты ~1000 тралений на глубинах 26–615 м) также указывают на отсутствие этого вида у Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил. Характерно, что видовой статус *L. sigmatoides* многие отечественные ихтиологи-систематики (Баланов, Соломатов, 2008; Савельев, 2011; Balushkin et al., 2011) не подтверждают и рассматривают его в качестве младшего синонима ликода Танаки *L. tanakae* Jordan et Thompson, 1914 на основе перекрытия значений таких признаков, как число позвонков, лучей в спинном и анальном плавниках, а также антеанального расстояния (Савельев, 2011). Учитыва-

вая, что известный ареал *L. tanakae* расположен в пределах лишь Японского и юго-западной части Охотского морей (Toyoshima, 1985; Линдберг, Красюкова, 1975; Hatooka, 2002; Ikeda, 2007³; Савельев, 2011), можно предполагать, что указания об обитании *L. sigmatoides* у тихоокеанского побережья Камчатки и близлежащих Курильских о-вов (Парин и др., 2014; Fricke et al., 2024) основаны на ошибочных полевых идентификациях среднеразмерных особей либо *L. cf. brashnikovi*, либо *L. brunneofasciatus*.

Отсутствие в проанализированных уловах ранее зарегистрированных в исследуемом районе *L. albolineatus*, *L. beringi* и *L. concolor* связано с их более глубоководным образом жизни, при котором основные свои скопления они образуют в верхних отделах батии на глубинах 300–600 м (Токранов, Орлов, 2002; Stevenson, Sheiko, 2009; Антоненко и др., 2012; Орлов, Токранов, 2012). В то же время возможность обитания здесь другого мезобентального вида — *L. soldatovi* — долгое время была неясной, хоть он и фигурировал в списках ихтиофауны вод у тихоокеанского побережья Камчатки (Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Орлов, Токранов, 2012). Ранее этот вопрос обстоятельно рассмотрели Баланов с соавторами (2004). Они предположили, что упомянутый вид всё-таки может изредка в годы своей высокой численности проникать в океанические воды из Охотского моря через глубоководные проливы Курильских о-вов, а его находки вдоль восточного побережья полуострова являются не более чем ошибкой при идентификации близкого по окраске *L. concolor*. Необходимо отметить, что Орлов и Токранов (2012) сообщали о поимках *L. soldatovi* у юго-восточной оконечности Камчатки. Однако морфологическое описание этих особей авторы не приводят. Возможно, нагульная миграция *L. soldatovi* простирается и до тихоокеанского побережья полуострова, но для установления этого факта необходимы новые данные, основанные на коллекционном материале. Вместе с тем, учитывая информацию о характере распределения данного вида в Охотском море, в котором он является обитателем промежуточной водной массы, отсутствующей в других дальневосточных акваториях (Баланов и др., 2004; Бадаев, 2018), значительную часть упомянутых находок севернее м. Лопатка (Ор-

³ Ikeda S. 2007. Taxonomic revision of the genus *Lycodes* (Perciformes, Zoarcidae) in Japanese waters: Unpubl. M.S. Thesis. Hakodate: Hokkaido Univ., 146 p.

лов, Токранов, 2012), вероятно, всё же следует отнести к *L. concolor*. Более того, как показали недавние учётные работы на материковом склоне Северных Курил и юго-востока Камчатки до 52° с.ш. (Savin et al., 2019), на глубинах 100–1000 м *L. soldatovi* не отмечен, а в уловах наблюдался только близкий ему *L. concolor*.

Таким образом, критический анализ сведений литературы и полученных данных указывает на то, что в тихоокеанских водах у Камчатского п-ова (до Кроноцкого залива включительно) на текущий момент достоверно обитают только пять видов рыб рода *Lycodes*, среди которых *L. cf. brashnikovi* является наиболее массовым представителем в шельфовой зоне исследуемого района.

ВЫВОДЫ

1. *L. cf. brashnikovi* является довольно обычным представителем семейства Zoarcidae у тихоокеанского побережья Камчатки, частота его встречаемости может превышать 20%. Наиболее многочислен вид в Кроноцком заливе, а южнее 52° с.ш. редок.

2. Область вертикального распределения *L. cf. brashnikovi* в исследованном районе охватывает глубины 83–202 м. Основные его скопления в пределах шельфа приурочены к глубинам 100–180 м. В то же время мелкие особи $TL < 20$ –25 см глубже 160 м не отмечены.

3. Предельная абсолютная длина *L. cf. brashnikovi* в тихоокеанских водах составляет 53 см, масса — 554 г, при этом максимальные значения указанных параметров характерны для самцов. Исходя из данных о степени созревания гонад в летний период, предполагается, что вид размножается в осенне-зимнее время. Массово особи обоих полов созревают при длине 41–45 см.

4. Критический анализ литературы и полученных данных о встречаемости ликоидов в исследованный период свидетельствует о том, что в тихоокеанских водах у п-ова Камчатка достоверно обитают только пять видов рыб рода *Lycodes*: *L. albolineatus*, *L. beringi*, *L. brunneofasciatus*, *L. cf. brashnikovi* и *L. concolor*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.А. Баланову (ННЦМБ ДВО РАН) за ценные замечания, сделанные при прочтении рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова С.В. 1990. Состав и структура донных ихтиоценов Кроноцкого залива // Биология моря. № 4. С. 51–56.
- Андряшев А.П. 1937. К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей // Исследования морей СССР. Вып. 25. С. 292–355.
- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андряшев А.П. 1955. Новые и редкие виды рыб семейства бельдюговых (Pisces: Zoarcidae) с юго-восточного побережья Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 21. С. 393–400.
- Антоненко Д.В., Пушина О.И., Калчугин П.В. 2005. Чешуйчатый аллолепис *Bothrocara hollandi* (Zoarcidae) в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 81–85.
- Антоненко Д.В., Баланов А.А., Глебов И.И., Ямщиков В.В. 2012. Распределение и некоторые черты биологии представителей рода *Lycodes* в западной части Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 525–537.
- Бадаев О.З. 2014. Пространственное распределение и некоторые черты биологии бурого слизеголова *Bothrocara brunneum* (Zoarcidae) в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 554–565. <https://doi.org/10.7868/S0042875214050014>

- Бадаев О.З. 2018. Биология и промысловое использование ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН, 24 с.
- Бадаев О.З., Баланов А.А. 2006. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 122–135.
- Баланов А.А., Соломатов С.Ф. 2008. Видовой состав и распределение бельдюговых (Zoarcidae) в северной части Японского моря по данным траловых работ // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 18–33.
- Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А. 2004. Пространственное распределение ликода *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биология моря. Т. 30. № 4. С. 279–288.
- Баланов А.А., Бадаев О.З., Напезаков В.В., Чучукало В.И. 2006. Распределение и некоторые черты биологии редкозубого ликода *Lycodes raridens* (Zoarcidae) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 211–218.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Варкентин А.И., Овчеренко Р.Т., Калугин А.А. 2019. О некоторых результатах донных траловых съемок в тихоокеанских водах Камчатки в 1999, 2002, 2016–2018 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 55. С. 5–43. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.55.5-43>
- Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.
- Глубоков А.И., Орлов А.М. 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания двух видов семейства бельдюговых Zoarcidae из западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 683–692.
- Золотов А.О., Дубинина А.Ю. 2013. Состав и многолетняя динамика биомассы донных рыб тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 46–66.
- Коростелёв С.Г. 2000. Видовой состав прибрежной ихтиофауны Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов // Матер. I регион. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкомкамчат-экологии. С. 135–136.
- Курбанов Ю.К. 2019. Пространственное распределение и экология ликода Брашников *Lycodes brashnikovi* (Zoarcidae) у западного побережья Камчатки в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 199. № 4. С. 129–140. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-199-129-140>
- Курбанов Ю.К. 2022. Особенности распределения и экологии пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 2. С. 172–179. <https://doi.org/10.31857/S004287522020151>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2012. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов трех малоизученных видов бельдюговых рыб (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. науки Казахстана. № 2. С. 47–72.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Савельев П.А. 2011. Фауна Lycodinae (Zoarcidae, Perciformes) Японского моря: таксономический состав, распространение, биология, история формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 20 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Рыб. хоз-во, 36 с.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликодов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А.М., Полутков В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 9. С. 1363–1373.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров, 335 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биоло-

гические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.

Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.

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

Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.

Шмидт Ю.П. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.

Anderson M.E. 1984. Zoarcidae: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 578–582.

Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034.
<https://doi.org/10.1134/s0032945211100031>

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 12/2024).

Hatooka K. 2002. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1028–1044, 1581–1583.

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

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri: CAFF, 377 p.

Saveliev P.A., Metelyov E.A. 2021. Species composition and distribution of eelpouts (Zoarcidae, Perciformes, Actinopterygii) in the northwestern Sea of Okhotsk in summer // Prog. Oceanogr. V. 196. Article 102605.
<https://doi.org/10.1016/j.pocan.2021.102605>

Savin A.B., Balanov A.A., Panchenko V.V. 2019. The current structure of the ichthyocenosis on the continental shelf's outer edge and upper slope of the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // J. Ichthyol. V. 59. № 4. P. 499–515.
<https://doi.org/10.1134/S0032945219040143>

Stevenson D.E., Sheiko B.A. 2009. Clarification of the *Lycodes diapterus* species complex (Perciformes: Zoarcidae), with comments on the subgenus *Furcimanus* // Copeia. V. 2009. № 1. P. 125–137.
<https://doi.org/10.1643/CI-08-069>

Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.

**DISTRIBUTION AND SOME ASPECTS OF BIOLOGY
OF *LYCODES* CF. *BRASHNIKOV* (ZOARCIDAE) WITH NOTES
ON THE SPECIES COMPOSITION OF GENUS *LYCODES*
OFF THE PACIFIC COAST OF KAMCHATKA**

Yu. K. Kurbanov^{1, 2, *}

¹*Kamchatka Branch of the Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia*

²*Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia*

**E-mail: gremlin__91@mail.ru*

Based on the results of bottom trawl surveys, the distribution and some aspects of biology of *Lycodes* cf. *brashnikovi* Soldatov, 1918 off the Pacific coast of Kamchatka are considered. In summer, main accumulations of this species are noted in Kronotsky Bay, and are rare to the south from 52° N. The bathymetric range of occurrence of the species is 83–202 m; the largest catches are typical for the depths of 100–180 m. The maximum length of *L. cf. brashnikovi* in Pacific waters is 53 cm, weight, 554 g. According to the degree of maturation of the gonads in summer, the species reproduces in the autumn–winter period. Critical analysis of the literature and original data, currently the genus *Lycodes* off the Pacific coast of Kamchatka is represented by five species, among *L. cf. brashnikovi* is the most abundance species in the eulittoral zone.

Keywords: Lycodes cf. brashnikovi, Zoarcidae, occurrence, distribution, biology, Pacific coast of Kamchatka.

УДК 597.587.1(262.5)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ *TRACHURUS MEDITERRANEUS* (CARANGIDAE) ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КРЫМА В 2020–2022 ГГ.

© 2025 г. П. И. Дончик^{1, *}

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

*E-mail: donchik.1997@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 19.12.2024 г.

После доработки 17.02.2025 г.

Принята к публикации 25.02.2025 г.

Представлены результаты изучения половой и размерно-возрастной структуры, роста, созревания, динамики гонадосоматического индекса и коэффициента упитанности средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) прибрежной акватории Чёрного моря у юго-западной части Крыма в 2020–2022 гг. Исследовано 2234 экз., у 879 из которых определили пол. Соотношение самцов и самок (1.00 : 1.02) в уловах статистически не отличается от 1 : 1, различий в интенсивности роста между полами не выявлено. Максимальная общая длина тела составляет 26.1 см у особи в возрасте 8+. Параметры уравнения Берталанфи для всей выборки: асимптотическая длина — 21.9 см, асимптотическая масса — 86.3 г, константа роста — 0.24 год⁻¹. 50% самок созревают при общей длине тела 12.43 см в возрасте 1+, 50% самцов — при 12.46 см в этом же возрасте. Пик нерестового периода приходится на июль, величины коэффициента упитанности — на ноябрь.

Ключевые слова: средиземноморская ставрида *Trachurus mediterraneus*, биологические показатели, рост, возраст, созревание, гонадосоматический индекс, коэффициент упитанности, Чёрное море.

DOI: 10.7868/S3034514625050062

Род *Trachurus* включает 14 видов морских рыб, обитающих в водах Тихого, Индийского и Атлантического океанов, а также Средиземного моря (Froese, Pauly, 2024). Средиземноморская ставрида *T. mediterraneus* (Steindachner, 1868) — пелагический, стайный, мигрирующий вид. Распространена в Восточной Атлантике от Ла-Манша до Марокко, в Средиземном море обитает на глубинах до 500 м, в Чёрном — до 100 м, встречается в южной и западной частях Азовского моря (Васильева, 2007). Среди пелагических видов рыб Средиземного моря ставрида достигает высокой численности и имеет важную коммерческую ценность на всем своём ареале в этом море (Tugan, 2004; Наке ..., 2012; ICES, 2023). В Чёрном море ставрида — один из главных объектов промысла, уступающий по объёму вылова лишь европейскому анчоусу

Engraulis encrasicolus и европейскому шпроту *Sprattus sprattus* (Кожурин и др., 2018; Шляхов и др., 2018).

Для Чёрного моря за последнее десятилетие накоплено значительное количество данных о показателях жизненного цикла ставриды. Популяционная динамика, рост и смертность вида из западной части Чёрного моря у берегов Болгарии рассмотрены в работах Янковой (Yankova, 2013a, 2013b). Изучены возраст, рост и размножение вида из северо-западной части Чёрного моря у берегов Румынии (Rău et al., 2019, 2020). Исследованы параметры жизненного цикла и эколого-географическая изменчивость ставриды северной части Чёрного моря у берегов Крыма (Куцын, 2021). Проанализированы характер роста, соотношение полов и коэффициенты упитанности особей вида из промысло-

вых уловов в центральной и восточной частях Черноморского побережья Турции (Düggani, 2023). Недавно представлены данные о росте и смертности ставриды юго-восточной части Чёрного моря у берегов Турции (Samsun, 2023¹).

На всём своём ареале средиземноморская ставрида является важным звеном морских экосистем. Изучение параметров жизненного цикла и их изменений в свете климатических трансформаций необходимо для анализа биологии вида, его изменчивости и современного состояния его популяций. Несмотря на то, что ставрида часто становится объектом исследований, остаётся немало вопросов о внутривидовых характеристиках и эколого-географической изменчивости биологических показателей данного вида. Исследования в этой области являются актуальной задачей и позволяют определить вектор адаптивных реакций гидробионтов в условиях изменяющегося климата. Изучение воздействия экологических факторов на изменчивость биологических параметров организмов способствует более глубокому пониманию эволюционных механизмов. На основе этих данных можно разрабатывать более рациональные подходы к управлению рыболовством, что позволяет эффективнее эксплуатировать биоресурсы, а также даёт возможность прогнозировать дальнейшую динамику биологических параметров видов в условиях продолжающегося глобального потепления.

Цель работы — изучить размерно-возрастную и половую структуру, рост, созревание, упитанность ставриды северной части Чёрного моря, сравнить её биологические параметры с показателями вида из некоторых участков Средиземного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали с июня 2020 г. по декабрь 2022 г. в прибрежной акватории у юго-западной части Крыма от пгт Кача до бух. Ласпи (рис. 1). Рыб отлавливали ставными неводами (ячей 12 мм) на глубинах 4–24 м. Всего исследовано 2234 экз. средиземноморской ставриды, у 879 из которых определили пол, 463 экз. были представлены ювенильными особями. Возраст

определили у 598 экз., в дальнейшем эту выборку использовали для формирования единого размерно-возрастного ключа с целью анализа размерно-возрастной структуры всех изученных особей и для построения моделей роста. Биологический анализ включал измерения общей длины тела (TL) с точностью 0.1 см, общей массы тела (W) с точностью 0.1 г, массы гонад (GW) с точностью до 0.001 г. Зрелость гонад оценивали по 5-балльной шкале, особь с гонадами III стадии зрелости и выше считали половозрелой (Manual ..., 1975). У половозрелых особей яичники розовато-оранжевого цвета, ооциты хорошо различимы; семенники наполненные, с вытекающей при разрезе семенной жидкостью.

Возраст определяли по отолитам (сагиттам), которые просматривали под стереоскопическим микроскопом в падающем свете на тёмном фоне и фотографировали цифровой камерой. Фотографии сохраняли на компьютере, на изображениях подсчитывали число транслюцентных (прозрачных) и опаковых (непрозрачных) зон, формирующих годовое кольцо. Годовым кольцом считали границу между внешним краем транслюцентной и внутренним краем опаковой зон (Kasapoglu, Duzgunes, 2013; ICES, 2023) (рис. 2). Годовые кольца подсчитывали в постростральном направлении. Для установления возраста по спилу отолита его заливали полимерной смолой, после чего изготавливали фронтальный срез, придерживаясь стандартных методик (Handbook ..., 2019) (рис. 3). Радиус отолита (OR) измеряли по прямой, соединяющей ядро отолита и ростральный край (с точностью до 0.01 мм).

Для анализа половой структуры использовали критерий χ^2 . Непараметрический критерий Колмогорова–Смирнова применяли для оценки достоверности различий между полами распределений особей по длине, массе и возрасту.

При моделировании линейного и массового роста использовали уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979): $L = L_{\infty}[1 - e^{-k(t-t_0)}]$ и $W = W_{\infty}[1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$, где L_{∞} — максимальная (асимптотическая) длина, W_{∞} — асимптотическая масса; k — константа, определяющая скорость достижения L_{∞} или W_{∞} ; t_0 — возраст рыбы, при котором её длина или масса в данных моделях равны нулю; b — степенной коэффициент в уравнении зависимости массы от длины: $W = aL^b$. Для проверки изометрии зависимости массы от длины использовали t -критерий Стьюдента.

¹ Samsun S. 2023. Growth and mortality rates of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* Steindachner, 1868) catches in southeastern coast of Black Sea. Mediterranean horse mackerel mortalities, growth. Preprint (Version 1. Posted 10 Nov, 2023) // Res. Square. 15 p. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3567982/v1>

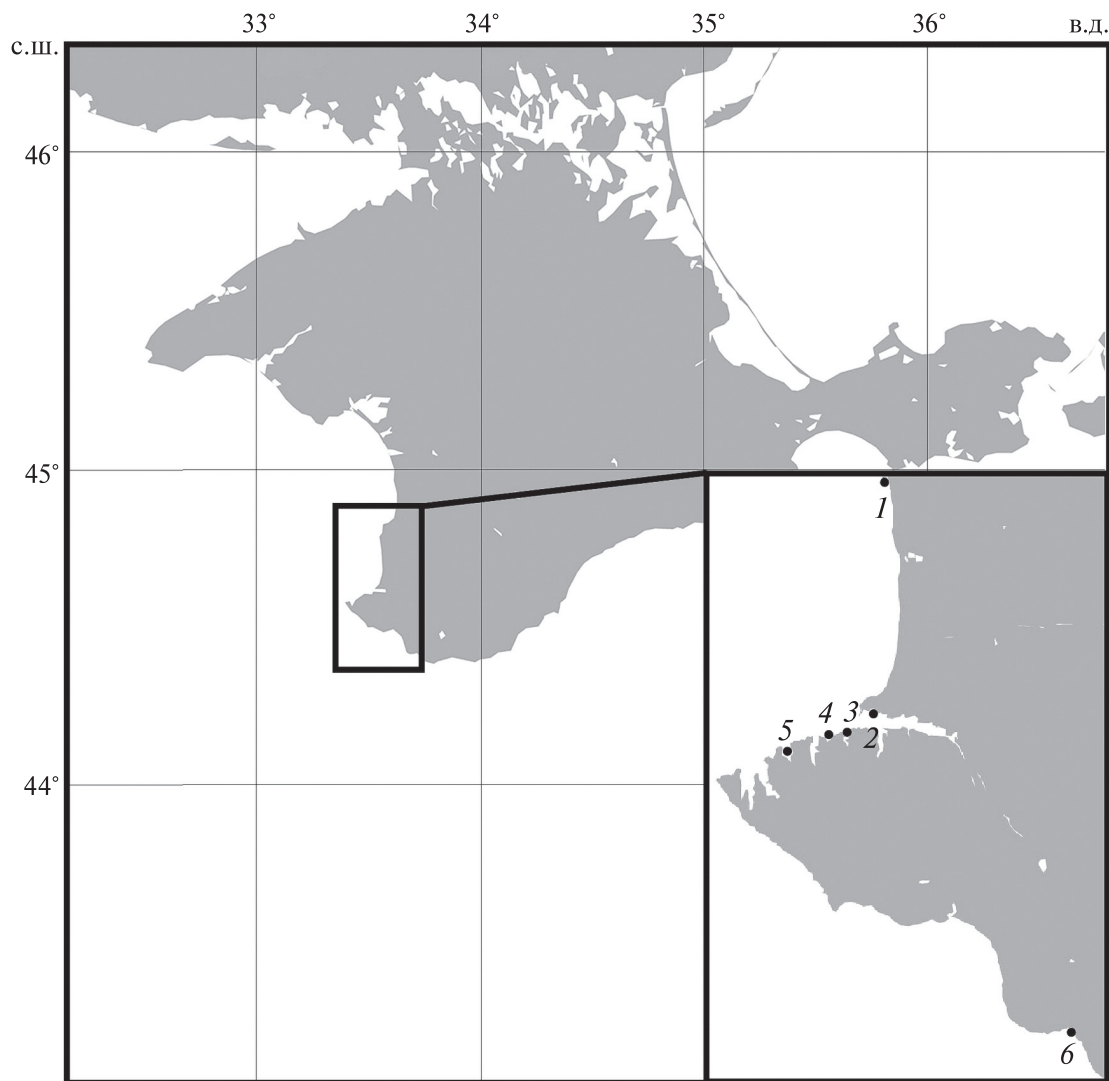


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (•) — места отбора проб: 1 — у пгт Кача, 2–6 — бухты: 2 — Матюшенко, 3 — Карантинная, 4 — Песочная, 5 — Круглая, 6 — Ласпи.

При анализе темпа роста вычисляли начальную мгновенную скорость роста (Gallucci, Quinn, 1979): $G_{\text{init}} = kL_{\infty}$; определяли индексы роста для линейных размеров и массы (Pauly et al., 1988): $\phi' = \lg k + 2\lg L_{\infty}$ и $\phi = \lg k + (2\lg W_{\infty})/3$.

Для построения уравнений Берталанфи использовали данные по всем выловленным особям, включая ювенильных и рыб, у которых пол не определяли. Длина измерена у всех 2234 экз., общая масса тела — у 2199 экз. Объём выборки самок составил 455 экз., самцов — 424 экз.

Обратные расчисления проводили по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920): $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$, где S_i — радиус годового кольца, соответствующий возрасту i ; L_c — TL рыбы при поимке, S_c — OR при поимке, c — интерсепт линейной регрессии TL от OR .

При изучении созревания использовали логистическую модель: $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL - b)}]$, где Y_{TL} — доля половозрелых особей при длине TL , a — угловой коэффициент; b — точка перегиба, соответствующая длине, при которой созревает 50% особей (TL_{50}) согласно принятой модели (Shiraishi et al., 2010).

Гонадосоматический индекс (ГСИ) вычисляли как отношение массы гонад к общей массе тела рыбы: $ГСИ = 100GW/W$ (Barber, Blake, 2006). Для расчёта коэффициента упитанности использовали формулу Фултона: $K = 100W/TL^3$ (King, 2007).

При оценке влияния факторов среды на жизненный цикл ставриды применяли корреляционный анализ Спирмена. Использовали

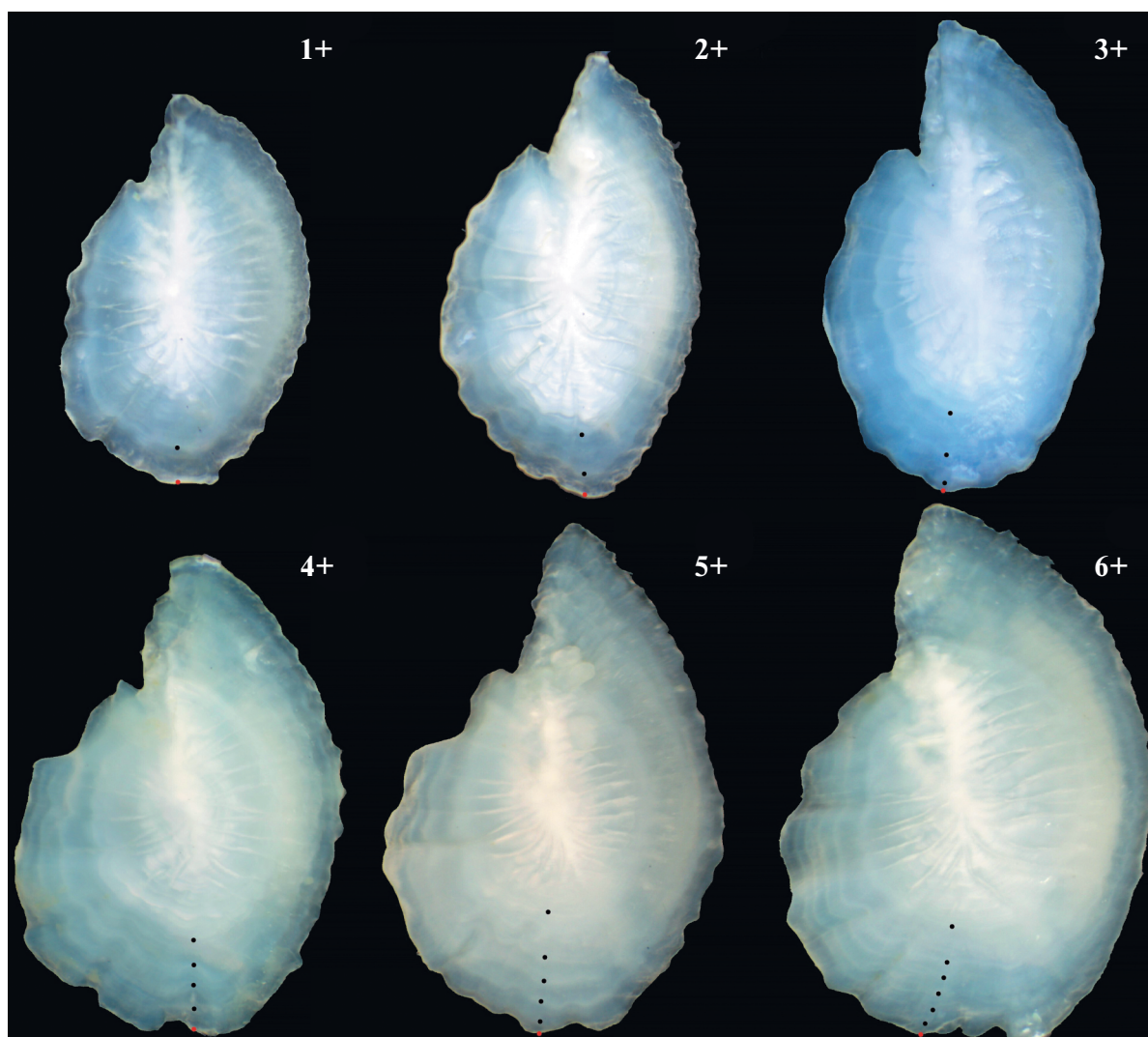


Рис. 2. Отолиты особей разного возраста (1+ ... 6+) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* Чёрного моря (у г. Севастополь): (●) — годовые кольца, (●) — транслюцентный край.

среднегодовую температуру поверхности воды (*SST*) из разных участков Чёрного моря по ранее опубликованным материалам (Sakalli, Basusta, 2018) (ближайшие данные к периоду вылова рыб для настоящего исследования) и среднегодовую первичную продукцию (*PP*) по данным Финенко с соавторами (2010). Статистический анализ выполняли в программных пакетах MS Excel и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Половая и размерно-возрастная структура. Соотношение самцов и самок средиземноморской ставриды во всей выборке составляет 1.00 : 1.02 и статистически значимо не отличается от 1 : 1 ($n = 879$, $\chi^2 = 1.09$, $p = 0.3$), аналогичный результат выявлен для всех возрастных групп

(рис. 4). Длина и масса рыб из всей выборки варьируют в пределах 7.3–26.1 (в среднем 12.98 ± 0.04) см и 3.08–90.07 (в среднем 20.19 ± 0.20) г, длина и масса самок — 9.2–22.7 (в среднем 13.94 ± 0.09) см и 5.20–89.78 (в среднем 23.23 ± 0.51) г, самцов — 8.9–23.3 (14.67 ± 0.09) см и 5.29–90.07 (26.60 ± 0.52) г (рис. 5а, 5б). Из всей выборки максимальный возраст у одной особи *TL* 26.1 см и массой без внутренних органов 102.48 г составляет 8+. Средний возраст самок — 2.43 ± 0.05 года, самцов — 2.71 ± 0.05 года, в целом у особей обоих полов — 2.56 ± 0.04 года. Максимальный возраст и самок, и самцов — 7–7+ лет (рис. 5в). Межполовые различия распределений особей по длине, массе и возрасту статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова: $nf = 455$, $nm = 424$, $p < 0.001$).

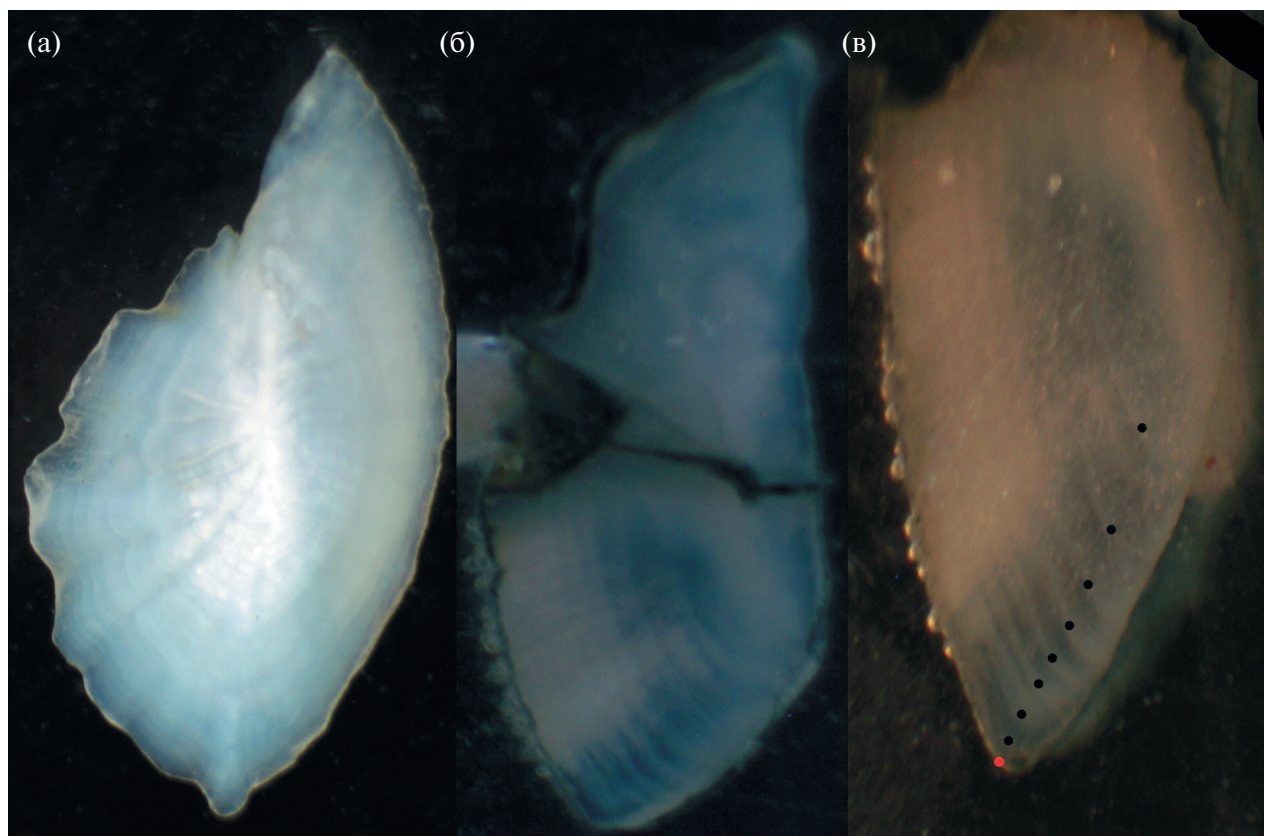


Рис. 3. Отолит средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* TL 26.1 см (возраст 8+, пол неизвестен), выловленной в Чёрном море у г. Севастополь: а — целый отолит, б — спил отолита, в — годовые кольца (•) и транслюцентный край (•) на спиле отолита.

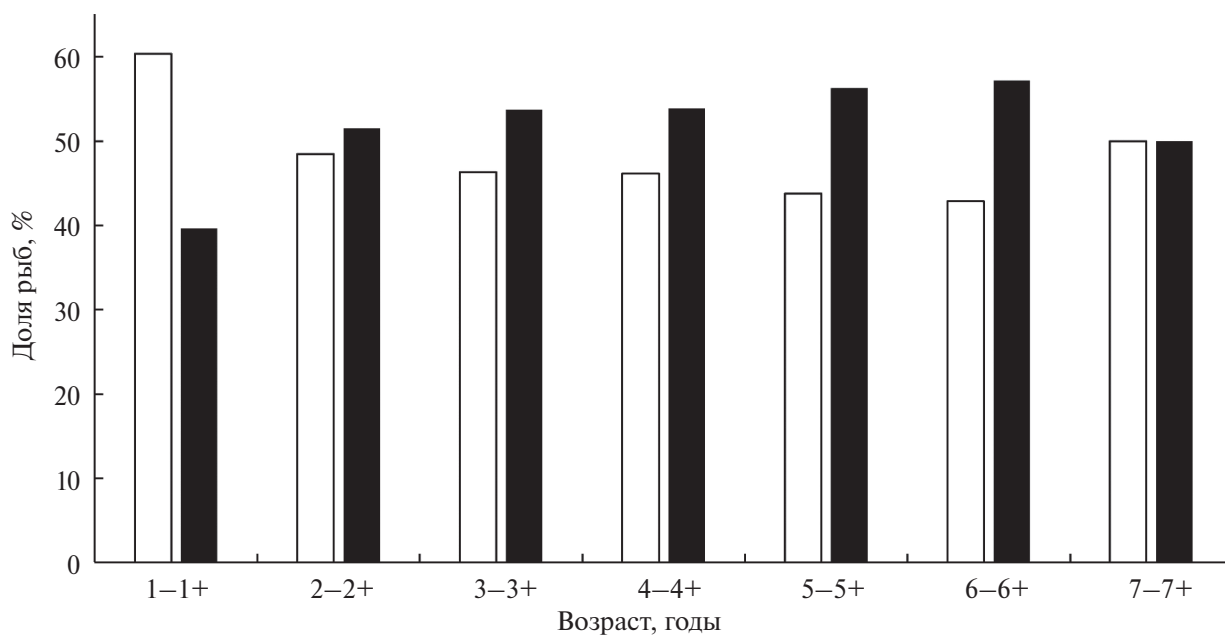


Рис. 4. Доля самок (■) и самцов (□) в разных возрастных группах средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* из уловов ставных неводов в Чёрном море у г. Севастополь.

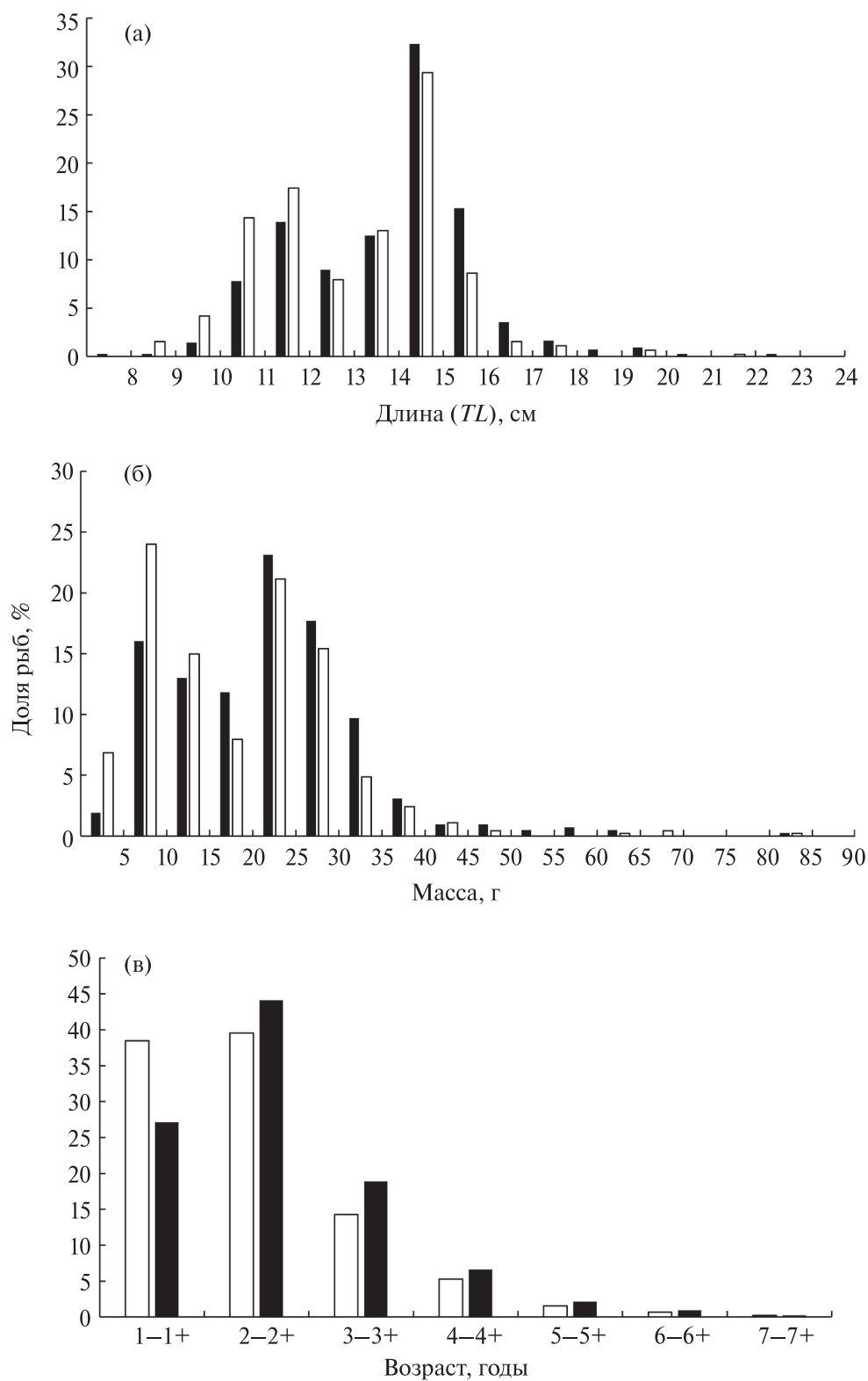


Рис. 5. Распределение по длине (а), массе (б) и возрасту (в) самок (■) и самцов (□) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* из уловов ставных неводов в Чёрном море у г. Севастополь.

Рост по эмпирическим данным. Наибольший прирост длины тела средиземноморской ставриды у обоих полов наблюдается в течение первого года жизни. Среднее значение линейного прироста самок составляет 11.92 ± 0.08 см при массе 13.63 ± 0.29 г, самцов — 12.44 ± 0.11 см при массе 15.94 ± 0.44 г. На втором году жизни у рыб обоих полов отмечено снижение темпов роста длины тела. В дальнейшем линейный рост самок и самцов протекает почти синхронно (табл. 1). Наибольший прирост массы тела у средиземноморской ставриды зарегистрирован на седьмом году жизни и у обоих полов составляет ~ 24.8 г.

Зависимости массы тела (W , г) от длины (TL , см) средиземноморской ставриды описываются степенными уравнениями: для всей выборки — $W = 0.0064 TL^{3.08}$, $R^2 = 0.92$; для самок — $W = 0.0051 TL^{3.17}$, $R^2 = 0.94$; для самцов — $W = 0.0088 TL^{2.96}$, $R^2 = 0.91$.

Из уравнений следует, что рост массы тела всех особей из выборки и отдельно самок характеризуется положительной аллометрией (для всей выборки — $t = 4.18$, $p < 0.05$, для самок — $t = 15.8$, $p < 0.05$). Рост самцов почти изометрический ($t = 2.86$, $p < 0.05$).

Моделирование роста. Линейный и массовый рост средиземноморской ставриды описывается следующими уравнениями Берталанфи (рис. 6):

$TL = 21.9[1 - e^{-0.1(t+1.90)}]$, $W = 86.3[1 - e^{-0.1(t+1.90)}]^{3.08}$ — вся выборка;

$TL = 21.1[1 - e^{-0.1(t+3.13)}]$, $W = 80.4[1 - e^{-0.1(t+3.13)}]^{3.17}$ — самки;

$TL = 25.2[1 - e^{-0.1(t+2.00)}]$, $W = 123.7[1 - e^{-0.1(t+2.00)}]^{2.96}$ — самцы;

$TL = 27.6[1 - e^{-0.1(t+3.06)}]$ — вся выборка по результатам обратных расчислений.

Индексы роста имеют следующие значения: для всей выборки — $k = 0.24$ год⁻¹, $G_{init} = 5.26$ см/год, $\phi' = 2.06$, $\phi = 0.67$; для самок — $k = 0.26$ год⁻¹, $G_{init} = 5.47$ см/год, $\phi' = 2.06$, $\phi = 0.68$; для самцов — $k = 0.15$ год⁻¹, $G_{init} = 3.78$ см/год, $\phi' = 1.98$, $\phi = 0.57$. Межполовые различия параметров моделей роста могут быть обусловлены преобладанием самцов в старших возрастных группах.

Созревание. Согласно результатам логистической модели, первые особи начинают созревать в начале второго года жизни. Созревание самок описывается логистической функцией: $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.71(TL - 12.43)}]$, самцов — $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.75(TL - 12.46)}]$ (рис. 7); 50% особей среди обоих полов созревают на втором году жизни при почти идентичных размерах — 12.43 см у самок и 12.46 см у самцов.

Динамика ГСИ. Согласно показателям динамики ГСИ, нерестовым периодом средиземноморской ставриды можно считать начало июня — конец августа, пик индекса приходится на июль (рис. 8). У самок максимальное значение ГСИ составляет 3.88%, у самцов — 4.38%. Последние половозрелые особи отмечены в конце августа, в последующие месяцы значения индекса постепенно снижаются.

Коэффициент упитанности самок варьирует в пределах 0.67–0.97, самцов — 0.7–0.94 (рис. 9). Максимальное значение K особей обоих полов отмечено в ноябре.

Таблица 1. Общая длина и масса ($M \pm SE$) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* из Чёрного моря у г. Севастополь в различных возрастных группах

Возраст, годы	Самки			Самцы		
	Длина, см	Масса, г	Число особей	Длина, см	Масса, г	Число особей
1–1+	11.92 ± 0.08	13.63 ± 0.29	175	12.44 ± 0.11	15.94 ± 0.44	115
2–2+	14.64 ± 0.08	26.10 ± 0.49	176	14.83 ± 0.08	26.24 ± 0.45	187
3–3+	15.61 ± 0.24	30.61 ± 0.78	69	15.93 ± 0.09	33.07 ± 0.72	80
4–4+	16.52 ± 0.19	36.44 ± 1.36	24	16.77 ± 0.17	37.63 ± 1.47	28
5–5+	18.15 ± 0.42	48.70 ± 3.89	7	18.51 ± 0.38	47.93 ± 2.84	9
6–6+	19.97 ± 0.25	65.00 ± 8.20	3	20.54 ± 0.20	65.20 ± 1.06	4
7–7+	22.7	89.78	1	23.3	90.03	1

Примечание. $M \pm SE$ — среднее значение и стандартная ошибка.

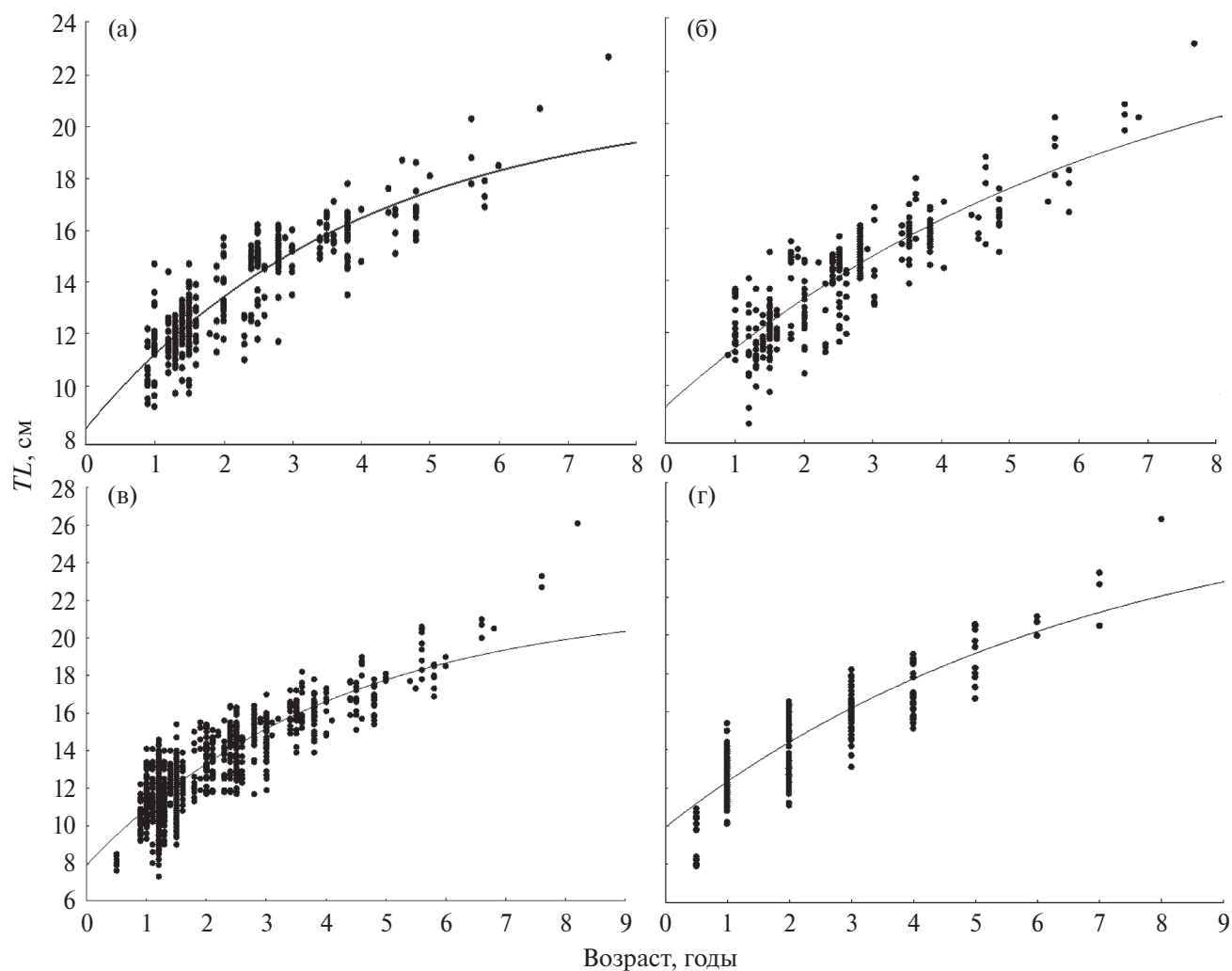


Рис. 6. Кривые линейного роста (TL) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* Чёрного моря (у г. Севастополь), аппроксимированные уравнением Берталанфи: а — для всей выборки, б — самки, в — самцы, г — по результатам обратных расчислений для всей выборки; (•) — эмпирические данные, (—) — кривая роста.

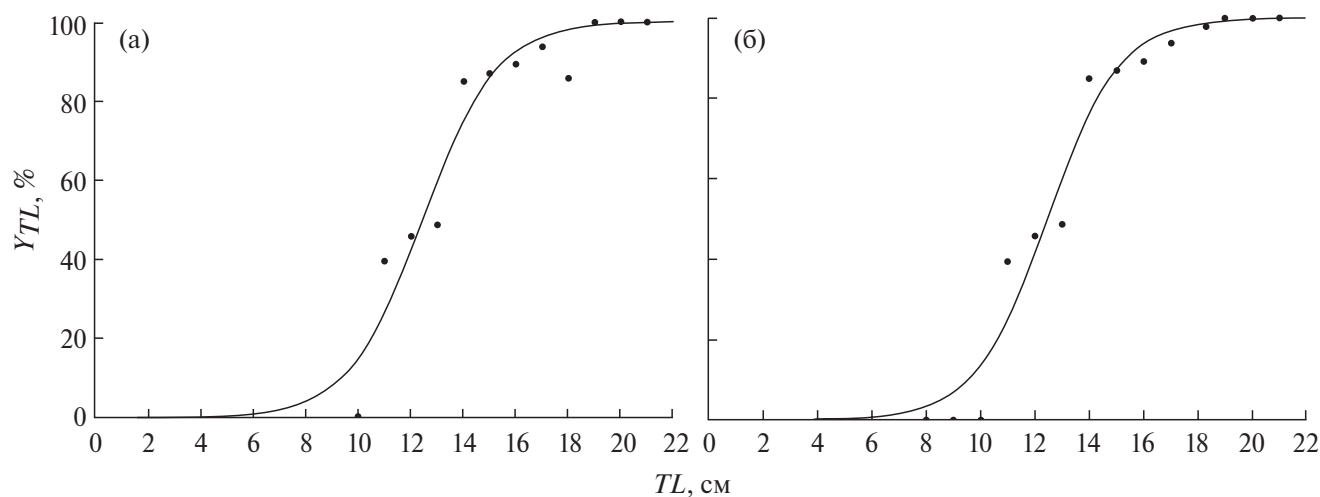


Рис. 7. Доля половозрелых особей (Y_{TL}) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* из уловов ставных неводов в Чёрном море у г. Севастополь в зависимости от общей длины тела (TL): а — самки, б — самцы.

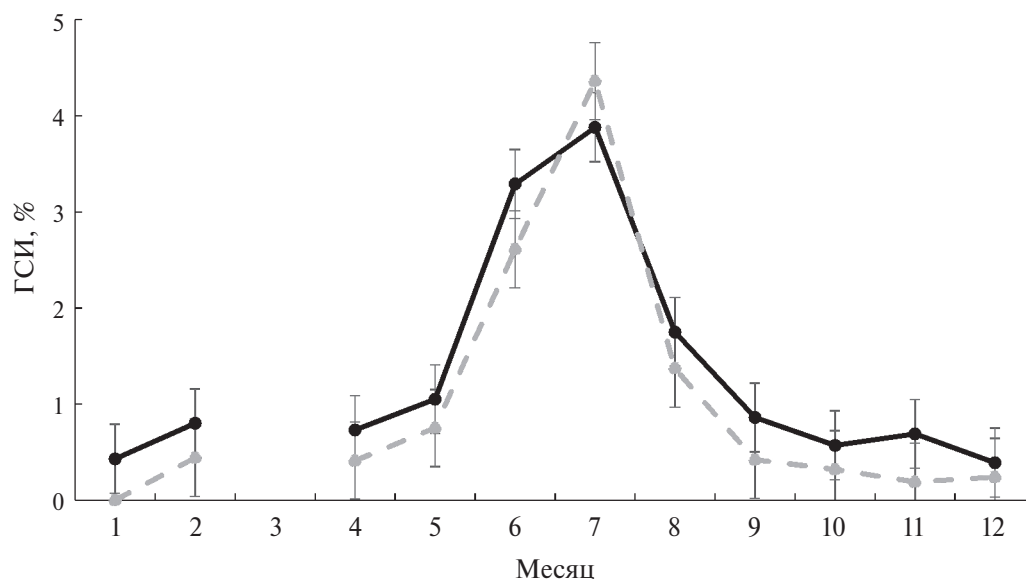


Рис. 8. Сезонная динамика гонадосоматического индекса (ГСИ) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* Чёрного моря (у г. Севастополь): (—●—) — самки, (---●---) — самцы, (⊥) — стандартная ошибка.

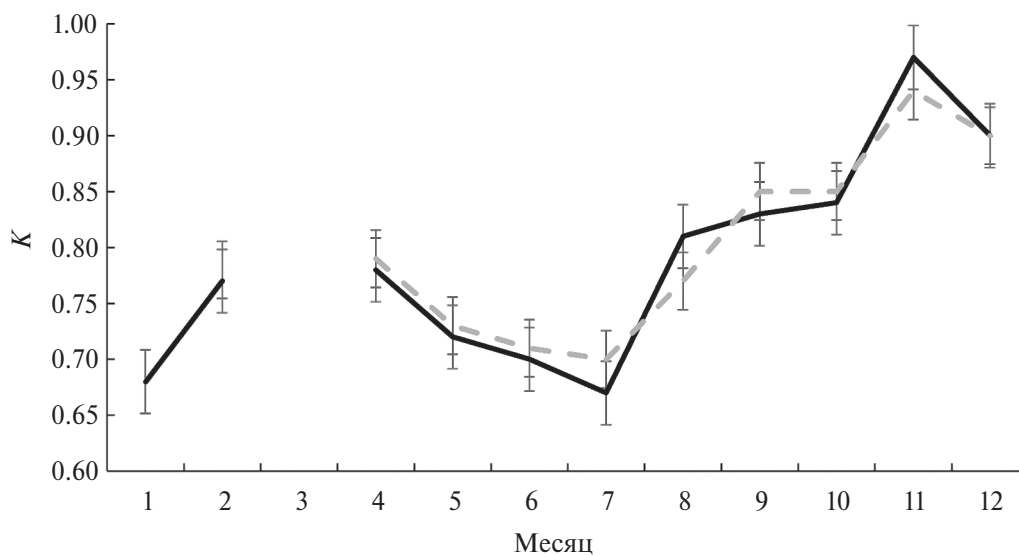


Рис. 9. Сезонная динамика коэффициента упитанности (K) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* Чёрного моря (у г. Севастополь). Обозначения см. на рис. 8.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость биологических показателей. На всём ареале средиземноморской ставриды условия среды неоднородны. Комплексное воздействие факторов окружающей среды формирует показатели жизненного цикла рыб, такие как предельные размеры, темп роста, максимальный возраст, сроки нереста. Для пойкилотермных животных температура окружающей среды оказывает значительное влияние на формирование и особенности всех вышеперечисленных параметров. Размер тела играет важную

роль в биологии гидробионтов; понимание того, как температура влияет на линейные параметры, представляет фундаментальный и прикладной интерес (Verberk et al., 2021), особенно в свете трансформации экосистем. Для прогнозирования численности и структуры популяций, а также промыслового потенциала вида важно учитывать воздействие климатических изменений (Lindmark et al., 2022). Известно, что согласно правилу TSR (temperature size rule), популяции, обитающие при более высоких температурах в пределах ареала вида, развиваются быстрее,

раньше созревают, при этом достигают меньших предельных размеров и возраста (Atkinson, 1994; Ohlberger, 2013). Стоит отметить, что данное правило не является абсолютным, на формирование стратегии жизненного цикла видов могут оказывать влияние множество других факторов среды обитания.

Различия среднегодовой температуры поверхности моря в разных частях Черноморского бассейна могут составлять свыше 3°C (Sakalli, Basusta, 2018). У ставриды северной части Чёрного моря максимальные размеры (L_{∞} и $L_{\max}$), а также продолжительность жизни ($A_{\max}$) немногим выше, чем у западной и южной популяций этого вида. При этом практически на всех участках ареала, приведённых в табл. 2, параметры скорости роста (k , ϕ' и G_{init}) ставриды ниже, чем для особей из западной и южной частей Чёрного моря. Так, максимальная наблюждённая длина ($L_{\max}$) средиземноморской ставриды северной части Чёрного моря составляет 26.1 см (наше исследование), ранее также зарегистрирована макси-

мальная стандартная длина 258.4 мм (Слынько и др., 2018). В то время как максимальная TL ставриды в западной части моря у берегов Румынии составляет 15.0 см (Păun et al., 2019), у берегов Болгарии — 17.0 см (Yankova et al., 2010), в южной части Чёрного моря у берегов Турции — 21.5 см (Samsun, 2023¹). Аналогичные результаты характерны и для максимального наблюждённого возраста ($A_{\max}$). Для северной части Чёрного моря он составляет 8 лет (данное исследование), в то время как для западной части — 6 лет (Yankova et al., 2010), для южной — 7 лет (Samsun, 2023¹).

Из данных табл. 2 видно, что параметры жизненного цикла ставриды по разным участкам Чёрного моря изменяются незначительно. Однако, в некоторой степени, они согласуются с правилом TSR, поскольку выявленные в данном исследовании максимальные размеры ($L_{\max}$), а также продолжительность жизни ($A_{\max}$) ставриды несколько выше таковых у особей вида из западной и южной частей Чёрного моря.

Таблица 2. Параметры уравнений Берталанфи, индексы роста, размеры и возраст средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* из различных участков ареала

Регион	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	t_0 , год	b	G_{init} , см/год	ϕ'	$L_{\max}$, см	$A_{\max}$, годы	Источник информации
Чёрное море:									
у г. Севастополь	21.92	0.24	-1.83	3.08	5.26	2.06	26.10	8	Данное исследование
у г. Балаклава	22.30	0.23	-1.30	3.10					Melnikova, Kuzminova, 2020
Болгария	20.50	0.31	-0.81	3.24	6.36	2.11			Cardinale et al., 2017
	19.70	0.30	-0.83	3.30	5.91	2.07	17.00	6	Yankova et al., 2010
	19.95	0.64	-0.55		12.77	2.40			Yankova, 2013b
Румыния	16.80	0.50	-1.11	2.96	8.40	2.15			Cardinale et al., 2017
				2.87			15.00	4	Păun et al., 2019
Турция	25.02	0.13	-3.63	3.13	3.25	1.91	21.50	7	Samsun, 2023*
	22.70	0.26	-0.66	3.12	5.90	2.13			Cardinale et al., 2017
	19.14	0.65	-0.08	3.01	12.44	2.38	20.30	3	Samsun et al., 2018
Средиземное море:									
западная часть	44.50	0.18	-1.00		8.00	1.00	42.50	9	Rodríguez-Castañeda et al., 2022
восточная часть	28.00	0.62	-0.60		17.40	2.70	27.80		Turan, 2021

Примечание. t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; b — степенной коэффициент в уравнении зависимости массы от длины: $W = aL^b$. * Выходные сведения публикации указаны в сноске в тексте статьи. Здесь и в табл. 3: L_{∞} — асимптотическая общая длина (TL), k — константа скорости роста, G_{init} — начальная мгновенная скорость роста, ϕ' — индекс линейного роста, $L_{\max}$ — максимальная зарегистрированная TL , $A_{\max}$ — максимальный зарегистрированный возраст.

Согласно результатам корреляционного анализа, значимая отрицательная корреляция для ставриды Чёрного моря выявлена между SST и L_{∞} . При этом значимая положительная корреляция отмечена между SST и k , а также между PP и параметрами L_{∞} , k и ϕ' (табл. 3). Следует отметить, что все выявленные связи носят слабо выраженный характер, что может быть обусловлено малыми различиями в среднегодовой температуре поверхности воды SST в разных участках Чёрного моря.

Изменчивость показателей жизненного цикла рыб напрямую зависит от воздействия экологических факторов, в этой связи имеет смысл сравнить полученные в настоящем исследовании результаты с некоторыми параметрами исследуемого вида из Средиземного моря (табл. 2). Так, значения предельных размеров ставриды из Чёрного моря от берегов Крыма довольно близки к показателям рыб из Левантийского моря. Однако параметры скорости роста ставриды Левантийского моря существенно выше почти всех аналогичных показателей черноморских рыб. Такие большие значения параметров роста могут быть вызваны более высокой температурой воды. Среднегодовая SST Левантийского моря, самого тёплого из Средиземноморской акватории, составляет $21.22 \pm 3.80^{\circ}\text{C}$ (Shaltout, Omstedt, 2014), в то время как для Чёрного моря данный показатель значительно ниже: 14.55°C (Sakalli, Basusta, 2018).

Однако максимальные наблюждённые размеры ставриды из моря Альборан (западная часть Средиземного моря) значительно превышают (более чем на 16 см) таковые, полученные в настоящем исследовании (табл. 2). При этом разница в возрасте рыб составляет всего лишь 1 год. Следует отметить, что показатели скорости роста ставриды моря Альборан немногим выше таковых у рыб от берегов Крыма.

Можно предположить, что вышеупомянутые отличия биологических параметров ставриды Средиземного моря от полученных в нашем исследовании могут быть вызваны сильно

выраженной сезонностью условий в Чёрном море. Средиземноморская ставрида — субтропический, теплолюбивый, мигрирующий вид, в Чёрном море она совершает более длительные миграции в тёплые участки своего ареала (Ivanov, Beverton, 1985), что приводит к значительным энергетическим затратам, которые, безусловно, оказывают влияние на размерные показатели и параметры скорости роста. Ставрида Средиземного моря совершает миграции меньшего масштаба, а также сталкивается с меньшим влиянием годовых температурных колебаний, что в свою очередь не требует большого количества энергозатрат и не ограничивает рост в зимний период жизни.

Половое созревание и сроки нереста. Динамика полового созревания рыб характеризуется популяционной и видовой специфичностью, которой свойственно меняться в соответствии с условиями среды (Никольский, 1974). Изучение изменчивости параметров размножения гидробионтов в условиях трансформации климата позволяет расширить представления о характере их адаптивных реакций.

Согласно результатам настоящего исследования, в Чёрном море ставрида нерестится в летний период, с начала июня по конец августа, пиковые значения ГСИ отмечены в июле, что полностью согласуется с результатами, полученными Янковой (Yankova, 2013b) и Куцыном (2021) для Чёрного моря. В Мраморном море созревание гонад у ставриды начинается на месяц раньше и протекает с начала мая по конец августа при сопоставимых сроках и величинах пиковых значений ГСИ (Demirel, Yüsek, 2013). Средиземноморская ставрида — многопорционно нерестящийся вид, именно этим обусловлены довольно длительные сроки нерестового периода.

Следует отметить, что для ставриды Средиземного моря характерен более длительный срок созревания гонад, при этом пиковые значения ГСИ приурочены к более раннему периоду по сравнению особями из Чёрного моря. Так,

Таблица 3. Корреляция некоторых параметров жизненного цикла средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* с факторами среды для Чёрного моря

Фактор	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	G_{init} , см/год	ϕ'	L_{max} , см	A_{max} , годы
SST	-0.60	0.19	-0.07	-0.17	-0.12	-0.40
PP	0.85	0.82	0.02	0.80	-0.33	-0.32

Примечание. SST — среднегодовая температура поверхности моря, PP — среднегодовая первичная продукция.

согласно известным сведениям по ставриде Адриатического моря (Viette et al., 1997; Karlou-Riga, 2000; Šantić et al., 2004, 2006), она нерестится с начала апреля по конец сентября, пиковые значения ГСИ отмечаются в июне; ставрида Тирренского моря размножается с середины марта по середину сентября с пиком ГСИ также в июне (Fezzani-Serbaji et al., 2002).

Согласно полученным в настоящем исследовании данным, в Чёрном море ставрида начинает созревать в начале второго года жизни, TL_{50} самок составила 12.43 см, самцов — 12.46 см. Эти значения выше результатов, представленных Куцыном (2021) для ставриды Чёрного моря в аналогичном возрасте (TL_{50} самок — 10.72 см, самцов — 10.53 см); при этом сопоставимы с результатами по ставриде северо-восточной части Мраморного моря (TL_{50} самок — 12.2 см, самцов — 12.5) (Demirel, Yüksek 2013).

Для ставриды из разных участков Чёрного моря различия показателей созревания не имеют выраженного характера, однако они значимо отличаются от значений рыб Средиземного моря. Согласно результатам логистической модели, в море Альборан ставрида созревала на втором году жизни, $TL_{50} = 15.7$ см (Rodríguez-Castañeda et al., 2022), такое же значение TL_{50} выявлено и для особей вида из Тирренского моря (Fezzani-Serbaji et al., 2002). Максимальная TL_{50} , 19.2 см, свойственна рыбам Левантийского моря, и её регистрируют к концу второго года жизни особей (Turan, 2021).

Различия в сроках нереста, пиковых значениях ГСИ и размерах при достижении половой зрелости средиземноморской ставриды в Чёрном и Средиземном морях могут быть обусловлены разными репродуктивными стратегиями, формирующимися под воздействием температурных условий, сезонности и миграционных паттернов. Ставрида Чёрного моря достигает половой зрелости при меньших размерах и возрасте, размножается в более поздний период года, её нерест отличается меньшей продолжительностью по сравнению со ставридой Средиземного моря. Данная репродуктивная стратегия является эволюционно стабильной в существующих условиях сезонности условий в Чёрном море.

ВЫВОДЫ

Сравнение биологических параметров средиземноморской ставриды из Чёрного и Средиземного морей позволяет предположить, что

выраженная сезонность условий в Чёрном море существенно влияет на показатели жизненного цикла этого вида, включая размерно-возрастные характеристики, показатели темпов роста, а также репродуктивные стратегии. В условиях дальнейших климатических трансформаций можно спрогнозировать уменьшение максимальных размеров и продолжительности жизненного цикла, а также увеличение показателей скорости роста, сроков нереста и темпов наступления половой зрелости на всём ареале средиземноморской ставриды. Дальнейшие исследования необходимы для оценки адаптивных реакций вида на климатические изменения и разработки эффективных стратегий управления рыболовством, что позволит оптимизировать эксплуатацию биоресурсов и прогнозировать изменения биологических параметров рыб в условиях глобального потепления.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИнБЮМ РАН по теме “Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения” (№ государственной регистрации 124022400148-4).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование проведено в соответствии с Руководством по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Протоколы по работе с рыбами утверждены Биоэтической комиссией ИнБЮМ РАН (номер утверждения 2(7)/24 от 28.03.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликтов интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Кожурин Е.А., Шляхов В.А., Губанов Е.П. 2018. Динамика уловов промысловых рыб Крыма в Чёрном море // Тр. ВНИРО. Т. 171. С. 157–169.
- Куцын Д.Н. 2021. Жизненный цикл ставриды *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) Крыма (Чёрное море) // Вopr. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 143–152. <https://doi.org/10.31857/S0042875221020144>

- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Слынько Ю.В., Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Слынько Е.Е. 2018. Таксономический статус и внутривидовая дифференциация черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev, 1956) (Carangidae) // Биология моря. Т. 44. № 2. С. 107–115.
- Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. 2010. Оценка продуктивности фитопланктона Черного моря по спутниковым данным // Докл. РАН. Т. 432. № 6. С. 845–848.
- Шляхов В.А., Шляхова О.В., Надолинский В.П., Первалов О.А. 2018. Промыслово-биологические показатели рыболовства для важнейших распределенных запасов водных биоресурсов Чёрного моря как основа их регионального оценивания // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 86–103.
https://doi.org/10.47921/2619-1024_2018_1_1_86
- Atkinson D. 1994. Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. V. 25. P. 1–58.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3)
- Barber B.J., Blake N.J. 2006. Reproductive physiology // Dev. Aquac. Fish. Sci. V. 35. P. 357–416.
[https://doi.org/10.1016/S0167-9309\(06\)80033-5](https://doi.org/10.1016/S0167-9309(06)80033-5)
- Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. № 2. P. 181–213.
- Cardinale M., Druon J.-N., Mannini A. 2017. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF) — Stock assessments in the Black Sea (STECF-17-14). Luxembourg: Publ. Office of the European Union, 498 p.
<https://doi.org/10.2788/025446>
- Demirel N., Yüksesek A. 2013. Reproductive biology of *Trachurus mediterraneus* (Carangidae): a detailed study for the Marmara–Black Sea stock // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 93. № 2. P. 357–364.
<https://doi.org/10.1017/S0025315412001014>
- Dürrani Ö. 2023. An empirical comparison of sex ratio, condition factor, and length–weight relationships in commercial catch of Mediterranean horse mackerel from the Sea of Marmara, the Middle and Eastern Black Sea // J. Anatol. Environ. Anim. Sci. V. 8. № 3. P. 492–499.
<https://doi.org/10.35229/jaes.1348554>
- Fezzani-Serbaji S., Gaamour A., Ben Abdallah L., El Abed A. 2002. Période de reproduction et taille de première maturité sexuelle chez les chinchards (*Trachurus trachurus* et *Trachurus mediterraneus*) de la région Nord de la Tunisie // Bull. Inst. Natl. Sci. Tech. Mer. Salammbô. Spec. № 7. P. 9–12.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2024. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 12/2024).
- Gallucci V.F., Quinn T.J. II. 1979. Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model // Trans. Am. Fish. Soc. V. 108. № 1. P. 14–25.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)108%3C14:RFATAS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)108%3C14:RFATAS%3E2.0.CO;2)
- Hake: biology, fisheries and markets. 2012. V. 15. Dordrecht: Springer, 478 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-011-1300-7>
- Handbook on fish age determination: a Mediterranean experience. 2019. Rome: FAO, 192 p.
- ICES. 2023. Workshop 4 on age reading of horse mackerel, Mediterranean horse mackerel and blue jack mackerel (*T. trachurus*, *T. mediterraneus* and *T. picturatus*) (WKARHOM4) // ICES Sci. Rep. V. 5. № 55. 107 p.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.23967474>
- Ivanov L., Beverton R.J.H. 1985. The fisheries resources of the Mediterranean. Part two: The Black Sea // GFCM Stud. Rev. № 60. 135 p.
- Karlou-Riga C. 2000. Otolith morphology and age and growth of *Trachurus mediterraneus* (Steindachner) in the Eastern Mediterranean // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 69–82.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00134-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00134-X)
- Kasapoglu N., Duzgunes E. 2013. The relationship between somatic growth and otolith dimensions of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*) from the Black Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 29. № 1. P. 230–233. <https://doi.org/10.1111/jai.12019>
- King M. 2007. Fisheries biology, assessment and management. Oxford: Blackwell Publ., 382 p.
<https://doi.org/10.1002/9781118688038>
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. 2. V. 4. № 2. 32 p.
- Lindmark M., Audzijonyte A., Blanchard J.L., Gårdmark A. 2022. Temperature impacts on fish physiology and resource abundance lead to faster growth but smaller fish sizes and yields under warming // Glob. Change Biol. V. 28. № 21. P. 6239–6253.
<https://doi.org/10.1111/gcb.16341>
- Manual of fisheries science. Pt. 2. Methods of resources investigation and their application. 1975 // FAO Fish. Tech. Pap. V. 115. 255 p.
- Melnikova E., Kuzminova N. 2020. Growth of horse mackerel populations in the western parts of the Black, Marmara, and Aegean seas // Fish. Aquat. Life. V. 28. № 1. P. 11–17.
<https://doi.org/10.2478/aopf-2020-0002>
- Ohlberger J. 2013. Climate warming and ectotherm body size — from individual physiology to community ecology // Funct. Ecol. V. 27. № 4. P. 991–1001.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12098>

- Pauly D. 1998. Tropical fishes: patterns and propensities // J. Fish Biol. V. 53. № sA. P. 1–17.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x>
- Păun C., Galațchi M., Țiganov G. et al. 2019. Growth and age of *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) on the Romanian Black Sea coast // Cercetări Marine — Recherches Marines. V. 49. № 1. P. 116–124.
<https://doi.org/10.55268/CM.2019.49.116>
- Păun C., Bănar D., Galațchi L.D. et al. 2020. Variations in growth and reproduction measurements of *Trachurus mediterraneus* from the Romanian Black Sea coast // AgroLife Sci. J. V. 9. № 2. P. 212–218.
- Rodríguez-Castañeda J.C., Ventero A., García-Márquez M.G., Iglesias M. 2022. Spatial and temporal analysis (2009–2020) of the biological parameters, abundance and distribution of *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) in the Western Mediterranean // Fish. Res. V. 256. Article 106483.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106483>
- 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>
- Šantić M., Jardas I., Pallaoro A. 2004. Diet composition and feeding intensity of Mediterranean horse mackerel, *Trachurus mediterraneus* (Osteichthyes: Carangidae), in the central Adriatic Sea // Acta Adriat. V. 45. № 1. P. 43–50.
- Šantić M., Pallaoro A., Jardas I. 2006. Co-variation of gonadosomatic index and parameters of length–weight relationships of Mediterranean horse mackerel, *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), in the eastern Adriatic Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 3. P. 214–217.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00735.x>
- Samsun O., Akyol O., Ceyhan T. 2018. Mortalities and exploitation rate of Mediterranean horse mackerel, *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) in the Central Black Sea. // Turk. J. Marit. Mar. Sci. V. 4. № 2. P. 139–145.
- Shaltout M., Omstedt A. 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea // Oceanologia. V. 56. № 3. P. 411–443.
<https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411>
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrosoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // Jpn. Agric. Res. Quart. V. 44. № 2. P. 197–206.
<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Turan C. 2004. Stock identification of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*) using morphometric and meristic characters // ICES J. Mar. Sci. V. 61. № 5. P. 774–781.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.05.001>
- Turan C. 2021. Data-limited stock assessment of two horse mackerel species (*Trachurus mediterraneus* and *T. trachurus*) from the Mediterranean coast of Turkey // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 44. Article 101732.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101732>
- Verberk W.C.E.P., Atkinson D., Hoefnagel K.N. et al. 2021. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen // Biol. Rev. V. 96. № 1. P. 247–268.
<https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- Viette M., Giulianini P.G., Ferrero E.A. 1997. Reproductive biology of scad, *Trachurus mediterraneus* (Teleostei, Carangidae), from the Gulf of Trieste // ICES J. Mar. Sci. V. 54. № 2. P. 267–272.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0185>
- Yankova M. 2013a. A study on the growth of horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* Aleev, 1956) from Bulgarian waters of the Black Sea using length frequency analysis // J. Black Sea/Medit. Environ. V. 19. № 1. P. 111–120.
- Yankova M. 2013b. Population dynamics of horse mackerel (*Trachurus mediterraneus ponticus*) in the Bulgarian Black Sea Coast. // Int. Sch. Res. Not. V. 2013. № 1. Article 127287.
<https://doi.org/10.1155/2013/127287>
- Yankova M.H., Raykov V.S., Gerdzhikov D.B., Frateva P.B. 2010. Growth and length–weight relationships of the horse mackerel, *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev, 1956), off the Bulgarian Black Sea coast. // Turk. J. Zool. V. 34. № 1. P. 85–92.
<https://doi.org/10.3906/zoo-0811-10>

**BIOLOGICAL PARAMETERS OF *TRACHURUS MEDITERRANEUS*
(CARANGIDAE) OFF THE COAST NEAR SOUTHWESTERN CRIMEA
DURING THE PERIOD FROM 2020 TO 2022**

P. I. Donchik^{1, *}

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

**E-mail: donchik.1997@ibss-ras.ru*

This paper presents the results of a study of the sex and size—age structure, growth, maturation, and dynamics of the gonadosomatic index and condition factor of Mediterranean horse mackerel *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) in the coastal waters of the Black Sea off southwestern Crimea in 2020–2022. A total of 2234 specimens have been studied, 879 of them being sexed. The male-to-female ratio (1.00:1.02) in the catches did not statistically differ from 1:1; no differences in growth rates have been found between the sexes. The maximum total body length is 26.1 cm for an individual aged 8+. Parameters of the von Bertalanffy equation for the whole sample were as follows: asymptotic length, 21.9 cm, asymptotic weight, 86.3 g, and growth constant, 0.24 year⁻¹. Fifty percent of females mature at a total body length of 12.43 cm at age 1+ and 50% of males at a total body length of 12.46 cm at the same age. The peak of the spawning period is observed in July and the peak values of the condition factor in November.

Keywords: Mediterranean horse mackerel *Trachurus mediterraneus*, biological parameters, growth, age, maturation, gonadosomatic index, condition factor, mortality, Black Sea.

УДК 597.553.2.591.33/34

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЭМБРИОНАЛЬНОГО И ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) НА ОСТРОВАХ САХАЛИН И ИТУРУП

© 2025 г. В. Г. Самарский¹, А. М. Каев^{1, *}, Л. А. Животовский^{2, 3}

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

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

³Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии —
ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 14.10.2024 г.

После доработки 17.02.2025 г.

Принята к публикации 07.03.2025 г.

Длительность эмбрионального и личиночного развития кеты *Oncorhynchus keta* при разных температурных режимах изучена на основе многолетних данных по разведению вида на трёх лососёвых рыболовных заводах на юго-восточном побережье о-ва Сахалин и на трёх — на о-ве Итуруп. Температурный режим на каждом из них зависел от системы водоснабжения. Полученные результаты полностью соответствуют широко известной общей закономерности замедления темпов развития у тихоокеанских лососей при снижении температуры воды. В то же время при сопоставлении соответствующих данных по лососёвым рыболовным заводам из разных районов выявлены статистически достоверные различия как по продолжительности эмбрионально-личиночного развития кеты в связи с температурой воды (параллелизм линий регрессии), так и по темпу резорбции желтка у личинок при сходных температурах. Несмотря на специфические условия заводского разведения, выявленные различия вполне объяснимы особенностями естественного воспроизводства изученных группировок кеты. Результаты позволяют предполагать наследственную основу скорости эмбрионального и личиночного развития кеты, генетические различия которой между изученными районами были выявлены ранее. Следовательно, расхождения по скорости развития потомства кеты в пресноводный период жизни могут служить ещё одним критерием в дополнение к морфологическим, биологическим и генетическим различиям, на основе которых выделяют экогеографические единицы вида.

Ключевые слова: эмбрионы, личинки, темпы развития, температура воды, внутривидовые генетические различия, Сахалино-Курильский регион.

DOI: 10.7868/S3034514625050071

Тихоокеанским лососям (род *Oncorhynchus*) вследствие их промысловой значимости посвящено множество работ по различным вопросам исследований динамики стада. Известно, что для этих рыб при воспроизводстве в пресных водах (нерест и последующее эмбриональное и личиночное развитие) характерно снижение биомассы нарождающегося поколения, так как в это время процессы смертности доминируют над процес-

сами роста (Леванидов, 1969). Причём уровень потерь потомства у кеты *O. keta* (Walbaum) и горбуши *O. gorbuscha* (Walbaum) — видов с наиболее коротким сроком обитания молоди в пресных водах — не только высок, но и сильно изменчив как при сравнении поколений одного года из разных районов, так и у разных поколений в пределах одного района (Heard, 1991; Salo, 1991; Urawa et al., 2018). Поэтому вполне здравым является

тезис, призывающий при изучении динамики численности и прогнозировании запасов тихоокеанских лососей уделять более пристальное внимание условиям нереста и развития в раннем онтогенезе (Коновалов, 1985). Широко известна монография Смирнова (1975), в которой представлены результаты разных исследователей, а также экспериментальных работ самого автора и его натурных наблюдений по данному направлению. Итогом их обобщения стало подробное описание эмбрионально-личиночного развития тихоокеанских лососей с выделением его отдельных этапов, в частности 13 этапов эмбриогенеза кеты и этапа смешанного питания её личинок. Дальнейшие исследования были связаны в основном с уточнением температурно-временных закономерностей развития с использованием продолжительности этапов, выраженной не в календарной шкале, а в биологическом возрасте организмов (Городилов, 1983; Кафанов, Суханов, 1983; Игнатьева, 1991; Детлаф, 2001; Тарасюк, Тарасюк, 2007). При их проведении получены многочисленные данные о замедлении темпов развития лососей в эмбриогенезе с понижением температуры, в дальнейшем исследования в этом направлении были почти прекращены.

Кета в Сахалино-Курильском регионе представлена рыбами осенней расы, за исключением р. Поронай, в бассейне которой нерестятся немногочисленные представители летней расы этого вида (Воловик, Ландышевская, 1968; Лапшина и др., 2015; Лапшина, 2017). Данные по развитию эмбрионов и личинок кеты получены в основном по юго-восточному побережью о-ва Сахалин. В то же время известно, что разным стадам этого вида в регионе присущи свои особенности. Наиболее контрастными выглядят различия между кетой юго-восточного побережья о-ва Сахалин и кетой о-ва Итуруп. Первой из них свойственны высокая плодовитость при меньших размерах тела одновозрастных рыб и в среднем более ранний возраст полового созревания. Причём эти особенности имеют явно выраженное адаптивное значение к условиям воспроизводства (Иванков, 1970, 1972; Каев, 1983, 2003). В связи с чем цель нашего исследования — выявить различия по длительности эмбрионально-личиночного развития кеты на Юго-Восточном Сахалине и о-ве Итуруп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили многолетние данные по развитию кеты на лососёвых рыбоводных

заводах (ЛРЗ), на которых в “Журналах градусодней” зарегистрированы даты оплодотворения икры, появления “глазка” (начала пигментации глаз у эмбрионов), массового вылупления эмбрионов и подъёма личинок “на плав” (начало кормления). Регистрацию дат осуществляли стандартно в соответствии с инструкциями Сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, которые соответствуют рекомендациям по разведению лососей в Японии (Кобаяси, 1994¹). Появление “глазка” и вылупление регистрировали визуально, а дату подъёма “на плав” определяли по степени резорбции желточного мешка, когда его относительная масса, судя по результатам выполнения биологических анализов (не реже одного раза в пятидневку при приближении данного события), снижалась до 4.2% (стандартное отклонение (*SD*) 1.45%) массы тела личинок. Известно, что рассчитываемые специалистами ЛРЗ суммы градусодней не могут быть использованы в качестве универсального критерия развития, так как этому показателю свойственна большая изменчивость (Смирнов, 1975; Павлов, 1989). В то же время существует пропорциональность в изменениях длительности разных процессов развития, происходящих на разных уровнях организации зародышей при одинаковых изменениях температуры в границах биологического оптимума, что обеспечивает их целостность и приспособление к жизни в варьирующих условиях внешней среды (Детлаф, 1985). То есть, развитие организмов происходит по наследственно определённой программе перехода зародышей на его последовательные стадии (Детлаф, 2001). Поэтому мы сочли возможным использовать одинаково регистрируемые на каждом ЛРЗ указанные события в качестве реперных для выделения временных интервалов развития, которые условно именуем как “фазы”: первая — от оплодотворения до массового вылупления, вторая — далее до подъёма молоди “на плав”.

Проанализированы данные ЛРЗ “Фирсовка”, “Лесной”, “Охотский”, “Курильский”, “Бухта Оля” и “Рейдовый” (рис. 1). Для разведения кеты на ЛРЗ используют либо только грунтовые воды, либо в разном соотношении смесь грунтовых вод и вод, отводимых дренажами из русла рек, что даёт возможность изучить продолжительность

¹ Кобаяси Т. 1994. Справка по искусственному разведению лосося на ЛРЗ японо-российских СП. Токио: Хокуе Годо Суйсан, 63 с.

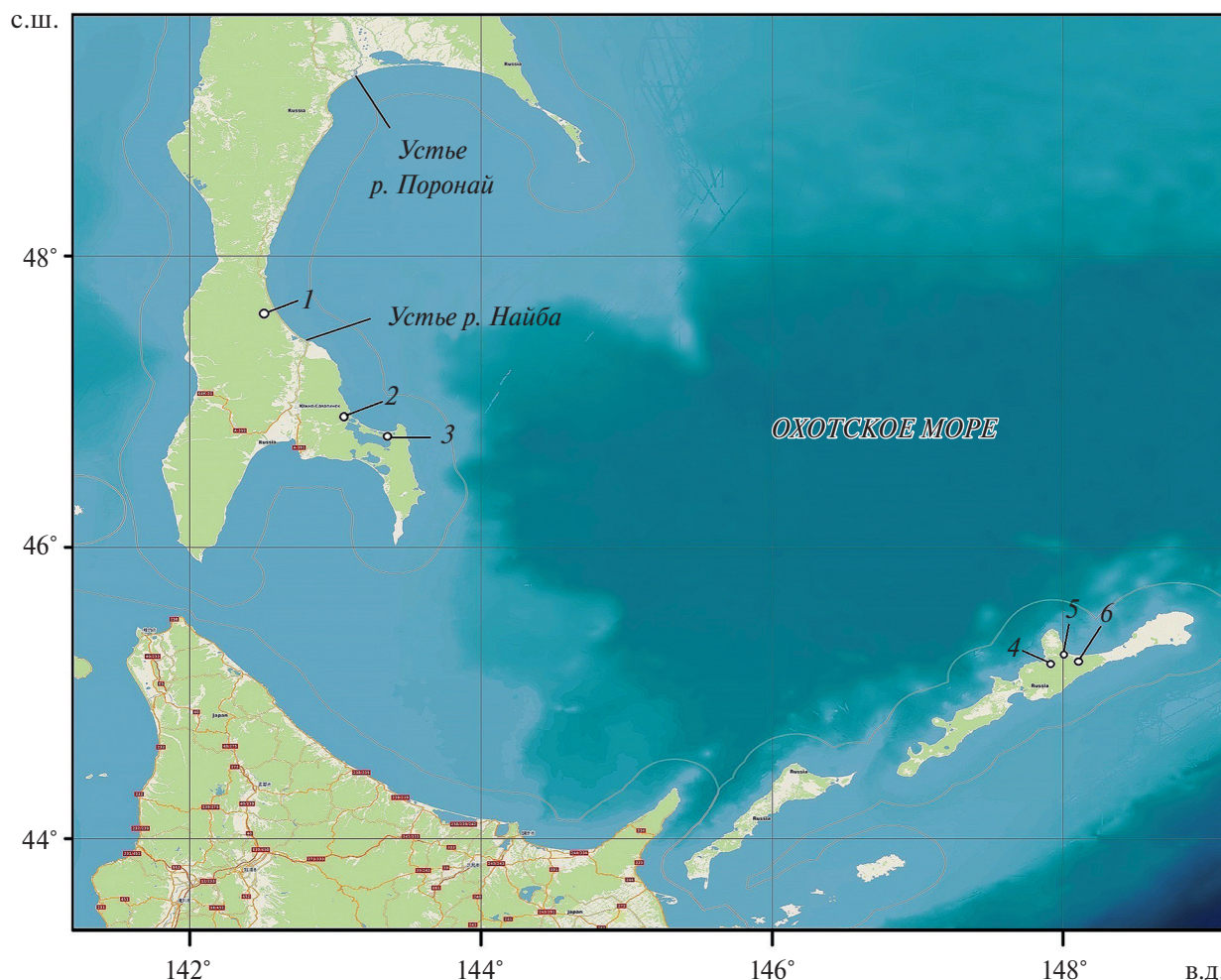


Рис. 1. Карта-схема размещения лососёвых рыбоводных заводов: 1 — “Фирсовка” (р. Фирсовка), 2 — “Лесной” (р. Очепуха), 3 — “Охотский” (р. Ударница), 4 — “Курильский” (р. Курилка), 5 — “Бухта Оля”, 6 — “Рейдовый” (р. Рейдовая).

выделенных фаз развития при разных температурных режимах. Период сборов икры для инкубации на ЛРЗ “Фирсовка” составлял в среднем 27.7 (в разные годы 19–35) сут, на ЛРЗ “Лесной” — 16.7 (9–23) сут, на ЛРЗ “Охотский” — 31.5 (22–42) сут, на ЛРЗ “Курильский” — 19.4 (10–29) сут, на ЛРЗ “Бухта Оля” — 19.1 (7–31) сут, на ЛРЗ “Рейдовый” — 18.0 (15–24) сут. Для исследования использовали данные по развитию кеты в первой, средней и последней партиях (по срокам оплодотворения икры). О температуре воды судили по результатам её ежедневных измерений сотрудниками ЛРЗ в 08:00, 14:00 и 20:00 ч. Таким образом, для каждого ЛРЗ мы проанализировали представленные в табл. 1 данные за определённый ряд лет по средней температуре воды и продолжительности развития потомства кеты в каждой из изученных партий применительно к выделенным нами фазам.

Дополнительно изучили темп резорбции желтка за период от массового вылупления до поднятия “на плав”, который рассчитывали как разницу между значениями массы желточного мешка в даты указанных событий, делённую на число суток между ними. Объём проб для биологического анализа молоди, фиксированной в 4%-ном растворе формалина, во всех случаях составлял по 100 экз.

По всем массивам данных (разные партии по фазам развития на каждом ЛРЗ) рассчитали разность между экстремальными значениями признаков ($\max - \min$), выраженную количеством SD : $(\max - \min) / SD$. Значения этого показателя для массивов данных по длительности фаз составили 2.55–4.15, по температуре воды — 2.62–4.22. Распределения полученных значений во всех массивах соответствовали нормальному (Плохинский, 1970), что позволило статистиче-

Таблица 1. Температура воды, длительность первой (до массового вылупления) и второй (до подъёма “на плав”) фаз развития кеты *Oncorhynchus keta* в первой, средней и последней партиях (по датам оплодотворения икры) и объёмы выпуска молоди соответствующих партий на разных лососёвых рыболовных заводах (ЛРЗ)

Партия	Дата оплодотворения	Первая фаза		Вторая фаза		Выпуск, млн мальков
		Температура, °С	Длительность, сут	Температура, °С	Длительность, сут	
ЛРЗ “Фирсовка” (2011–2022 гг.)						
Первая	12 сентября	9.33	56.3	1.91	171.8	1.40
	07–15 сентября	7.9–10.5	52–68	1.5–2.4	162–181	0.9–2.3
	23 сентября	7.59	66.8	1.72	163.8	2.62
Средняя	19 сентября–01 октября	5.5–9.0	58–89	1.3–2.1	142–178	1.7–4.3
	08 октября	4.98	93.3	1.67	137.0	1.22
Последняя	30 сентября–19 октября	3.4–6.9	73–124	1.2–2.2	104–163	0.8–2.0
ЛРЗ “Лесной” (2004–2007, 2012–2014 гг.)						
Первая	13 сентября	7.85	68.6	2.14	161.1	0.75
	09–19 сентября	5.0–10.1	57–89	1.5–2.6	147–181	0.4–1.0
Средняя	21 сентября	6.18	79.6	2.17	147.1	1.41
	19–25 сентября	4.2–8.1	67–104	1.5–2.6	131–163	0.8–2.0
Последняя	29 сентября	4.75	99.6	2.57	131.1	0.66
	25 сентября–02 октября	3.4–8.8	58–121	1.9–3.0	116–161	0.4–0.9
ЛРЗ “Охотский” (2001–2006, 2008, 2010 гг.)						
Первая	17 сентября	6.05	90.6	6.14	85.0	0.69
	15–20 сентября	5.8–6.4	87–94	6.0–6.3	83–87	0.6–0.8
Средняя	28 сентября	6.08	90.4	6.21	85.3	1.30
	25 сентября–05 октября	5.9–6.3	86–94	6.1–6.6	78–90	1.1–1.6
Последняя	17 октября	6.13	89.5	6.24	81.3	0.61
	06–31 октября	6.0–6.3	86–91	6.1–6.5	75–89	0.5–0.7

Таблица 1. Окончание

Партия	Дата оплодотворения	Первая фаза		Вторая фаза		Выпуск, млн мальков
		Температура, °С	Длительность, сут	Температура, °С	Длительность, сут	
ЛРЗ “Курильский” (2013–2022 гг.)						
Первая	11 октября	5.53	91.9	3.37	106.1	1.14
	01–17 октября	4.4–7.9	68–109	2.7–4.6	82–118	0.8–1.5
Средняя	20 октября	5.50	89.8	3.29	95.0	2.14
	15–24 октября	4.7–6.9	73–101	2.8–3.7	81–102	1.6–2.9
Последняя	29 октября	4.53	105.1	3.51	85.6	1.00
	24 октября–07 ноября	3.7–5.6	86–119	2.9–4.1	75–94	0.7–1.3
ЛРЗ “Бухта Оля” (2008–2022 гг.)						
Первая	17 октября	6.80	80.3	6.25	67.7	2.10
	05–25 октября	6.5–7.1	77–83	6.0–6.5	61–74	0.9–4.7
Средняя	26 октября	6.64	82.2	6.27	65.5	3.94
	17–31 октября	6.4–6.9	79–86	5.9–6.5	62–72	1.6–8.9
Последняя	04 ноября	6.53	83.8	6.23	65.1	1.84
	27 октября–13 ноября	6.3–6.8	81–87	6.0–6.5	59–77	0.8–4.1
ЛРЗ “Рейдовый” (2015–2022 гг.)						
Первая	12 октября	6.29	80.5	3.95	98.0	1.09
	05–18 октября	5.6–7.0	76–85	2.5–4.8	91–105	0.9–1.3
Средняя	20 октября	6.12	83.0	4.12	91.5	2.05
	16–25 октября	5.7–6.8	76–88	3.4–4.7	84–98	1.6–2.4
Последняя	29 октября	5.76	87.5	4.12	82.4	0.96
	25 октября–02 ноября	5.4–6.1	81–91	3.2–5.1	67–93	0.8–1.1

Примечание. Для каждого завода указаны годы начала наблюдений в даты оплодотворения икры. Для каждой партии: первая строка — средние значения, вторая — пределы варьирования значений соответствующих показателей за весь период наблюдений.

ски оценивать получаемые результаты использованными методами. Наличие связей между изучаемыми процессами определяли по коэффициенту парной корреляции Пирсона (r).

Для количественной оценки и сопоставления наследственной природы различий между стадами кеты исследуемых районов использовали ранее полученные данные по микросателлитным ДНК-маркерам (Животовский и др., 2010, 2022а, 2022б), заново проанализированные в направлении цели исследований. По рыбам о-ва Итуруп привлечено по семь выборок 2005–2008 гг. из бассейнов рек Курилка и Рейдовая, включая пробы, взятые на пунктах сбора икры ЛРЗ. По кете юго-восточного побережья о-ва Сахалин семь проб отобраны в 2003–2010 гг. на пунктах сбора икры ЛРЗ в бассейнах рек Большой Такой, Белая, Залом (притоки р. Найба) и Ударница (базовая река ЛРЗ “Охотский”). Генетические различия между выборками (и региональными группами выборок) оценивали статистикой θ_p (аналог коэффициента инбридинга) по иерархической схеме согласно руководству Уира (Weir, 1996) с использованием программы GDA (Lewis, Zaykin, 2001). Для графического представления

популяционных выборок определяли главные координаты (собственные векторы) корреляционной матрицы попарных межвыборочных значений θ_p (Zhivotovsky et al., 2003; Животовский и др., 2010) с дальнейшим вращением методом Varimax с применением компьютерного пакета SPSS (George, Mallery, 2005).

В тексте использованы следующие обозначения: M — среднее значение, R^2 — коэффициент аппроксимации, F — критерий Фишера, t — критерий Стьюдента, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объём выборки. Статистическую обработку материалов проводили в программах Microsoft Office Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По увеличению средних значений температуры воды за период развития потомства мы ранжировали ЛРЗ в следующем порядке: на о-ве Сахалин — “Фирсовка” — “Лесной” — “Охотский”; на о-ве Итуруп — “Курильский” — “Рейдовый” — “Бухта Оля”. На наиболее тепловодных ЛРЗ на каждом из островов для разведения кеты используют только грунтовые воды. Для

Таблица 2. Средняя температура воды и длительность развития кеты *Oncorhynchus keta* всех партий от начала инкубации икры до поднятия молоди “на плав” на разных лососёвых рыбоводных заводах (ЛРЗ)

ЛРЗ	M	min–max	SD	n , лет	N , шт.
Температура, °C					
Фирсовка	3.36	2.55–4.14	0.43	12	36
Лесной	3.56	2.95–4.64	0.47	7	21
Охотский	6.14	5.95–6.36	0.10	8	24
Курильский	4.23	3.73–4.91	0.29	10	30
Рейдовый	5.01	3.89–5.78	0.42	8	24
Бухта Оля	6.47	6.17–6.73	0.15	15	45
Длительность, сут					
Фирсовка	229.7	215–241	6.90	12	36
Лесной	229.0	209–247	12.40	7	21
Охотский	174.0	164–179	3.75	8	24
Курильский	191.2	186–209	9.52	10	30
Рейдовый	174.3	154–189	7.65	8	24
Бухта Оля	148.2	142–160	3.27	15	45

Примечание. M — среднее значение, min–max — пределы варьирования показателя, SD — стандартное отклонение; n , N — соответственно число лет наблюдений и исследованных партий кеты.

водоснабжения других ЛРЗ воду частично подают из подруслового потока рек по дренажной системе. Как следствие, на этих ЛРЗ велики диапазоны между экстремальными значениями температуры воды, особенно на ЛРЗ “Фирсовка” и “Лесной”, на которых температурный режим приближается к таковому для разведения горбуши. Напротив, на ЛРЗ “Охотский” и “Бухта Оля” температура воды сравнительно стабильна в течение всего рыбоводного цикла, что отражено минимальными значениями SD этого показателя (табл. 2). В пределах каждой группы ЛРЗ на о-вах Сахалин и Итуруп заметно, что с ростом теплопроводности ЛРЗ период развития кеты от оплодотворения до подъёма “на плав” становится короче. В то же время при примерно одинаковых значениях средней температуры воды на ЛРЗ “Охотский” и “Бухта Оля” на последнем из них этот период существенно короче ($F = 879.2, p < 0.001$).

Данные, отражающие связь длительности развития кеты от оплодотворения до подъёма “на плав” со средней температурой воды за этот период, показали расхождения линейных зависимостей по этим параметрам между группами ЛРЗ на о-вах Сахалин ($y = -19.859x + 297.15$; $R^2 = 0.935$) и Итуруп ($y = -18.519x + 268.29$;

$R^2 = 0.911$) (рис. 2). Превышение значений одного ряда над другим высоко достоверно ($F = 504.7, p < 0.001$), а направленность их линий регрессии близка к параллельной ($F = 2.70, p < 0.05$). О последнем свидетельствует также отсутствие статистически достоверного различия ($t = 1.61, p > 0.05$) между коэффициентами наклонов линий регрессии групп ЛРЗ на о-вах Сахалин (-19.859 ± 0.588) и Итуруп (-18.519 ± 0.586).

Скорость резорбции желточного мешка у кеты за период от массового вылупления до поднятия личинок “на плав” растёт с увеличением температуры (рис. 3), однако её темп различен между группами ЛРЗ на о-вах Сахалин ($y = 0.1773x + 0.5377$; $R^2 = 0.985$) и Итуруп ($y = 0.0887x + 1.3451$; $R^2 = 0.579$). Малочисленность данных не позволяет статистически оценить уровень расхождения линий регрессии. В то же время о существенном расхождении темпов резорбции желтка между рассматриваемыми группами кеты можно судить по статистически значимому различию ($F = 371.1, p < 0.001$) между средними значениями этого показателя на ЛРЗ “Охотский” ($M = 1.63, SD 0.231, n = 900$) и “Бухта Оля” ($M = 1.87, SD 0.302, n = 900$) со сходной температурой воды — соответственно 6.20 и 6.25°C.

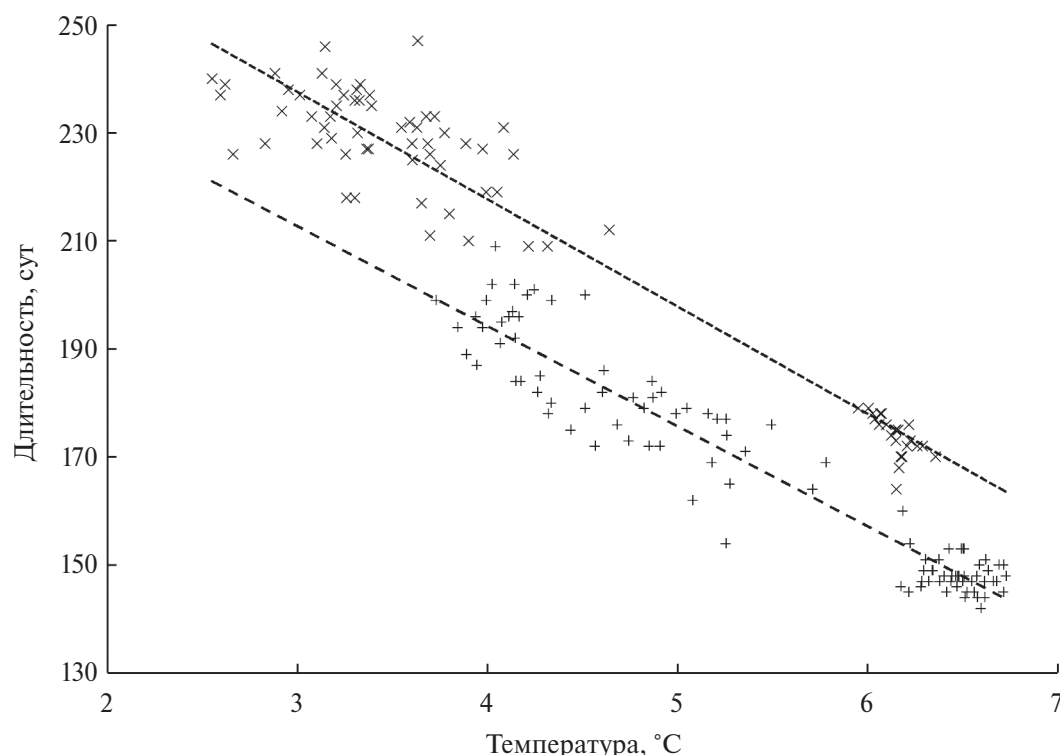


Рис. 2. Длительность развития кеты *Oncorhynchus keta* от оплодотворения до поднятия “на плав” в связи с температурой воды в группах лососёвых рыбоводных заводов на о-вах Сахалин (x, ----) и Итуруп (+, - - -).

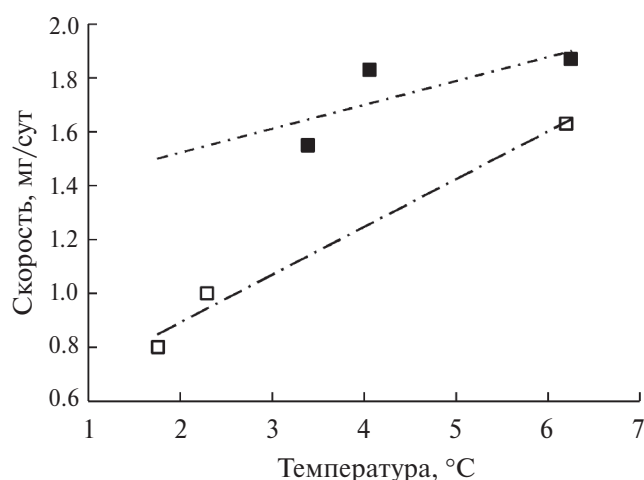


Рис. 3. Скорость резорбции желточного мешка у кеты *Oncorhynchus keta* за период от массового вылупления до подъёма личинок “на плав” в связи с температурой воды в группах лососёвых рыбоводных заводов на о-вах Сахалин (□, - - -) и Итуруп (■, - · - · -).

Рассматриваемые региональные группы популяций кеты Итурупа и Юго-Восточного Сахалина чётко отличаются друг от друга генетически, образуя плотные кластеры своих популяционных выборок (рис. 4). При количественной оценке попарных генетических различий региональных групп выборок кеты о-ва Итуруп разделили на две близкие, но всё-таки генетически различающиеся подгруппы — из рек Курилка и Рейдовая (Животовский и др., 2022а). Обе оценки — сравнения кеты Юго-Восточного Сахалина с кетой из рек Курилка ($\theta_p = 0.06955$) и Рейдовая ($\theta_p = 0.07239$) — подтвердили выявленные ранее (Салменкова и др., 1986; Животовский и др., 2022б) существенные генетические различия между рассматриваемыми группировками кеты разных островов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты изучения длительности эмбрионального и личиночного развития кеты по двум выделенным условным фазам в полной мере соответствуют многократно показанной разными исследователями фундаментальной закономерности о замедлении темпов развития лососей на ранних этапах онтогенеза при снижении температуры. Обширный обзор таких сведений представлен в монографии (Тарасюк Е., Тарасюк С., 2007). Однако при наличии общей тенденции характер связи неодинаков в разных стадах кеты. Можно полагать, что неоднород-

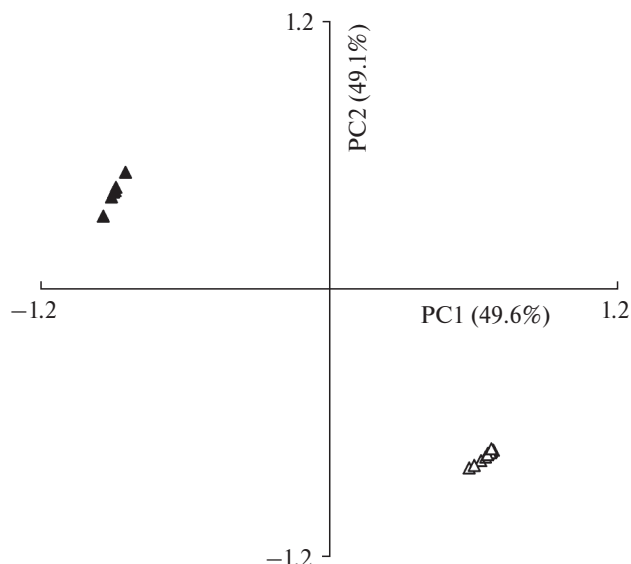


Рис. 4. Проекция популяционных выборок кеты *Oncorhynchus keta* о-ва Итуруп (△) и Юго-Восточного Сахалина (▲) в пространстве первой и второй главных координат (PC1 и PC2).

ность по темпам развития изученных групп вида в первую очередь должна определяться местными условиями их воспроизводства. На о-ве Итуруп вследствие особенностей климата воспроизводство кеты протекает в более тёплых условиях в сравнении с юго-восточным побережьем о-ва Сахалин. Группа рассмотренных ЛРЗ на Сахалине расположена в районе, входящем в южно-сахалинскую климатическую область, погода в которой в большой мере определяется притоком воздушных масс с континента. Условия в курильской климатической области связаны с переносом морского воздуха, вследствие чего для островов Большой Курильской дуги характерны наиболее тёплая в пределах Сахалинской области зима и наиболее холодное лето (Атлас ..., 1967). Причём на южных Курильских о-вах, в которые входит Итуруп, вследствие подхода тёплого морского течения лето и зима сравнительно теплее, что снижает различия между этим островом и Юго-Восточным Сахалином по температуре воздуха в летний период и, напротив, увеличивает их в зимний период. Так, по данным гидрометеорологических станций (№ 32133, 47°20' с.ш., 142°48' в.д., г. Долинск; № 32150, 46°57' с.ш., 142°43' в.д., г. Южно-Сахалинск; № 32174, 45°15' с.ш., 147°53' в.д., г. Курильск) в 2000–2023 гг. средняя температура воздуха с октября по апрель в районе курильских ЛРЗ была 0.4°C против -4.4°C в районе рассматриваемых сахалинских ЛРЗ (<http://www.pogodaiklimat.ru/history.php>).

Сравнительно тёплые зимы на о-ве Итуруп должны отражаться на температуре грунтовых вод вследствие слабого промерзания грунта. Кроме того, сформированный современным вулканизмом литологический состав пород на этом острове способствует глубокой циркуляции подземных вод и интенсивному их выходу в ложе рек и озёр. По этой причине величина грунтового питания в реках Курильских о-вов составляет для среднего по водности года ~ 50% годового объёма, в то время как в большинстве рек о-ва Сахалин эта величина варьирует от 20 до 30% (Ресурсы ..., 1973). Обильный выход грунтовых вод в реках повышает температуру речного стока в зимний период, как следствие, большинство рек на о-ве Итуруп без ледового покрытия, исключая лишь нижнее течение наиболее крупных из них. Это также положительно, в сравнении с сахалинскими реками, отражается на температуре в нерестовых гнёздах кеты, так как в омывающие их грунтовые воды неминуемо частично поступает вода из подруслового потока (Смирнов, 1975).

Период между нерестовым ходом производителей и последующей покатной миграцией молоди на о-ве Итуруп существенно короче. Так, в южной части Сахалина середина подхода кеты к рекам приходится на 25 сентября, а на о-ве Итуруп — 17 октября (Каев, 2003). С этими сроками вполне согласуются сроки оплодотворения средних партий икры на ЛРЗ о-вов Сахалин и Итуруп — соответственно 24 сентября и 22 октября (табл. 1). В то же время, судя по уловам единичных мальков кеты в процессе количественного учёта покатников горбуши в реках южной части восточного побережья о-ва Сахалин, молодь кеты в этих реках скатывается в основном в те же сроки, что и в реках Рыбачья и Рейдовая на о-ве Итуруп — с конца апреля по начало июля (Каев и др., 2020а, 2020б).

Таким образом, достоверно различающаяся длительность развития кеты на ЛРЗ о-вов Сахалин и Итуруп при разных температурных режимах разведения полностью соответствует природным условиям воспроизводства этих стад. Выявленные закономерности относительно разной генетической удалённости исследованных групп кеты друг от друга имеют эволюционную основу. Эти группы относятся к разным экогеографическим районам Дальнего Востока (Животовский, 2022; Животовский и др., 2022а, 2022б), отличающимся друг от друга геологическим прошлым и принадлежностью

к разным геоморфологическим и ландшафтным районам Сахалино-Курильского региона (Линдберг, 1972; Александров, 1973; Ганзей, 2010) и к разным группам речных бассейнов как единицам гидрологической связности (Корытный, 2017) с разным составом ихтиофауны (Черешнев, 1998). Все вместе эти факторы сформировали разный облик условий среды в водоёмах этих экогеографических районов и, вероятно, обусловили у размножающейся в этих районах кеты различный по направлению и силе суммарный отбор на нерестилищах в период от оплодотворения икры до выхода молоди из гнёзд, а также во время ската молоди и её последующего нагула в морских прибрежных водах. Как следствие, это сказалось не только на адаптивных морфофизиологических признаках, но и на ассоциативно связанных с ними полиморфных генетических маркерах.

Среди тихоокеанских лососей для кеты и особенно горбуши характерен укороченный пресноводный период жизни, они в массе мигрируют в море с остатком желтка. Экологическая причина раннего выхода в море состоит в том, что сравнительно многочисленное потомство этих видов в нерестовых водоёмах не находит достаточного для продолжительного откорма количества пищи (Смирнов, 1975). В процессе эволюции произошла синхронизация сроков покатной миграции их молоди и массового развития зоопланктона в прибрежных морских водах, что очень важно для выживания потомства (Pearcy, 1992; Karpenko, 2003; Urawa et al., 2018; Каев и др., 2024). Можно полагать, что ускорение эмбрионально-личиночного развития кеты в более тёплых условиях на о-ве Итуруп само по себе не обеспечивает при её позднем нересте возможность быть готовой скатываться из рек в море в требуемые сроки. Выходом из ситуации мог быть отбор по скорости развития особей. Такое предположение объясняет выявленный у кеты из разных районов параллелизм между траекториями, отражающими длительность развития от оплодотворения икры до подъёма молоди “на плав” в зависимости от температуры воды (рис. 2), а также более высокую скорость резорбции желтка у личинок на о-ве Итуруп при одинаковой температуре воды в сравнении с личинками на Юго-Восточном Сахалине (рис. 3). Наиболее показательно это выглядит при прямом сравнении сроков развития от оплодотворения до почти полной резорбции желтка. Так, при сходной температуре кета на ЛРЗ “Бухта Оля” поднимается “на плав” на 26 сут раньше,

чем на ЛРЗ “Охотский” (табл. 2). О наследственном характере проявления этих особенностей можно судить по высокому уровню генетической дивергенции кеты рассматриваемых районов (рис. 4).

Обращаем внимание также на то, что стадо кеты на юго-восточном побережье о-ва Сахалин с 1970-х гг. почти полностью формируется за счёт рыб заводского происхождения (Каев, 2012). На о-ве Итуруп с середины 1990-х гг. последовало увеличение объёмов выпуска заводской молоди, в результате чего в настоящее время численность кеты заводского происхождения многократно превышает таковую дикого происхождения (Каев и др., 2021; Klovach et al., 2021). Условия развития икры и личинок на ЛРЗ порой сильно отличаются от условий естественного воспроизводства (на некоторых ЛРЗ термический режим ближе к горбушевому типу), а после поднятия “на плав” молодь длительное время кормят, выпуская её в природную среду в основном во второй половине июня. Существенные изменения произошли в биологических показателях кеты. На фоне общего снижения размеров рыб этого вида в текущем веке особенно сильно вследствие дополнительного воздействия плотностных факторов измельчала кета на о-ве Итуруп, в результате чего по массе тела она стала сопоставимой с кетой южной части о-ва Сахалин (Каев и др., 2021). Кроме того, в отношении кеты о-ва Итуруп получены данные об увеличении в последние годы доли в возвратах трёхлетних и четырёхлетних особей (т.е. наблюдается омоложение нерестовой части популяции) и о заметных изменениях в плодовитости самок (Ельников, Зеленников, 2023а, 2023б). Казалось бы, что результатом этих процессов становится нивелирование отмечаемых ранее различий по этим показателям между кетой о-ва Итуруп и юго-восточного побережья о-ва Сахалин. Но это не так. Кета о-ва Итуруп по-прежнему менее плодовита относительно длины тела рыб в этих районах. Для сопоставления мы использовали данные по длине тела по Смитту (FL , см) самок и их абсолютной плодовитости (АП, икринок) из р. Курилка и прилегающих вод Курильского залива и из р. Найба, то есть из тех же локаций, по пробам из которых были описаны различия между кетой рассматриваемых стад. Судя по данным биологических анализов кеты в 2018–2020, 2022–2023 гг. (фондовые материалы СахНИРО), относительная плодовитость “курильских” самок ($АП/FL = 32.7, 30.5–34.4$ в разные годы, 40 проб) существенно

ниже, чем в р. Найба ($АП/FL = 39.8, 35.6–43.7, 12$ проб). Как видим, не перекрываются между собой даже диапазоны межгодовых изменений данного показателя. Сохраняются различия между кетой этих стад и по возрастному составу. Так, в 1980-е, 1990-е и 2000-е гг. средний возраст кеты на юго-восточном побережье Сахалина составлял соответственно 3.2, 3.2 и 3.1 года, в эти же периоды на о-ве Итуруп — 3.4, 3.4 и 3.3 года (Temnykh et al., 2012).

Таким образом, на протяжении десятилетий кета разных стад сохраняет свою идентичность по биологическим показателям рыб, несмотря на меняющиеся условия нагула в связи с глобальными изменениями климата (Kaeriyama et al., 2012; Kaeriyama, 2021). Более того, многолетние изменения в условиях ЛРЗ термического режима эмбрионального и личиночного развития кеты, а также смещения сроков выпуска молоди к настоящему времени не привели к нивелированию темпов развития кеты на разных островах. Их устойчивое соответствие особенностям естественного воспроизводства данного вида в рассмотренных районах даёт дополнительные аргументы к подтверждению точки зрения о наследственной основе их проявления. Следовательно, расхождения по скорости развития потомства кеты в течение пресноводного периода жизни могут служить ещё одним критерием в дополнение к морфологическим, биологическим и генетическим различиям, на основе которых выделяют экогеографические единицы вида (Животовский и др., 2022а, 2022б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты полностью соответствуют широко известной общей закономерности замедления темпов развития тихоокеанских лососей при снижении температуры воды. В то же время при сопоставлении соответствующих данных по ЛРЗ из разных районов выявлены статистически достоверные различия как по продолжительности эмбрионально-личиночного развития кеты в связи с температурой воды (параллелизм линий регрессии), так и по темпу резорбции желтка у личинок при сходных температурах воды. Эти различия вполне объяснимы особенностями естественного воспроизводства изученных группировок кеты, несмотря на специфические условия заводского разведения (разнообразие ЛРЗ по температурному режиму, задержка сроков выпуска молоди). Вышеуказанное позволяет полагать, что скорость эмбри-

онального и личиночного развития кеты имеет наследственную основу, что соответствует ранее выявленным генетическим различиям этого вида в изученных районах. Полагаем, что расхождения по скорости развития потомства кеты в течение пресноводного периода жизни могут служить ещё одним критерием в дополнение к морфологическим, биологическим и генетическим различиям, на основе которых выделяют экогеографические единицы вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за предоставленные данные по температуре воды, датам закладок на инкубацию, появлению у эмбрионов пигментации глаз, массовому вылуплению свободных эмбрионов и подъёму личинок “на плав” по отдельным партиям на ЛРЗ “Фирсовка” генеральному директору ООО “Меридиан” А.И. Шушпанову, на ЛРЗ “Лесной” и “Охотский” — генеральному директору ООО “Тунайча” К.А. Проскурякову; на ЛРЗ “Курильский”, “Рейдовый” и “Бухта Оля” — начальнику отдела рыбоводства ЗАО “Курильский рыбац” И.А. Вараксину.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета СахНИРО. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров С.М. 1973. Остров Сахалин. М.: Наука, 183 с.
- Атлас Сахалинской области. 1967. М.: ГУГК при СМ СССР, 135 с.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е. 1968. Некоторые вопросы биологии осенней кеты Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 108–118.
- Ганзей К.С. 2010. Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 214 с.

- Городилов Ю.Н. 1983. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося. 2. Описание и хронология // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 200. С. 107–126.
- Детлаф Т.А. 1985. Об общих принципах целостности организма в процессе индивидуального развития // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 142–152.
- Детлаф Т.А. 2001. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 211 с.
- Ельников А.Н., Зеленников О.В. 2023а. О плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* промыслового стада у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 4. С. 871–880. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-871-880>
- Ельников А.Н., Зеленников О.В. 2023б. О состоянии промыслового стада кеты *Oncorhynchus keta* и прогнозировании его численности у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 1. С. 58–74. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-58-74>
- Животовский Л.А. 2022. Промысловое районирование и выделение районов воспроизводства дальневосточных лососей // Успехи соврем. биологии. Т. 142. № 5. С. 487–497. <https://doi.org/10.31857/S004213242205012X>
- Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В. и др. 2010. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 53–63.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Каев А.М. и др. 2022а. Эколого-географическая и генетическая дифференциация — единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* южных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 335–344. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030249>
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. 2022б. Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида // Генетика. Т. 58. № 4. С. 438–449. <https://doi.org/10.31857/S0016675822040154>
- Иванков В.Н. 1970. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журн. Т. 6. № 2. С. 106–112.
- Иванков В.Н. 1972. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Уч. зап. ДВГУ. Т. 60. С. 27–35.
- Игнатьева Г.М. 1991. Использование метода отнесительной характеристики продолжительности развития при изучении временных закономерностей эмбриогенеза у лососевидных рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 307. С. 86–104.
- Каев А.М. 1983. О некоторых вопросах формирования численности популяций осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) Сахалина и о. Итуруп // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 1. С. 45–52.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.

- Каев А.М., Дзен Г.Н., Суханос П.С., Бобров И.С. 2020а. Оценка численности покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2019 г. // Изв. ТИНРО. Т. 200. Вып. 1. С. 82–100.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-82-100>
- Каев А.М., Суханос П.С., Бобров И.С. и др. 2020б. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках Сахалино-Курильского региона в 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 120–131.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. 2021. К вопросу об эффективности крупномасштабного заводского разведения кеты (*Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биология моря. Т. 47. № 6. С. 411–420.
<https://doi.org/10.31857/S0134347521060073>
- Каев А.М., Самарский В.Г., Ромасенко Л.В. 2024. Связь сроков эмбрионально-личиночного развития горбуши и покатной миграции её молоди // Тр. ВНИРО. Т. 198. С. 18–33.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2024-198-18-33>
- Кафанов А.И., Суханов В.В. 1983. Температурная зависимость продолжительности развития и жизни у пойкилотермных животных: эколого-физиологическая интерпретация // Биология моря. № 5. С. 21–27.
- Коновалов С.М. 1985. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 5–25.
- Корытный Л.М. 2017. Бассейновая концепция: от гидрологии к природопользованию // География и природ. ресурсы. № 2. С. 5–16.
[https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2\(5-16\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2(5-16))
- Лапшина А.Е. 2017. Летняя раса кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Сахалин (биологические особенности и возможности заводского разведения): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. 2015. Летняя кета Сахалина: происхождение, биологические особенности и перспективы использования // Уч. зап. СахГУ. № 11–12. С. 77–81.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. 243 с.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биogeографические обоснования гипотез. Л.: Наука, 548 с.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 264 с.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторovsky Р.М. и др. 1986. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биологии. Т. 47. № 4. С. 529–549.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Тарасюк Е.В., Тарасюк С.Н. 2007. Метод масштабных характеристик и его применение для совершенствования биотехники искусственного разведения горбуши. М.: Изд-во ВНИРО, 149 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биogeография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- George D., Mallery P. 2005. SPSS for Windows step by step. Boston: Pearson, 386 p.
- Heard W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories. Vancouver: UBC Press. P. 119–230.
- Kaeriyama M. 2021. Dynamics on distribution, production, and biological interactions of pacific salmon in the changing climate of the North Pacific Ocean // NPAFC Tech. Rep. № 17. P. 102–106.
<https://doi.org/10.23849/npafctr17/102.106>
- Kaeriyama M., Seo H., Kudo H., Nagata M. 2012. Perspectives on wild and hatchery salmon interactions at sea, potential climate effects on Japanese chum salmon, and the need for sustainable salmon fishery management reform in Japan // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 1. P. 165–177.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9930-z>
- Kaev A.M. 2012. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 1. P. 207–218.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9900-5>
- Karpenko V.I. 2003. Review of Russian marine investigations of juvenile Pacific salmon // NPAFC Bull. № 3. P. 69–88.
- Klovach N., Leman V., Gordeev I. 2021. The relative importance of enhancement to the production of salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia) // Rev. Aquac. V. 13. № 1. P. 664–675.
<https://doi.org/10.1111/raq.12493>
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. GDA (Genetic data analysis): computer program for the analysis of allelic data (<http://plewis.github.io/software/>. Version 10/2024).
- Pearcy W.G. 1992. Ocean ecology of North Pacific salmonids. Seattle: Univ. Washington Press, 179 p.
- Salo E.O. 1991. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories. Vancouver: UBC Press. P. 231–309.
- Temnykh O.S., Zavolokin A.V., Zavarina L.O. et al. 2012. Interannual variability in size and age structure of Russian chum salmon stocks // NPAFC Doc. № 1413 (Rev. 1). 20 p.
- Urawa S., Beacham T.D., Fukuwaka M., Kaeriyama M. 2018. Ocean ecology of chum salmon // The ocean ecology of Pacific salmon and trout. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 161–317.
- Weir B.S. 1996. Genetic data analysis II: methods for discrete population genetic data. Sunderland: Sinauer Associates, 445p.
- Zhivotovsky L.A., Rosenberg N.A., Feldman M.W. 2003. Features of evolution and expansion of modern humans inferred from genomewide microsatellite markers // Am. J. Hum. Genet. V. 72. № 5. P. 1171–1186.
<https://doi.org/10.1086/375120>

DURATION OF EMBRYONIC AND LARVAL DEVELOPMENT OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) ON SAKHALIN AND ITURUP ISLANDS

V. G. Samarsky¹, A. M. Kaev^{1, *}, and L. A. Zhivotovsky^{2, 3}

¹*Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

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

³*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia*

*E-mail: kaev@outlook.com

The duration of embryonic and larval development of chum salmon *Oncorhynchus keta* under different temperature conditions was studied based on long-term data on the species breeding at three salmon hatcheries on the southeastern coast of Sakhalin Island and at three hatcheries on Iturup Island. The temperature conditions at each of them depended on the water supply system. The obtained results are fully consistent with the well-known general pattern of a slowdown in the development rate of Pacific salmon with a decrease in water temperature. At the same time, when comparing the corresponding data on salmon hatcheries from different regions, statistically significant differences were found both in the duration of embryonic–larval development of chum salmon in connection with water temperature (parallelism of regression lines) and in the rate of yolk resorption in larvae at similar temperatures. Despite the specific conditions of hatchery breeding, the revealed differences are quite explainable by the peculiarities of natural reproduction of the studied chum salmon groups. The results suggest a hereditary basis for the rate of embryonic and larval development of chum salmon, the genetic differences of which between the studied areas were previously identified. Consequently, differences in the development rates of chum salmon offspring during the freshwater period of life can serve as another criterion in addition to morphological, biological and genetic differences, on the basis of which ecogeographic units of the species are distinguished.

Keywords: embryos, larvae, development rates, water temperature, intraspecific genetic differences, Sakhalin–Kuril region.

УДК 597.421.591.173

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СПОНТАННУЮ ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ МНОГОПЁРА ЭНДЛИХЕРА *POLYPTERUS ENDLICHERII* (POLYPTERIDAE)

© 2025 г. А. О. Касумян¹, В. В. Зданович^{1, *}, В. В. Сатаева¹

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 23.10.2024 г.

После доработки 09.12.2024 г.

Принята к публикации 23.01.2025 г.

С использованием метода “открытое поле” оценена спонтанная двигательная активность многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii* при разной температуре воды (20, 25, 30 и 34°C). Двигательная активность у рыб повышается в 1.40 раза в интервале 20–25°C (температурный коэффициент 2.1), сильнее (в 2.00 раза) в интервале 25–30°C (4.1) и изменяется незначительно (в 1.04 раза) в интервале 30–34°C (1.1). С ростом температуры увеличиваются скорость плавания и расстояние, проплываемое рыбой за 1 ч, и снижается время, затрачиваемое на пересечение тест-линии. Коэффициент вариации показателей двигательной активности с увеличением температуры снижается. Сравнение с исследованным ранее сенегальским многопёром *P. senegalus* выявило сходство и различия в двигательной активности этих двух симпатрических видов.

Ключевые слова: многопёр Эндлихера *Polypterus endlicherii*, температура воды, двигательная активность, скорость плавания.

DOI: 10.7868/S3034514625050081

Многопёровые Polypteridae (Cladistia) (два рода, 14 видов) представляют собой базальную группу лучепёрых рыб (Actinopterygii). Выяснение особенностей внутреннего строения, эмбрионального развития, дыхания и молекулярной генетики этих древних рыб имеет большое значение для эволюционных и филогенетических построений (Gardiner et al., 2005; Hurley et al., 2007; Morescalchi et al., 2010; Coates, 2017; Giles et al., 2017). Значительно меньше внимания уделяют изучению биологии многопёров, обычных во многих водоёмах тропической Африки и являющихся объектами местного рыболовства (Froese, Pauly, 2024). Сведения об их образе жизни, росте, питании, размножении и миграциях остаются ограниченными и отрывочными (Moritz, 2017). Экспериментальные исследования поведения многопёров сосредоточены в основном на изучении особенностей и механизмов их локо-

моции (Wilhelm et al., 2015; Standen et al., 2016; Foster et al., 2018; Lutek, Standen, 2021; Lutek et al., 2022) и кинематики схватывания пищевых объектов (Lauder, 1980; Van Wassenbergh et al., 2017; Whitlow et al., 2022). Известны обонятельная чувствительность многопёров к пищевым запахам и реакция на них (Pfeiffer, 1969).

Цель настоящей работы, являющейся продолжением серии наших исследований поведения и сенсорных систем многопёров (Sataeva, Kasumyan, 2022; Зданович и др., 2024; Касумян и др., 2024, 2025), — оценить влияние температуры воды на спонтанную (рутинную) двигательную активность многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii* и сравнить его поведение с таковым у ранее изученного сенегальского многопёра *P. senegalus*. Оба многопёра широко распространены в экваториальной Западной Африке, начиная от бассейна р. Нил и озёр Туркана и Аль-

берта, они часто встречаются совместно, но в водоёмах занимают разные биотопы (Lévêque, 1997; Moritz, Lalèye, 2018; Moritz, Britz, 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Многопёров Эдлихера (5 экз. абсолютной длиной тела (TL) 12.3–13.1 см, массой 12.0–14.5 г) приобрели в зоомагазине “Аквариф” (Москва). После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких месяцев содержали в аквариуме объёмом 100 л, температуру воды в пределах $24 \pm 0.5^\circ\text{C}$ поддерживали терморегулируемыми нагревателями AquaEL EH-25W (“AquaEL”, Польша). Грунт в аквариумах отсутствовал, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Для аэрации использовали микрокомпрессоры. Рыб кормили ежедневно до насыщения живыми или свежемороженными личинками хирономид (*Chironomidae*). Частичную замену воды в аквариумах проводили еженедельно.

Двигательную активность оценивали при рассеянном дневном свете у одиночных рыб методом “открытое поле” (Касумян и др., 2024). Дно экспериментального аквариума (48×36 см) расчерчивали тест-линиями на квадраты со стороной 12 см (всего 12 квадратов), боковые стенки закрывали ширмой. Уровень воды в аквариуме составлял 15 см. Рыб прекращали кормить за 1 сут до опыта. Случайно отобранную особь перемещали в экспериментальный аквариум, заполненный водой с температурой 24°C , которую далее регулируемым электронагревателем изменяли и поддерживали на требуемом уровне — 20, 25, 30 или 34°C . Скорость изменения температуры от 24°C до уровня, при котором оценивали двигательную активность многопёра, составляла $0.5\text{--}1.0^\circ\text{C}/\text{ч}$. С применением керамического распылителя воздуха осуществляли аэрацию, которая обеспечивала равномерное перемешивание воды и исключала стратификацию толщи воды по температуре и содержанию кислорода. Расположение электронагревателя и распылителя в аквариуме было одинаковым во всех опытах. Длительность акклимации — 24 ч. Каждый опыт (регистрация) продолжался 30 мин, в течение которых визуально подсчитывали число пересечений рыбой тест-линий. В течение дня проводили четыре–пять опытов с интервалами в 1 ч. Затем рыбу реакклимировали к температуре 24°C и возвращали в отдельный аквариум с такой же температурой. Опыты, в которых рыба оставалась неподвижной в течение всего

периода регистрации, в расчётах не учитывали. Повторно для опытов рыб использовали не менее чем через 2–3 нед.

Всего для расчётов использованы результаты 72 опытов из 80 выполненных. Для количественной оценки двигательной активности принимали, что каждое пересечение рыбой тест-линии соответствует 0.12 м пройденного пути. Рассчитывали расстояние, пройденное за 1 ч; среднее время, затрачиваемое на пересечение одной тест-линии, и скорость плавания рыб, а также величину температурного коэффициента (Q_{10}) как меру температурной чувствительности параметров двигательной активности по формуле: $Q_{10} = (K_2/K_1)^{10/(t_2 - t_1)}$, где K_2 и K_1 — значения двигательной активности при температуре t_2 и t_1 (Рескетт и др., 2006). Статистический анализ проводили с применением непараметрического U -критерия Манна–Уитни.

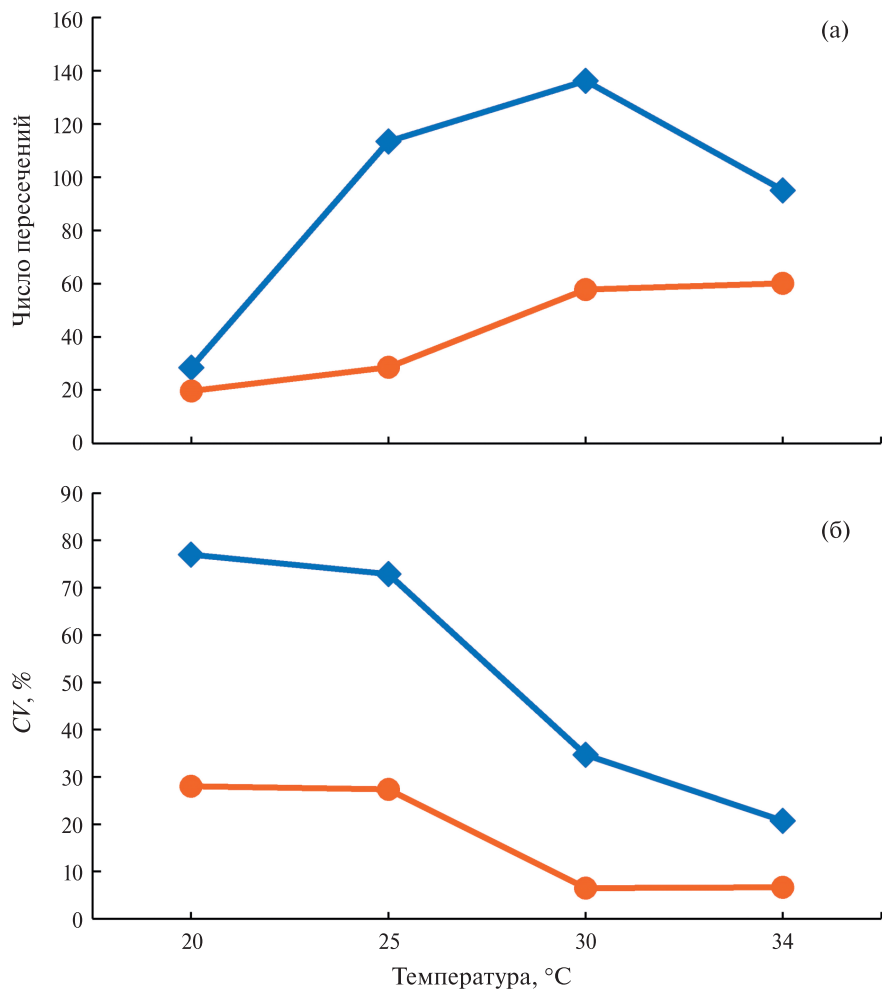
РЕЗУЛЬТАТЫ

Двигательная активность у многопёра Эндлихера повышается в интервале $20\text{--}25^\circ\text{C}$ — в 1.40 раза ($p < 0.01$), сильнее в интервале $25\text{--}30^\circ\text{C}$ — в 2.00 раза ($p < 0.001$), но небольшое повышение в 1.04 раза в интервале $30\text{--}34^\circ\text{C}$ недостоверно ($p > 0.05$) (рисунок, а). С ростом температуры в интервалах $20\text{--}25$ и $25\text{--}30^\circ\text{C}$ значительно увеличиваются расстояние, проплываемое рыбой за 1 ч, и скорость плавания, тогда как время, затрачиваемое на пересечение тест-линии, и коэффициент вариации числа пересечений снижаются (рисунок, б; таблица). При температуре 20°C в восьми из 20 опытов рыбы в течение всего времени регистрации не двигались, при остальных температурах опытные рыбы перемещались во всех опытах.

Для интервала $20\text{--}25^\circ\text{C}$ Q_{10} составляет 2.1, для интервала $25\text{--}30^\circ\text{C}$ имеет максимальное значение — 4.1, а для интервала $20\text{--}30^\circ\text{C}$ — 2.9. В интервале наиболее высоких температур воды ($30\text{--}34^\circ\text{C}$) Q_{10} двигательной активности равен 1.1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведённых опытов показывают, что спонтанная двигательная активность многопёра Эндлихера усиливается вместе с повышением температуры воды во всём использованном диапазоне ($20\text{--}34^\circ\text{C}$). Наиболее быстрые изменения двигательной активности происходят в интервале $25\text{--}30^\circ\text{C}$, значимые изменения в интервале $30\text{--}34^\circ\text{C}$ не происходят.



Число пересечений тест-линий за 1 ч в тесте “открытое поле” многопёром Эндлихера *Polypterus endlicherii* (●) и сенегальским многопёром *P. senegalus* (◆) (а), а также коэффициент вариации (CV) числа пересечений тест-линий (б) при разной температуре воды. Данные по *P. senegalus* приведены по: Касумян и др., 2024.

Показатели ($M \pm m$) двигательной активности сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* и многопёра Эндлихера *P. endlicherii* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды

Температура, °C	Расстояние, проплаваемое рыбой за 1 ч, м	Время, затраченное на пересечение тест-линии, с	Скорость плавания, м/мин	Число опытов
Сенегальский многопёр [#]				
20	3.4 ± 0.7	129.0 ± 37.1	0.06 ± 0.01	17
25	13.7 ± 2.4	31.5 ± 11.2	0.23 ± 0.04	18
30	16.4 ± 1.1	26.3 ± 2.1	0.27 ± 0.02	25
34	11.4 ± 0.5	37.7 ± 1.4	0.19 ± 0.01	25
Многопёр Эндлихера				
20	1.4 ± 0.3**	112.5 ± 21.6*	0.02 ± 0.004**	20
25	3.4 ± 0.2***	136.5 ± 9.5***	0.06 ± 0.003***	20
30	7.0 ± 0.1***	62.5 ± 0.9***	0.12 ± 0.001***	20
34	7.2 ± 0.1***	60.1 ± 0.8***	0.12 ± 0.001***	20

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, [#] по: Касумян и др., 2024; отличия от соответствующего показателя у сенегальского многопёра по U-критерию Манна–Уитни достоверны при p : * <0.05, ** <0.01, *** <0.001.

Для диапазона 20–30°C изменения затрагивают все регистрировавшиеся показатели — растёт скорость плавания рыб, соответственно, пройденное расстояние и число пересечений тест-линий в единицу времени, сокращается время, затрачиваемое на пересечение одной тест-линии (рисунок, а; таблица). На усиление мотивации рыб к перемещениям при более высоких температурах указывает также и то, что только при наиболее низкой из использованных температур (20°C) многопёр Эндлихера в значительной части опытов (40%) оставался неподвижным в течение всего периода регистрации.

У других рыб зависимость спонтанной двигательной активности от температуры воды выражена разным образом. У атлантической трески *Gadus morhua* скорость плавания возрастает с 0.24 до 0.32 TL/с при повышении температуры с 5 до 10°C и снижается к исходному уровню (0.23 TL/с) при достижении температуры 15°C (Schurmann, Steffensen, 1994). Однако в другом исследовании скорость плавания трески той же размерной группы увеличивалась экспоненциально при повышении температуры от 5 до 15°C (Peck et al., 2006). Европейский шпрот *Sprattus sprattus* не изменяет спонтанную скорость плавания в диапазоне температур 10–19°C (Meskendahl et al., 2019). Скорость плавания одинакова у белого сагра *Diplodus sargus* при 19 и 22°C (Vicente et al., 2024).

Зависимости спонтанной двигательной активности от температуры у многопёра Эндлихера и у изученного нами ранее сенегальского многопёра похожи, но сходство между видами не полное. Несмотря на меньший, чем у многопёра Эндлихера (7.5–9.0 против 12.3–13.1 см), размер тела, сенегальский многопёр при всех использованных температурах воды имеет существенно более высокую скорость плавания, и её рост при более низких температурах происходит стремительнее, чем у многопёра Эндлихера (таблица). В интервале 20–25°C значение Q_{10} у сенегальского многопёра выше, чем у многопёра Эндлихера в 7.7 раза (16.2 против 2.1), но становится ниже при более высоких температурах воды — в 2.9 раза (1.4 против 4.1) для интервала 25–30°C и в 2.8 раза (0.4 против 1.1) для интервала 30–34°C.

В термоградиентном поле поведение сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера также различается, однако в этих условиях сенегальский многопёр демонстрирует меньшую, чем у многопёра Эндлихера двигательную активность (Зданович и др., 2024). Возможно,

эти различия обусловлены тем, что двигательная активность рыб в термоградиентном поле не может считаться спонтанной в полной мере, поскольку рыбы, в отличие от условий аквариума “открытое поле”, находятся под влиянием термоградиентного фактора.

У обоих многопёров одинаковым образом меняется вариабельность показателей при изменении температуры — коэффициент вариации высокий при низкой температуре воды (20°C), но с её повышением он многократно снижается, особенно у многопёра Эндлихера (рисунок, б). Стабильность проявления спонтанной двигательной активности может указывать на область температурного оптимума этих видов рыб (Mandal et al., 2016; Смирнов, Смирнова, 2020). Как было выяснено, диапазон предпочитаемых температур у многопёра Эндлихера широкий и сдвинут в область относительно низких температур (22–34°), тогда как у сенегальского многопёра этот диапазон узкий и расположен в зоне более высоких температур — 32–35°. Различается и средняя избираемая температура, определяемая по времени пребывания рыб в разных температурных зонах: она выше у сенегальского многопёра, чем у многопёра Эндлихера, — 33.9 против 29.1° (Зданович и др., 2024).

Различия зависимости двигательной активности от температуры воды у симпатрических многопёров (Эндлихера и сенегальского), несомненно, обусловлены несовпадением образа жизни и тех биотопов, которые являются для этих рыб типичными. Известны примеры близкородственных и совместно встречающихся видов рыб, различающихся своими температурными предпочтениями и местами обитания (Reynolds, Casterlin, 1978; Lachance et al., 1987; Ohlberger et al., 2008). Судя по имеющимся, но крайне ограниченными сведениям, сенегальский многопёр чаще встречается в прибрежном мелководье среди зарослей водных растений, тогда как многопёр Эндлихера обычно попадает в уловы на удалении от прибрежной полосы (Raji et al., 2004; Moritz, Lalèyè, 2018; Gardin et al., 2023; Sudagar et al., 2023). Благодаря различиям в двигательной активности и разному влиянию на неё температуры воды, несовпадению температурных предпочтений и другим видоспецифическим особенностям эти рыбы успешно сосуществуют в одних и тех же водоёмах. Но многое, что касается образа жизни многопёров, их поведения и биологии в целом малоизвестно и нуждается в дальнейшем изучении.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова.

СОБЛЮДЕНИЕ
ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты проведены в соответствии с международными принципами и правилами обращения с лабораторными животными (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>) и не причиняли вред опытным рыбам. Используемые в исследовании подходы и методы не противоречили требованиям Комиссии по биоэтике МГУ (Протокол № 108-о от 16.01.2020 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зданович В.В., Сатаева В.В., Касумян А.О. 2024. Термоизбирание у симпатрических многопёров: сенегальского *Polypterus senegalus* и Эндлихера *P. endlicherii* (Polypteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 6. С. 763–772.
<https://doi.org/10.31857/S0042875224060108>
- Касумян А.О., Зданович В.В., Сатаева В.В. 2024. Двигательная активность интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* (Cladistia) при разной температуре воды // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 3. С. 354–362.
<https://doi.org/10.31857/S0042875224030097>
- Касумян А.О., Зданович В.В., Сатаева В.В. 2025. Термопреферендное поведение сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* (Polypteridae) при хронической зрительной депривации // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 1. С. 114–123.
<https://doi.org/10.31857/S0042875225010086>
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2020. Влияние температуры на двигательную активность и плавательную способность молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 219–228.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220020228>
- Coates M. 2017. Plenty of fish in the tree // Nature. V. 549. № 7671. P. 167–169.
<https://doi.org/10.1038/549167a>
- Foster K.L., Dhuper M., Standen E.M. 2018. Fin and body neuromuscular coordination changes during walking and swimming in *Polypterus senegalus* // J. Exp. Biol. V. 221. № 17. Article jeb168716.
<https://doi.org/10.1242/jeb.168716>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2024. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 10/2024).
- Gardin A., Otero O., Réveillac E. et al. 2023. Seasonality and growth in tropical freshwater ectotherm vertebrates: results from one-year experimentation in the African grey bichir, giraffe catfish, and the West African mud turtle // Ecol. Evol. V. 13. № 3. Article e9936.
<https://doi.org/10.1002/ece3.9936>
- Gardiner B.G., Schaeffer B., Masserie J.A. 2005. A review of the lower actinopterygian phylogeny // Zool. J. Linn. Soc. V. 144. № 4. P. 511–525.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00181.x>
- Giles S., Xu G.-H., Near T.J., Friedman M. 2017. Early members of ‘living fossil’ lineage imply later origin of modern ray-finned fishes // Nature. V. 549. № 7671. P. 265–268.
<https://doi.org/10.1038/nature23654>
- Hurley I.A., Mueller R.L., Dunn K.A. et al. 2007. A new time-scale for ray-finned fish evolution // Proc. R. Soc. B. V. 274. № 1609. P. 489–498.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3749>
- 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>
- Lauder G.V. Jr. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia* // J. Morphol. V. 163. № 3. P. 283–317.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1051630305>
- Lévêque C. 1997. Biodiversity dynamics and conservation: the freshwater fish of tropical Africa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 452 p.
- Lutek K., Standen E.M. 2021. Increasing viscosity helps explain locomotor control in swimming *Polypterus senegalus* // Integr. Org. Biol. V. 3. № 1. Article obab024.
<https://doi.org/10.1093/iob/obab024>
- Lutek K., Foster K.L., Standen E.M. 2022. Behaviour and muscle activity across the aquatic–terrestrial transition in *Polypterus senegalus* // J. Exp. Biol. V. 225. № 23. Article jeb243902.
<https://doi.org/10.1242/jeb.243902>
- Mandal P., Cai L., Tu Z. et al. 2016. Effects of acute temperature change on the metabolism and swimming ability of juvenile sterlet sturgeon (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) // J. Appl. Ichthyol. V. 32. № 2. P. 267–271.
<https://doi.org/10.1111/jai.13033>
- Meskendahl L., Fontes R.P., Herrmann J.-P., Temming A. 2019. Metabolic costs of spontaneous swimming in *Sprattus sprattus* L., at different water temperatures // PLoS One. V. 14. № 11. Article e0225568.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225568>

- Morescalchi M.A., Barucca M., Stingo V., Capriglione T. 2010. Polypteridae (Actinopterygii: Cladistia) and DANASINEs insertions // Mar. Genomics. V. 3. № 2. P. 79–84. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2010.06.001>
- Moritz T. 2017. Fishery impact on bichirs (Polypteridae, Actinopterygii) in the Pendjari River (Benin) // Bull. Fish Biol. V. 16. № 1/2. P. 83–86.
- Moritz T., Britz R. 2019. Revision of the extant Polypteridae (Actinopterygii: Cladistia) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 29. № 2. P. 97–192. <https://doi.org/10.23788/IEF-1094>
- Moritz T., Lalèyè P. 2018. Fishes of the Pendjari National Park (Benin, West Africa) // Bull. Fish Biol. V. 18. № 1/2. P. 1–57.
- 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.
- Peck M.A., Buckley L.J., Bengtson D.A. 2006. Effects of temperature and body size on the swimming speed of larval and juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): implications for individual-based modelling // Environ. Biol. Fish. V. 75. № 4. P. 419–429. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-0031-3>
- Pfeiffer W. 1969. Der Geruchssinn der Polypteridae (Pisces, Brachiopterygii) // Z. Vergl. Physiol. V. 63. № 2. P. 151–164. <https://doi.org/10.1007/BF00298337>
- 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>
- 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. endlicheri* (Polypteridae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1501–1520. <https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>
- Schurmann H., Steffensen J.F. 1994. Spontaneous swimming activity of Atlantic cod *Gadus morhua* exposed to graded hypoxia at three temperatures // J. Exp. Biol. V. 197. № 1. P. 129–142. <https://doi.org/10.1242/jeb.197.1.129>
- Standen E.M., Du T.Y., Laroche P., Larsson H.C.E. 2016. Locomotor flexibility of *Polypterus senegalus* across various aquatic and terrestrial substrates // Zoology. V. 119. № 5. P. 447–454. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.001>
- Sudagar M., Kheirabadi H., Masaali S. 2023. A review on the morphology, biology, reproduction and breeding of *Polypterus* fish // J. Ornament. Aquat. V. 10. № 1. P. 35–40. <https://doi.org/10.1001/1.24234575.1402.10.1.4.2>
- Van Wassenbergh S., Bonte C., Michel K.B. 2017. Terrestrial capture of prey by the reedfish, a model species for stem tetrapods // Ecol. Evol. V. 7. № 11. P. 3856–3860. <https://doi.org/10.1002/ece3.2694>
- Vicente P., Almeida J., Ribeiro L. et al. 2024. Effects of water temperature and structural habitat complexity on the routine swimming speed and escape response of post-settlement stage white seabream // Oceans. V. 5. № 1. P. 38–47. <https://doi.org/10.3390/oceans5010003>
- Whitlow K.R., Rossi C.F., Gidmark N.J. et al. 2022. Suction feeding biomechanics of *Polypterus bichir*: investigating linkage mechanisms and the contributions of cranial kinesis to oral cavity volume change // J. Exp. Biol. V. 225. № 3. Article jeb243283. <https://doi.org/10.1242/jeb.243283>
- Wilhelm B.C., Du T.Y., Standen E.M., Larsson H.C.E. 2015. Polypterus and the evolution of fish pectoral musculature // J. Anat. V. 226. № 6. P. 511–522. <https://doi.org/10.1111/joa.12302>

INFLUENCE OF TEMPERATURE ON SPONTANEOUS LOCOMOTOR ACTIVITY OF THE SADDLER BICHIR *POLYPTERUS ENDLICHERII* (POLYPTERIDAE)

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

¹ *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

Using the open field method, the spontaneous locomotor activity of the saddler bichir *Polypterus endlicherii* has been estimated at different water temperatures (20, 25, 30, and 34°C). The locomotor activity of the fish increases by 1.40 times in the temperature range of 20–25°C (temperature coefficient 2.1); more strongly (2.00 times) it increases in the temperature range of 25–30°C (4.1), while in the range of 30–34°C (1.1) it changes insignificantly (1.04 times). With an increase in temperature, the swimming speed and the distance covered by the fish in one hour increase; subsequently, the time spent on crossing the test line decreases. The coefficient of variation of the locomotor activity indices decreases with an increase in temperature. Comparison with the previously studied Senegal bichir *P. senegalus* revealed both similarities and differences in the locomotor activity of these two sympatric species.

Keywords: saddler bichir *Polypterus endlicherii*, water temperature, motor activity, swimming speed.

УДК 597.551.2.591.8

ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПЕЧЕНИ, ТУЛОВИЩНОЙ ПОЧКИ И СЕЛЕЗЁНКИ АЛТАЙСКОГО ОСМАНА ПОТАНИНА *OREOLEUCISCUS POTANINI* (LEUCISCIDAE) ИЗ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОЗЕРА КИДЕЛЮ (РЕСПУБЛИКА АЛТАЙ)

© 2025 г. Н. И. Кочетков^{1, *}, Д. Л. Никифоров-Никишин¹, Г. А. Романенко²,
Д. Г. Елизарьев², О. А. Черенков², В. А. Климов¹, К. В. Гаврилин³

¹Московский государственный университет технологий и управления, Москва, Россия

²Алтайский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии — АлтайНИРО, Барнаул, Россия

³Национальный фонд экологической защиты и развития Крайнего Севера и приравненных
к ним местностей “Якутия”, Республика Саха (Якутия), Якутск, Россия

*E-mail: samatrixs@gmail.com

Поступила в редакцию 14.11.2024 г.

После доработки 24.02.2025 г.

Принята к публикации 25.02.2025 г.

Впервые приведены данные о гистологической структуре и морфометрических показателях печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879). Паренхима печени османа организована в виде гепатоцито-синусоидальных структур шнуровидной формы. Из билиарных структур в ткани органа выявлены изолированная и билиарно-венозная. Отделы нефрона туловищной почки (проксимальный и дистальный канальцы) и собирательные трубочки морфологически отчётливо различались по площади ядра и высоте эпителия, развитию щёточной каёмки и толщине базальной мембраны. Селезёнка организована в виде соединительнотканых трабекул, представляющих строу органа. Между красной и белой пульпой заметны нечёткие границы, при этом объёмная доля белой пульпы (55.98%) выше доли красной (37.82%). Патологические изменения в печени (воспаление вблизи жёлчных протоков, очаги вакуолизации, расширение синусоидов печени, очаги клеток с признаками пикноза) имели небольшие распространение и выраженность. В почках у некоторых особей выявлены локализованные очаги воспаления и дегенерации почечных канальцев. Описанные морфологические особенности гистологической структуры печени, туловищной почки и селезёнки османа позволят в будущем проводить мониторинговые исследования, нацеленные на оценку состояния популяций эндемичных видов рыб водоёмов Горного Алтая, а также углубляют понимание морфологии и гистологии карпообразных (Cypriniformes).

Ключевые слова: эндемичные виды, морфология, морфометрия, гистопатология, карпообразные, Cypriniformes, Республика Алтай.

DOI: 10.7868/S3034514625050099

Алтайский осман Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879), представитель отряда карпообразных (Cypriniformes), принадлежит к эндемичным видам, населяющим водоёмы Западной Сибири и Монголии (Попов, 2013; Дгебуадзе и др., 2017). Для представителей

рода *Oreoleuciscus* характерно большое морфологическое разнообразие по множеству морфометрических признаков, а их систематическое положение и границы распространения по-прежнему остаются предметом дискуссий (Голубцов, Малков, 2007; Дгебуадзе и др., 2020).

Разнообразие морфоэкологических форм османов обусловлено разницей в условиях обитания и типах питания (Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский, Слынько, 2023). Низкая продуктивность ихтиоценов высокогорных водоёмов связана с малой величиной поглощённой энергии (Попов, 2013) и выступает ключевым фактором, определяющим пластичность питания и, как следствие, вариабельность морфоэкологических форм османов. Выделяют три формы алтайского османа Потанина: растительноядную, хищную и остроносую (Дгебуадзе и др., 2020). Данные формы различаются преимущественно по строению висцерального и осевого скелета черепа (Мироновский и др., 2018).

За последние десятилетия было опубликовано множество работ, посвящённых османам и направленных на изучение особенностей морфологии речных (Golubtsov et al., 1999; Bogutskaya, 2001; Дгебуадзе и др., 2017) и озёрных (Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2014, 2018) форм, активности пищеварительных ферментов, филогенетического положения (Батищева и др., 2011), распределения возрастных групп (Мироновский и др., 2019), а также паразитофауны (Lebedeva et al., 2020). При этом, насколько нам известно, отсутствуют исследования, рассматривающие микроанатомию и гистологию внутренних органов алтайского османа Потанина.

Гистологические показатели являются маркером, демонстрирующим воздействие различных антропогенных загрязнителей на организм животных. При изучении репрезентативной выборки они могут отражать общее состояние здоровья всей популяции в экосистеме (El-Khayat et al., 2018). В экотоксикологических исследованиях рыб чаще всего в качестве показательных органов используют жабры, печень и почки. Состояние тканей изучаемых органов отражает общий уровень метаболизма (печень), эффективность водно-солевого баланса и экскреции метаболитов (почка, жабры), а также особенности функционирования иммунитета и активности гемоцитопоэза (селезёнка, почка) (Reddy, Rawat, 2013; Yancheva et al., 2016; Никифоров-Никишин и др., 2023).

Даже у рыб одного семейства наблюдается большая вариабельность микроанатомической и гистологической структуры внутренних органов, обусловленная условиями обитания. По этой причине описание нормальной структуры и диапазонов значений для отдельных

экологически-важных и хозяйственно-ценных видов рыб имеет большое фундаментальное и прикладное значение (Rocha et al., 1995; He et al., 2021). Измерение гистоморфометрических параметров позволяет более точно отразить изменение состояния ткани, а также даёт возможность полноценного сравнения результатов с данными других исследователей (Rašković et al., 2016; Horalskyi et al., 2023). Изучение гистологической структуры органов алтайского османа Потанина как аборигенного вида рыб для водоёмов Западной Сибири даст возможность проводить мониторинговые исследования и углубит знания о строении тканей рыб отряда карпообразных.

Цель исследования — описать нормальную гистологическую структуру печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина с использованием комплекса морфометрических методов, а также дополнительно рассмотреть некоторые патологические изменения органов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объект исследования. Особи алтайского османа Потанина были выловлены из оз. Киделю (50°29'50.881" с.ш., 87°39'03.416" в.д.), расположенного в Улаганском районе Республики Алтай, Российская Федерация (рис. 1). Рыб отлавливали в сентябре 2021 г. жаберными сетями (размер ячеи 18–40 мм), устанавливаемыми в разных точках акватории озера на 12 ч. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика озера описана ранее (Никифоров-Никишин и др., 2023). Этот водоём отличается низким уровнем минерализации (152.2 мг/л), нейтральной реакцией среды (рН 6.6) и высоким содержанием кислорода (8.8 мг/л). Вылов рыб в озере проводят исключительно в рекреационных целях.

Видовую идентификацию османа выполняли с использованием данных, приведённых в работе Дгебуадзе с соавторами (2020). Доминирующим видом в составе ихтиоценов озера являлся алтайский осман Потанина (81.6%) (рис. 2), доля пеляди *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) и радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) в уловах составляла ~8.0% для каждого вида, единично встречался сибирский усатый голец *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) (2.4%). У особей османа измеряли стандартную длину (*SL*), массу тела, а также определяли возраст по чешуе (Правдин, 1966). Также оценивали состояние зрелости гонад и содержимое кишечника (Руководство ..., 1961).

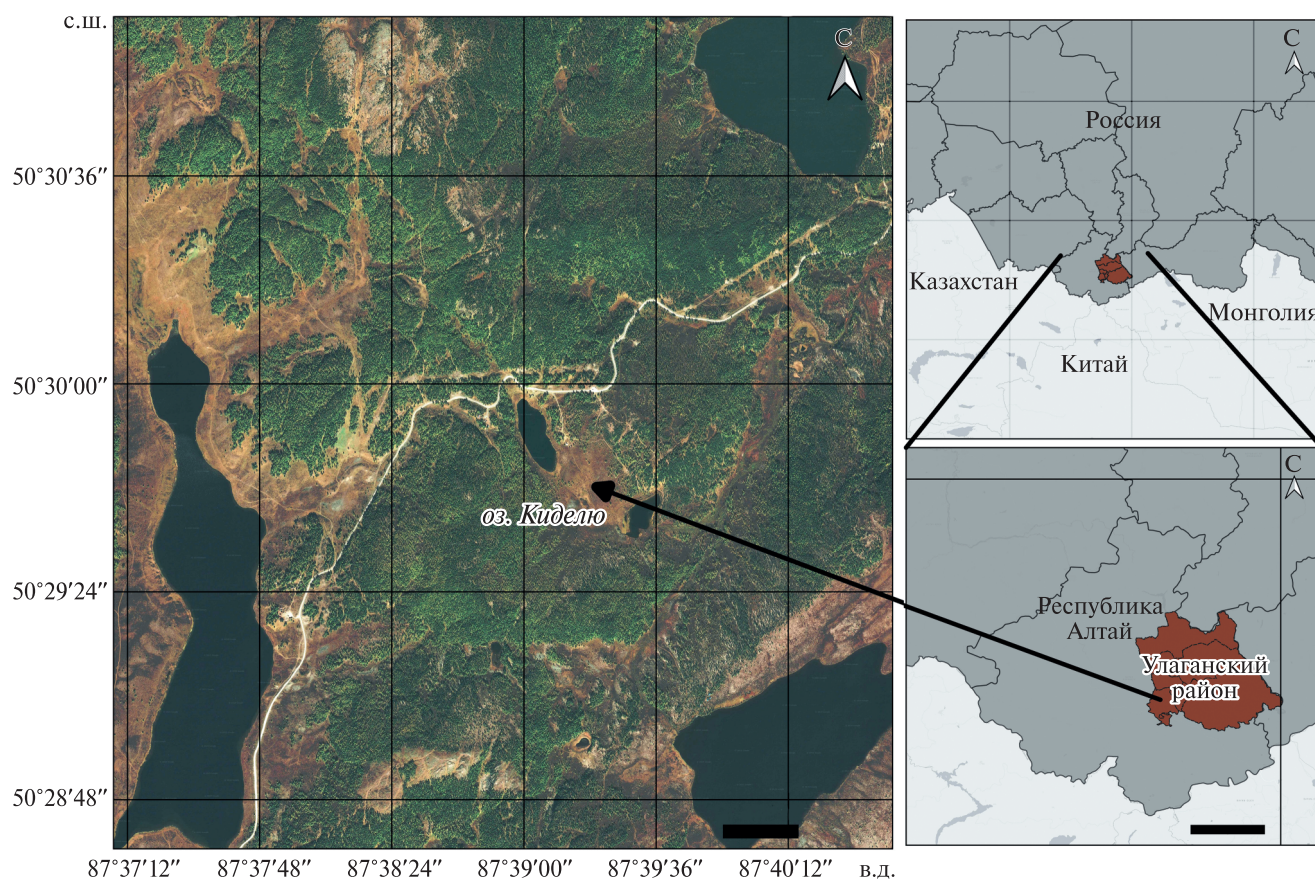


Рис. 1. Местоположение оз. Киделью. Масштаб выносок: малой — 100 км, крупной — 400 м.



Рис. 2. Алтайский осман Потанина *Oreoleuciscus potanini* SL 9.2 см, массой 13.4 г в возрасте 3+ из оз. Киделью. Автор фото Н.И. Кочетков.

Гистологическое исследование. Для приготовления гистологических препаратов у 10 экз. османа в возрасте 3+ отбирали образцы тканей печени, краниальной части туловищной почки и селезёнки. Пробы ткани массой 2–5 г фиксировали 24 ч в растворе Дэвидсона, затем переносили в 70%-ный этанол до дальнейшего исследования. Полученные образцы тканей обезживали в серии градуированных спиртов и заливали в парафин. Из образцов тканей

изготавливали серийные срезы — по три среза с одного образца. Всего было изготовлено 90 гистологических срезов ткани. Окрашивание проводили гематоксилином и эозином. Подготовка и окрашивание гистологических срезов соответствовали общепринятой методике (Suvarna et al., 2018). Полученные препараты просматривали под световым микроскопом Olympus BX53 (“Olympus Corp.”, Япония) с окулярными насадками CarlZeiss ERc 5s (“Zeiss”, Германия)

и ToupCam 16.0 MP (“ToupTek Photonics”, Китай) и использованием программного обеспечения ZEN lite (“Zeiss”, Германия) и ToupCam view 16.0 (“ToupTek Photonics”, Китай).

Гистоморфометрические и стереометрические показатели. С использованием программы Fiji ImageJ2 v2.15.0 (Schindelin et al., 2012) измеряли и рассчитывали следующие гистоморфометрические параметры ткани. В печени — площадь, периметр, диаметр ядра и гепатоцита; площадь цитоплазмы гепатоцита, отношение площади и периметра ядра к площади и периметру гепатоцита, ширину синусоидов, а также плотность клеток на 100 мкм². В почках — площадь почечного тельца, клубочка капилляров, Боуменова пространства; высоту эпителия, диаметр просвета проксимального и дистального канальцев, площадь ядер проксимального и дистального канальцев. Для расчёта площади среза клубочка капилляров измерения проводили по висцеральному эпителию (внешний контур капилляров), площади почечного тельца — по париетальному эпителию. Площадь Боуменова пространства высчитывали как разницу между площадью почечного тельца и площадью клубочка капилляров. Высоту эпителия канальцев измеряли перпендикулярно базальной мембране в нескольких случайных точках на каждом канальце. Дополнительно рассчитывали объём ядра гепатоцита: $V_{\text{яг}} = 4/3 \times \pi r^3$, где r — радиус ядра; и округлость ядра гепатоцита: $C_{\text{яг}} = 4\pi \times \text{площадь ядра} / \text{периметр ядра}^2$ (Rodrigues et al., 2017). Подробное описание измеряемых морфометрических параметров приведено в более ранних исследованиях (Smorodinskaya et al., 2023; Кочетков и др., 2024).

Объёмные доли морфофункциональных единиц органов определяли методом точечного подсчёта с модификациями (Rocha et al., 1997; Автандилов, 2002). Десять снимков ткани с увеличением $\times 400$ накладывали друг на друга с применением цифровых решёток с 300 пересечениями. Затем встречаемость морфофункциональных единиц (VD , %) оценивали по формуле: $VD = (SI \times 100) / AI$, где SI — число пересечений, подсчитанных для каждой структуры, AI — общее число пересечений. Для каждого органа были выделены следующие структуры: гепатоциты, синусоидные капилляры, артерии, вены, жёлчные протоки печени; гемопоэтическая ткань, проксимальные и дистальные канальцы, почечные тельца, собирательные трубочки, сосуды и меланомacroфагальные центры (ММЦ) почки; белая и красная пульпа, сосуды, эллипсо-

иды и ММЦ селезёнки. Для оценки объёмных долей использовали программу QuPath v. 0.5.1 (Bankhead et al., 2017).

Статистическая обработка. Данные анализируемых показателей представлены в виде средних значений и стандартных отклонений. Статистическую обработку проводили с использованием программных сред R v 4.4.1 (<https://www.r-project.org/>) и RStudio (<http://www.rstudio.com/>). Графики построены с применением GraphPad Prism software v. 9.0 (“GraphPad”, США). Распределение данных и однородность вариаций оценивали с использованием тестов Шапиро–Уилка и Левена. Для морфометрических параметров значения ранжировали, а высокие величины (выше 97.5-го процентиля) и низкие (ниже 2.5-го) отбрасывали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерно-массовые показатели и ихтиопатологическое состояние. Наиболее представленной возрастной группой алтайского османа Потанина были особи в возрасте 3+ (85.3%), также в уловах единично встречались экземпляры в возрасте 4+...7+. Масса османа по возрастным группам варьировала в пределах 8.3–166.0 г, средняя SL — 9.2–23.6 см. Самки составили 38.8% уловов, самцы — 61.2%. Средняя масса четырёхлеток составляла 18.3 ± 2.0 г, SL — 9.2 ± 0.1 см.

Клинический осмотр османов не выявил внешних повреждений и признаков бактериальных инфекций. В висцеральной полости некоторых рыб единично обнаруживали плоских червей (Plathelminthes) из классов Monogenea и Trematoda. В составе пищевого комка рыб присутствовали различные водоросли (Algae), а также личинки хирономид (Chironomidae). У некоторых особей в кишечнике отмечали жаброногих ракообразных (Branchiopoda). Состояние внутренних органов было в норме. Печень имела тёмно-коричневую окраску, независимо от пола и возраста. Наблюдалось минимальное количество жировых отложений, преимущественно представленных в виде тяжёлой вдоль кишечника. Гонады четырёхлеток были II–III стадии зрелости, более взрослых особей (4+...7+) — III стадии.

Микроанатомия и гистология печени. Печень алтайского османа Потанина располагалась краниально по отношению к переднему отделу кишечника и вентрально к плавательному пу-

зырю. Орган имел две доли. Правая занимала участок под краниальной частью плавательного пузыря, левая прилежала к стенкам брюшной полости и частично закрывала переднюю часть кишечника.

На срезах печени (рис. 3а–3ж) просматривались гепатоциты, организованные в анастомотические доли, разделённые синусоидными капиллярами (рис. 3а); жёлчные протоки, включающие слой цилиндрического эпителия и толстую гладкомышечную стенку (рис. 3б), а также вены и артериолы, выстланные

эндотелиальными клетками и отличающиеся развитием стенки (рис. 3а, 3г). Гепатоциты располагались в несколько слоёв, синусоидные капилляры были слегка расширены и соединялись в перилобулярных и центролобулярных сосудах, что характерно для шнуровидной формы гепатоцито-синусоидальных структур печени рыб (рис. 3в). Клетки печени многогранной формы имели плотную эозинофильную цитоплазму и круглое ядро с отчётливо заметным ядрышком (рис. 3г). В паренхиме органа были выявлены следующие билиарные структуры: изолирован-

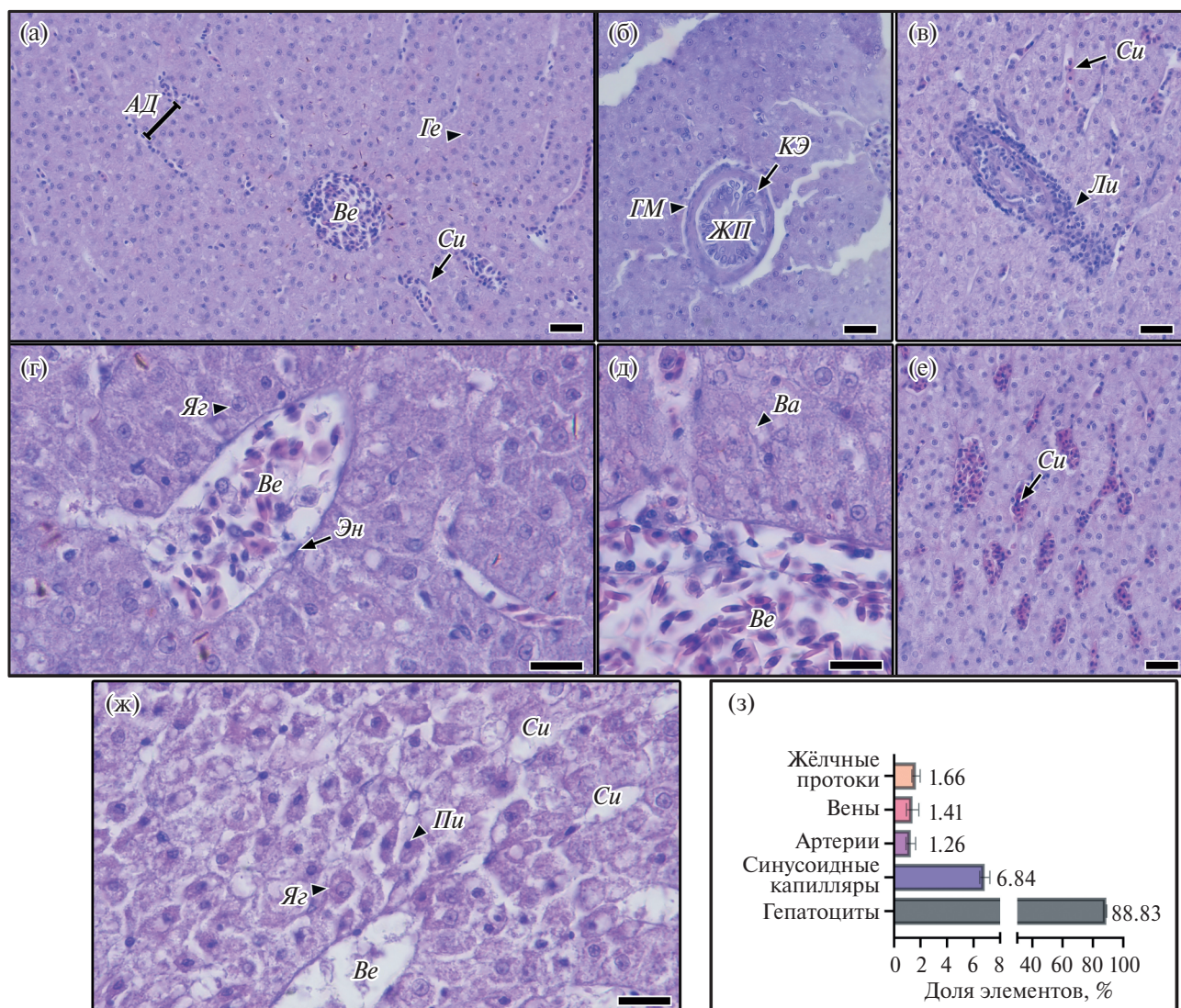


Рис. 3. Гистологическая структура печени алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini*: а, б — срезы органа с различными основными структурными элементами ткани; в–ж — нарушения и изменения в ткани органа; з — объёмные доли морфофункциональных элементов печени. АД — анастомотическая доля и её границы (I), Ва — очаг вакуолизации, Си — синусоидный капилляр, Ве — венола, Ге — гепатоцит, ГМ — гладкая мускулатура, ЖП — жёлчный проток, КЭ — кубический эпителий, Ли — лимфоцит, Яг — ядро гепатоцита. Эн — эндотелий, Пи — пикноз. Масштаб, мкм: а–в, е — 25; г, д, ж — 15. Здесь и на рис. 4, 5: окраска гематоксилином и эозином; (I) — стандартное отклонение.

ная (рис. 3б), представленная только жёлчным протоком, без сосудов, и билиарно-венозная, в которой жёлчный проток сопровождается венозой.

Среди гистопатологических изменений можно отметить: воспаление вблизи жёлчных протоков, выраженное в виде скопления мононуклеарных лейкоцитов (рис. 3в); фокальные очаги вакуолизации гепатоцитов с характерными для гидропической дистрофии хромофобными участками цитоплазмы (рис. 3д); существенное расширение синусоидов печени, заполненных форменными элементами крови, наблюдаемое у некоторых особей (рис. 3е); отдельные очаги клеток с признаками пикноза, преимущественно расположенные вблизи сосудов (рис. 3ж).

Результаты оценки относительной встречаемости морфофункциональных элементов печени отражены на рис. 3з. Паренхима органа преимущественно состояла из гепатоцитов (88.83%), разделённых синусоидными капиллярами (6.84%). Венозы и артериолы в совокупности занимали до 1.67% объёма печени.

Значения гистоморфометрических параметров ядра гепатоцита (площадь, периметр, диаметр) варьировали в пределах 2.50% (табл. 1). Площадь срезов ядер составляла 12.45–22.99 (в среднем 18.50 ± 0.41) мкм². Более значитель-

ная вариация (11.52%) была характерна для площади цитоплазмы гепатоцитов, которая в среднем составила 125.97 мкм². Расчётные морфометрические показатели (отношение периметра и площади ядра к периметру и площади гепатоцита, объём ядра гепатоцита, округлость гепатоцита) имели минимальный разброс значений. Ширина синусоидов составляла 3.75–14.80 (в среднем 7.50) мкм, плотность клеток — 22.01 шт. на 100 мкм² паренхимы органа.

Микроанатомия и гистология туловищной почки. Почки алтайского османа Потанина, состоящая из двух долей, прилежала к позвоночнику. Для гистологического исследования отбирали краниальную часть органа, так как для неё характерно совмещение экскреторной и гемопоэтической функций.

На гистологических срезах почки были различимы отделы нефрона — почечное тельце, проксимальный и дистальный канальцы (рис. 4а). На препаратах также присутствовали собирательные трубочки, гемопоэтическая ткань и некротические артериолы и капилляры, а также меланомакрофаги и меланомакрофагальные центры, отличающиеся характерной жёлтой окраской (рис. 4б). Снаружи почка была покрыта соединительнотканной капсулой, в состав которой входило большое число меланофоров (рис. 4а).

Таблица 1. Гистоморфометрические параметры печени алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini*

Параметр	$M \pm SD$	min	max	CV
Площадь ядра гепатоцита, мкм ²	18.50 ± 0.41	12.45	22.99	2.22
Периметр ядра гепатоцита, мкм	15.62 ± 0.16	13.07	17.44	1.02
Диаметр ядра гепатоцита, мкм	9.45 ± 0.09	7.39	11.46	0.95
Периметр гепатоцита, мкм	41.80 ± 2.62	31.93	56.29	6.27
Площадь гепатоцита, мкм ²	125.97 ± 12.13	75.06	225.97	9.63
Площадь цитоплазмы гепатоцита, мкм ²	107.46 ± 12.38	58.84	207.95	11.52
Отношение площади ядра к площади гепатоцита	0.15 ± 0.01	0.08	0.23	6.67
Отношение периметра ядра к периметру гепатоцита	0.38 ± 0.03	0.27	0.48	7.89
Объём ядра гепатоцита, мкм ³	458.58 ± 11.65	211.50	788.26	2.54
Округлость гепатоцита	0.95 ± 0.01	0.90	0.97	0
Ширина синусоидов, мкм	7.50 ± 0.47	3.75	14.80	6.27
Плотность клеток, кл/100 мкм ²	22.01 ± 0.56	14.00	28.00	2.54

Примечание. Здесь и в табл. 2: $M \pm SD$ — среднее значение и стандартное отклонение; min, max — минимальное и максимальное значение; CV — коэффициент вариации.

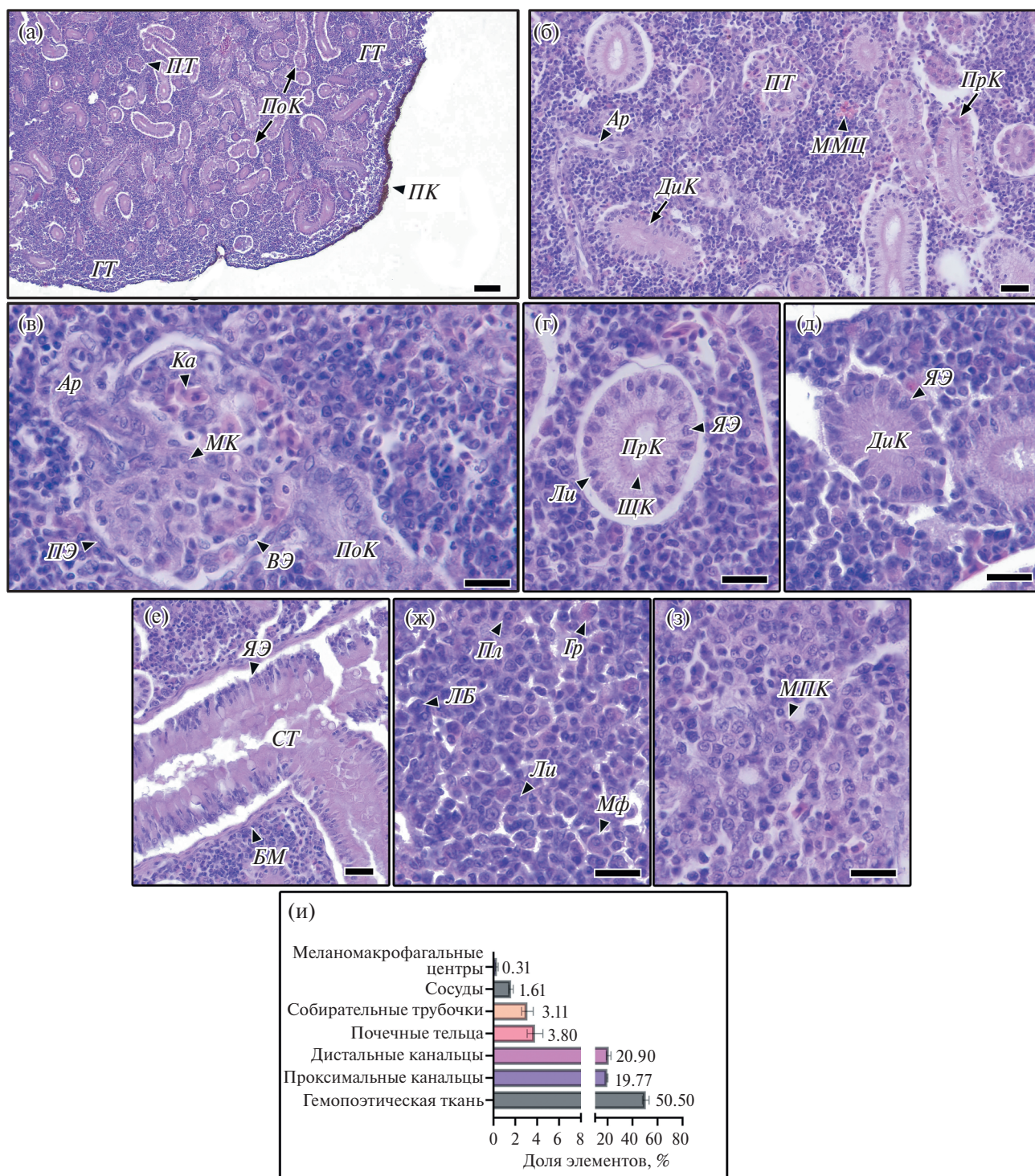


Рис. 4. Гистологическая структура туловищной почки алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini*: а, б — срезы органа с различными основными структурными элементами ткани; в — почечное тельце с видимым артериальным и мочевым полюсом; г, д — общий вид дистального и проксимального почечных каналцев; е — собирательная трубочка с выраженной базальной мембраной; ж, з — гемопозитическая ткань с различными клеточными элементами; и — объёмные доли морфофункциональных элементов туловищной почки. *ПТ* — почечное тельце, *ПТ* — почечное тельце, *ГТ* — гемопозитическая ткань, *ПК* — почечная капсула, *ПоК* — почечные каналцы, *Ар* — артериола, *ДиК* — дистальный каналец, *ММЦ* — меланомакрофагальный центр, *ПрК* — проксимальный каналец, *Ка* — капилляр, *МК* — мезангиальная клетка, *ПЭ* — париетальный эпителий, *ВЭ* — висцеральный эпителий, *Ли* — лимфоцит, *ЩК* — щётчатая каёмка, *ЯЭ* — ядро эпителиоцита, *СТ* — собирательная трубочка, *БМ* — базальная мембрана, *Гр* — гранулоцит, *ЛБ* — лимфобласт, *Мф* — макрофаг, *Пл* — плазмочит, *МПК* — макрофагоподобная клетка. Масштаб, мкм: а — 100; б, в — 25; г–з — 15.

Почечное тельце состояло из клубочка капилляров и Боуеновой капсулы, формируемой из париетального и висцерального (подоциты) эпителиев (рис. 4в). Данные клетки имели плоское базофильное ядро и продолговатую форму. Этот отдел нефрона был сформирован приносящей артериолой (сосудистый полюс почечного тельца), клубочком из капилляров, а также плотной структурой, формируемой мезангиальными клетками и матриксом. Ближайший к мочевому полюсу почечного тельца отдел нефрона — проксимальный каналец — был сформирован цилиндрическим эпителием с умеренной хромофобностью, формирующим выраженную щётчатую каёмку. В центре каждого эпителиоцита было локализовано крупное ядро (рис. 4г). Эпителий дистальных канальцев обладал плотной цитоплазмой, меньшей площадью ядра, которое располагалось ближе к основанию клетки, апикальная часть не имела видимых микроворсинок (рис. 4д). В межклеточном пространстве эпителия проксимальных канальцев наблюдалась инфильтрация лимфоцитами. Собирательные трубочки были значительно больше почечных канальцев и образованы крупным цилиндрическим эпителием с толстой базальной мембраной (рис. 4е). Ядро у данных клеток располагалось у основания, а щётчатая каёмка отсутствовала.

В составе гемопоэтической ткани просматривались форменные элементы крови и отдельные гемопоэтические клетки-предшественники. Среди клеток на гистологических срезах можно было отчётливо идентифицировать лимфоциты с характерным базофильным ядром и неразличимой цитоплазмой; лимфобласты, имеющие крупное

ядро с дольками хроматина и умеренно окрашенную цитоплазму; плазмциты овальной формы с ядром, смещённым к периферии; гранулоциты с сегментированным и бобовидным ядром, а также моноциты, имеющие крупное бесформенное ядро и амфифильную цитоплазму (рис. 4ж).

В почке османа обнаруживались следующие патологические изменения: деградация отдельных почечных канальцев, выраженная в потере характерной структуры участка нефрона, и присутствие фокальных очагов воспаления, сформированных макрофагоподобными клетками и лимфоцитами (рис. 4з).

Среди морфофункциональных элементов почки наибольшую объёмную долю имела гемопоэтическая ткань (50.50%), проксимальные и дистальные канальцы составляли соответственно 19.77 и 20.90% объёма органа (рис. 4и). Почечные тельца и собирательные трубочки занимали в сумме 6.91%.

Результаты измерения морфометрических параметров элементов ткани туловищной почки представлены в табл. 2. Площадь клубочка капилляров составляла 2105.90 мкм², а общая площадь почечного тельца — 3082.90 мкм². При этом площадь Боуенова пространства существенно варьировала в пределах 103.00—1939.00 мкм². Морфологические различия между проксимальными и дистальными канальцами прослеживались по высоте эпителия (14.21 против 11.36 мкм) и площади ядра эпителия (17.75 против 9.96 мкм²). При этом средние значения диаметров просветов были довольно сходными для двух отделов нефрона.

Таблица 2. Гистоморфометрические параметры нефронов туловищной почки алтайского османа *Potania oreoleuciscus potanini*

Параметр	$M \pm SD$	min	max	CV
Площадь клубочка капилляров, мкм ²	2105.9 ± 73.3	1254.0	3618.2	3.48
Площадь почечного тельца, мкм ²	3082.9 ± 121.0	2176.4	4779.9	3.92
Площадь Боуенова пространства, мкм ²	976.9 ± 115.4	103.0	1939.0	11.82
Высота эпителия проксимальных канальцев, мкм	14.21 ± 0.35	9.66	27.19	2.46
Площадь ядра эпителия проксимальных канальцев, мкм ²	17.75 ± 0.93	8.08	36.32	5.24
Диаметр просвета проксимальных канальцев, мкм	7.74 ± 0.22	5.81	12.98	2.84
Высота эпителия дистальных канальцев, мкм	11.36 ± 0.85	6.59	17.20	7.48
Площадь ядра эпителия дистальных канальцев, мкм ²	9.96 ± 0.70	4.35	16.35	7.03
Диаметр просвета дистальных канальцев, мкм	8.92 ± 0.31	4.00	13.74	3.48

Микроанатомия и гистология селезёнки. Селезёнка алтайского османа Потанина располагалась в средней части брюшной полости на включающем крупные сосуды мезентериуме, прилегая к кишечнику. Орган имел продолговатую форму.

При малом увеличении в структуре селезёнки просматривались красная и белая пульпа, с нечёткими границами; ретикулярная ткань, образующая строму органа в виде отдельных узелков (трабекул), ограничивающих ткань; сосуды, преимущественно представленные артериолами (рис. 5а). При большем увеличении просматривались красная пульпа, в состав которой входили сосуды и капилляры, из-за чего данная зона имела менее плотный вид; белая пульпа, представленная лимфоидными клетками, отдельными меланомacroфагами и меланомacroфагальными центрами, расположенными в ретикулярной строме (рис. 5б). Капсула селезёнки состояла из одного слоя кубовидного эпителия и тонкого слоя соединительной ткани (рис. 5а, 5в). В паренхиме органа обнаружива-

лись ретикулярные волокна, сформированные ретикулярными клетками (фибробластами); эритроциты разных стадий зрелости; лимфоциты и моноциты (рис. 5в). Эллипсоиды селезёнки, входящие в состав белой пульпы, были представлены узкими капиллярами с толстой стенкой из ретикулярных волокон (рис. 5г). В просвете эллипсоидов были различимы отдельные эритроциты. Сосуды, входящие в состав белой пульпы, имели толстую стенку из соединительной ткани, в составе которой просматривались отдельные фибробласты (рис. 5д). Вблизи сосудов были различимы единичные моноциты и меланомacroфаги.

Объёмная доля белой пульпы (55.98%) в селезёнке превышала таковую красной (37.82%). Доля сосудов составляла 4.99% объёма органа (рис. 5е).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для проведения экотоксикологических исследований необходимо иметь представление

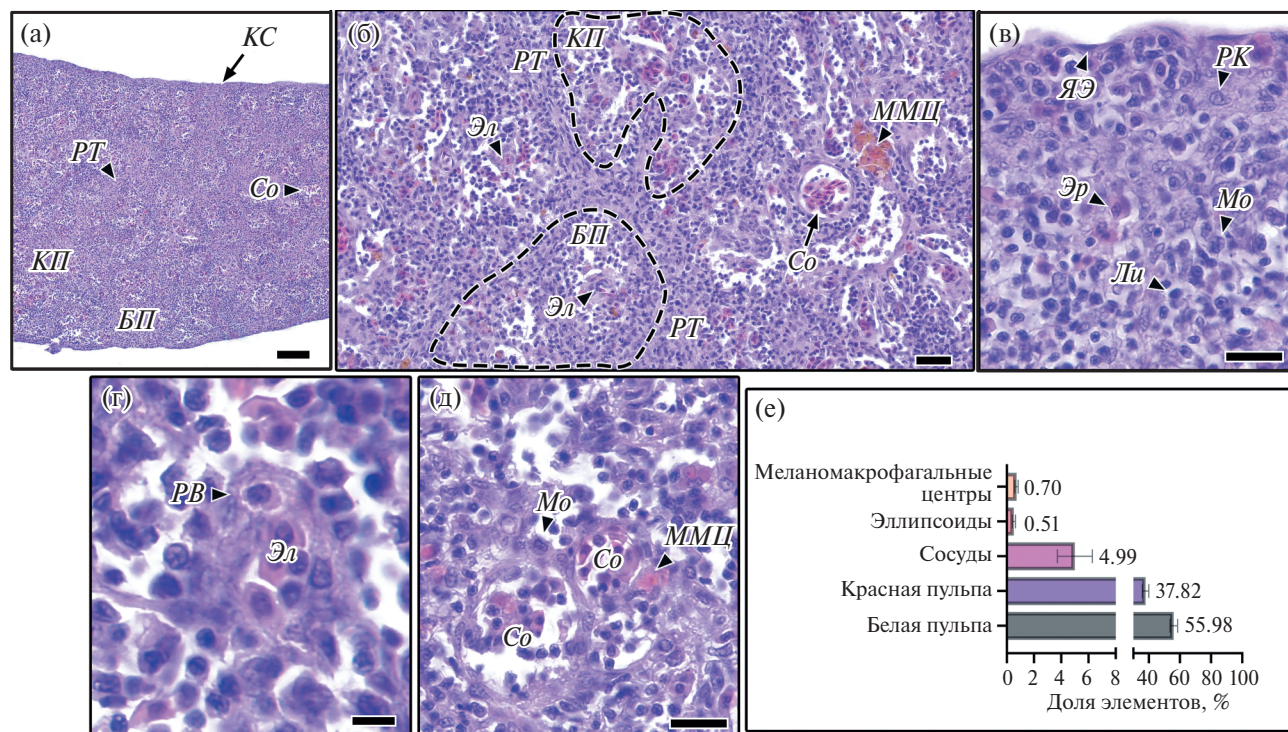


Рис. 5. Гистологическая структура селезёнки алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini*: а, б — срезы органа с различными основными структурными элементами ткани; в — ретикулярные клетки, формирующие строму органа, а также клеточные элементы крови; г — окружённый ретикулярным волокном эллипсоид, д — сосуды и прилегающие элементы ткани, е — объёмные доли морфофункциональных элементов селезёнки. БП — белая пульпа, КП — красная пульпа, КС — капсула селезёнки, РТ — ретикулярная ткань, Со — сосуд, Эл — эллипсоид, ММЦ — меланомacroфагальный центр, Ли — лимфоцит, Мо — моноцит, РК — ретикулярная клетка, Эр — эритроцит, ЯЭ — ядро эпителиоцита, РВ — ретикулярное волокно, (---) — части белой и красной пульп. Масштаб, мкм: а — 100, б — 25; в, д — 15; г — 5.

о нормальной структуре органов для сравнения её с органами, подверженными негативному воздействию (Kaptaner et al., 2021; Horalskyi et al., 2023). В настоящем исследовании приведены данные о строении печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина. Рыб вылавливали в озере, почти не подверженном антропогенному воздействию (за исключением рекреационного использования). Помимо этого для изучения отбирали особей младших возрастных групп, на состояние здоровья которых в меньшей степени могли отразиться продолжительность жизни и внешние факторы среды (паразиты, заболевания, возрастные изменения, половое созревание). Таким образом, описанные результаты гистологических исследований могут быть использованы в качестве морфологической нормы для данного вида рыб (Alves et al., 2021).

Печень является мультифункциональным органом, который помимо метаболической функции также участвует в детоксикации, продуцировании вителлогенина, депонировании жиров и углеводов (Bruslé, Anadon, 1996). Приведённые данные по гистологической структуре печени османа совпадают с ранее представленными сведениями для других видов рыб: плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) (Пронина и др., 2014), гибрида двух видов ложноплоскорогов *Pseudoplatystoma reticulatum* × *P. corruscans* (Rodrigues et al., 2017), золотой дорадо *Salminus brasiliensis* (Cuvier, 1816) (Alves et al., 2021), серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 и пёстрого толстолобика *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845) (Horalskyi et al., 2023), белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) (Mokhtar, 2018), а также бразильского земледея *Geophagus brasiliensis* (Quoy et Gaimard, 1824), сома-нижнерота *Hypostomus francisci* (Lütken, 1874) и малабарского хоплиаса *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Sales et al., 2017). Наибольшее сходство строения печени османа наблюдается с карпообразными (плотва, карп, толстолобик и другие). Описанная в данной работе шнуровидная форма гепатоцито-синусоидальных структур османа характерна для окунеобразных (Perciformes) и карпообразных (Mokhtar, 2018), в свою очередь, трубчатая форма характерна для большинства лососеобразных (Salmoniformes) (Akiyoshi, Inoue, 2004). Помимо этого в печени алтайского османа Потанина было выявлено наличие только двух билиарных структур (Mokhtar, 2021) — изолированной и билиарно-венозной. Развитие билиарных структур у рыб крайне

разнится; так, для белого амура и дорадо было отмечено присутствие в печени полноценной печёночной триады, включающей жёлчную протоку, печёночную артерию и воротную вену (Mokhtar, 2018; Alves et al., 2021). Как предполагают Акийоши и Иноуэ (Akiyoshi, Inoue, 2004), существует связь между развитием билиарных структур и филогенетическим статусом рыб.

Широко известно, что структура ткани печени зависит не только от видовой принадлежности рыб, но также от их физиологического состояния. В частности, для печени характерно снижение степени депонирования жиров и гликогена при наступлении нерестового сезона (Nunes et al., 2011) или появление вакуолизации при потреблении неполноценных белков (Ostaszewska et al., 2018). Зафиксированные в нашей работе очаги гидропической дистрофии и пикноза гепатоцитов, вероятнее всего, связаны с дисбалансом в питании рыб ввиду ограниченности пищевых ресурсов. В свою очередь, воспаление жёлчных протоков, выявленное у некоторых особей, может быть следствием паразитарной инвазии, так как некоторые виды трематод (взрослые и личиночные формы) способны нарушать работу гепатобилиарной системы (Ермоленко, Беспрозованных, 1987). В частности, у отобранных для исследования рыб мы отмечали единичных плоских червей из класса Trematoda, что совпадает с результатами паразитологического исследования, проведённого Лебедевой с соавторами (Lebedeva et al., 2020).

Туловищная почка рыб совместно с жабрами и кишечником ответственна за поддержание водно-солевого баланса в организме, а также выполняет функцию экскреции различных метаболитов и ксенобиотиков (Yancheva et al., 2016). На уровне ткани почка представлена комплексной структурой, включающей как элементы экскреторной системы (нефрон), так и участки, в которых развиваются форменные элементы крови (гемопозитическая ткань). Гистологическое строение почки алтайского османа Потанина в целом сходно с таковым у других представителей костистых рыб (Resende et al., 2010; Oğuz, 2015; Kaptaner et al., 2021). Так же, как у данио *Danio rerio* Hamilton, 1822 — представителя отряда карпообразных, у османа именно проксимальный отдел нефрона имеет более развитую щёточную каёмку (Da Cunha, Brito-Gitirana, 2020; Smorodinskaya et al., 2023). При этом у лососёвых рыб, в частности у кумжи *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, с использованием

электронной микроскопии было чётко показано отсутствие щёточной каёмки у дистальных канальцев (Flerova et al., 2022). Развитые микроворсинки эпителия почечных канальцев увеличивают площадь реабсорбции и защищают клетку от фильтрата. Продемонстрированное различие в морфологии и морфометрии почечных канальцев, вероятно, связано с различной метаболической активностью отделов нефрона как адаптации к характерным условиям водной среды.

Выявленные у некоторых изученных особей очаги воспаления в почке могут быть связаны с клиническими бактериальными и паразитарными инвазиями, которые привели к развитию хронического воспалительного процесса в ткани (Yancheva et al., 2016). На это также указывает деградация отдельных почечных канальцев, что чаще всего является следствием механических повреждений нефрона или действия токсических веществ в фильтрате. В ряде работ, посвящённых изучению естественных популяций рыб, уже отмечали схожие патологические изменения (Шуман и др., 2019; Gashkina et al., 2022). Указанные авторы связывали их с действием различных поллютантов.

Селезёнка является одним из центральных органов гемопоэза у рыб. Помимо кроветворной и иммунной функций она также участвует в фильтрации и удалении чужеродных агентов или отработанных клеток крови (Björge, Koppang, 2022). Вариабельность гистоморфометрических параметров селезёнки среди разных рыб проявляется в развитии красной и белой пульпы, эллипсоидов, распространённости меланомакрофагальных центров и организации стромы (Rebok et al., 2011; Sales et al., 2017; He et al., 2021; Kaptaner et al., 2021; Björge, Koppang, 2022). У алтайского османа Потанина селезёнка имеет явную узловую организацию, при которой соединительнотканые трабекулы разделяют паренхиму органа на отдельные дольки. Подобную организацию структуры органа отмечали у сома-нижнерота (Sales et al., 2017). При этом у османа отсутствовали чёткие границы между красной и белой пульпами, что также было описано у тарека *Alburnus tarichi* (Güldenstädt, 1814) (Kaptaner et al., 2021). Обратная картина наблюдалась у нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), у которой в селезёнке не просматривалась строма, а красная и белая пульпы имели чёткие границы (He et al., 2021).

Меланомакрофагальные центры являются частью иммунной системы и участвуют в презентации антигенов, а также в фагоцитозе, разрушении, детоксикации и переработке эндогенных и экзогенных материалов (Agius, Roberts, 2003). В литературе широко освещена связь между распространённостью/размерами ММЦ и токсическим действием поллютантов (Пронина и др., 2014; Sales et al., 2017; Raibeemol, Chitra, 2020). У исследованных особей алтайского османа ММЦ были локализованы преимущественно в селезёнке и не образовывали крупных скоплений. Отмечается, что крупные ММЦ ассоциированы с иммунным ответом, в свою очередь, малые ММЦ выполняют функции депонирования железа, а также метаболизма меланина и липофусцина (Пронина и др. 2014).

Описанные морфогистологические особенности печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина позволят в будущем проводить мониторинговые исследования, нацеленные на оценку состояния популяций эндемичных видов рыб водоёмов Горного Алтая, а также углубляют понимание морфологии и гистологии рыб отряда карпообразных. В дальнейших исследованиях необходимо уделить внимание строению других иммунных органов и тканей османа, например, тимуса, головной почки и лимфоидных тканей, ассоциированных со слизистыми.

ВЫВОДЫ

1. Паренхима печени алтайского османа Потанина организована в виде гепатоцито-синусоидальных структур шнуровидной формы. Среди билиарных структур выявлены изолированная и билиарно-венозная. Патологические изменения (воспаление вблизи жёлчных протоков, очаги вакуолизации, расширение синусоидов печени, очаги клеток с признаками пикноза) имели небольшое распространение и выраженность.

2. Туловищная почка алтайского османа Потанина включала почечное тельце, проксимальный и дистальный канальцы, собирательные трубочки и гемопоэтическую ткань. Отделы нефрона имели чёткие морфологические различия, выраженные в площади ядра и высоте эпителия, развитии щёточной каёмки и толщине базальной мембраны. Среди патологических изменений у некоторых особей отмечены локализованные очаги воспаления и деградации почечных канальцев.

3. Селезёнка алтайского османа Потанина имела явную узелковую организацию стромы и слабые границы между красной и белой пульпами. Распространённость и выраженность меланомacroфагальных центров на срезах органа была низкой.

4. Использование комплекса гистоморфометрических методов, включающих измерение отдельных клеточных, тканевых и морфофункциональных структур, позволило представить подробную характеристику организации ткани печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Московского государственного университета технологий и управления. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования с животными проводили в соответствии с рекомендациями Местной комиссии по этике Учёного совета Московского государственного университета технологий и управления (разрешение № 3 от 01.03.2021 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Автандилов Г.Г. 2002. Основы количественной патологической анатомии: учебное пособие. М.: Медицина, 240 с.
- Батищева Н.М., Картавцев Ю.Ф., Богуцкая Н.Г. 2011. Филогенетический анализ алтайских османов рода *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae, Leuciscinae), основанный на исследовании нуклеотидных последовательностей гена цитохромоксидазы 1 (*Co-I*) // Генетика. Т. 47. № 10. С. 1335–1345.
- Голубцов А.С., Малков Н.П. 2007. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК, 164 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трёх озёр Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315–323.

Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2017. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // Докл. РАН. Т. 473. С. 250–253. <https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>

Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мэндсайхан Б., Слынько Ю.В. 2020. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // Докл. РАН. Науки о жизни. Т. 490. № 1. С. 85–89. <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>

Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. 1987. О патогенном влиянии некоторых метацеркарий трематод на пресноводных рыб юга Дальнего Востока // Паразитология. Т. 21. № 2. С. 159–162.

Кочетков Н.И., Никифоров-Никишин Д.Л., Сморodinская С.В. и др. 2024. Положительный опыт применения штамма *Lactobacillus brevis* 47f на рыболовно-биологические, гематологические и гистологические показатели молоди стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Рыб. хоз-во. № 4. С. 96–107. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-4-96-107>

Мироновский А.Н., Слынько Е.Е. 2023. Сравнительный анализ структуры морфологического разнообразия алтайских османов рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) популяций рек трёх водных систем Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 3. С. 274–281. <https://doi.org/10.31857/S0042875223030128>

Мироновский А.Н., Касьянов А.Н., Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Фенетические отношения и многомерные онтогенетические каналы экологических форм алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) озера Ногон (Котловина Больших Озёр, Монголия) // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 25–31. <https://doi.org/10.7868/S0042875214010081>

Мироновский А.Н., Слынько Ю.В., Касьянов А.Н., Горошкова Т.В. 2018. Сравнительный анализ изменчивости экологических форм алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) в озерах Айраг, Хяргас и Ногон (Западная Монголия) // Экология. № 3. С. 214–219. <https://doi.org/10.7868/S036705971803006X>

Мироновский А.Н., Маврин А.С., Кожара А.В., Слынько Ю.В. 2019. Фактор солёности в микроэволюции рыб и распределение возрастных групп алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) в озерах Айраг и Хяргас (Монголия) // Экология. № 3. С. 233–235. <https://doi.org/10.1134/S0367059719030107>

Никифоров-Никишин А.Л., Никифоров-Никишин Д.Л., Кочетков Н.И. 2023. Состояние изолированных популяций пеляди *Coregonus peled* горных озёр Алтая по гистологическим показателям и элементному составу хрусталика глаза // Биология внутр. вод. № 4. С. 527–540. <https://doi.org/10.31857/S0320965223040186>

- Попов П.А. 2013. О характере распределения рыб на территории Горного Алтая // Вестн. ТГУ. Биология. № 2 (22). С. 141–149.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пронина С.В., Батуева М.Д.-Д., Пронин Н.М. 2014. Характеристика меланомacroфаговых центров печени и селезёнки плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes: Cyprinidae) в озере Котокельское в период вспышки гаффской болезни // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 107–114.
<https://doi.org/10.7868/S004287521401010X>
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 264 с.
- Шуман Л.А., Селюков А.Г., Некрасов И.С., Кыров Д.Н. 2019. Гистопатологии и изменения репродуктивных показателей у пеляди *Coregonus peled* из бассейна Нижней Оби // Экология. № 4. С. 297–308.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719040140>
- Agius C., Roberts R.J. 2003. Melano-macrophage centres and their role in fish pathology // J. Fish Dis. V. 26. № 9. P. 499–509.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.2003.00485.x>
- Akiyoshi H., Inoue A. 2004. Comparative histological study of teleost livers in relation to phylogeny // Zool. Sci. V. 21. № 8. P. 841–850.
<https://doi.org/10.2108/zsj.21.841>
- Alves A.P.C., Pereira R.T., Rosa P.V. 2021. Morphology of the digestive system in carnivorous freshwater dourado *Salminus brasiliensis* // J. Fish Biol. V. 99. № 4. P. 1222–1235.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14821>
- Bankhead P., Loughrey M.B., Fernández J.A. et al. 2017. QuPath: open source software for digital pathology image analysis // Sci. Rep. V. 7. Article 16878.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-17204-5>
- Björger H., Koppang E.O. 2022. Anatomy of teleost fish immune structures and organs // Principles of fish immunology. Cham: Springer. P. 1–30.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-85420-1_1
- Bogutskaya N. 2001. A revision of Altai osmans of the genus *Oreoleuciscus* (Leuciscinae, Cyprinidae) with a description of a new species, *O. angusticephalus*, from River Kobdo (Hovd) system, West Mongolia // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 287. P. 5–43.
- Bruslé J., Anadon G.G. 1996. The structure and function of fish liver // Fish morphology. London: Routledge. P. 77–93.
<https://doi.org/10.1201/9780203755990-6>
- Da Cunha R.L.D., de Brito-Gitirana L. 2020. Effects of titanium dioxide nanoparticles on the intestine, liver, and kidney of *Danio rerio* // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 203. Article 111032.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111032>
- El-Khayat H.M.M., Abd-Elkawy S., Abou-Ouf N.A. et al. 2018. Biochemical and histological assessment of some heavy metals on *Biomphalaria alexandrina* snails and *Oreochromis niloticus* fish in Lake Burullus, Egypt // Egypt. J. Aquat. Biol. Fish. V. 22. № 3. P. 159–182.
<https://doi.org/10.21608/ejabf.2018.9737>
- Flerova E.A., Yurchenko V.V., Sapozhnikova Y.P. et al. 2022. Microanatomy and ultrastructure of kidney interstitial cells and nephron in brown trout (*Salmo trutta*) at different stages of the life cycle // Can. J. Zool. V. 100. № 3. P. 219–232.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0167>
- Gashkina N.A., Moiseenko T.I., Shuman L.A., Koroleva I.M. 2022. Biological responses of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) to reduced toxic impact: metal accumulation, haematological, immunological, and histopathological alterations // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 239. Article 113659.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113659>
- Golubtsov A.S., Berendzen P.B., Annett C.A. 1999. Morphological variation and taxonomic status of Altai osmans, *Oreoleuciscus*, from the upper reaches of the Ob River system // J. Fish Biol. V. 54. № 4. P. 878–899.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02039.x>
- He Y., Wang E., Wang K. et al. 2021. Morphology of the spleen in *Oreochromis niloticus*: splenic subregions and the blood-spleen barrier // Animals. V. 11. № 10. Article 2934.
<https://doi.org/10.3390/ani11102934>
- Horalskyi L.P., Demus N.V., Sokulskyi I.M. et al. 2023. Species specifics of morphology of the liver of the fishes of the Cyprinidae family // Regul. Mech. Biosyst. V. 14. № 2. P. 234–241.
<https://doi.org/10.15421/022335>
- Kaptaner B., Aykut H., Doğan E., Bostancı M. 2021. Histology of some major immune system organs in Lake Van fish *Alburnus tarichi* (Güldenstädt, 1814) (Cyprinidae) // Anat. Histol. Embryol. V. 50. № 5. P. 770–780.
<https://doi.org/10.1111/ahe.12723>
- Lebedeva D.I., Mendsaykhan B., Yakovleva G.A., Zaitsev D.O. 2020. Parasites of *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) from lakes of Khar Us Nuur National Park (Mongolia) // Nat. Conserv. Res. V. 5. Suppl. 2. P. 57–71.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2020.042>
- Mokhtar D.M. 2018. Cellular and stromal elements organization in the liver of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Micron. V. 112. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1016/j.micron.2018.06.006>
- Mokhtar D.M. 2021. Fish histology: from cells to organs. N.Y.: Apple Acad. Press, 442 p.
<https://doi.org/10.1201/9781003097419>
- Nunes C., Silva A., Soares E., Ganius K. 2011. The use of hepatic and somatic indices and histological information to characterize the reproductive dynamics of Atlantic sardine *Sardina pilchardus* from the Portuguese coast // Mar. Coast. Fish. V. 3. № 1. P. 127–144.
<https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556911>
- Oğuz A.R. 2015. A histological study of the kidney structure of Van fish (*Alburnus tarichi*) acclimated to highly alkaline

- water and freshwater // *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* V. 48. № 2. P. 135–144.
<https://doi.org/10.1080/10236244.2015.1004838>
- Ostaszewska T., Krajnik K., Adamek-Urbańska D. et al. 2018. Effect of feeding strategy on digestive tract morphology and physiology of lake whitefish (*Coregonus lavaretus*) // *Aquaculture*. V. 497. P. 32–41.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.021>
- Raibeemol K.P., Chitra K.C. 2020. Induction of immunological, hormonal and histological alterations after sublethal exposure of chlorpyrifos in the freshwater fish, *Pseudotroplus maculatus* (Bloch, 1795) // *Fish Shellfish Immunol.* V. 102. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2020.04.005>
- Rašković B., Čičovački S., Ćirić M. et al. 2016. Integrative approach of histopathology and histomorphometry of common carp (*Cyprinus carpio* L.) organs as a marker of general fish health state in pond culture // *Aquac. Res.* V. 47. № 11. P. 3455–3463.
<https://doi.org/10.1111/are.12795>
- Rebok K., Jordanova M., Tavciavska-Vasileva I. 2011. Spleen histology in the female Ohrid trout, *Salmo letnica* (Kar.) (Teleostei, Salmonidae) during the reproductive cycle // *Arch. Biol. Sci.* V. 63. № 4. P. 1023–1030.
<https://doi.org/10.2298/ABS1104023R>
- Reddy P.B., Rawat S.S. 2013. Assessment of aquatic pollution using histopathology in fish as a protocol // *Int. Res. J. Environ. Sci.* V. 2. № 8. P. 79–82.
- Resende A.D., Lobo-da-Cunha A., Malhão F. et al. 2010. Histological and stereological characterization of brown trout (*Salmo trutta* f. *fario*) trunk kidney // *Microsc. Microanal.* V. 16. № 6. P. 677–687.
<https://doi.org/10.1017/S1431927610093918>
- Rocha E., Monteiro R.A.F., Pereira C.A. 1995. Microanatomical organization of hepatic stroma of the brown trout, *Salmo trutta fario* (Teleostei, Salmonidae): a qualitative and quantitative approach // *J. Morphol.* V. 223. № 1. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052230103>
- Rocha E., Monteiro R.A.F., Pereira C.A. 1997. Liver of the brown trout, *Salmo trutta* (Teleostei, Salmonidae): a stereological study at light and electron microscopic levels // *Anat. Rec.* V. 247. № 3. P. 317–328.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0185\(199703\)247:3%3C317::AID-AR3%3E3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(199703)247:3%3C317::AID-AR3%3E3.0.CO;2-R)
- Rodrigues R.A., Saturnino K.C., Fernandes C.E. 2017. Liver histology and histomorphometry in hybrid sorubim (*Pseudoplatystoma reticulatum* × *Pseudoplatystoma corruscans*) reared on intensive fish farming // *Aquac. Res.* V. 48. № 9. P. 5083–5093.
<https://doi.org/10.1111/are.13325>
- Sales C.F., Silva R.F., Amaral M.G.C. et al. 2017. Comparative histology in the liver and spleen of three species of freshwater teleost // *Neotrop. Ichthyol.* V. 15. № 1. Article e160041.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160041>
- Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E. et al. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // *Nat. Methods.* V. 9. № 7. P. 676–682.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>
- Smorodinskaya S., Kochetkov N., Gavrilin K. et al. 2023. The Effects of acute bisphenol a toxicity on the hematological parameters, hematopoiesis, and kidney histology of zebrafish (*Danio rerio*) // *Animals.* V. 13. № 23. Article 3685.
<https://doi.org/10.3390/ani13233685>
- Suvarna S.K., Layton C., Bancroft J.D. 2018. Bancroft's theory and practice of histological techniques. S.I.: Elsevier, 557 p.
<https://doi.org/10.1016/C2015-0-00143-5>
- Yancheva V., Velcheva I., Stoyanova S., Georgieva E. 2016. Histological biomarkers in fish as a tool in ecological risk assessment and monitoring programs: a review // *Appl. Ecol. Environ. Res.* V. 14. № 1. P. 47–75.
https://doi.org/10.15666/aeer/1401_047075

**HISTOLOGICAL STRUCTURE OF LIVER, TRUNK KIDNEY
AND SPLEEN OF THE ALTAI OSMAN *OREOLEUCISCUS POTANINI*
(CYPRINIDAE) FROM THE ISOLATED POPULATION OF LAKE KIDELYU
(ALTAI REPUBLIC, RUSSIA)**

**N. I. Kochetkov^{1,*}, D. L. Nikiforov-Nikishin¹, G. A. Romanenko², D. G. Elizariyev²,
O. A. Cherenkov², V. A. Klimov¹, and K. V. Gavrilin³**

¹*Moscow State University of Technology and Management, Moscow, Russia*

²*Altai Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Barnaul, Russia*

³*National Fund for Environmental Protection and Development of the Far North and Similar Areas "Yakutia",
Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, Russia*

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

For the first time, histological structure and morphometric indices of the liver, trunk kidney and spleen of the Altai osman *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879) are presented. The liver parenchyma has hepatocyte-sinusoidal cord-shaped structure. The biliary structures are presented by isolated and biliary-venous. The sections of the nephron of the trunk kidney (proximal and distal tubules) and collecting tubules were morphologically clearly distinguished by the area of the nucleus and the height of the epithelium, the development of the brush border (limbus strigillatus) and the thickness of the basal membrane. The spleen structure is presented by connective tissue trabeculae representing the organ stroma. Fuzzy boundaries are noticeable between the red and white pulp, the volume fraction of the white pulp (55.98%) is higher than that of the red pulp (37.82%). Pathological changes in the liver (inflammation near the bile ducts, foci of vacuolization, expansion of the liver sinusoids, foci of cells with signs of pycnosis) were insignificant, both by distribution and degree of development. In the kidneys of some individuals, localized foci of inflammation and degradation of the renal tubules were detected. In the future, the described morphological features of the histological structure of the liver, trunk kidney and spleen of the Altai osman will allow to conduct monitoring studies aimed at assessing the state of populations of endemic fish species in the reservoirs of the Altai Mountains, and to deepen the understanding of the morphology and histology of carp-like fish (Cypriniformes).

Keywords: endemic species, morphology, morphometry, histopathology, Cypriniformes, Altai Republic.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.332.3(26.04)(262.5)(477.75)

**ОБНАРУЖЕНИЕ МОРСКОЙ СОБАЧКИ-ПАВЛИНА
SALARIA PAVO (BLENNIIDAE) В КЕРЧЕНСКОМ ПРОЛИВЕ
(КРЫМСКИЙ ПОЛУОСТРОВ) И НЕКОТОРЫЕ ЕЁ
ЭКОЛОГО-ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ**

© 2025 г. В. В. Шаганов^{1, *}

¹Научно-исследовательский центр пресноводной и солоноватоводной гидробиологии — филиал Института биологии южных морей РАН — НИЦ ПСГ ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: vshaganov@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.11.2024 г.

После доработки 12.02.2025 г.

Принята к публикации 14.02.2025 г.

Приведены сведения об обнаружении морской собачки-павлина *Salaria pavo* (Blenniidae) в Керченском проливе (Крымский п-ов), в котором ранее её не отмечали. Описаны эколого-поведенческие особенности особей этого вида в новом участке его обитания. Вероятной причиной расширения ареала морской собачки-павлина в северном направлении в Азово-Черноморском бассейне является повышение зимних температур в Керченском проливе, в результате чего здесь складываются благоприятные условия для зимовки вида.

Ключевые слова: морская собачка-павлин *Salaria pavo*, ареал, экология, поведение, Керченский пролив.

DOI: 10.7868/S3034514625050105

Морская собачка-павлин *Salaria pavo* (Risso, 1810) — типичный представитель демерсальных ихтиоценов узкой прибрежной зоны Чёрного моря. Этот вид наряду с другими представителями семейства Blenniidae относится к средиземноморским иммигрантам, проникшим в регион в период послеледникового потепления (Расс, 1993), и встречается здесь повсеместно (Васильева, 2007).

Сведения о присутствии этого вида в акваториях Керченского пролива и Азовского моря в литературе отсутствуют (Шаганов, Чепель, 2009; Дирипаско и др., 2011; Васильева, Лужняк, 2013). Также в процессе регулярных многолетних наблюдений за ихтиофауной прибрежного комплекса Керченского пролива, проводимых автором настоящего исследования с 1993 г., в районе Керченского п-ова морская собачка-павлин не отмечалась до 2021 г., в котором

она была впервые зарегистрирована в северной части Камыш-Бурунской бухты (Керченский пролив, Керченский п-ов). При последующих наблюдениях этот вид встречался постоянно вплоть до настоящего времени.

Цель данного сообщения — привести сведения о встречаемости и эколого-поведенческих особенностях морской собачки-павлина в северной части Керченского пролива у Крымского побережья и проанализировать возможные причины расширения её ареала в Азово-Черноморском бассейне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июле–августе 2021–2022 гг., в июле–ноябре 2023 г. и в августе 2024 г. на глубинах 0.1–2.0 м на пяти участках в пределах акватории Камыш-Бурунской бухты (рис. 1). Участки 1 (45°18'06" с.ш., 36°27'39" в.д.) и 2



Рис. 1. Карта-схема района исследований: (о) — участки (1–5) сбора материала и их месторасположение (▲). Координаты участков приведены в рубрике “Материал и методика”.

(45°17'58" с.ш., 36°27'02" в.д.) располагались в северной открытой части бухты. Участки 3 (45°17'31" с.ш., 36°25'38" в.д.) и 4 (45°17'03" с.ш., 36°25'03" в.д.) — в центральной части бухты в зоне железобетонного волнолома. Участок 5 (45°15'20" с.ш., 36°25'39" в.д.) — в южной кутовой части бухты в устье обводного канала.

Биотопы обитания и эколого-поведенческие особенности морской собачки-павлина исследовали с использованием стандартных методов подводных визуальных учётов рыб (Harmelin-Vivien et al., 1985; Samoilys, Carlos, 2000; Labrosse et al., 2002). Одновременно осуществляли фото- и видеорегистрацию местообитаний и особенностей распределения и поведения особей вида с применением подводной цифровой камеры Olympus Tough TG-4 (“Olympus”, Китай).

Видовую идентификацию *Salaria pavo* проводили по комплексу характерных диагностических признаков (Световидов, 1964; Васильева, 2007; Orlando-Bonaca, Lipej, 2010), используя

свежевыловленных особей (22 экз.) и результаты подводной фото- и видеофиксации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характерной особенностью морской собачки-павлина является в среднем значительно более крупный размер половозрелых самцов по сравнению с самками. Абсолютная длина тела самцов из уловов составляет 8.4–13.3 см, стандартная — 7.3–11.7 см; самок соответственно — 9.0–10.9 и 7.7–9.5 см.

В районе исследований морскую собачку-павлина отмечали с июля по ноябрь при температуре воды 15–29°C на глубинах 0.1–1.0 м, но преимущественно в пределах 0.2–0.5 м. Взрослые особи в указанном диапазоне глубин не проявляют заметного пространственного разобщения по половому признаку. Однако сеголетки данного вида отдают предпочтение глубинам 0.1–0.2 м и распределяются относительно обособленно.

Морская собачка-павлин в пределах своего биотопа держится на участках дна с разнообразными укрытиями, необходимыми для реализации форм пассивно-оборонительного поведения и в качестве нерестового субстрата.

Наибольшим постоянством использования укрытий и длительностью пребывания в них отличаются нерестовые самцы данного вида. На участках с естественным крупнообломочным грунтом и в зоне железобетонного волнолома они максимально используют подходящие расщелины и полости для устройства гнёзд (рис. 2а), в которых пребывают большую часть времени. При отсутствии естественного крупнообломочного грунта самцы в качестве нерестового субстрата используют обломки бетонных конструкций, а также занимают полости в прибрежном, сформированном плотными глинистыми породами, подводном склоне обводного канала (рис. 2б).

Молодь и самки морской собачки-павлина, по данным наблюдений, держатся более открыто. Большую часть времени они проводят на поверхности субстрата (рис. 2в). Будучи потревоженными, используют любые случайные ближайшие укрытия в крупнообломочном субстрате и бетонных элементах волнолома, в обводном канале — заросли водорослей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Керченский пролив по многим параметрам среды обитания в целом соответствует экологическим предпочтениям морской собачки-павлина. Как эвригалинный вид, эта собачка может выдерживать регулярные понижения солёности воды (Paris, Quignard, 1971; Ruchon et al., 1998; Kara, Quignard, 2019), характерные для Керченского пролива при течениях из Азовского моря в Чёрное. Также дефицит твёрдых грунтов в узкой прибрежной зоне Керченского пролива у крымских берегов не ограничивает возможность обитания морской собачки-павлина в данном регионе. Принимая во внимание наличие у этого вида ихтиопланктонной стадии развития, безусловно, можно утверждать, что его личинки и пелагические мальки регулярно проникают в акваторию пролива в результате их заноса черноморским течением. Возможно, данный вид и ранее обитал в южной части пролива в районе Керченского п-ова, однако из-за малочисленности и относительно скрытного образа жизни его не обнаруживали.

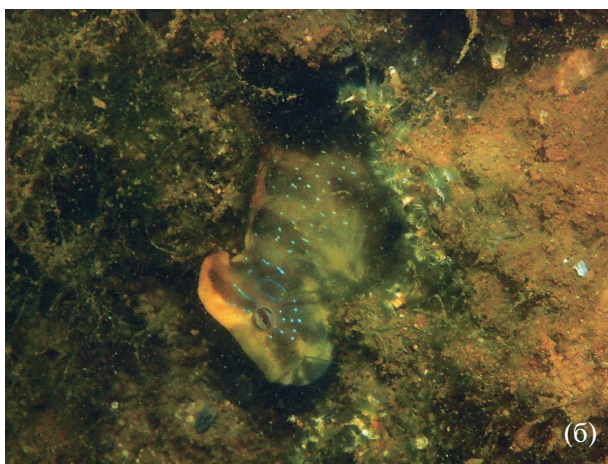
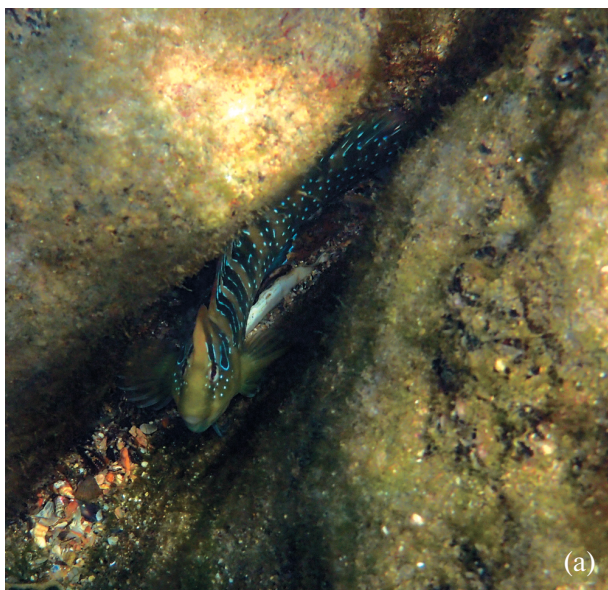


Рис. 2. Половозрелые особи морской собачки-павлина *Salaria pavo*, Керченский пролив: а — самец на крупнообломочном субстрате, глубина 0.2 м, участок 1; б — самец в полости глинистого субстрата, глубина 0.3 м, участок 5; в — самка на поверхности зарослей зелёных водорослей, глубина 0.4 м, участок 5. Местоположение участков см. на рис. 1.

Главным препятствием для расселения морской собачки-павлина в Керченском проливе в северо-восточном направлении в предыдущие годы являлись низкие температуры воды зимой (минимальная составляла 0.8°C) в 2007–2009 гг. (Кочергин, Боровская, 2020), которые были ниже пороговых значений для выживания данного вида, особенно его молоди (Patzner, 1983; Von Westernhagen, 1983). В последние годы отмечено увеличение зимних температур воды в Керченском проливе до значений, при которых данный вид способен выживать (минимальное — 3.4°C в 2017–2019 гг.) (Кочергин, Боровская, 2020). Это, очевидно, обеспечило благоприятные условия для выживаемости молодых особей в зимний период и способствовало освоению морской собачкой-павлином более широких участков прибрежной акватории Керченского пролива.

Способствовать расселению рассматриваемого вида в прибрежной зоне данного района также могут и эколого-биологические особенности, позволяющие морской собачке осваивать имеющиеся экологические ниши, — стенобатичность и широкий пищевой спектр.

Стенобатичность морской собачки-павлина, а также адаптации к экстремальным условиям узкой прибрежной зоны моря позволяют ей избегать напряженных конкурентных отношений пространственного характера с другими донно-прибрежными рыбами Керченского пролива, которые в большинстве своём во взрослом состоянии осваивают более широкий диапазон глубин, а в прибрежной зоне обитает только их молодь. Являясь бентофагом с широким спектром питания (Gibson, 1968; Goldschmid et al., 1980; Šantić et al., 2007), данный вид имеет довольно высокий потенциал для освоения трофических ниш в новых участках своего обитания.

Таким образом, на данном этапе исследований можно констатировать факт расширения ареала морской собачки-павлина в северном направлении Азово-Черноморского бассейна и постоянное её присутствие в акватории Керченского пролива. Детали механизма расселения вида в прибрежной зоне Керченского пролива и характер освоения им тех или иных местообитаний и экологических ниш в новых участках ареала требуют дальнейших исследований, которые будут продолжены в ближайшие годы. Необходимо более подробное изучение основных популяционных характеристик вида в акватории Керченского пролива, выявление в регионе лимитирующих факторов среды (в том

числе и антропогенного характера), оказывающих влияние на жизненный цикл и образ жизни морской собачки-павлина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность В.А. Тимофееву (ИнБЮМ РАН) за помощь в обнаружении морской собачки-павлина в период экспедиционных работ в отводном канале Камыш-Бурунской бухты. Автор глубоко благодарен анонимным рецензентам за подробный критический анализ работы, ценные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках реализации темы государственного задания НИЦ ПСГ Института биологии южных морей РАН № 125012100509-6 “Оценка и развитие рыбохозяйственного потенциала перспективных районов Северного Причерноморья”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование одобрено Комиссией по биоэтике Института биологии южных морей РАН, протокол №8/24 от 28.06.2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных 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 с.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря. Бердянск: Интер — М, 288 с.
- Кочергин А.Т., Боровская Р.В. 2020. Гидрометеорологические условия Керченской бухты в 2017–2019 гг. // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 4. С. 25–34. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_4_25
- Расс Т.С. 1993. Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. Киев: Наук. думка. С. 6–16.

Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 552 с.

Шаганов В.В., Чепель В.М. 2009. Разнообразие ихтиофауны Черноморского побережья Керченского полуострова и проблемы её сохранения // Тез. II Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. "Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології". Севастополь: Изд-во ІБПМ НАНУ. С. 188–190.

Gibson R.N. 1968. The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region // Vie et Milieu. V. 19. Fasc. 2-A. P. 447–456.

Goldschmid A., Kotrschal K., Krautgartner W.-D., Adam H. 1980. Morphologie des Gebisses und Nahrungspräferenzen von dreizehn adriatischen Blenniiden (Teleostei, Perciformes) // Zool. Scr. V. 9. № 1–4. P. 67–78. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1980.tb00651.x>

Harmelin-Vivien M.L., Harmelin J.G., Chauvet C. et al. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: méthodes et problèmes // Rev. Ecol. (Terre Vie). V. 40. № 4. P. 468–539. <https://doi.org/10.3406/revec.1985.5297>

Kara M., Quignard J.-P. 2019. Fishes in lagoons and estuaries in the Mediterranean 2. Sedentary fish. London; Hoboken: ISTE Ltd.; John Wiley et Sons, Inc., 398 p. <https://doi.org/10.1002/9781119452768>

Labrosse P., Kulbicki M., Ferraris J. 2002. Underwater visual fish census surveys proper use and implementation. Noumea: SPC, 54 p.

Orlando-Bonaca M., Lipej L. 2010. A modified key for rapid determination of Blennioidea (Pisces: Perciformes) in the Adriatic Sea // Acta Adriat. V. 51. № 1. P. 55–65.

Paris J., Quignard J.-P. 1971. La faune ichtyologique des étangs languedociens de Sète à Carnon (Écologie, Éthologie) // Vie et Milieu. Suppl. 22. V. 1. P. 301–327.

Patzner R.A. 1983. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). I. Ovarial cycle, environmental factors and feeding // Helgoländer Meeresun. V. 36. № 1. P. 105–114. <https://doi.org/10.1007/BF01995800>

Ruchon F., Laugier T., Quignard J.-P. 1998. Recruitment and demographic variability in a lagoonal population of the blennioid fish *Lipophrys pavo* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 78. № 2. P. 609–621. <https://doi.org/10.1017/S0025315400041655>

Samoilys M.A., Carlos G. 2000. Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes // Environ. Biol. Fish. V. 57. № 3. P. 289–304. <https://doi.org/10.1023/A:1007679109359>

Šantić M., Pallaoro A., Jardas I. 2007. The diet of peacock blenny, *Salarias pavo* (Blenniidae), in the eastern Adriatic Sea // Cybium. V. 31. № 1. P. 51–57. <https://doi.org/10.26028/cybium/2007-311-007>

Von Westernhagen H. 1983. Observations on the reproductive and larval biology of *Blennius pavo* (Pisces: Teleostei) // Helgoländer Meeresun. V. 36. № 3. P. 323–335. <https://doi.org/10.1007/BF01983635>

FINDING OF THE PEACOCK BLENNY *SALARIA PAVO* (BLENNIDAE) IN THE KERCH STRAIT (CRIMEAN PENINSULA) AND SOME OF ITS ECOLOGICAL AND BEHAVIORAL FEATURES

V. V. Shaganov^{1, *}

^aResearch Center for Freshwater and Brackish Water Hydrobiology, Branch of the Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Sevastopol, Russia

*E-mail: vshaganov@yandex.ru

Information is provided on the finding of the peacock blenny *Salarias pavo* (Blenniidae) in the Kerch Strait (Crimean Peninsula), where it had not previously been recorded. The ecological and behavioral features of individuals of this species in a new area of its habitat are described. The probable reason for the expansion of the range of peacock blenny in the northern direction in the Azov-Black Sea basin is the increase in winter temperatures in the Kerch Strait, resulting in favorable conditions for wintering of the species.

Keywords: peacock blenny *Salarias pavo*, range, ecology, behavior, Kerch Strait.