

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

## Том 65, Номер 6, 2025

---

Гистологическое строение затылочно-синаркуального сустава ювенильной серебристой химеры *Chimaera phantasma* (Chimaeridae): гемидиартроз как адаптация к высокоамплитудным движениям головой

*A. B. Романов, В. В. Шахпаронов, Д. В. Капитанова, Л. П. Корзун*

647

Первая находка карликового ручьевого гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) на северо-востоке Азии

*M. B. Скопец, Е. В. Хаменкова*

663

Сравнительный анализ морфологии отолитов, возраста и роста южного *Icelus cataphractus* и северного *I. spiniger* колючих ицелов (Cottidae)

*B. A. Шелехов, В. В. Панченко, П. А. Савельев*

672

Динамика популяции белуги *Acipenser huso* (Acipenseridae) в Азовском море

*B. A. Лужняк, А. В. Мирзоян*

687

Мониторинг состояния популяций вида Красной книги России — проходной микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) — в реках Северо-Западной Камчатки.

1. Изменчивость генетических параметров во времени

*K. B. Кузищин, А. В. Семенова, М. А. Груздева*

702

Биологические показатели, состояние гонад и ультраструктура гамет каснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* (Mullidae) залива Нячанг (Центральный Вьетнам)

*Н. Г. Емельянова, Д. А. Павлов, Й. Х. Т. Динь*

730

Заражённость речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) дигенеей *Diplostomum petromyzifluviatilis* (Diplostomidae) в некоторых реках Ленинградской области

*Д. А. Матач, Н. В. Полякова, А. Д. Лянгузова, Д. Ю. Крупенко, В. А. Крапивин, А. А. Миролюбов, А. С. Генельт-Яновская, А. В. Кучерявый*

741

Сравнительный анализ биохимических и гистопатологических параметров печени трёх видов рыб Чёрного моря

*Т. Б. Сигачева, Е. Н. Скуратовская, Т. В. Гаврюсева*

758

---

## **КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

О питании рыбы-ласточки *Chromis chromis* (Pomacentridae) в Чёрном море у берегов Крыма

*Ю. М. Корнийчук, И. В. Вдодович*

772

---

УДК 597.321.591.8.57.086

## ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЗАТЫЛОЧНО-СИНАРКУАЛЬНОГО СУСТАВА ЮВЕНИЛЬНОЙ СЕРЕБРИСТОЙ ХИМЕРЫ *CHIMAERA PHANTASMA* (CHIMAERIDAE): ГЕМИДИАРТРОЗ КАК АДАПТАЦИЯ К ВЫСОКОАМПЛИТУДНЫМ ДВИЖЕНИЯМ ГОЛОВЫ

© 2025 г. А. В. Романов<sup>1, 2, \*</sup>, В. В. Шахпаронов<sup>1</sup>, Д. В. Капитанова<sup>2</sup>, Л. П. Корзун<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

\*E-mail: romanovav@my.msu.ru

Поступила в редакцию 19.03.2025 г.

После доработки 08.04.2025 г.

Принята к публикации 11.04.2025 г.

*Работа посвящена памяти нашего коллеги и друга Кирилла Борисовича Герасимова, безвременно ушедшего 29 ноября 2023 г. Мы очень ценим вклад Кирилла Борисовича в развитие изложенных в статье идей, его помощь и ценные советы при работе с материалом*

Представлены результаты гистологического исследования межсегментных контактов позвоночника ювенильной серебристой химеры *Chimaera phantasma*. Её затылочно-синаркуальный сустав и суставы сочленовых отростков имеют крупную полость. Окружающая последнюю фиброзная ткань соединяет суставные поверхности, которые, таким образом, полностью полостью не разделены. Мы интерпретируем оба сустава как гемидиартрозы. Между элементами дуг позвонков расположены прослойки плотной волокнистой соединительной ткани (синартрозы). Границы между сегментами в составе синаркуалии определяются только по спинномозговым нервам. Минерализованный хрящ обнаружен только в области синаркуалии. Наши данные однозначно указывают на специализацию затылочно-синаркуального сустава, так как он является единственным диартрозом в позвоночнике химеры. Дальнейшие исследования необходимы для понимания механизмов развития сустава, но сама по себе полость может свидетельствовать об адаптации к расширенной амплитуде движений в сочленении, а ранняя минерализация синаркуалии — о нагрузженности сустава на сжатие. Уточнение биологической роли контакта требует наблюдений за животным в природе, однако с опорой на литературные источники и данные нашего исследования можно предположить важность подвижности головы химер для отрывания прикреплённых к субстрату пищевых объектов.

**Ключевые слова:** Holocephali, синаркуалия, гистология, функциональная морфология, адаптация, подвижность головы.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060015

Для многих видов рыб описана подвижность головы относительно туловища (Tchernavin, 1948; Osse, 1969; Alexander, 1970; Lauder, 1979, 1980; Grobecker, 1983; Bemis, 1986; Bemis, Lauder, 1986; Nakaya, 1995; Motta, Wilga, 2001; Wilga et al., 2007; Camp, Brainerd, 2014; Camp et al., 2015, 2018; Westneat, Olsen, 2015; Lemberg et al., 2019; Gartner et al., 2022; Whitlow et al., 2022). Эта подвижность часто обеспечивается нескольки-

ми межпозвоночными контактами (Tchernavin, 1948; Lauder, 1979; Jimenez et al., 2018; Camp, 2021). Иногда гибкость достигается за счёт развитой хорды (в некоторых случаях с редукцией тел передних позвонков) (Tchernavin, 1948; Schnell et al., 2008, 2010). В редких случаях подвижность сконцентрирована в единственном суставе (Lesiuk, Lindsey, 1978; Lauder, Liem, 1981). У химер (Chimaeriformes) первые позвонки также

специализированы, они сливаются в хрящевой блок — синаркуалию, соединяющуюся с осевым черепом посредством седловидного сустава (Jollie, 1962; Romanov et al., 2024). Однако тип контакта в этом суставе химер до сих пор не исследован.

Суставы можно классифицировать исходя из их строения или функции. По структурной классификации суставов у рыб (Haines, 1942) можно выделить четыре формы контактов. Наиболее простое соединение между элементами скелета, синартроз, образовано прослойкой соединительной ткани. Для схизартроза характерно расслоение соединительной ткани контакта с образованием нескольких отдельных полостей. Гемиартроз (или периартроз) характеризуется единственной полостью, занимающей центр сустава, в то время как сочленяющиеся элементы остаются объединёнными по периферии. В эудиартрозе (синовиальный сустав) сочленяющиеся элементы разделены.

Полость синовиального сустава ограничена по периферии суставной капсулой, которая не переходит на суставные поверхности. Капсула состоит из двух слоёв. Наружная фиброзная мембрана построена из плотной волокнистой соединительной ткани и выполняет механическую роль. Изнутри она переходит в синовиальную мембрану (Синельников, Синельников, 1989). Синовиальная мембрана имеет два слоя — наружный (*stratum intímale*) тонкий слой, содержащий много клеток, и более глубокий (*stratum subsynoviale*), составленный богатой кровеносными сосудами соединительной тканью (Haines, 1942; Oxford textbook ..., 2013). Последняя секretирует смазывающие и питающие сустав вещества — синовиальную жидкость (Haines, 1942; Синельников, Синельников, 1989; Oxford textbook ..., 2013).

С точки зрения функциональной классификации суставов (применимой к человеку), можно выделить три типа контактов: синартрозы (неподвижные), амфиартрозы (слегка подвижные) и диартрозы (высокоподвижные) (Oxford textbook ..., 2013). Все описанные Хайнисом (Haines, 1942) суставы попадут в категории амфи- и диартрозов, при этом термин “синартроз” по двум классификациям не взаимозаменяется (далее в тексте употребляется в варианте Хайниса). Наиболее подвижные варианты контактов — это геми- и эудиартрозы. Наличие заполненной жидкостью полости обеспечивает гладкое скольжение элементов скелета друг

относительно друга, позволяя достичь большей амплитуды движений в сравнении с остальными типами контактов (Oxford textbook ..., 2013; Rux et al., 2019), хотя из этого правила существуют исключения (например, плоские синовиальные суставы между косточками запястья (Oxford textbook ..., 2013)). Из чего следует, что форма сочленовой поверхности играет важную роль в ограничении подвижности.

Морфофункциональные особенности сочленения, в свою очередь, позволяют судить об условиях его формирования в онтогенезе. Так, на ранних этапах развития синовиальных контактов, а именно в процессе формирования полости, важную роль играют механические нагрузки, создаваемые за счёт мышечных сокращений (Murray, Drachman, 1969; Persson, 1983; Osborne et al., 2002; Dowthwaite et al., 2003; Kim et al., 2022; Sharma et al., 2025).

Синовиальные суставы описаны только у челюстноротых позвоночных (Gnathostomata), начиная с хрящевых (Chondrichthyes) и костных (Osteichthyes) рыб (Lubosch, 1909; Haines, 1942; Davies, 1948; Askary et al., 2016; Rux, 2019; Sharma et al., 2025). Причём регулирующие развитие таких суставов молекулярные механизмы сходны у разных групп позвоночных (Vertebrata) (Askary et al., 2016; Rux et al., 2019; Sharma et al., 2025). Похоже, что генетические “инструкции” по созданию синовиального сустава впервые появились уже у ранних рыб, и затем были “использованы” в процессе эволюции отдельных групп как приспособление к различным условиям окружающей среды (Haines, 1942; Rux et al., 2019). Так, у многих рыб синовиальными являются челюстной сустав и некоторые суставы между поясами конечностей и скелетными элементами свободной конечности (Haines, 1942; Askary et al., 2016; Sharma et al., 2025). От этих контактов требуется обеспечить относительно высокую амплитуду движений.

Манипуляции с синдесмологическими препаратами затылочно-синаркуального сустава представителей коротконосых химер (Chimaeridae) показали сопоставимую по амплитуде подвижность в сагиттальной и фронтальной плоскостях, что обеспечивается седловидной формой сустава (Romanov et al., 2024). Однако для надёжной классификации необходимо изучить его гистологическое строение, что является целью нашей работы. Для сравнения мы выбрали другие межсегментные контакты туловищного отдела позвоночника. Также исследовали степень мине-

рализации позвоночного столба как показатель сопротивления нагрузкам (Wilga et al., 2024).

Отнесение затылочно-синаркуального сустава химер к определённому структурному и функциональному типу позволит уточнить гипотезы о его биологической роли (Romanov et al., 2024).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ювенильную серебристую химеру *Chimaera phantasma* Jordan et Snyder, 1900 длиной тела 11.0 см (от верхнего края наружной жаберной щели до начала основания верхней лопасти хвостового плавника — *BDL* по: Inada, Garrick, 1979), приобретённую во Вьетнаме на рынке в апреле 2024 г. в рыбакском порту Винь Луонг (Vĩnh Luong), использовали для микротехники. Внешнюю морфологию сустава и позвоночного столба изучали на препарате молодой серебристой химеры *BDL* 16.8 см из коллекции кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета (№ I-294, Тайвань, Илань). Оба экземпляра первично были зафиксированы в формалине, затем промыты и перефиксированы в 70%-ном этиловом спирте.

### Выявление минерализованных участков в позвоночнике рыбы

Препарат разомкнутого сустава серебристой химеры (№ I-294) окрасили ализарином и альцианом по методике бескислотного окрашивания (Walker, Kimmel, 2007). Образец выдерживали 3 сут в растворе с красителями, после чего 1 ч отмывали в водном растворе, содержащем 1.50%  $H_2O_2$  и 1.00% KOH. Затем препараты последовательно просветляли в водных растворах глицерина и KOH следующей концентрации: 25.00% глицерина и 0.50% KOH (4 сут), 50.00% глицерина и 0.25% KOH (2 сут) и 75.00% глицерина и 0.10% KOH (1 сут).

Фотографии позвоночного столба выполнены камерой Nikon D3300 (“Nikon”, Таиланд) с объективом МС ВОЛНА-9 2.8/50 MACRO (“ЛЗОС”, СССР).

### Микротехника

Из позвоночника химеры вырезали три кусочка, не превышающие 1.5 см по самому длинному краю и не более 1.0 см в толщину, — один из области затылочно-синаркуального сустава и два из последовательно расположенных участков туловищного отдела позвоночника сразу позади синаркуалии. Образец затылочного

сустава дополнительно разрезали продольно для получения серий срезов в двух проекциях. Дальнейшую работу с образцами проводили по стандартной методике (Ромейс, 1954). Образцы отмыли от спирта и декальцинировали в 5%-ной азотной кислоте, затем дегидратировали в серии спиртов и просветляли ксилолом, после чего их заключили в парапласт. На санном микротоме Reichert (Австрия) с парафиновых блоков были получены срезы толщиной 10 мкм. Для участка туловищного отдела позвоночника дополнительно были получены срезы в поперечной плоскости. Для гистологического исследования препараты регидратировали и окрашивали гематоксилином и эозином. Для получения возможно большей информации о соединительных тканях сустава несколько стёкол с сагиттальными и фронтальными срезами окрашивали по протоколам Массона и Маллори с использованием наборов соответственно НК-MS-AQL6 и НК-МА-AQL5 (“БиоВитрум”, Россия) в соответствии с инструкцией производителя. Окрашенные срезы дегидратировали в серии спиртов и просветляли в ксилоле, после чего заключали в среду витрогель (12-005, “БиоВитрум”). Изучение и фотографирование полученных срезов проводили с использованием микроскопов: инвертированного Keyence BZ-9000 (Япония) на базе центра коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” Института проблем экологии и эволюции РАН; Olympus IX50 (Япония) с применением фотокамеры Canon EOS 7D (Япония) и стереомикроскопа Olympus SZX7 (Япония). Фотографии обрабатывали в программах Photoshop C6 (1990–2012 Adobe systems incorporated, V 13.0.1 x64) и Inkscape (2020 Inkscape Developers V 1.0.1).

Для иллюстрации нагрузок на сустав при вытаскивании химерой корма из субстрата использовали метод графического анализа сил, основанный на правилах теоретической механики (Дзержинский, 1972; Dzerzhinsky, 2017). Необходимые для построения модели данные о строении скелета и мышц взяты из литературы (Romanov et al., 2024).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Внешнее строение позвоночного столба и затылочно-синаркуального сустава серебристой химеры

Позвоночный столб серебристой химеры представлен хордой (*chorda dorsalis*) и дугами позвонков. В передней части позвоночника ду-

ги позвонков сливаются, образуя синаркуалию. Контакты между дугами позвонков под и над хордой однотипны (подробно описаны далее). Затылочно-синаркуальный сустав серебристой химеры сходен с суставом европейской химеры *Ch. monstrosa* (Romanov et al., 2024). Сочленовая поверхность (condylus) седловидная. По бокам от спинномозгового канала развиты сочленовые отростки (processus articularis), блокирующие продольное скручивание в суставе (рис. 1).

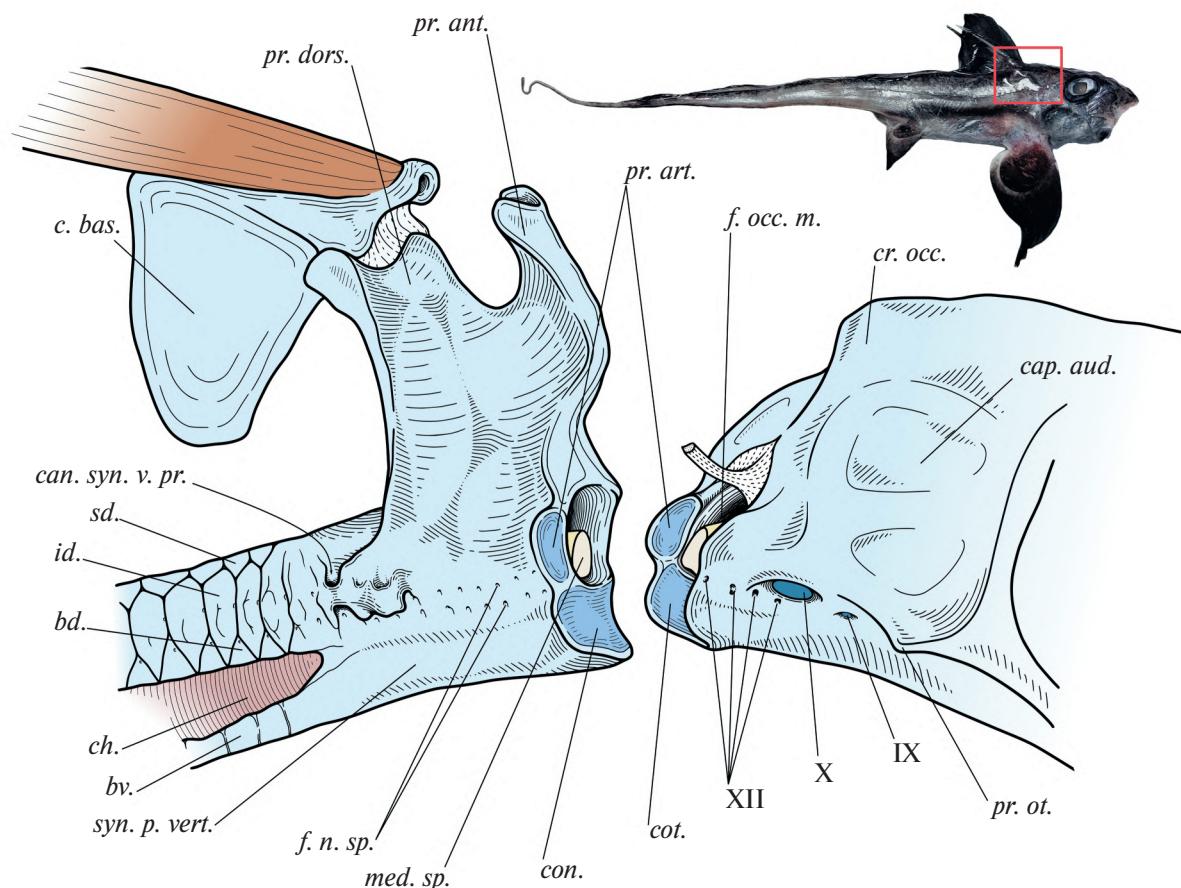
Окрашивание ализарином и альцианом (рис. 2) показало, что у ювенильной особи в позвоночном столбе минерализована синаркуалия (в особенности pars vertebralis), в четырёх сегментах позади неё также заметны минеральные включения (рис. 2в). В остальных сегментах минерализация хряща не выявлена (рис. 2б). Ро-

зоватый цвет хорды может указывать на начало образования минеральных колец в её оболочке.

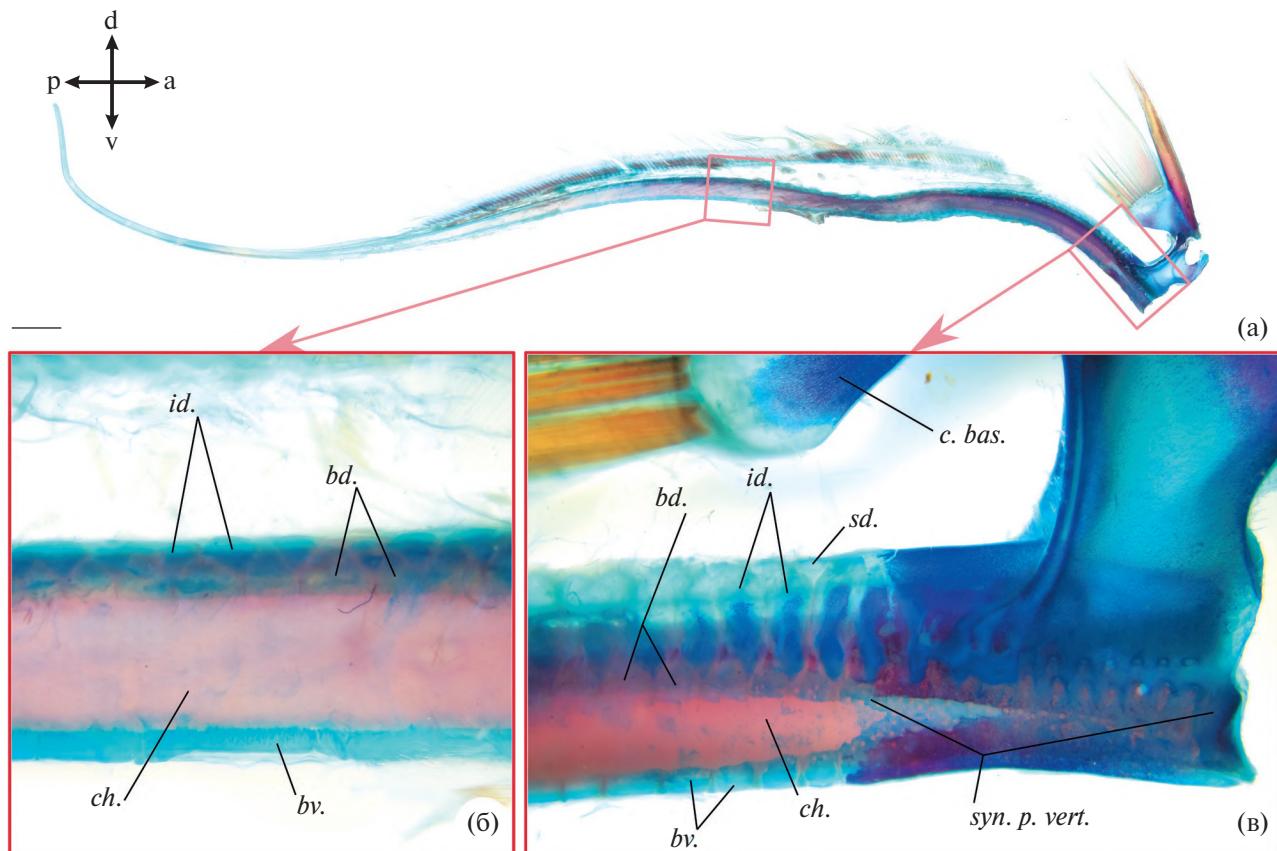
В разомкнутом суставе мы обнаружили тонкую соединительнотканную плёнку, начинающуюся от периферии сустава и постепенно исчезающую к его центральной части (рис. 3).

#### Гистологическое строение межпозвоночных контактов серебристой химеры

**Гистологическое строение седловидной поверхности сустава.** Затылочно-синаркуальный сустав химеры имеет одну главную полость (рис. 4). По её периферии соединены фиброзной тканью. Со стороны полости фиброзная ткань плавно переходит в верхний слой суставной поверхности (рис. 5, 6). Местами эта ткань расслаивается на отдельные тонкие прослойки, содержащие



**Рис. 1.** Разомкнутый сустав серебристой химеры *Chimaera phantasma*: (□) — местоположение сустава, *bd.* — basidorsale, *bv.* — basiventrale, *c. bas.* — cartilago basalis, *can. syn. v. pr.* — canalis synarcualis venae profunda, *cap. aud.* — capsula auditiva, *ch.* — chorda dorsalis, *con.* — condylus, *cot.* — cotylus, *cr. occ.* — crista occipitalis, *f. n. sp.* — foramina nervorum spinalium, *f. occ. m.* — foramen occipitale magnum, *id.* — interdorsale, *med. sp.* — medulla spinalis, *pr. ant.* — processus anterior, *pr. art.* — processus articularis, *pr. dors.* — processus dorsalis, *pr. ot.* — processus oticus, *sd.* — supradorsale, *syn. p. vert.* — synarcuale pars vertebralis; *IX*, *X*, *XII* — отверстия черепных нервов. По числу пар отверстий для спинномозговых нервов видно, что синаркуалия этого экземпляра состоит из 11 сегментов.



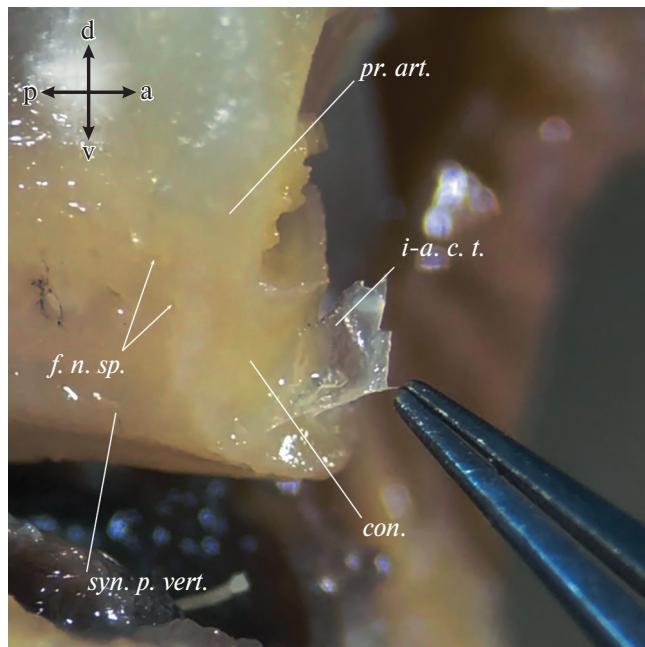
**Рис. 2.** Окрашенный ализарином и альцианом позвоночник серебристой химеры *Chimaera phantasma*: а — общий вид сбоку, минерализованные участки окрашены ализарином оттенками красного; б — дуги позвонков в большей части позвоночника позади синаркуалии не имеют минеральных включений; в — синаркуалия минерализована (в особенности pars vertebralis), минеральные включения также отмечены в четырёх сегментах позади неё. Здесь и на рис. 3–8: а, р, д, в — соответственно передняя, задняя, дорсальная и вентральная стороны, ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 1 см.

единичные клетки (рис. 5, 6д, 6е). Два варианта окраски подтверждают присутствие большого количества коллагена в фиброзной ткани и её отслоениях (тёмно-синее окрашивание по Массону и розовое — эозином) (рис. 5). Серия срезов показывает, что расслоения фиброзной ткани внутри сустава нерегулярны, на некоторых срезах центральной части сустава их нет (рис. 6в). Двухслойной синовиальной мембранны с внутренней стороны суставной сумки мы не обнаружили (рис. 5). Снаружи сустава фиброзная ткань постепенно переходит в надхрящницу затылочной части черепа и синаркуалии (рис. 4–6).

Суставная поверхность сформирована тонким слоем ткани с ацидофильным матриксом, содержащим много коллагеновых волокон (рис. 5, 7). Клетки в этом слое вытянуты параллельно сочленовой поверхности (рис. 7а). Некоторые авторы (Haines, 1942; Cameron, 1974) называют этот слой “волокнистым хрящом”.

Для волокнистого хряща характерно содержание в матриксе коллагена I типа. Именно эти волокна образуют поверхностный слой суставного хряща у ежового ската *Leucoraja erinacea* (Sharma et al., 2025). Мы полагаем уместным использовать менее строгий термин “волокнистая ткань”.

Поверхностный слой плавно переходит в нижележащий гиалиновый хрящ над минерализованным матриксом (тессерами) (tesserae — по: Pears et al., 2020). Слой минерализованного хряща в области сустава почти сплошной. Образующие его островки минерализации варьируют в размере и имеют неправильную форму (рис. 7а). Внутри минеральных включений встречаются замурованные в матрикс живые хондроциты, иногда в изогенных группах, что говорит о митотической активности в этой зоне. Под слоем минерализованного хряща лежит его внутренняя часть (internal cartilage — по: Pears et al., 2020), в которой просматриваются округ-

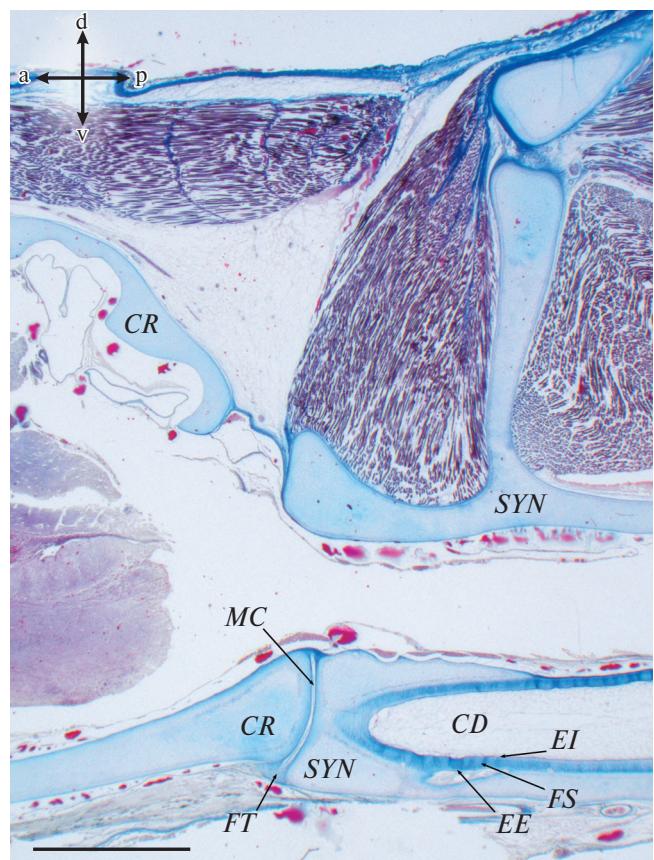


**Рис. 3.** Седловидная сочленовная поверхность синаркуалии серебристой химеры *Chimaera phantasma*: *i-a. c. t.* — соединительнотканная пленка в разомкнутом суставе, ост. обозначения см. на рис. 1.

лые хондроциты, равномерно распределённые по лакунам в матриксе.

**Гистологическое строение сочленовых отростков** (рис. 8). В верхней части контакта между сочленовыми отростками имеется одна главная полость (рис. 8д, 8е). Однако в нижней части контакта выделяются несколько полостей, разделённых прослойками фиброзной ткани (рис. 7в, 8а–8г). Фиброзная ткань плавно переходит в волокнистую выстилку сочленовых поверхностей с внутренней стороны сустава и надхрящницу снаружи. Строение сочленовых отростков сходно со строением сочленового хряща затылочно-синаркуального сустава. Вместе с тем волокнистая выстилка сочленовой поверхности сочленовых отростков более рыхлая, а нижележащий слой гиалинового хряща образован менее вытянутыми овальными клетками. Слой минерализованного хряща более тонкий и прерывистый (рис. 7в).

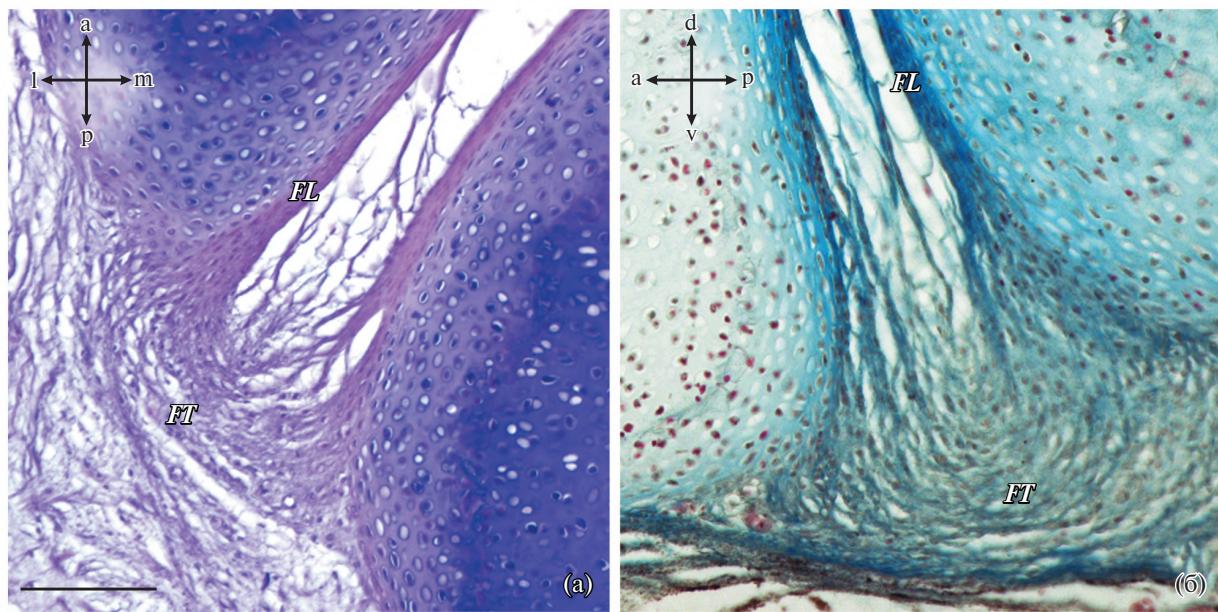
**Гистологическое строение синаркуалии.** Синаркуалия монолитна, границ между слившимися сегментами не обнаружено. Только места выхода спинномозговых нервов позволяют судить о числе сегментов, вошедших в её состав (рис. 1, 2). Синаркуалия покрыта надхрящницей, наружный слой которой образуют фибробласты в рыхлом коллагеновом матриксе, плавно



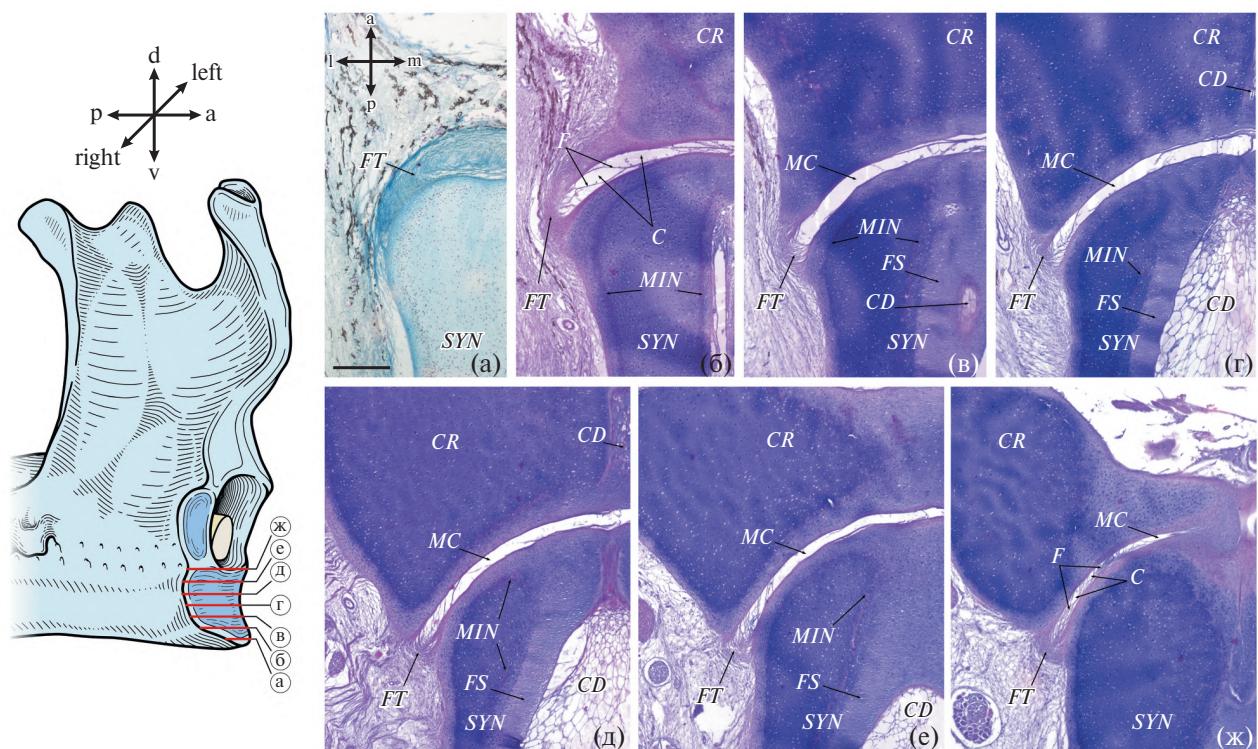
**Рис. 4.** Сагittalный срез затылочно-синаркуального сустава молодой серебристой химеры *Chimaera phantasma*, общий вид области сочленения (окраска по Массону), видна хорда, сужающаяся у сочленовой поверхности. Фотографии выполнены с использованием встроенной камеры бинокуляра Olympus SZX7 (Япония). *CD* — *chorda dorsalis*, *CR* — *cranium*, *EE* — *membrana elastica externa*, *EI* — *membrana elastica interna*, *FS* — фиброзная оболочка хорды, *FT* — фиброзная ткань, *MC* — главная полость, *SYN* — *synarcuale*. Масштаб: 1 мм.

переходящем в слой плотно лежащих овальных хондробластов. Под надхрящницей лежит тонкий слой гиалинового хряща (в одну–две клетки толщиной), под которым располагаются минеральные включения (они же тессеры). Некоторые хондроциты замурованы в минеральный матрикс. Под тессерами есть слой кучно расположенных хондроцитов округлой формы. Они мельче хондроцитов глубоких слоёв и среди них чаще встречаются изогенные группы (рис. 7б). В литературе (Pears et al., 2020) этот слой называют пролиферативным.

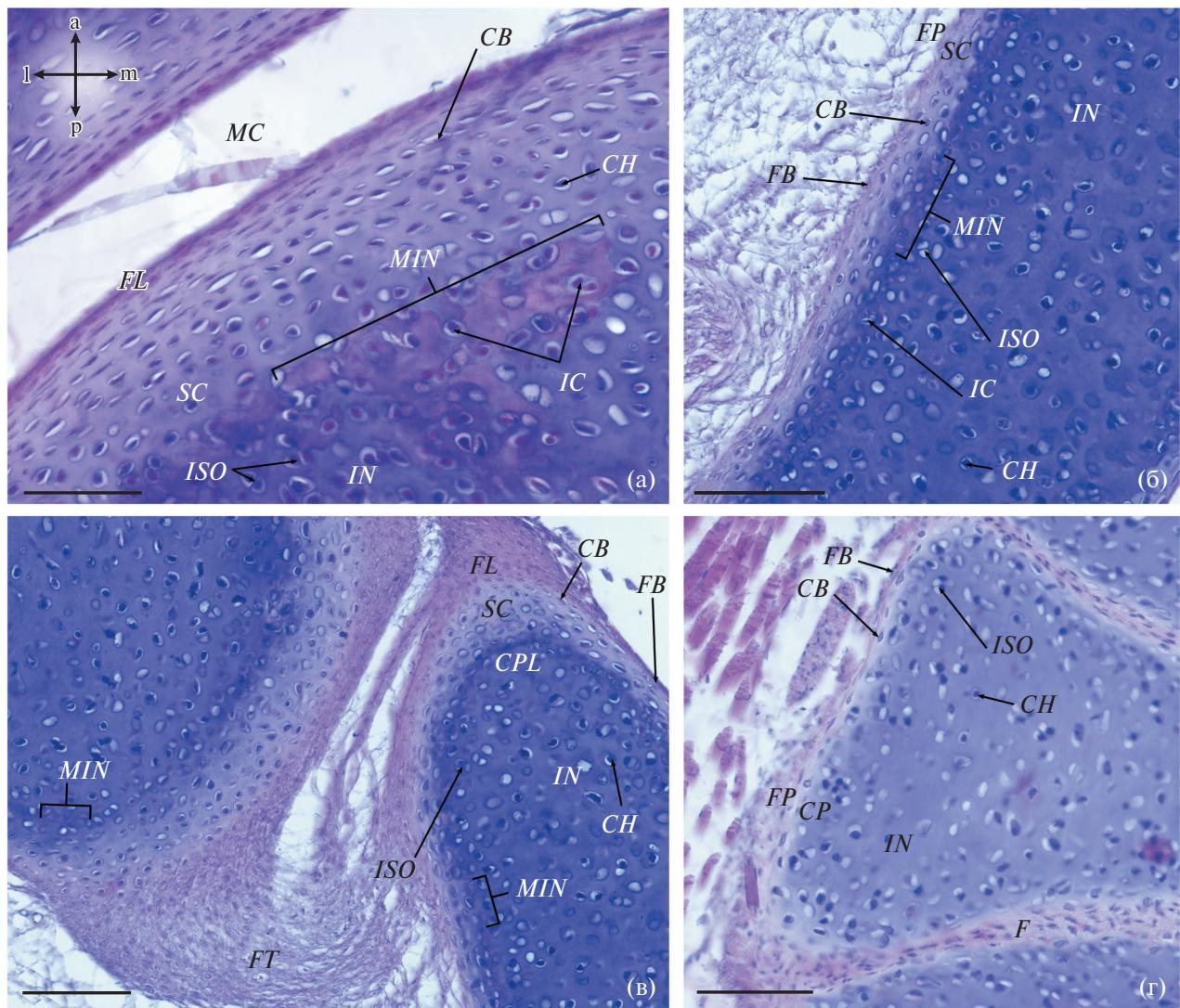
**Гистологическое строение невральных дуг** (рис. 9). Контакты на исследованных участках позвоночника однотипны. Между треугольными основными элементами (*basidorsale*), сидя-



**Рис. 5.** Строение периферии затылочно-сиаркуального сустава серебристой химеры *Chimaera phantasma*: а – фронтальный срез, окраска гематоксилином и эозином; б – сагиттальный срез, окраска по Массону; обе окраски выявляют волокнистую выстилку (FL) суставной поверхности, плавно переходящую в расслоения фиброзной ткани по периферии сустава. l, m – латеральная и медиальная стороны, ост. обозначения см. на рис. 2, 4, 5. Здесь и на рис. 6–8: фотографии выполнены с использованием микроскопа Keyence BZ-9000 (Япония). Масштаб (линейка общая): 100 мкм.



**Рис. 6.** Серия фронтальных срезов через седловидную сочленовную поверхность затылочно-сиаркуального сустава серебристой химеры *Chimaera phantasma*: а – окраска по Маллори, б–ж – гематоксилином и эозином. На выноске (рисунок сиаркуалии) показаны уровни (—), на которых сделаны срезы. Хорда истончается и прерывается на уровне суставной поверхности. Видно продолжение хорды в череп (г, д), слой минерализованного хряща проходит снаружи от фиброзной оболочки хорды, сливающейся в передней части с суставным хрящом (в–е). С – полость, F – плотная волокнистая соединительная ткань, MIN – минерализованный хрящ (тессеры); left, right – левая и правая стороны, ост. обозначения см. на рис. 2, 4, 5. Масштаб (линейка общая): 300 мкм.

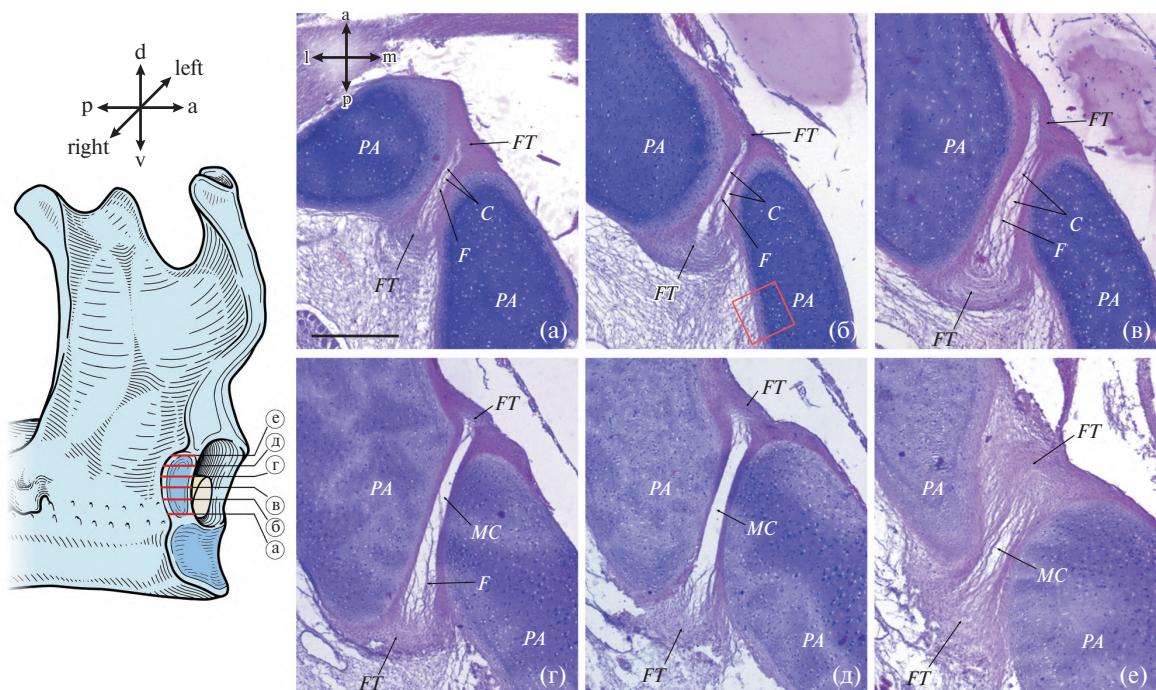


**Рис. 7.** Гистологическое строение контактов между элементами в позвоночнике серебристой химеры *Chimaera phantasma*, фронтальные срезы: а — суставная поверхность затылочно-синапфизального сустава, б — участок синапфизалии позади сустава на уровне спинномозгового канала (примерно из области красной рамки на рис. 8б), в — фиброзная ткань между сочленовыми поверхностями нижней части сочленовых отростков (примерно на уровне среза на рис. 8б); г — контакт между вставочным элементом невральной дуги (interdorsale) и двумя основными (basidorsale). Минерализованный хрящ в исследованных элементах невральных дуг отсутствует. CB — хондробласти, CH — хондроциты; CP — надхрящница, включающая хондробласти; CPL — слой пролиферирующих хондроцитов, FB — фибробласты; FP — надхрящница, включающая фибробласти; IC — замурованные в минеральный матрикс хондроциты, IN — внутренние участки гиалинового хряща, ISO — изогенные группы, SC — гиалиновый хрящ над минерализованным матриксом, ост. обозначения см. на рис. 2, 4—6. Масштаб, мкм: а — 60; б—г — 100.

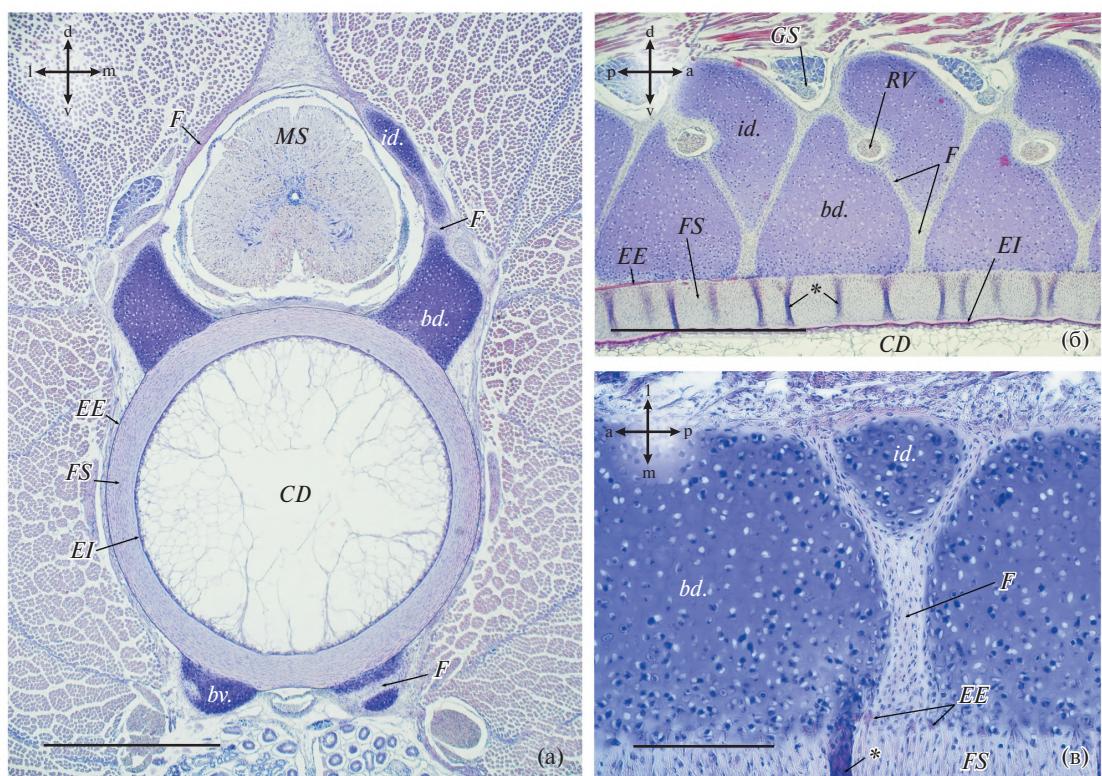
щими на оболочке хорды, вклиниваются вставочные элементы (interdorsale) невральных дуг (рис. 9б). Наружная эластичная оболочка хорды (*membrana elastica externa*) в местах контакта с basidorsale фрагментирована (рис. 9). Передние верхние части контактов между элементами прободены брюшными корешками спинномозговых нервов. Спинные веточки выходят через отверстия над вершинами основных элементов между контактирующими вставочными элементами.

Невральные дуги над спинномозговым каналом не смыкаются. Он сверху затянут соединительной тканью (рис. 9а).

Невральные дуги образованы гиалиновым хрящом. Зона контакта между их элементами заполнена волокнистой соединительной тканью и не содержит полостей (рис. 7г, 9в). Снаружи элементы покрыты надхрящницей из одного слоя слабо вытянутых вдоль поверхности хряща фибробластов, плавно переходящего в слой



**Рис. 8.** Серия фронтальных срезов через сочленовые отростки затылочно-синаркуального сустава серебристой химеры *Chimaera phantasma*, окраска гематоксилином и эозином: (■) — область, показанная крупно на рисунке 7б, PA — processus articularis, ост. обозначения см. на рис. 2, 4–6. Масштаб (линейка общая): 300 мкм.



**Рис. 9.** Гистологическое строение туловищного отдела позвоночника серебристой химеры *Chimaera phantasma*, срезы: а — аксиальный, б — парасагиттальный верхних дуг позвонков, в — фронтальный области контакта между основными и вставочными элементами. GS — ganglion spinale, RV — radix ventralis, SYN — synarcuale, (\*) — складки фиброзной оболочки хорды (артефакт препарата), ост. обозначения см. на рис. 2, 4–6. Фотографии выполнены с применением микроскопа Olympus IX50 (Япония) и фотокамеры Canon EOS 7D (Япония). Масштаб: а, б — 1 мм; в — 200 мкм.

кучно лежащих овальных хондробластов, среди которых встречаются изогенные группы (рис. 7г). Более глубокие слои представлены одиночными, более крупными хондроцитами. Минерализованного хряща в исследованных невральных дугах не обнаружено.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Варианты строения межпозвоночных контактов серебристой химеры

Затылочно-синаркуальный сустав (седловидная суставная поверхность) является гемидиартрозом, поскольку наряду с присутствием центральной полости сочленовные поверхности по краям сустава связаны фиброзной тканью. Характерной синовиальной мембранны, описанной для эудиартроза млекопитающих (Smith, 2011), не обнаружено.

Контакты между сочленовыми отростками тоже являются гемидиартрозами, но главная полость смешена к верхней части сустава (рис. 8). Нижняя часть суставных поверхностей на значительном протяжении связана фиброзной тканью, имеющей рыхлую структуру с рядом относительно крупных полостей. Таким образом, одного среза может оказаться недостаточно для интерпретации строения сустава, так как оно будет меняться в зависимости от уровня среза. Между невральными дугами расположены сплошные фиброзные прослойки — синартрозы. Сегменты в составе синаркуалии слиты без видимых границ.

Плавный переход между нижней и верхней частью контакта сочленовых отростков (будто от схизартроза к гемидиартрозу) может быть следом процесса формирования главной полости путём постепенного расслоения изначально сплошного фиброзного контакта. Похожие расслоения соединительной ткани возникают, по крайней мере в некоторых случаях, в процессе развития синовиальных суставов млекопитающих (Kim et al., 2022) и некоторых птиц (Rux et al., 2019. Fig. 1b).

По всей видимости, сустав не обязательно должен быть симметричен. Например, в челюстном суставе химеры отмечено наличие синовиальной мембранны лишь на одной стороне суставной сумки, что, по мнению Хайниса (Haines, 1942), также может быть примером переходного состояния. Поскольку между разными типами

контактов могут существовать переходы, мы не можем точно сказать, является наблюдаемое у химер состояние редукцией или “движением” в сторону эудиартроза.

Хайнис (Haines, 1942) полагал, что в филогенезе возможны переходы между разными типами контактов, в том числе между геми- и эудиартрозом. Проверкой этого предположения будет изучение онтогенеза относительно редко встречающихся схизартрозов и гемидиартрозов (Haines, 1942; Cameron, 1974).

### Особенности строения суставных поверхностей затылочно-синаркуального сустава серебристой химеры

Гистологическое строение суставного хряща серебристой химеры отличается от строения дефинитивного суставного хряща синовиальных суставов взрослых млекопитающих и некоторых рептилий. У последних сама суставная поверхность образована гиалиновым хрящом с мелкими уплощёнными пролиферирующими хондроцитами в поверхностных слоях и продольными колонками крупных хондроцитов, ориентированными перпендикулярно поверхности, в более глубоких (Хэм, Кормак, 1983; Archer et al., 2003; Wintrich et al., 2020).

Однако у очень молодых животных (на примере сумчатого (*Marsupialia*) млекопитающего *Monodelphis domestica*) суставной хрящ выглядит иначе — на его периферии клетки вытянуты и ориентированы (как и матрикс) вдоль поверхности сустава. Перпендикулярных к ней колонок хондроцитов в более глубоких слоях не сформировано (Archer et al., 2003. Fig. 4) Похожее строение наблюдается в развивающихся суставах конечностей птиц и млекопитающих (Rux et al., 2019). С ростом животного суставной хрящ перстраивается, приобретая дефинитивный вид.

Сходно с описанным в нашей работе суставным хрящом устроены хрящи челюстного сустава и сустава между тазом и плавником молодого ежового ската (Sharma et al., 2025), а также челюстного сустава европейской химеры (Haines, 1942), точный возраст которой в работе не указан. На наш взгляд, примерные размеры сустава — около 3 мм в длину — указывают на то, что это молодое животное. Похоже, что строение суставного хряща взрослых хрящевых рыб остаётся неизвестным.

Согласно классическим представлениям, волокнистой выстилки суставной поверхности в типичном суставном хряще синовиального сустава быть не должно (Хэм, Кормак, 1983). Исключениями считаются челюстной сустав (Kim et al., 2004) и сустав между молоточком и наковальней (Whyte et al., 2002) у млекопитающих — суставная поверхность этих суставов образована толстым слоем волокнистого хряща. Однако у молодого ежового ската (Sharma et al., 2025), европейской куньей акулы *Mustelus mustelus* и катрана *Squalus acanthias* (Lubosch, 1909), а также европейской химеры (Haines, 1942) поверхностный слой суставного хряща составлен ацидофильным (Lubosch, 1909) коллагеновым матриксом (Sharma et al., 2025) (называемом Хайнисом (Haines, 1942) “волокнистым хрящом”), что напоминает описанную в нашей работе фиброзную выстилку суставной поверхности.

Чтобы понять причину различий в строении суставного хряща, необходимо провести гистологическое исследование сустава взрослой химеры, а также акул (Selachii) и скатов (Batomorphi).

#### **Сравнение затылочно-синаркуального сустава серебристой химеры с межпозвоночными суставами других рыб**

Обыкновенно между телами позвонков хрящевых и костных рыб встречаются амфицельные контакты — между телами позвонков заключена пережатая хорда. У некоторых групп, например у осетрообразных (Acipenseriformes), тела позвонков не развиваются, и тогда цельная хорда сохраняется всю жизнь как основа осевого скелета (Гуртовой и др., 1976).

Помимо серебристой химеры, гемидиартроз описан между телами опистоцельных позвонков длиннорылого панцирника *Lepisosteus osseus* (Cameron, 1974). Его суставной хрящ имеет типичное для тетрапод (Tetrapoda) строение, что отличает его от хряща серебристой химеры. Сочленовые поверхности образованы слоем расслаивающейся волокнистой ткани, формирующей мостики между суставными поверхностями, что напоминает затылочно-синаркуальный сустав химер. Однако у щуки эти мостики более толстые. Небольшая подвижность между телами позвонков (едва ли до 2° в каждом направлении), вероятно, обусловлена очень короткой и плотной связью между суставными поверхностями

по их периферии. Это предположение требует проверки.

Между синаркуалией и черепом у скатов описан двумышечковый сустав, классифицированный как синовиальный (Davies, 1948). Сочленовые поверхности плоские, окружены прочной фиброзной капсулой. Суставная полость узка и разделена на две сплошным тонким диском волокнистого хряща. Описание этого диска скатов напоминает обнаруженную в нашем исследовании соединительнотканную пролайку в разомкнутом суставе химеры (рис. 3). Для выяснения природы этой структуры необходимо изучить гистологию сустава как скатов, так и взрослых химер.

Хотя сустав ската и классифицирован как синовиальный, никаких доказательств (степень разделения суставных поверхностей, наличие синовиальной мембраны) этого не приводится. Таким образом, изучение строения сустава скатов остаётся актуальным. Функция сустава скатов также до сих пор не исследована (Claeson, 2011), хотя для некоторых видов описано поведение, в котором подвижность головы может оказаться важна (Wilga et al., 2012).

#### **Онтогенетические предпосылки формирования полостей в суставах**

С функциональной точки зрения затылочно-синаркуальный сустав серебристой химеры является диартрозом, обеспечивающим благодаря полости скольжение элементов скелета друг относительно друга. Седловидная форма сустава допускает подвижность в двух плоскостях (Romanov et al., 2024).

Ряд экспериментов (Murray, Drachman, 1969; Persson, 1983; Osborne et al., 2002; Dowthwaite et al., 2003; Kim et al., 2022; Sharma et al., 2025) показал, что для развития полости в синовиальных суставах важны механические нагрузки. Так, при искусственном отключении мышечных сокращений полости не развиваются, несмотря на рабочие молекулярные механизмы.

Существует пример преобразования суставов под действием механических нагрузок и на поздних стадиях онтогенеза. Например, смена условий обитания с водной среды на наземную привела у мексиканских аксолотлей *Ambystoma mexicanum* к морфологическим изменениям в коленном суставе в направлении кавитации (Rux et al., 2019).

Хотя мы не смогли найти пример развития гемиартроза, возможно предположить важность мышечных сокращений при образовании полостей и для них. Это предположение требует проверки.

### **Минерализация позвоночного столба химеры**

Любош (Lubosch, 1909) утверждал, что минерализация происходит не случайно, а в результате приспособления к различным, но весьма специфическим нагрузкам в каждом отдельном случае. Хотя минерализация меняет свойства ткани, не всегда легко понять биологическую роль этого явления. Недавнее экспериментальное исследование показало, что тессеры обеспечивают жёсткость хрящей акул при сжатии (Wilga et al., 2024). И, хотя тессеры химер организованы несколько иначе — в отличие от тессер акул и скатов (Dean, Summers, 2006) они более мелкие, имеют неправильную форму и между ними расположены относительно более узкие прослойки неминерализованного матрикса (Pears et al., 2020), — мы полагаем возможным предположить такую же функцию (повышение устойчивости к нагрузкам на сжатие) и для них.

Косвенным доводом в пользу этого предположения также служит ранняя минерализация синаркуалии химер (у только что вылупившейся особи (Berio et al., 2021)). Причём и на более поздних стадиях развития синаркуалия остаётся самой минерализованной структурой в позвоночном столбе (рис. 2).

Таким образом, наличие полости между сочленяющимися элементами и минерализация позволяют предположить, что затылочно-сиаркуальный сустав химеры сформировался в условиях, требующих от животного высокоамплитудных нагруженных движений головой.

### **Биологическая роль подвижности затылочно-сиаркуального сустава**

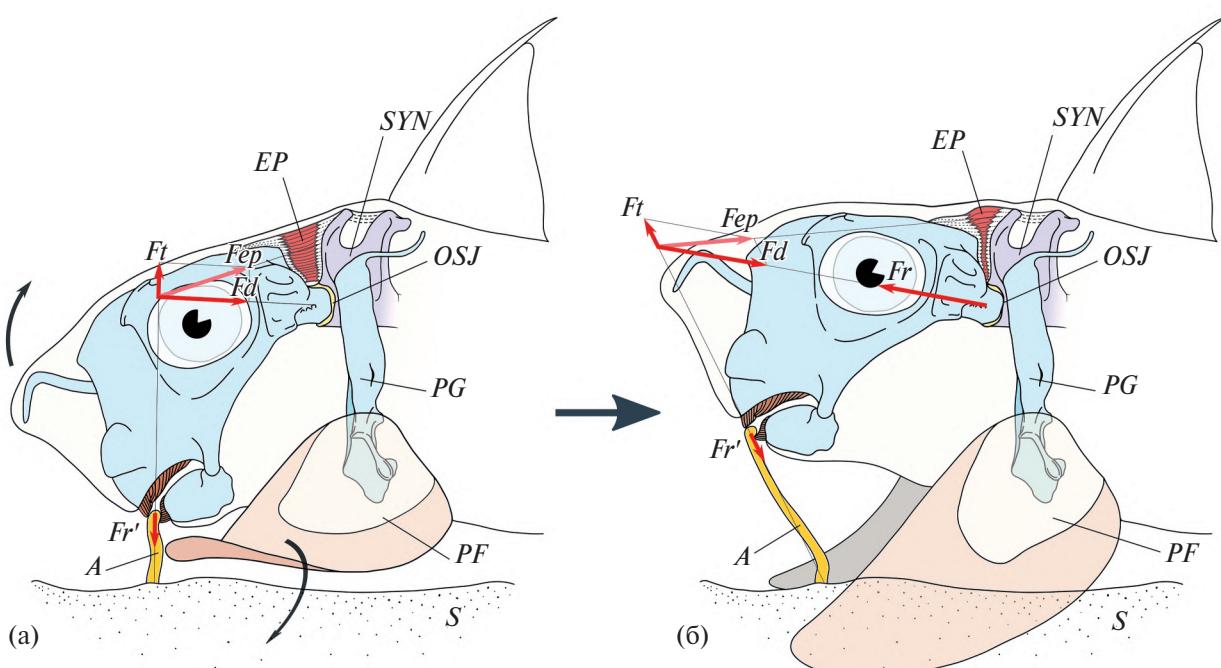
Полученные данные о гистологии затылочно-сиаркуального сустава серебристой химеры не противоречат предложенным ранее гипотезам о биологической роли подвижности в суставе — прицеливании на пищевой объект, интенсификации всасывания добычи и отрывании прикреплённых к субстрату жертв (Romanov et al., 2024).

Челюстной аппарат химер адаптирован к откусыванию (передний край зубных пластин режущий) и раздавливанию объектов (буторки

в задней части зубных пластин на уровне сухожилия аддуктора) (Dean, 1906; Didier, 1995; Huber et al., 2008). На это указывает и характер остатков пищи в кишечниках химер (Dean, 1906; Newell, Roper, 1935). Осевой череп в свою очередь соединён с позвоночником подвижным суставом. Таким образом, голова химеры — потенциально удобный для подрезания/выдёргивания добычи из грунта инструмент. Для совершения подобных движений тело должно иметь опору, которую рыба и получает на воду через грудные плавники. Мускульное оснащение для выполнения предполагаемых движений у химер описано (Romanov et al., 2024).

Нам удалось найти в свободном доступе одну видеосъёмку ([https://www.naturefootage.com/video-clips/PMI221220\\_0010/ratfish-hunting](https://www.naturefootage.com/video-clips/PMI221220_0010/ratfish-hunting)) химеры *Hydrolagus colliei* в естественной среде обитания, на которой рыба демонстрирует предложенную выше активность. Предварительно, сделав гребок плавниками и вогнув голову в грунт, рыба синхронными рывками головой и грудными плавниками вытаскивает добычу. Схема на рис. 10 основана на этом наблюдении. Разложение сил на рисунке показывает, что затылочно-сиаркуальный сустав химеры должен испытывать большую нагрузку. Конечно, единичное наблюдение не может быть основанием для однозначных выводов о специализации, но оно свидетельствует о том, что химера так делает. Однако как используется возможность поворачивать голову вбок, всё ещё не до конца понятно.

Способ передвижения химер (машущий полёт, или flapping flight), при котором тело не изгибается, а движущую силу создают взмахи грудными плавниками (Combes, Daniel, 2001), позволяет предполагать, что блокирование боковой подвижности в суставе не обязательно. Например, сопоставление морфологии переднего отдела позвоночного столба у некоторых ламноидных акул (Lamniformes), при плавании изгибающими лишь хвостовой отдел, с акулами, изгибающими в разной степени передний конец тела, показало, что боковые расширения basiventrale передних позвонков, предположительно ограничивающие боковые движения тела относительно черепа во время плавания, развиты только у последних (Claeson, Hilger, 2011). Однако у химер подвижность не просто не заблокирована, а выражена наравне с сагиттальной, что также отражается в специализации гипаксиальной мускулатуры (Romanov et al., 2024).



**Рис. 10.** Схема вовлеченности задирания черепа серебристой химерой *Chimaera phantasma* в вытаскивание добычи из субстрата: а — химера схватила зарывшийся в грунт пищевой объект и, поднимая голову, делает гребок грудными плавниками вниз. Эпаксиальный мускул начал сокращаться. Сила эпаксиального мускула ( $F_{ep}$ ) раскладывается на приложенную к объекту “вытягивающую” силу  $F_t$  и силу давления ( $F_d$ ) в суставе, в котором возникает сила реакции ( $F_r$ ) (на этом фрагменте не показана); б — химера вытаскивает добычу из грунта. Эпаксиальный мускул сокращён. Сила  $F_t$  должна превзойти “удерживающую” объект в грунте силу  $F'_r$ .  $A$  — пищевой объект,  $EP$  — т. *epaxialis*,  $OSJ$  — затылочно-синаркуальный сустав,  $PF$  — грудной плавник,  $PG$  — плечевой пояс,  $S$  — субстрат, (→) — направления действия сил, (↗) — направления движения головы и грудных плавников.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Затылочно-синаркуальный сустав и суставы сочленовых отростков химер являются гемидиартрозами, поскольку имеют крупную главную полость, а по её периферии сочленовые поверхности соединены фиброзной тканью. Синовиальной мембраны, похожей на описанную у млекопитающих, не обнаружено.

2. Суставная поверхность выстлана волокнистым матриксом и напоминает описанную для синовиального челюстного сустава европейской химеры и молодых скатов. Колонок хондроцитов, перпендикулярных суставной поверхности, в глубоких слоях хряща не обнаружено.

3. Минерализованный хрящ в позвоночнике выявлен только в синаркуалии (особенно яркое окрашивание ализарином отмечено в *synarcuale pars vertebralis*) и четырёх сегментах позади неё. Минерализация синаркуалии может указывать на адаптацию к нагрузкам на сжатие. В сочетании с вертикальной подвижностью рыба может использовать это для отрывания прикреплённых пищевых объектов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Экземпляр ювенильной химеры для гистологической части работы добыт при содействии Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра К.Ю. Самойловым (МГУ), за что авторы ему очень признательны. Экземпляр химеры № I-294 был передан в коллекцию кафедры зоологии позвоночных Московского государственного университета Н.А. Поярковым (МГУ), за что авторы ему благодарны. Мы благодарны Д. Дильте (Millersville University) за помощь в идентификации химер; сотрудникам ИПЭЭ РАН А.А. Цессарскому, Ф.Н. Шкилю, С.В. Смирнову и А.Г. Бушу за помощь в освоении микротехники и предоставление доступа к оборудованию для фотографирования срезов; сотрудникам МГУ: В.А. Горину за помощь в проведении окрашивания позвоночника ализарином и альцианом, А.Ф. Медведеву за представление полезных реагентов, А.В. Фёдорову за ценные комментарии к гистологическим описаниям.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ, проект № 17-3-21: “Изучение адаптаций позвоночных животных методами сравнительной и функциональной морфологии”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использованы экземпляр из коллекции кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ и особь, приобретённая на рынке в порту Вьетнама в мёртвом виде. Разрешение на изучение такого материала не требуется.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.* 1976. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы). М.: Выш. шк., 351 с.
- Дзержинский Ф.Я.* 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ, 155 с.
- Ромейс Б.* 1954. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 719 с.
- Синельников Р.Д., Синельников Я.Р.* 1989. Атлас анатомии человека. Т. 1. Учение о костях, соединении костей и мышцах. М.: Медицина, 344 с.
- Хэм А., Кормак Д.* 1983. Гистология. Т. 3. М.: Мир, 293 с.
- Alexander R. McN.* 1970. Mechanics of the feeding action of various teleost fishes // J. Zool. V. 162. № 2. P. 145–156. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb01261.x>
- Archer C.W., Dowthwaite G.P., Francis-West P.* 2003. Development of synovial joints // Birth Defects Res. C. V. 69. № 2. P. 144–155. <https://doi.org/10.1002/bdrc.10015>
- Askary A., Smeeton J., Paul S. et al.* 2016. Ancient origin of lubricated joints in bony vertebrates // eLife. V. 5. Article e16415. <https://doi.org/10.7554/eLife.16415>
- Bemis W.E.* 1986. Feeding systems of living Dipnoi: anatomy and function // J. Morphol. V. 190. № S1. P. 249–275. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051900417>
- Bemis W.E., Lauder G.V.* 1986. Morphology and function of the feeding apparatus of the lungfish, *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi) // J. Morphol. V. 187. № 1. P. 81–108. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051870108>
- Berio F., Broyon M., Enault S. et al.* 2021. Diversity and evolution of mineralized skeletal tissues in chondrichthyans // Front. Ecol. Evol. V. 9. Article 660767. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.660767>
- Cameron H.U.* 1974. The intervertebral joint of the longnose gar, *Lepisosteus osseus* // Can. J. Zool. V. 52. № 7. P. 803–804. <https://doi.org/10.1139/z74-107>
- Camp A.L.* 2021. A neck-like vertebral motion in fish // P.R. Soc. B. V. 288. № 1957. Article 20211091. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1091>
- Camp A.L., Brainerd E.L.* 2014. Role of axial muscles in powering mouth expansion during suction feeding in largemouth bass (*Micropterus salmoides*) // J. Exp. Biol. V. 217. № 8. P. 1333–1345. <https://doi.org/10.1242/jeb.095810>
- Camp A.L., Roberts T.J., Brainerd E.L.* 2015. Swimming muscles power suction feeding in largemouth bass // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 112. № 28. P. 8690–8695. <https://doi.org/10.1073/pnas.1508055112>
- Camp A.L., Roberts T.J., Brainerd E.L.* 2018. Bluegill sunfish use high power outputs from axial muscles to generate powerful suction-feeding strikes // J. Exp. Biol. V. 221. № 11. Article jeb178160. <https://doi.org/10.1242/jeb.178160>
- Claeson K.M.* 2011. The synarcual cartilage of batoids with emphasis on the synarcual of Rajidae // J. Morphol. V. 272. № 12. P. 1444–1463. <https://doi.org/10.1002/jmor.10996>
- Claeson K.M., Hilger A.* 2011. Morphology of the anterior vertebral region in elasmobranchs: special focus, Squatiniformes // Foss. Rec. V. 14. № 2. P. 129–140. <https://doi.org/10.1002/mmng.201100003>
- Combes S.A., Daniel T.L.* 2001. Shape, flapping and flexion: wing and fin design for forward flight // J. Exp. Biol. V. 204. № 12. P. 2073–2085. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.12.2073>
- Davies D.V.* 1948. The synovial joints of the skate (Raia) // J. Anat. V. 82. Pt. 1–2. P. 9–20.
- Dean B.* 1906. Chimaeroid fishes and their development // Carnegie Inst. Wash. Publ. № 32. 194 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.29471>
- Dean M.N., Summers A.P.* 2006. Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes // Zoology. V. 109. № 2. P. 164–168. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2006.03.002>
- Didier D.A.* 1995. Phylogenetic systematics of extant chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) // Am. Mus. Novit. № 3119. 86 p.
- Dowthwaite G.P., Flannery C.R., Flannelly J. et al.* 2003. A mechanism underlying the movement requirement for synovial joint cavitation // Matrix Biol. V. 22. № 4. P. 311–322. [https://doi.org/10.1016/S0945-053X\(03\)00037-4](https://doi.org/10.1016/S0945-053X(03)00037-4)
- Dzerzhinsky F.Ya.* 2017. The mystery of the two-unit skull of the Sarcopterygii: a trap for functional morphologists // J. Zool. V. 301. № 2. P. 85–101. <https://doi.org/10.1111/jzo.12405>

- Gartner S.M., Whitlow K.R., Laurence-Chasen J.D. et al. 2022. Suction feeding of West African lungfish (*Protopterus annectens*): an XROMM analysis of jaw mechanics, cranial kinesis, and hyoid mobility // Biol. Open. V. 11. № 9. Article bio059447.  
<https://doi.org/10.1242/bio.059447>
- Grobecker D.B. 1983. The ‘lie-in-wait’ feeding mode of a cryptic teleost, *Synanceia verrucosa* // Predators and prey in fishes. Developments in environmental biology of fishes. V. 2. Dordrecht: Springer. P. 29–40.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-009-7296-4\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-009-7296-4_5)
- Haines R.W. 1942. Eudiarthrodial joints in fishes // J. Anat. V. 77. Pt. 1. P. 12–19.
- Huber D.R., Dean M.N., Summers A.P. 2008. Hard prey, soft jaws and the ontogeny of feeding mechanics in the spotted ratfish *Hydrolagus colliei* // J. R. Soc. Interface. V. 5. № 25. P. 941–953.  
<https://doi.org/10.1098/rsif.2007.1325>
- Inada T., Garrick J.A.F. 1979. *Rhinochimaera pacifica*, a long-snouted chimaera (Rhinochimaeridae), in New Zealand waters // Jpn. J. Ichthyol. V. 25. № 4. P. 235–243.  
<https://doi.org/10.11369/jji1950.25.235>
- Jimenez Y.E., Camp A.L., Grindall J.D., Brainerd E.L. 2018. Axial morphology and 3D neurocranial kinematics in suction-feeding fishes // Biol. Open. V. 7. № 9. Article bio036335.  
<https://doi.org/10.1242/bio.036335>
- Jollie M. 1962. Chordate morphology. N.Y.: Reinhold, 478 p.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.6408>
- Kim M., Koyama E., Saunders C.N. et al. 2022. Synovial joint cavitation initiates with microcavities in interzone and is coupled to skeletal flexion and elongation in developing mouse embryo limbs // Biol. Open. V. 11. № 6. Article bio059381.  
<https://doi.org/10.1242/bio.059381>
- Kim S.-G., Ha J.-W., Park J.-C. 2004. Histological changes in the temporomandibular joint in rabbits depending on the extent of mandibular lengthening by osteodistraction // Brit. J. Oral Max. Surg. V. 42. № 6. P. 559–565.  
<https://doi.org/10.1016/j.bjoms.2004.06.018>
- Lauder G.V. Jr. 1979. Feeding mechanics in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva* // J. Zool. T. 187. № 4. C. 543–578.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03386.x>
- 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>
- Lauder G.V., Liem K.F. 1981. Prey capture by *Luciocephalus pulcher*: implications for models of jaw protrusion in teleost fishes // Environ. Biol. Fish. V. 6. № 3/4. P. 257–268.  
<https://doi.org/10.1007/BF00005755>
- Lemberg J.B., Shubin N.H., Westneat M.W. 2019. Feeding kinematics and morphology of the alligator gar (*Atractosteus spatula*, Lacépède, 1803) // J. Morphol. V. 280. № 10. P. 1548–1570. <https://doi.org/10.1002/jmor.21048>
- Lesiuk T.P., Lindsey C.C. 1978. Morphological peculiarities in the neck-bending Amazonian characoid fish *Rhaphiodon vulpinus* // Can. J. Zool. V. 56. № 4. P. 991–997.  
<https://doi.org/10.1139/z78-139>
- Lubosch W. 1909. Anpassungsscheinungen bei der Verkalkung des Selachierknorpels // Anat. Anzeiger. V. 35. № 1. P. 1–8.
- Motta P.J., Wilga C.D. 2001. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks // Environ. Biol. Fish. V. 60. № 1–3. P. 131–156.  
<https://doi.org/10.1023/A:1007649900712>
- Murray P.D.F., Drachm D.B. 1969. The role of movement in the development of joints and related structures: the head and neck in the chick embryo // Development. V. 22. № 3. P. 349–371.  
<https://doi.org/10.1242/dev.22.3.349>
- Nakaya K. 1995. Hydrodynamic function of the head in the hammerhead sharks (Elasmobranchii: Sphyrnidae) // Copeia. V. 1995. № 2. P. 330–336.  
<https://doi.org/10.2307/1446895>
- Newell G.E., Roper H.D.G. 1935. A note on the feeding habits of *Chimaera monstrosa* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 20. № 1. P. 99–102.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315400010080>
- Osborne A.C., Lamb K.J., Lewthwaite J.C. et al. 2002. Short-term rigid and flaccid paralyses diminish growth of embryonic chick limbs and abrogate joint cavity formation but differentially preserve pre-cavitated joints // J. Musculoskelet. Neuronal Interact. V. 2. № 5. P. 448–456.
- Osse J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. V. 19. № 3. P. 289–392.  
<https://doi.org/10.1163/002829669X00134>
- Oxford textbook of rheumatology. 2013. Oxford: Oxford Univ. Press., 1522 p.  
<https://doi.org/10.1093/med/9780199642489.001.0001>
- Pears J.B., Johanson Z., Trinajstic K. et al. 2020. Mineralization of the *Callorhinchus* vertebral column (Holocephali; Chondrichthyes) // Front. Genet. V. 11. Article 571694.  
<https://doi.org/10.3389/fgene.2020.571694>
- Persson M. 1983. The role of movements in the development of sutural and diarthrodial joints tested by long-term paralysis of chick embryos // J. Anat. V. 137. Pt 3. P. 591–599.
- Romanov A.V., Shakharonov V.V., Gerasimov K.B., Korzun L.P. 2024. Occipital-synarcual joint mobility in ratfishes (Chimaeridae) and its possible adaptive role // J. Morphol. V. 285. № 6. Article e21740.  
<https://doi.org/10.1002/jmor.21740>
- Rux D., Deckerb R.S., Koyama E., Pacifici M. 2019. Joints in the appendicular skeleton: developmental mechanisms and evolutionary influences // Curr. Top. Dev. Biol. V. 133. P. 119–151.  
<https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.002>
- Schnell N.K., Bernstein P., Maier W. 2008. The “pseudo-craniovertebral articulation” in the deep-sea fish *Stomias*

- boa* (Teleostei: Stomiidae) // J. Morphol. V. 269. № 5. P. 513–521.  
<https://doi.org/10.1002/jmor.10584>
- Schnell N.K., Britz R., Johnson G.D.* 2010. New insights into the complex structure and ontogeny of the occipito-vertebral gap in barbeled dragonfishes (Stomiidae, Teleostei) // J. Morphol. V. 271. № 8. P. 1006–1022.  
<https://doi.org/10.1002/jmor.10858>
- Sharma N., Hardy Y., Shubin N.* 2025. Synovial joints were present in the common ancestor of jawed fish but lacking in jawless fish // PLOS Biol. V. 23. № 2. Article e3002990.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002990>
- Smith M.D.* 2011. The normal synovium // Open Rheumatol. J. V. 5. Suppl. 1: M2. P. 100–106.  
<https://doi.org/10.2174/1874312901105010100>
- Tchernavin V.V.* 1948. On the mechanical working of the head of bony fishes // P. Zool. Soc. Lond. V. 118. № 1. P. 129–143.  
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1948.tb00369.x>
- Walker M.B., Kimmel C.B.* 2007. A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae // Biotech. Histochem. V. 82. № 1. P. 23–28.  
<https://doi.org/10.1080/10520290701333558>
- Westneat M.W., Olsen A.M.* 2015. How fish power suction feeding // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 112. № 28. P. 8525–8526.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1510522112>
- Whitlow K.R., Ross 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>
- Whyte J.R., González L., Cisneros A.I. et al.* 2002. Fetal development of the human tympanic ossicular chain articulations // Cells Tiss. Organs. V. 171. № 4. P. 241–249.  
<https://doi.org/10.1159/000063124>
- Wilga C.D., Motta P.J., Sanford C.P.* 2007. Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs // Integr. Comp. Biol. V. 47. № 1. P. 55–69.  
<https://doi.org/10.1093/icb/icm029>
- Wilga C.D., Maia A., Nauwelaerts S., Lauder G.V.* 2012. Prey handling using whole-body fluid dynamics in batoids // Zoology. V. 115. № 1. P. 47–57.  
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.09.002>
- Wilga C., Dumont E., Ferry L.* 2024. The effect of tessellation on stiffness in the hyoid arch of elasmobranchs // J. Morphol. V. 285. № 3. Article e21681.  
<https://doi.org/10.1002/jmor.21681>
- Wintrich T., Scaal M., Böhmer C. et al.* 2020. Palaeontological evidence reveals convergent evolution of intervertebral joint types in amniotes // Sci. Rep. V. 10. № 1. Article 14106.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-70751-2>

## HISTOLOGICAL STRUCTURE OF THE OCCIPITAL-SYNARCUAL JOINT OF THE JUVENILE SILVER CHIMAERA *CHIMAERA PHANTASMA* (CHIMAERIDAE): HEMIDIARTHROSIS AS ADAPTATION TO HIGH-AMPLITUDE HEAD MOVEMENTS

**A. V. Romanov<sup>1, 2, \*</sup>, V. V. Shakharponov<sup>1</sup>, D. V. Kapitanova<sup>2</sup>, and L. P. Korzun<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>2</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

\*E-mail: romanovav@my.msu.ru

The results of a histological study of intersegmental joints of the spine are presented for the juvenile silver chimaera *Chimaera phantasma*. Its occipital-synarcual joint and the joints of the articular processes have a large cavity. The fibrous tissue surrounding the latter connects the articular surfaces, which are thus not totally separated by a cavity. We interpret both joints as hemidiarthroses. There are layers of dense fibrous connective tissue (synarthroses) between the elements of the vertebral arches. The boundaries between the segments in the synarcual are determined only by the spinal nerves. Mineralized cartilage is found only in the synarcual. Our data clearly indicate specialization of the occipital-synarcual joint, since this is the only diarthrosis in the chimaera's spine. Further studies are needed to understand the mechanisms of joint development; however, the cavity itself may indicate adaptation to an extended range of motion in the joint. Early mineralization of the synarcual may testify on the joint load during compression. Clarification of the biological role of this articulation requires observations of the animal in nature. Taking into account both literary sources and the data of present study, we assume that the mobility of the chimaera head is important for tearing off food objects attached to the substrate.

**Keywords:** Holocephali, synarcual, histology, functional morphology, adaptation, head mobility.

УДК 597.552.51

## ПЕРВАЯ НАХОДКА КАРЛИКОВОГО РУЧЬЕВОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS COMPLEX* (SALMONIDAE) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

© 2025 г. М. Б. Скопец<sup>1</sup>, Е. В. Хаменкова<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН – ИБПС ДВО РАН,  
Магадан, Россия

\*E-mail: tauy@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2025 г.

После доработки 28.02.2025 г.

Принята к публикации 12.03.2025 г.

Разнообразие жизненных стратегий гольцов рода *Salvelinus* предполагает существование жилых (озёрных или речных) и проходных форм. Жилые ручьевые популяции гольцов отличаются малым размером особей и небольшой продолжительностью их жизни (до 8–11 лет), низкой плодовитостью и зачастую ювенильным (педоморфным) обликом рыб. Чаще всего такие популяции встречаются у северной мальмы *S. malma*, реже у южной *S. curilus* и чрезвычайно редко у арктического гольца *S. alpinus*. В 2024 г. необычная популяция карликового гольца *S. alpinus* complex была обнаружена в небольшом водотоке бассейна верховий р. Колыма. Рыб отловили в неглубоких протоках р. Енкон посреди широкой, плоской долины (наледной поляны) в среднем течении р. Бурканда на высоте около 950 м над уровнем моря. Отловленные особи ручьевого карликового гольца характеризуются чрезвычайно медленным ростом, ювенильным обликом и малой в сравнении с представителями вида из озёрных стад продолжительностью жизни. Обнаружение подобных стад можно ожидать на других участках водотоков, изолированных от основного русла какими-либо физическими преградами. Вероятно, в условиях северо-востока Азии потенциальными местообитаниями сходных популяций карликовых гольцов могут быть участки рек и ручьёв, расположенные выше наледей, широко здесь распространённых.

**Ключевые слова:** арктический голец, мальма, ручьевая карликовая форма, физические преграды, наледь, северо-восток Азии.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060028

Гольцы рода *Salvelinus*, как и многие другие представители семейства лососёвых (Salmonidae), отличаются разнообразием жизненных стратегий, проявляющихся либо в постоянном обитании в реках или озёрах, либо в проходном образе жизни. При этом привязанность разных видов и форм лососёвых к различным местам обитания проявляется по-разному. Например, арктический голец *S. alpinus* включает множество географических группировок и локальных симпатрических форм и, как правило, образует проходные или жилые озёрные популяции. Озёра особенно важны для этого вида — все этапы его жизненного цикла,

в том числе нерест (Arostegui, Quinn, 2019), могут быть связаны исключительно с ними, тогда как широко распространённая на Дальнем Востоке северная мальма *S. malma* преимущественно представлена проходными и речными популяциями и встречается в озёрах значительно реже.

Среди экологических форм гольцов особый интерес представляют собой популяции речных карликовых (внешне ювенильных или педоморфных) особей. Они важны как объект реконструкции эволюционного процесса, поскольку различаются временем существования, механизмами изоляции и путями адаптации

(Малютина и др., 2021). Такие популяции известны у малымы, населяющей реки Камчатского края и Североамериканского континента, единично указываются для рек охотоморского материкового побережья (Волобуев, 1978; McCart, 1980; Ayers, 2010; Есин, 2015). Для арктического гольца жилые речные популяции — редкость, известно лишь несколько стад в азиатской части Ледовитоморского бассейна. Такие рыбы длиной до 57.0 (в среднем 39.0) см обитают в р. Кожим бассейна р. Печора (Кучина, 1959). В р. Нероткар (притоке оз. Хантайское) длина жилых речных гольцов в среднем составляет ~36.0 см (Романов, 2005), в р. Микшанда (приток оз. Лама) достигает 30.8 см (Максимов и др., 1995). До настоящего времени жилых ручьевых карликовых форм арктического гольца, как минимум в азиатских водотоках бассейна Северного Ледовитого океана, известно не было.

Цель работы — описать биологию впервые обнаруженной на северо-востоке Азии изолированной популяции ручьевой резидентной карликовой формы гольца *S. alpinus* complex.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в ходе экспедиции, проводимой на хребте Охандя (южные отроги хр. Черского). Её основной задачей было комплексное обследование оз. Юг (бассейн р. Омулёвка — притока р. Колыма). Также собирали материал по пути движения экспедиционного отряда. Одним из таких участков стало верхнее течение р. Бурканди в 100–500 м выше обширной

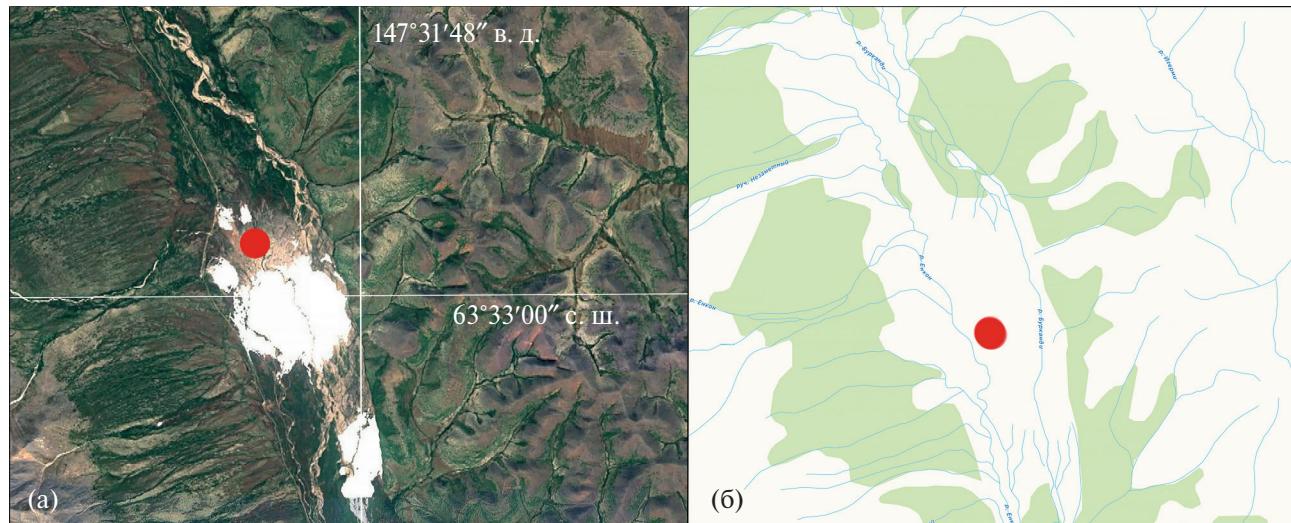
наледи, сформированной в единой долине этой реки и её правого притока — р. Енкон. Река Бурканди — основная водная артерия района проведения работ, это левый приток р. Бёйлёх (бассейн р. Аян-Юрях). Район работ ( $63^{\circ}31'40''$  с.ш.,  $147^{\circ}30'00''$  в.д.) расположен на высоте 950 м над уровнем моря на севере Магаданской области в условиях экстраконтинентального климата северо-востока Азии.

Участок речной долины в месте сбора материала представлен системой нешироких и мелких (до 0.8 м, чаще 0.1–0.3 м), сходящихся и расходящихся проток, составляющих малые русла рек Енкон и Бурканди. Они протекают среди каменистой равнины (наледной поляны), даже летом ограниченной от остального русла р. Бурканди многолетней, достигающей в ширину до 1.5 км наледью протяжённостью вдоль русла до 3.0 км (рис. 1, 2). Температура воды в протоках р. Енкон выше наледи в августе составляла  $4^{\circ}\text{C}$ , в р. Бурканди —  $6^{\circ}\text{C}$ .

Всего 13–15.08.2024 г. в долине р. Енкон удобными снастями было поймано 14 экз. карликового арктического гольца, у которых измерили длину тела по Смитту, массу тела, определили плодовитость и возраст (на препаратах отолитов по слоистым структурам).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В обследованной речной системе р. Енкон карликовый голец оказался обычным, но не самым многочисленным видом рыб. Преобладал здесь восточносибирский хариус *Thymallus*



**Рис. 1.** Район проведения исследования: а — наледная поляна в долине рек Енкон и Бурканди (снимок со спутника), б — карта-схема; (●) — место отлова карликовых гольцов *Salvelinus alpinus* complex.



Рис. 2. Протоки р. Енкон выше наледи.

*pallasii*, преимущественно молодь в возрасте 1+...3+ длиной 100–160 мм и массой <50 г (рис. 3), единично встречался также сибирский усатый голец *Barbatula toni*.

Годовые кольца на отолитах отловленных гольцов были хорошо заметны благодаря значительному контрасту между летними (широкими, белыми) и зимними (узкими, прозрачными) зонами (рис. 4). Идентифицировать возраст особей данного стада по отолитам оказалось намного проще по сравнению с гольцами из оз. Юг. Это указывает на высокую контрастность условий существования гольца в ручьях выше наледи в летний и зимний периоды.

В исследованной выборке преобладали рыбы в возрасте 4+. Все особи отличались чрезвычайно медленным ростом и малой в сравнении с озёрными стадами продолжительностью жизни; максимальный отмеченный возраст — 8+ при длине 138.0 мм (табл. 1). Самая крупная особь массой 30.8 г и длиной 147.0 мм была не самой долгоживущей (5+).

Все отловленные самцы (6 экз.) в возрасте 3+...5+ были половозрелыми, их гонады были III или III–IV стадий зрелости. Средняя

длина самцов составила 128.6 мм, масса 23.0 г. Из восьми отловленных самок шесть (в возрасте 2+...4+) были незрелыми. Зрелости достигли только две старшие самки в возрасте 6+ и 8+ (средние длина и масса — 138.0 мм и 27.5 г). Плодовитость этих двух особей составила 54 и 64 икринки. Судя по состоянию гонад, гольцы данного стада (как и озёрные гольцы бассейна р. Колыма) нерестятся в конце сентября–октября.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как указывалось выше, для арктического гольца речная форма — редкость, а ручьевые карликовые резидентные формы ранее были известны только из нескольких водотоков хр. Брукса на Североамериканском континенте (McCart, Craig, 1973; McCart, Bain, 1974; Bain, 1975; McCart, 1980). Однако последние данные показали, что эти рыбы произошли от северной мальмы (Ayers, 2010).

Принято считать, что в Восточной Сибири арктический голец представлен исключительно озёрными формами, которые распространены до высоты 1766 м над уровнем моря (Черешнев,



Рис. 3. Неполовозрелая особь восточносибирского хариуса *Thymallus pallasii* (а) и половозрелый карликовый голец *Salvelinus alpinus* complex (б), выловленные в р. Енкон.

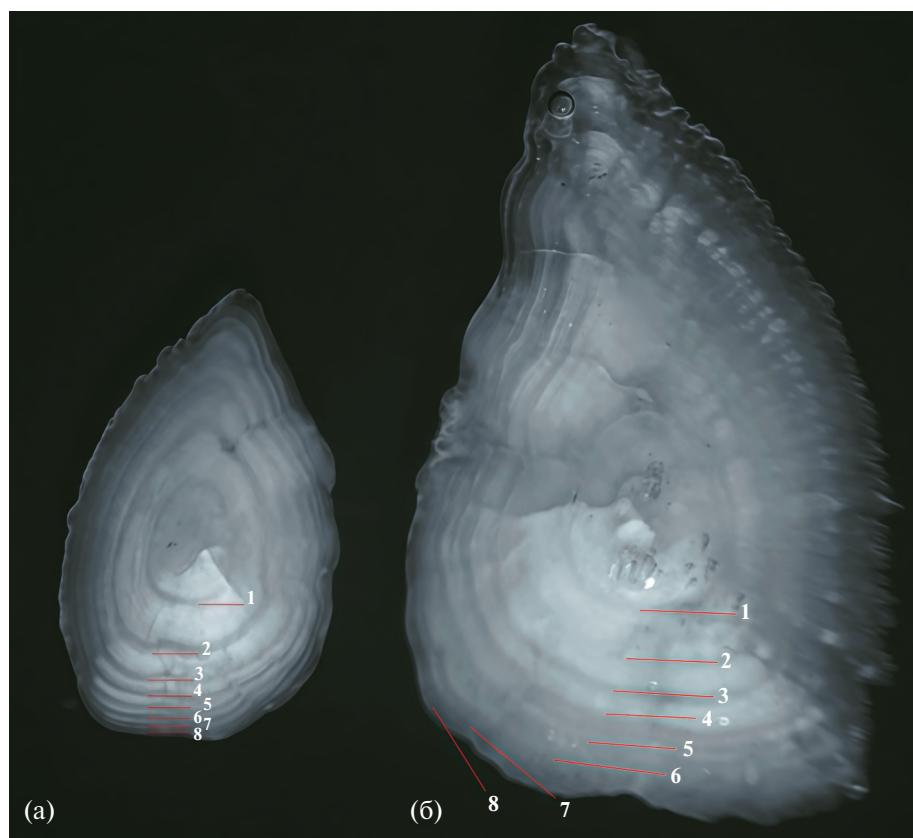


Рис. 4. Различия контрастности слоистой структуры отолитов *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 8+ из исследованной ручьевой популяции (а) и обитающих в оз. Юг (хребет Оханя, бассейн р. Омулёвка) (б): 1–8 — годовые кольца.

**Таблица 1.** Длина тела по Смитту и масса ( $M \pm SD$ ) разновозрастных особей карликового гольца *Salvelinus alpinus* complex из верхнего течения р. Енкон и озёрных гольцов оз. Юг

Возраст, лет	р. Енкон						оз. Юг*	
	Длина, мм			Масса, г			Длина, мм	Масса, г
	Самцы (n = 6)	Самки (n = 8)	Оба пола (n = 14)	Самцы (n = 6)	Самки (n = 8)	Оба пола (n = 14)	Оба пола (n = 53)	
2+	98	98	98	9.1	9.1	9.1	121.6 ± 14.4	16.8 ± 6.8
3+	114.0	111.5 ± 2.1	112.3 ± 2.1	14.8	14.4 ± 1.1	14.5 ± 0.8	130.3 ± 18.5	20.4 ± 11.6
4+	127.7 ± 8.7	128.0 ± 8.7	127.8 ± 7.9	23.1 ± 5.9	19.2 ± 4.3	21.4 ± 5.7	164.6 ± 11.8	40.3 ± 9.5
5+	147.0		147.0	30.8		30.8	179.0 ± 36.1	58.2 ± 37.3
6+		138.0	138.0		28.1	28.1	220.7 ± 15.9	101.7 ± 24.2
8+		138.0	138.0		26.8	26.8	251.8 ± 18.0	147.1 ± 34.0

**Примечание.** \* Приведены данные по неполовозрелой молоди, зрелые карликовые особи в оз. Юг не найдены; n — число изученных особей. Здесь и в табл. 2: M — среднее значение, SD — стандартное отклонение.

2002; Самусенок и др., 2006). Большинство таких рыб размножается в стоячей воде, то есть являются “палиями”. Все эти стада (в настоящее время их известно более 30) обитают в олиготрофных и ультраолиготрофных водоёмах, в то время как речных (ручьевых) групп вида до настоящего времени известно не было (Матвеев и др., 2011; Алексеев, 2016; Алексеев и др., 2021, 2023). Имеются сведения лишь об одной озёрно-речной популяции вида — даватчане *S. alpinus erythrinus* из оз. Фролиха (Республика Бурятия). Этот голец живёт в озере, но для нереста заходит во впадающие в него реки (Савваитова и др., 1977; Матвеев и др., 2020). Такая же картина наблюдается и на Камчатке — гольцы арктической группы обитают исключительно в озёрах (Есин и др., 2014). Изолированные ручьевые (карликовые) формы арктического гольца для северо-востока России и всей Евразии ранее никогда не указывались.

В бассейне верхнего течения Колымы, в том числе в бассейнах рек Кулу и Аян-Юрях, гольцы обитают в озёрах и лишь иногда выходят в связанные с ними водотоки. Проходных гольцов в этой части бассейна р. Колыма нет, не были известны и их ручьевые (карликовые) формы. Информацию об обитании в верховьях р. Бурканди ручьевых гольцов мы получили от местных жителей. Наши попытки поймать таких рыб увенчались успехом в районе наледи в протоках р. Енкон.

Формирование у гольцов карликовых резидентных ручьевых форм — явление известное, при этом карликовость, как правило, сопрово-

ждается сохранением ювенильного облика таких рыб. По размерам изученные рыбы уступают жилым формам гольца, населяющим малые ручьи бассейнов р. Каннинг (Северо-Восточная Аляска) и руч. Кеш (Северо-Западная Канада), впадающих в море Бофорта (табл. 2).

Стоит отметить сходные возрастные характеристики — максимальный возраст карликового гольца р. Енкон 8+, такой же возраст отмечали у рыб из руч. Шублик в бассейне р. Каннинг, и возраст 7+ у рыб из безымянного ручья в бассейне той же реки (McCart, Craig, 1973). Немного выше (10+) максимальный возраст карликового гольца, населяющего руч. Кеш, однако этот ручей отличается температурными условиями (14.0–16.0°C зимой) (McCart, Bain, 1974). Тогда как в руч. Шублик температура воды зимой (с ноября по апрель) составляла 3.5–4.7°C, в безымянном ручье — 3.0°C в сентябре и 9.0°C в августе (McCart, Craig, 1973).

Одним из основных факторов, обуславливающих формирование таких резидентных ручьевых популяций гольца, считается возникновение непреодолимых преград в историческом прошлом (они могут сохранять своё значение и в настоящее время). Это могут быть, например, водопады, а также перекрывающие русло сели и прочее. В то же время, например, у малмы жилье популяции обитают в ручьях, не имеющих очевидных преград, изолирующих их от основного водотока сейчас или в прошлом. Поэтому считается, что своеобразным “изолятом” может стать участок реки, расположенный на удалении

**Таблица 2.** Длина тела по Смитту ( $M \pm SD$ ) карликового гольца *Salvelinus alpinus* complex р. Енкон и особей вида из североамериканских жилых ручьевых популяций в разном возрасте (по нашим данным и сведениям литературы), мм

Возраст, лет	P. Енкон	Руч. Шублик	Руч. без названия	Руч. Кеш
	Наши данные	McCart, Craig, 1973		McCart, Bain, 1974
0+		50.1 ± 9.7 (14)	53.8 ± 10.2 (42)	
1+		75.0 ± 12.1 (22)	85.7 ± 14.0 (21)	
2+	98.0 (1)	102.8 ± 14.0 (21)	113.0 ± 12.4 (22)	102.9 ± 9.1 (16)
3+	112.3 ± 2.1 (3)	128.9 ± 18.7 (46)	121.7 ± 9.2 (26)	132.2 ± 10.8 (5)
4+	127.8 ± 7.9 (7)	151.7 ± 12.9 (22)	133.3 ± 8.9 (21)	162.1 ± 8.2 (9)
5+	147.0 (1)	165.1 ± 16.0 (29)	148.8 ± 14.2 (4)	170.8 ± 36.6 (9)
6+	138.0 (1)	164.7 ± 8.1 (3)	156.7 ± 1.5 (3)	206.1 ± 14.2 (15)
7+		193.3 ± 26.9 (4)	148.5 ± 5.0 (2)	223.9 ± 16.2 (9)
8+	138.0 (1)	202.5 ± 34.9 (4)		250.3 ± 19.5 (4)
9+				237.0 (1)
10+				171.9 ± 52.1 (2)

**Примечание.** В скобках — число изученных экземпляров.

от путей миграции и основных нерестилищ проходных форм (Есин, 2015).

Изоляция описываемых популяций гольцов Северной Америки обусловлена наличием в ручьях естественных физических преград. В двух случаях — это водопады до 8 м в высоту (ручьи Шублик и Кеш), которые действительно выступают непреодолимой преградой, в третьем случае (безымянный ручей) — наледь. В отличие от водопадов наледи, даже если они не тают полностью в тёплый период года и сохраняют ледяные поля значительных размеров, не являются абсолютной преградой для мигрирующих рыб (McCart, Craig, 1973; McCart, Bain, 1974).

Популяция карликовой ручьевой формы гольца, которую мы рассматриваем, обитает в районе обширной наледной поляны в долине рек Енкон и Бурканди, ограниченной от основного русла р. Бурканди и других водотоков ниже по течению обширной наледью. Наледи на р. Енкон и безымянном ручье в бассейне р. Каннинг на Аляске — два ныне известных примера того, что наличие такой преграды способствовало формированию резидентной, возможно, изолированной формы гольца.

Как известно, наледи образуются при возникновении непроницаемого барьера в русле

и/или водоносном горизонте выше по уклону, от которого имеется сток поверхностных или подземных вод. Многолетние наледи имеют несколько стадий развития, самые продолжительные из которых оказывают существенное влияние на морфологию речного русла, а именно создают наледные поляны (Атлас ..., 2021).

Участки разгрузки подземных вод (места сохранения речного стока в зимний период) имеют для всех северных рыб, включая гольцов, критическую важность. Рыбы их используют для размножения и нагула, но особенно важны они для зимовки. Многие протекающие за Полярным кругом реки полностью перемерзают. В таких речных бассейнах зимовка рыб возможна или в глубоких незаморных озёрах, или на непромерзающих участках русел, существование которых обусловлено разными факторами (Everett, Wilmot, 1987; Brown et al., 2007; Mochnacz et al., 2010; Loewen et al., 2015). Признаком наличия незамерзающих таликов, оказывающих существенное влияние на водообмен поверхностного речного стока, в том числе зимой, является появление наледей. По этой причине участки рек и ручьёв с текущей в течение всей зимы водой выше наледей являются важнейшими зимовальными местообитаниями. В северных реках именно в районе наледей нередко располагается

нижняя граница нерестовых и зимовальных биотопов речных гольцов.

О том, что наледь в долине рек Бурканди и Енкон в настоящее время не выступает непреодолимой преградой, свидетельствует обитание выше по течению других видов рыб, в частности молоди хариуса и сибирского усатого гольца. Похожая картина наблюдается и в безымянном ручье в бассейне р. Каннинг. Автор (McCart, Craig, 1973) предполагает, что это может быть обусловлено существенной разницей гидрологии водотока выше и ниже наледи. Ниже по течению, перед впадением в р. Каннинг, ручей приобретает тундровый характер.

Сложно сказать, что является причиной того, что гольцы в известных примерах не пересекают границу наледи и не мигрируют ниже по течению. С одной стороны, как и предполагали коллеги, исследовавшие изолированные речные популяции гольца евероамериканского континента, на это влияют гидрологические условия, различающиеся ниже и выше наледи. Однако непонятно, что послужило изначальной причиной формирования изоляции. Возможно, сроки существования длительное время сохраняющихся наледей могут охватывать временные периоды общего похолодания климата, когда они, даже летом, создают непреодолимый барьер для рыб. Однако, несомненно, этим вопросом необходимо заняться дополнительно.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бассейне р. Колыма впервые обнаружена жилая популяция карликового гольца, особи которой отличаются выраженным ювенильным обликом и другими характеристиками, свойственными аналогичным популяциям арктического гольца и мальмы. После подтверждения видового статуса отловленных рыб с применением генетических методов можно будет с полным основанием утверждать о первой в Евразии находке жилой речной популяции арктического гольца.

Существование подобных жилых речных популяций гольцов чаще всего связано с наличием каких-либо физических преград, создающих для рыб барьер разной степени проходимости. Как и в нашем случае, таким барьером могут выступать наледи. На северо-востоке Азии они распространены чрезвычайно широко, и поиск подобных речных популяций в привязке к ним может расширить наши представления об эко-

логии и биологии гольцов, а также о заселении этой обширной территории представителями рассматриваемой группы.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность владельцу вездехода “Макар” А.В. Морозову и водителю вездехода Д.А. Сафонову за всестороннюю помощь и содействие на всех этапах проведения работ.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке благотворительного фонда “Полюс” и за счёт средств ИБПС ДВО РАН в рамках темы научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ № 122041900012-6.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утверждённым правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и одобрены решением Комиссии по соблюдению норм ответственного обращения с животными (соблюдению норм биоэтики) ИБПС ДВО РАН (Протокол № 001/025 от 01.04.2025 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири: Автoref. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 48 с.
- Алексеев С.С., Андреев Р.С., Вокин А.И. и др. 2021. Исследования арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в Забайкалье: итоги 25-летних работ. Сообщение 1. Распространение, симпатрические формы, морфология, генетика // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 38. С. 3–56.  
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3>
- Алексеев С.С., Андреев Р.С., Вокин А.И. и др. 2023. Формообразование у арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) complex в озёрах Байкальской горной страны // Матер. IV Всерос. науч.-практ. конф. “Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле”. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 93–97.  
<https://doi.org/10.24412/cl-34446-2023-4-93-97>

- Атлас гигантских наледей-тарынов Северо-Востока России. 2021. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 302 с.
- Волобуев В.В.* 1978. Структура популяций, экология и систематика гольцов рода *Salvelinus* материкового побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Есин Е.В.* 2015. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 180–195.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020083>
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н., Бочарова Е.С., Салтыкова Е.А.* 2014. Палии рода *Salvelinus* из озер Камчатки: эндемические реликтовые виды или формы арктического гольца? // Тез. докл. XV Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 48–52.
- Кучина Е.С.* 1959. Новые данные по ихтиофауне бассейна р. Печоры // Изв. Коми филиала Всесоюз. географ. о-ва. Вып. 5. С. 184–187.
- Максимов В.А., Савваитова К.А., Медников Б.М. и др.* 1995. Горный голец — новая форма арктического гольца (род *Salvelinus*) из водоёмов Таймыра // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 296–301.
- Малютина А.М., Кузицян К.В., Семенова А.В., Груздева М.А.* 2021. Речной изолят северной мальмы *Salvelinus malma* на острове Беринга (Командорские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 3. С. 337–351.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875221020168>
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др.* 2011. Редкие виды рыб Иркутской области // Байкал. зоол. журн. № 3 (8). С. 28–41.
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др.* 2020. Биология рыб озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 32. С. 50–82.  
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.32.50>
- Романов В.И.* 2005. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем южного Таймыра: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: ТГУ, 44 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Медведева Е.Д.* 1977. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 2. С. 203–219.
- Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др.* 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 616–629.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.* 2002. Лососевые рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Arostegui M.C., Quinn T.P.* 2019. Reliance on lakes by salmon, trout and charr (*Oncorhynchus*, *Salmo* and *Salvelinus*): an evaluation of spawning habitats, rearing strategies and trophic polymorphisms // Fish Fish. V. 20. № 4. P. 775–794.  
<https://doi.org/10.1111/faf.12377>
- Ayers S.D.* 2010. A review of the species status of the Angayukaksurak charr (*Salvelinus anaktuvukensis*) of northern Alaska: perspectives from molecular and morphological data: M.S. Thesis. Fairbanks: Univ. Alaska Fairbanks, 83 p.
- Bain L.H.* 1975. The life-history and systematics of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (Linnaeus), in the Babbage River system, Yukon Territory: M.S. Thesis. Calgary: Univ. Calgary, 162 p.  
<https://doi.org/10.11575/PRISM/18426>
- Brown R.J., Loewen M.B., Tanner T.L.* 2007. Overwintering locations, migrations, and fidelity of radio-tagged Dolly Varden in the Hulahula River, Arctic National Wildlife Refuge // Arctic. V. 67. № 2. P. 149–158.  
<http://doi.org/10.14430/arctic4379>
- Everett R.J., Wilmot R.L.* 1987. Population genetic structure of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from rivers of the North Slope of Alaska // US Dept. Commer. NOAA. OCSEAP. Final Rep. V. 63. (1989). P. 63–121.
- Loewen T.N., Reist J.D., Yang P. et al.* 2015. Discrimination of northern form Dolly Varden Char (*Salvelinus malma malma*) stocks of the North Slope, Yukon and Northwest Territories, Canada via otolith trace elements and <sup>87</sup>Sr/<sup>86</sup>Sr isotopes // Fish. Res. V. 170. P. 116–124.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.05.025>
- McCart P.* 1980. A review of the systematics and ecology of Arctic char in the Western Arctic // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 935. 89 p.
- McCart P., Bain H.* 1974. An isolated population of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) inhabiting a warm mineral spring above a waterfall ac Cache creek, Northwest territories // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 8. P. 1408–1414.  
<https://doi.org/10.1139/f74-169>
- McCart P., Craig P.* 1973. Life history of two isolated populations of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in spring-fed tributaries of the Canning River, Alaska // // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. № 8. P. 1215–1220. <https://doi.org/10.1139/f73-192>
- Mochnacz N.J., Schroeder B.S., Sawatzky C.D., Reist J.D.* 2010. Assessment of northern Dolly Varden, *Salvelinus malma malma* (Walbaum, 1792), habitat in Canada // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 2926. vi + 48 p.

## THE FIRST RECORD OF THE DWARF BROOK ARCTIC CHAR *SALVENILUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) IN NORTHEAST ASIA

M. B. Skopetc<sup>1</sup> and E. V. Khamenkova<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

\*E-mail: tauy@mail.ru

The variety of life strategies among representatives of the genus *Salvelinus* suggests the existence of resident (lacustrine or riverine) and migratory forms. Resident brook populations of char are characterized by small size and short lifespan (up to 8–11 years), low fecundity, and often a juvenile (pedomorphic) appearance. Such populations are most common among the northern Dolly Varden trout *S. malma*, less common among the southern Dolly Varden trout *S. curilus*, and are extremely rare among the Arctic char *S. alpinus*. In 2024, an unusual population of dwarf char *S. alpinus* complex was discovered in a small watercourse in the upper Kolyma River basin. The fish were collected in shallow channels of the Enkon River in the middle of a wide, flat valley (aufeis) in the middle reaches of the Burkandi River at an altitude of approximately 950 m above sea level. The captured dwarf brook char specimens are characterized by extremely slow growth, a juvenile appearance, and a short lifespan compared to lacustrine stocks. Similar stocks can be expected to be found in other sections of watercourses isolated from the main channel by physical barriers. In northeastern Asia, potential habitats for similar dwarf char populations may include sections of rivers and streams located above the aufeis, which are common in this area.

*Keywords:* Arctic char, malma, dwarf brook ecotype, physical barrier, aufeis, Northeast Asia.

УДК 597.58.591.134.57.087.004.9

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИИ ОТОЛИТОВ, ВОЗРАСТА И РОСТА ЮЖНОГО *ICELUS CATAPHRACTUS* И СЕВЕРНОГО *I. SPINIGER* КОЛЮЧИХ ИЦЕЛОВ (COTTIDAE)

© 2025 г. В. А. Шелехов<sup>1,\*</sup>, В. В. Панченко<sup>1</sup>, П. А. Савельев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН,  
Владивосток, Россия

\*E-mail: shelekhov@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2025 г.

После доработки 19.03.2025 г.

Принята к публикации 20.03.2025 г.

Представлены результаты исследования размерно-возрастной структуры южного *Icelus cataphractus* и северного *I. spiniger* колючих ицелов из траловых уловов соответственно в Японском и Охотском морях. Достоверных различий в форме и структуре отолитов между видами не выявлено. Возраст наступления половой зрелости (4–5 лет) и рассчитанная продолжительность жизни (13–14 лет) обоих видов оказались сходны. Наибольший темп роста характерен для самок южного ицела, отличие от самцов достоверно. У северного колючего ицела половой диморфизм в темпах роста не выявлен. Различия в темпах роста между самцами обоих видов отсутствуют.

**Ключевые слова:** *Icelus cataphractus*, *Icelus spiniger*, биология, отолиты, размерно-возрастная структура уловов, Охотское море, Японское море.

DOI: 10.7868/S3034514625060034

Семейство рогатковых (Cottidae sensu Yabe (1985)) — широко распространённая группа рыб, занимающая в донных ихтиоценах Северной Пацифики одно из лидирующих мест по видовому богатству, численности и биомассе (Борец, 1997; Фадеев, 2005). Биология представителей рода *Icelus*, как и многих других непромысловых, но весьма обычных в северо-западной части Тихого океана рогатковых рыб, изучена слабо. Северный *I. spiniger* и южный *I. cataphractus* колючие ицелы, обитающие в нижней части шельфа и в верхней части материкового склона (Фёдоров и др., 2003; Панченко, Соломатов, 2014; Савельев и др., 2019), — самые крупные и многочисленные представители рода в дальневосточных морях. В одном из наиболее рыбопродуктивных районов Японского моря — зал. Петра Великого — среди рогатковых южный колючий ицел занимает третье место по численности и десятое — по биомассе (Панченко, Зуенко, 2009).

Указанные ицелы не относятся к промысловым, но за счёт своей высокой численности могут оказывать заметное влияние на численность других гидробионтов, являясь важным звеном в трофических цепях (Wakabayashi, 1986; Токранов, 1993; Ким Сен Ток, 2001; Пущина, 2005; Чучукало, 2006).

Южный колючий ицел встречается на глубинах 22–655 м (Панченко и др., 2016) при температуре воды у дна −1.9...8.6°C. Наибольшие уловы вида приурочены к глубинам ~ 200–300 м при температуре −1.0...1.2°C (Панченко, Соломатов, 2014). Северный колючий ицел обитает на глубинах 31–770 м (Фёдоров и др., 2003), предпочитая диапазон ~ 100–200 м (Савельев и др., 2019).

По имеющимся данным, основанным на анализе динамики созревания половых продуктов, южный колючий ицел в водах Японского моря

нерестится в августе–сентябре (Паракецов, 1962), но период размножения может быть более растянут по времени (Панченко, Соломатов, 2014). Северный колючий ицел в Беринговом море нерестится в октябре–ноябре (Паракецов, 1962).

Для рыб семейства Cottidae характерно донное икрометание и развитие личинок в пелагиали. Нерест представителей рода *Icelus*, по-видимому, протекает на больших глубинах на шельфе, а личинки, по предположениям некоторых исследователей, ведут придонный образ жизни (Соколовский, Соколовская, 2008), так как, несмотря на многочисленные исследования ихтиопланктона, известна поимка единственной личинки *Icelus* sp. стандартной длиной тела (*SL*) 13.3 мм в апреле 1981 г. (An atlas ..., 1988). Судя по описанию, при указанной длине личинка ещё не была готова к переходу на донный образ жизни.

О возрасте двух рассматриваемых видов опубликованы лишь фрагментарные данные (Паракецов, 1962; Токранов, 1999). Между самцами и самками южного колючего ицела, по данным обратного расчисления, показаны обусловленные половым диморфизмом различия в росте, но с указанием лишь среднего размера рыб для каждого возрастного класса (Паракецов, 1962). По возрасту северного колючего ицела в цитированной работе приведены лишь средние размеры рыб в годовых классах без разделения по полу. Позднее Токранов (1999) для этого вида показал половой диморфизм половозрелых особей по их размерно-возрастным характеристикам. Морфология и структура отолитов обоих видов не изучены, количественное сравнение темпов роста не проводили.

Довольно продолжительное время господствовало мнение о подвидовом ранге известных форм колючего ицела: *I. spiniger spiniger* (западная часть Берингова моря, Алеутские о-ва), *I. spiniger intermedius* (Охотское море и западная часть Берингова), *I. spiniger cataphractus* (Японское море и южная часть Охотского) (Линдберг, Андрияшев, 1938; Линдберг, Красюкова, 1987). Уже долгое время (Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014) существует точка зрения Нельсона (Nelson, 1984), которой будем придерживаться и мы, — в Японском море и южной части Охотского обитает южный колючий ицел *I. cataphractus*, а ареал северного *I. spiniger* охватывает район от северо-западной части Охотского моря до восточной части Берингова (о. Ванкувер). Северный ко-

лючий ицел имеет некоторые морфологические отличия от южного — у первого вида костные пластинки в средней части боковой линии несут гребень из двух и более шипов, в то время как у второго они седловидной формы (10–20 пластин); кроме того, у первого вида шипы на *lacrimale* отсутствуют, а у второго их обычно один–два (Линдберг, Андрияшев, 1938; Nelson, 1984).

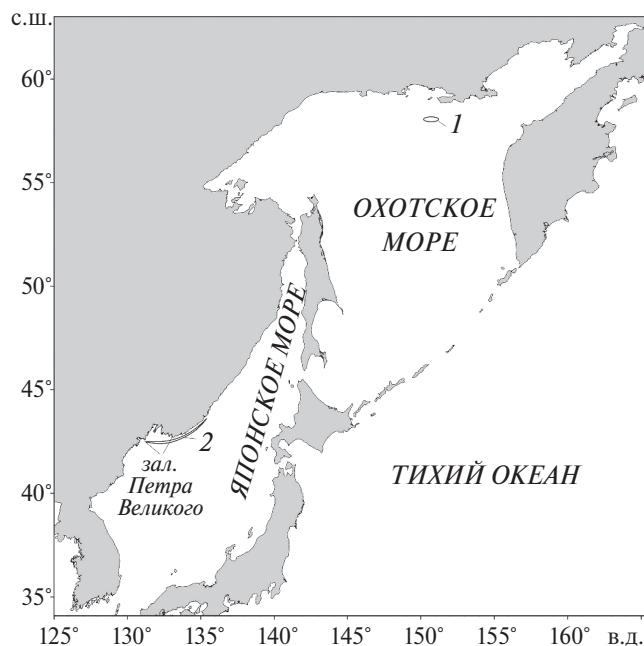
Цель работы — исследовать морфологию отолитов и сравнить темпы роста южного колючего ицела из Японского моря и северного колючего ицела из Охотского. Полученные данные в дальнейшем могут быть использованы в качестве косвенных аргументов для решения таксономических задач, особенно в свете противоречивости мнений о статусе рассматриваемых видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

*Материалы по южному колючему ицелу* получены при проведении донных траловых съёмок в Японском море в 1984–2012 гг. (Панченко, Соломатов, 2014). С использованием опубликованных в цитированной работе результатов массовых промеров (с точностью до 1 см) мы провели анализ размерного состава 2398 самцов абсолютной длиной (*TL*) 8–25 см и 2895 самок *TL* 9–30 см из уловов в марте–октябре. Биологический анализ (измерение *TL* с точностью до 1 мм и его массы с точностью до 1 г, определение пола и состояния половых продуктов) провели у особей из уловов в зал. Петра Великого и в прилегающей с севера акватории (рис. 1) в апреле–мае 2009 г. с глубин 58–655 м при температуре у дна 0.7–1.0°C. Проанализировали 164 экз. южного ицела, в том числе с изъятием отолитов у 125 экз. (67 самок и 58 самцов).

*Материалы по северному колючему ицелу* получены в ходе донной траловой съёмки в северо-западной части Охотского моря (рис. 1) в августе–сентябре 2013 г. (Савельев и др., 2019). Биологический анализ провели у 18 самок и 32 самцов. Особи, от которых были взяты отолиты, были пойманы 9–11 августа на глубинах 134–160 м при температуре –0.7...–0.5°C.

*Материалы для сравнительного анализа роста и морфологии отолитов.* Для определения характера зависимости длины отолита (сагитты) (мм) от *TL* (см) использовали 115 и 132 отолита соответственно самцов (*TL* 7.9–21.4 см, массой 3.2–80.0 г) и самок (12.1–28.0 см, 14.0–165.0 г) южного колючего ицела, а также 59 и 35 отолитов



**Рис. 1.** Места отбора материала в Охотском и Японском морях для изучения возраста северного *Icelus spiniger* (1) и южного *I. cataphractus* (2) колючих ицелов.

самцов (14.0–24.0 см, 18.0–116.0 г) и самок (18.0–23.0 см, 50.0–134.0 г) северного колючего ицела. У всех отолитов измеряли наибольшие длину (расстояние от рострума до постстрострума) и высоту, а также толщину.

Для анализа различий формы отолитов по ранее описанной методике подготовили цифровые фотографии отолитов (Афанасьев и др., 2017), которые обработали с использованием программы Shape v1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Анализ методом главных компонент (МГК) провели по расчитанным в указанной программе значениям, полученным на основе четырёх коэффициентов Фурье для двадцати гармоник, которые дают почти 100% вклада (FP — Fourier power) в описание контура отолита (Crampton, 1995; Lord et al., 2012). Рассчитали вклад 80 главных компонент, отвечающих за разные особенности формы отолитов. По мере роста особи форма отолитов может значительно меняться (Павлов и др., 2016), поэтому для сравнительного анализа мы взяли правые отолиты 50 особей южного и 49 особей северного колючих ицелов  $TL$  14–25 см — рыбы таких размеров присутствовали в выборках обоих видов.

**Материалы для определения возраста и темпов роста.** В качестве возрастрегистрирующих структур отбирали саккулярные отолиты (са-

гитты). Для каждого 1-сантиметрового класса использовали отолиты 5 экз. разного пола (или всех особей при меньшем их количестве). Были отобраны отолиты 14 самок и 20 самцов северного, 30 самок и 26 самцов южного ицелов.

Препараторы шлифов отолитов (правый или левый, поскольку достоверных различий в их размерах не выявлено) изготавливали в продольном направлении через область ядра. Изображения препаратов получали и обрабатывали с применением программного обеспечения микроскопа Zeiss Stereo Discovery V12 ("Carl Zeiss AG", Германия). На шлифах два оператора дважды (каждый) подсчитывали, а при втором подсчёте измеряли все визуально различимые замкнутые сезонные приросты (от ядра к заднему краю отолита до внешней границы очередной гиалиновой зоны) Внешнюю границу гиалиновых зон принимали за границу годовых колец, исходя из предположения о том, что гиалиновые зоны закладываются у бореальных видов в зимний период, и их внешняя граница соответствует началу очередного вегетативного периода (Mugiyama, 1997). Данное предположение подтверждено и для рогатковых рыб (Shelekhov, Panchenko, 2023).

Среди всех видимых гиалиновых зон необходимо было определить те, которые соответствуют годовым приростам, формирующими ежегодно весной, что было сделано по следующей методике. Фактическое значение радиуса каждого гиалинового кольца от ядра отолита к его внешнему краю переводили в значение вычисленного диаметра гиалинового кольца. Коэффициентом для перевода служило частное, полученное в результате деления наибольшей длины отолита на расстояние от ядра до заднего края отолита. Сделано это для возможности сопоставления вычисленного диаметра гиалинового кольца с фактической длиной рыбы при измеренной наибольшей длине её отолита. Далее были построены гистограммы распределения частот вычисленных таким образом диаметров всех гиалиновых колец (по объединённым данным обоих операторов). Модальные группы, выделенные по пикам частоты встречаемости вычисленных диаметров гиалиновых колец, сопоставляли с полученными зависимостями длины отолитов от длины тела и с размерным составом уловов по месяцам. Описанный подход дал возможность отследить время появления гиалиновых зон и их соответствие дополнительным или годовым приростам. На основании

подсчёта последних для каждой особи в итоге был получен скорректированный возраст.

Кривые роста получены с использованием модифицированного уравнения Гомперца (Ainsley et al., 2011):  $TL = L(e^{(-k \times e^{(-g \times t)})})$ , где  $L$  — асимптотическая длина,  $k$  — коэффициент роста,  $g$  — мгновенная скорость роста;  $t$  — возраст, лет. Коэффициенты уравнения рассчитывали методом наименьших квадратов. Степень соответствия расчётных данных фактическим определяли коэффициентом детерминации  $R^2$ . Итоговые уравнения и кривые строили по данным о скорректированном возрасте с добавлением предполагаемых характеристик только что перешедших к донному образу жизни особей  $TL \sim 20$  мм (по две особи такой длины каждого пола для каждого вида). Возраст последних оценили как 0.1 года, так как известно, что личинки представителей семейства Cottidae встречаются весной в пелагии на протяжении 1.0–1.5 мес. (т.е. относительно годового цикла их возраст к моменту оседания на дно составляет  $\sim 0.1$  года) и переходят к донному образу жизни при  $TL \sim 20$  мм (Matarese et al., 1989; Соколовский, Соколовская, 2008). Ввиду использования нелинейной модели роста достоверность межполовых и межвидовых различий по полученным уравнениям оценивали с применением анализа остаточной суммы квадратов (ARSS) для нелинейных уравнений (Chen et al., 1992). Статистическую обработку данных проводили в программах Excel 2007 и Statistica 8.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Размерный состав уловов.* Перешедшая к донному образу жизни молодь демерсальных рыб до достижения определённых размеров обычно слабо улавливается донным тралом, при этом поимки особей минимальных размеров могут быть только случайными (Вдовин, 2000), что, очевидно, относится и к рассматриваемым нами видам. По результатам массовых промеров установлено, что самки южного колючего ицела  $TL < 9$  см и самцы  $TL < 8$  см тралами не улавливаются. Особи  $TL 8$ – $9$  см в уловах были крайне редки и встречались с апреля по август. Размерная группа с модальной длиной 12–13 см была выражена в уловах только в октябре, что, видимо, является результатом роста вышеупомянутой молоди за вегетативный сезон (рис. 2). Следующая размерная группа, хорошо выделяющаяся как у самцов, так и у самок, была представлена особями  $TL \sim 13$ – $14$  см в сентябре и 15–16 см —

в октябре. Как будет показано далее при анализе возрастрегистрирующих структур, первая группа — особи, достигшие весной возраста 2 года, летом—осенью — 2+, вторая — 3 года и 3+. Детально проследить размерно-возрастные группы у более крупных особей на объединённых за большой ряд лет данных не представляется возможным ввиду межгодовых различий в темпах роста поколений, а также индивидуальных различий в темпах роста одновозрастных особей каждого поколения и, соответственно, с возрастающим по мере роста перекрыванием возрастных классов.

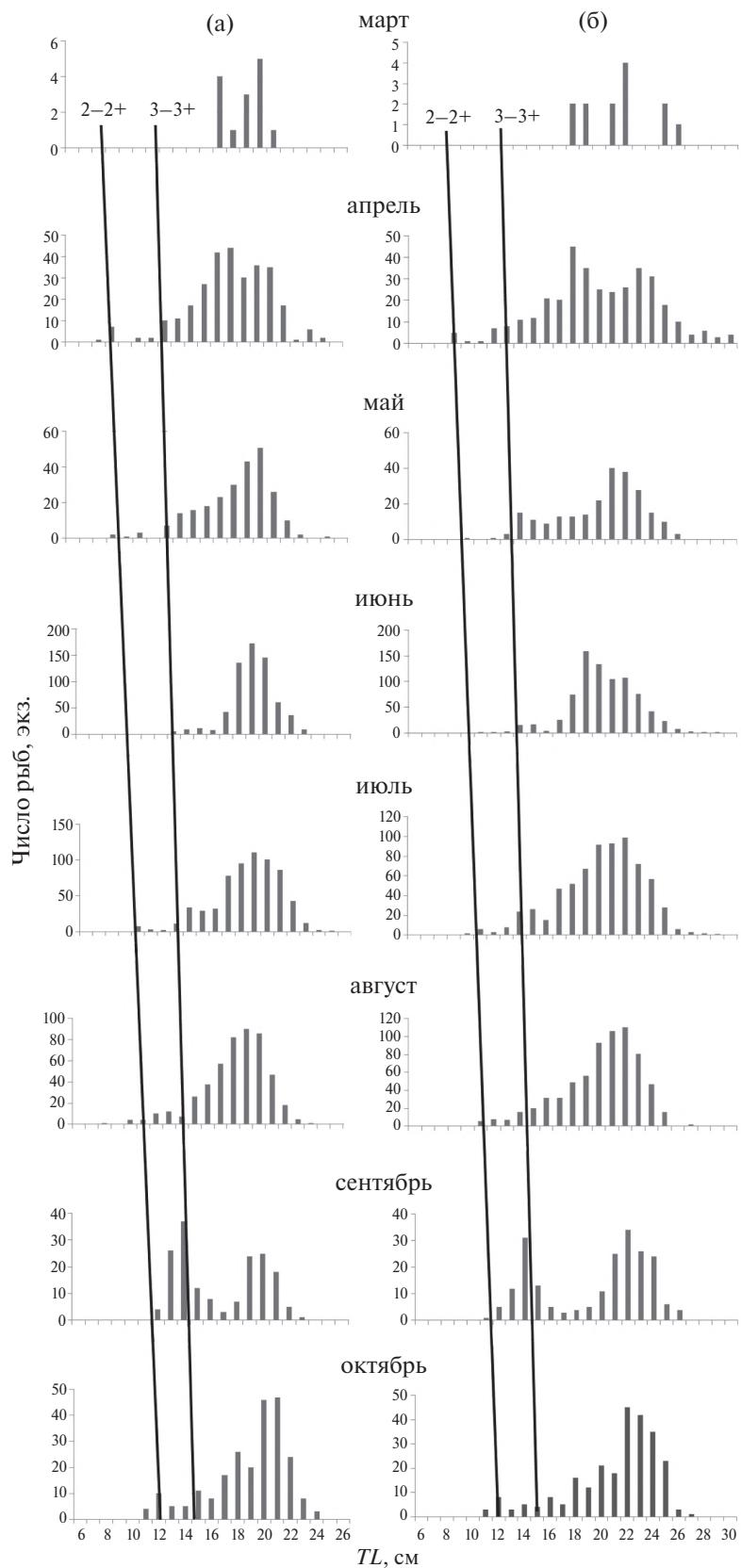
Для северного колючего ицела данные по размерному составу ограничены сведениями о рыбах, подвергнутых биоанализу, но и по ним можно отметить наличие в уловах модальных групп с  $TL$  особей  $\sim 16$ – $18$  и 21 см у самцов и 21 см — у самок (рис. 3).

*Морфология и структура отолитов.* Отолиты обоих видов продолговатые, имеют относительно большую толщину, как правило, выраженный рострум и менее выраженные антерострум и построструм, обычно сильно изрезанный и выпуклый верхний край и слабо обозначенную центральную борозду (*sulcus acusticus*) (рис. 4).

Анализ МГК, проведённый на основании геометрической морфометрии отолитов, демонстрирует высокую степень их изменчивости внутри выборок и почти полное перекрывание между выборками для двух видов (рис. 5). Накопленная доля дисперсии первых трёх главных компонент составила 73.3%. Первая компонента характеризует выраженность рострума (39.0% общей дисперсии), вторая — вытянутость отолита вдоль продольной оси (22.6%), третья — выпуклость нижнего края отолита (11.7%), четвёртая — волнистость верхнего края и так далее.

Структура отолита южного колючего ицела выглядит более слоистой, чем северного из-за большего количества добавочных гиалиновых зон (рис. 6). Расположение и число видимых приростов и их ширина сильно варьируют даже у особей одного пола с близкими размерами тела и отолитов, что существенно осложняет выделение среди приростов предполагаемых годовых.

*Возраст и рост.* На гистограммах распределения вычисленных диаметров отолитов на момент закладки визуально различимых гиалиновых зон (рис. 7) для самок южного колючего ицела выделяется до 11 модальных групп, для самцов —



**Рис. 2.** Размерные ряды (абсолютная длина —  $TL$ ) по результатам массовых промеров уловов самцов (а) и самок (б) южного колючего ицела *Icelus cataphractus* в 1984–2012 гг.: 2–2+ и 3–3+ — предполагаемые возрастные группы в уловах.

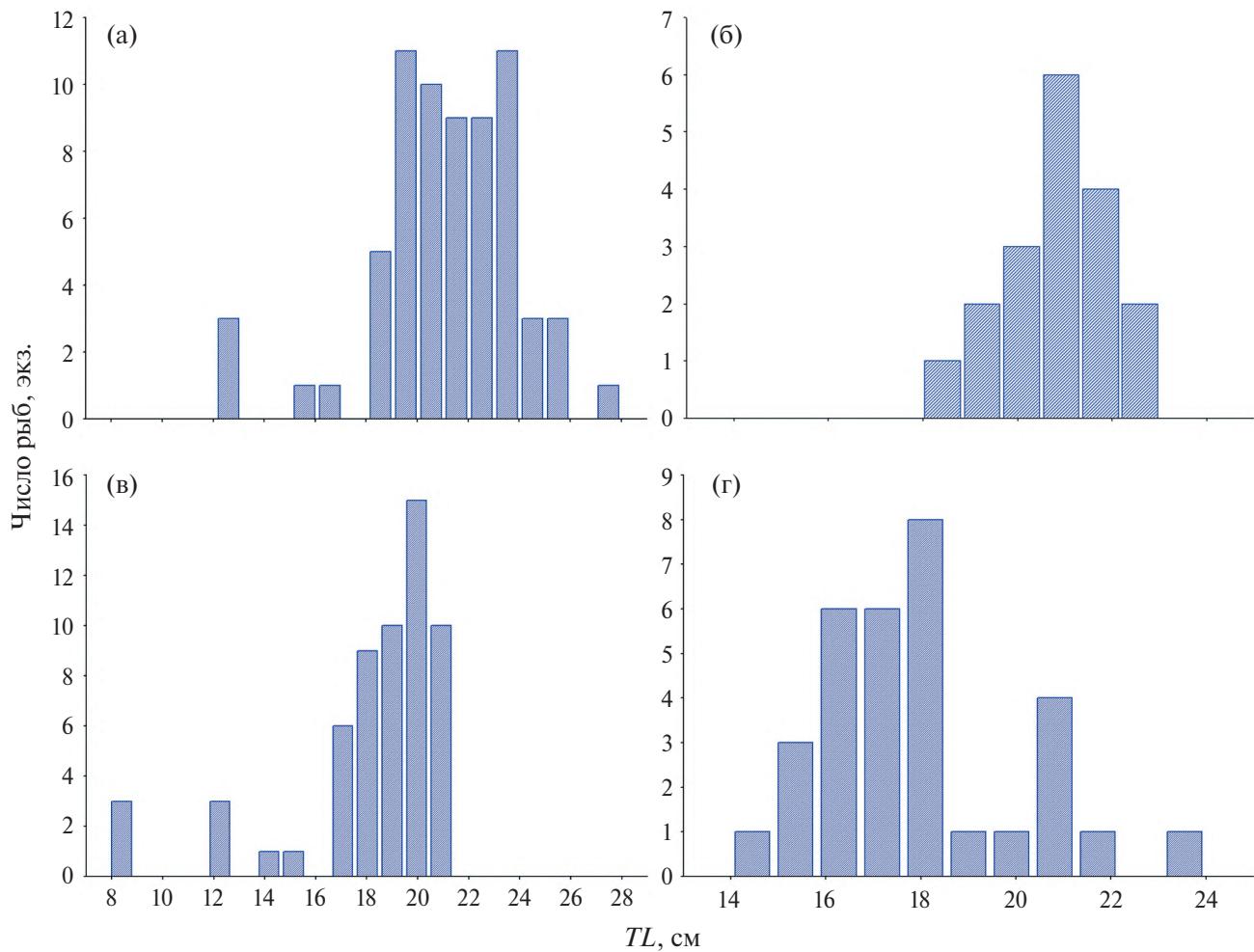


Рис. 3. Распределение южного *Icelus cataphractus* (а, в) и северного *I. spiniger* (б, г) колючих ицелов по абсолютной длине (TL) в выборках, отобранных для биоанализа соответственно в апреле—мае и в августе: а, б — самки; в, г — самцы.

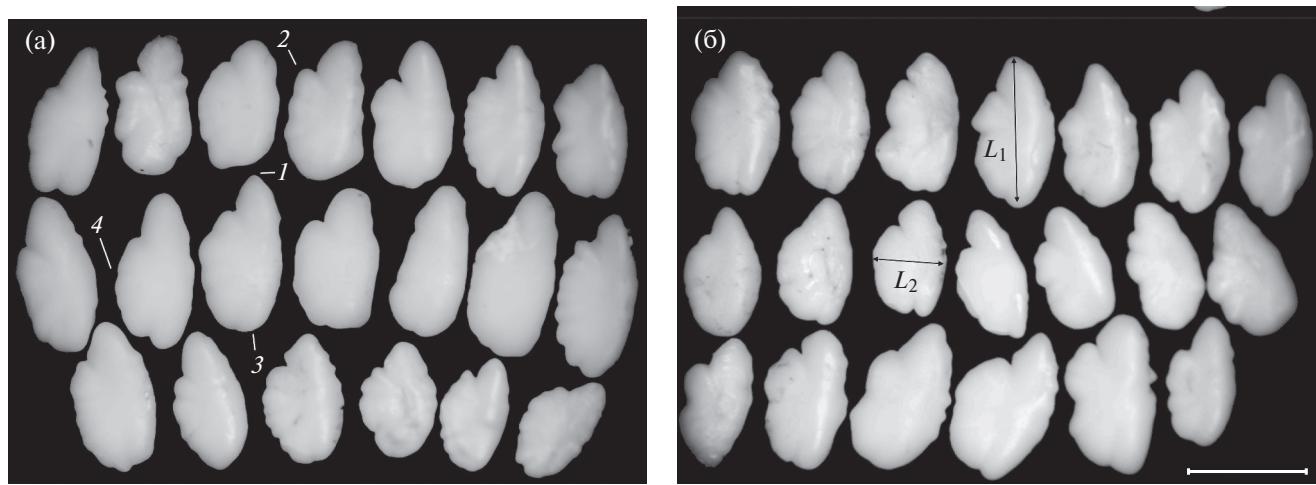
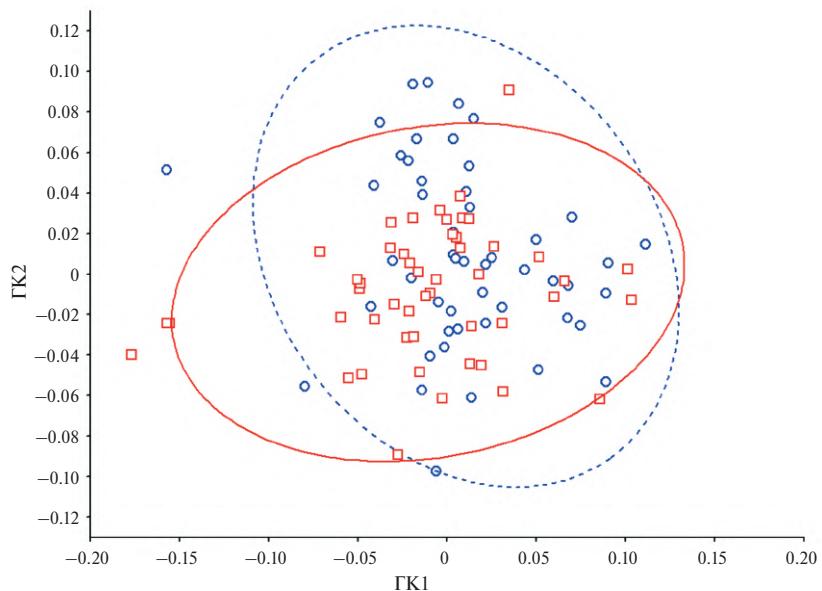
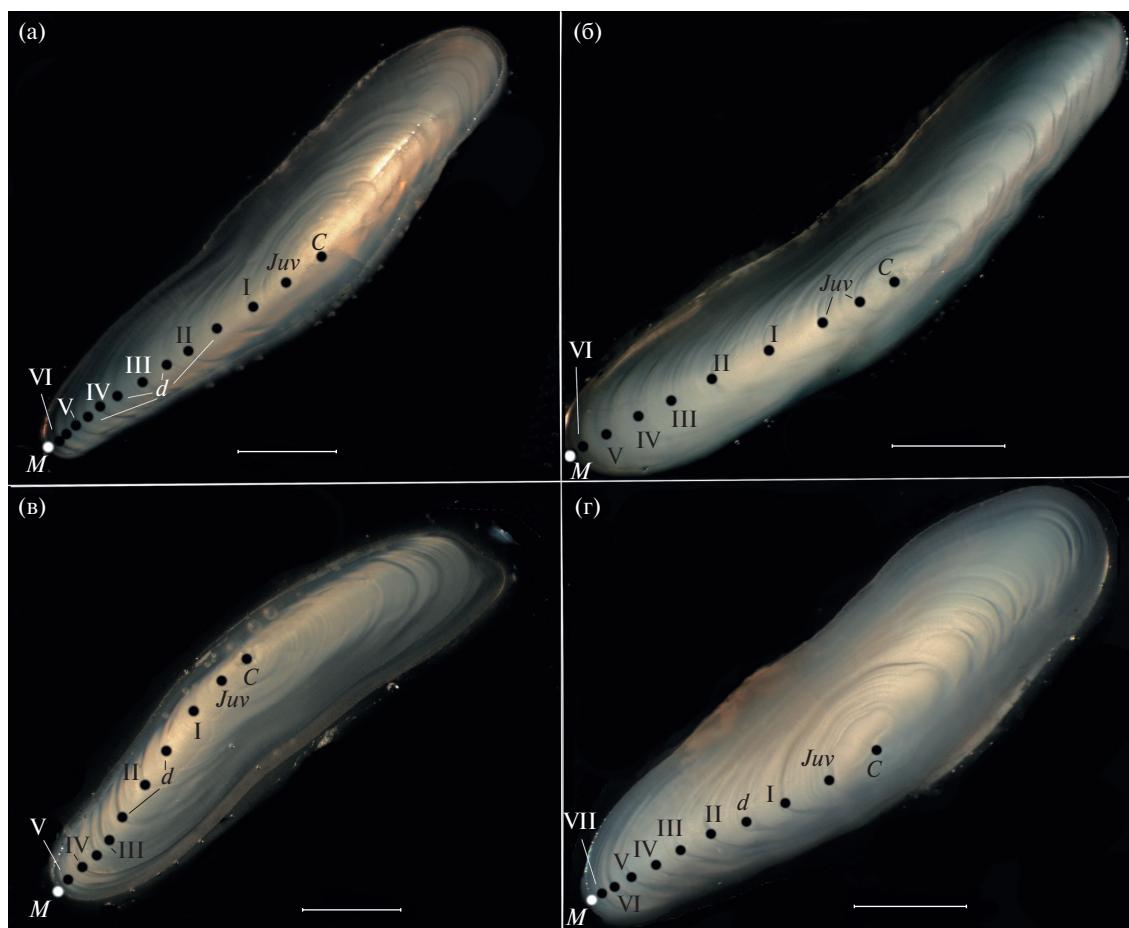


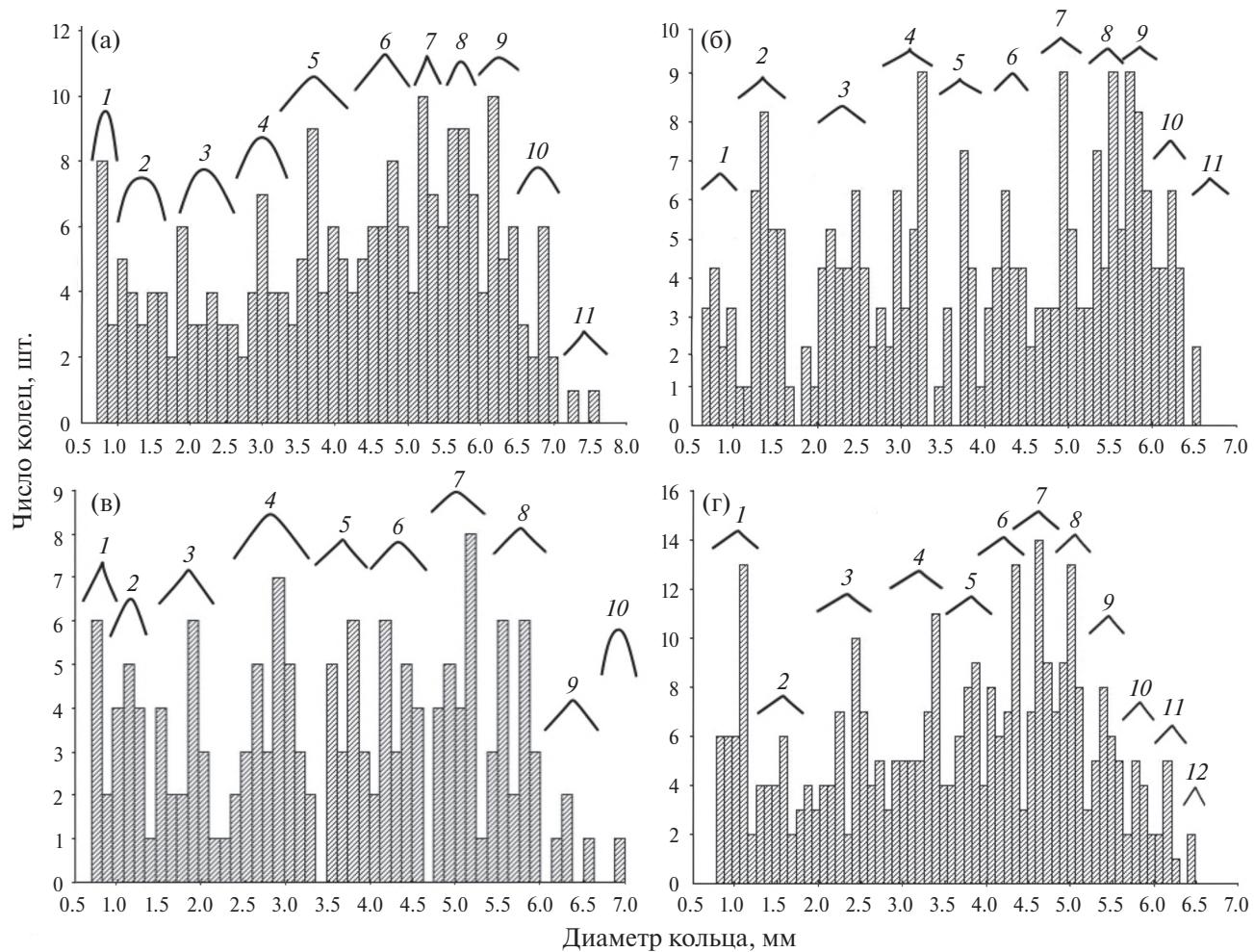
Рис. 4. Отолиты (фото латеральной стороны) с правой стороны тела колючих ицелов  $TL$  14–25 см: а — южного *Icelus cataphractus*, б — северного *I. spiniger*; 1 — рострум, 2 — антерострум, 3 — постстрострум, 4 — дорсальный край,  $L_1$  — наибольшая длина,  $L_2$  — ширина отолита. Масштаб: 5 мм.



**Рис. 5.** Распределение выборок отолитов 50 экз. южного *Icelus cataphractus* (○) и 49 экз. северного *I. spiniger* (□) колючих ицелов в пространстве первой и второй главных компонент (ГК) по форме отолита: (—), (—) — 95%-ные доверительные интервалы соответственно для *I. cataphractus* и *I. spiniger*.



**Рис. 6.** Расположение видимых приростов на шлифах сагитт южного *Icelus cataphractus* (а, в) и северного *I. spiniger* (б, г) колючих ицелов: а — самка *TL* 20,2 см (13 гиалиновых зон), б — самка *TL* 20,0 см (8 гиалиновых зон), в — самец *TL* 20,1 см (9 гиалиновых зон), г — самец *TL* 20,0 см (9 гиалиновых зон); C — ядро отолита, M — край отолита, Juv — мальковое кольцо, d — добавочные кольца, I—VII — годовые приrostы. Масштаб: 1 мм.



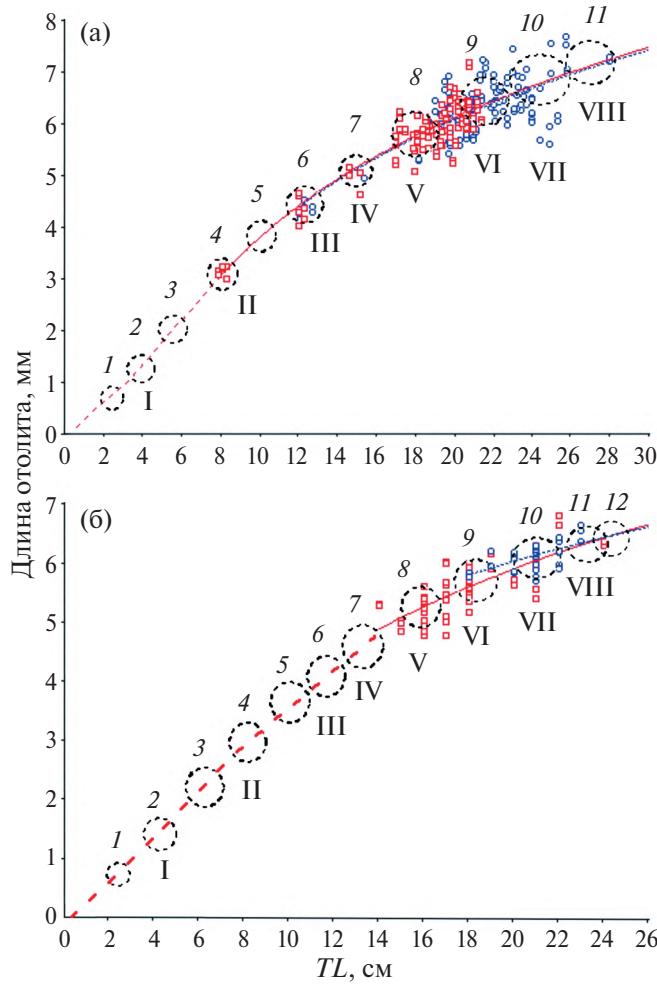
**Рис. 7.** Гистограммы вычисленного диаметра гиалиновых колец с выделением модальных групп (1–12) у южного *Icelus cataphractus* (а, в) и северного *I. spiniger* (б, г) колючих ицелов по результатам измерений двумя операторами: а, б — самки; в, г — самцы.

до 10. Первая модальная группа соответствует средним значениям вычисленного диаметра  $\sim 0.7$ – $0.8$  мм для обоих полов, последняя — среднему диаметру  $\sim 6.9$  мм у самцов (№ 10) и  $\sim 7.5$  мм у самок (№ 11). Расположение модальных групп для наглядности рассмотрим на фоне зависимости длины отолита от длины тела (рис. 8). В диапазоне длин тела от 8 до 17 см, в котором у южного колючего ицела в уловах присутствуют три обособленные размерные группы, с этими группами согласуются выделенные модальные классы по диаметру зон на отолитах (№ 4, 6, 7). Модальные группы, начиная с седьмой и далее, ввиду их сходства по выраженности на шлифах (за редким исключением) мы определили как годовые у обоих видов (рис. 6). Приросты со значениями вычисленного диаметра отолитов, соответствующими первой, третьей и пятой модальным группам у обоих видов, а также двенадцатой у северного колючего ицела, нельзя

считать годовыми, поскольку эти модальные группы не соответствуют присутствующим в уловах размерным группам (рис. 8).

Границы модальных групп, выделенных по вычисленному диаметру приростов для южного колючего ицела, оказались несколько шире и более размыты, чем для северного (рис. 6, 7). Модальные группы у северного колючего ицела располагаются несколько плотнее, чем у южного: к длине тела  $\sim 14$  см у него выделяются уже семь модальных групп, а у южного всего шесть (рис. 7, 8).

Ретроспективный анализ роста с использованием модели Гомперца подтвердил образование у обоих видов малькового кольца при длине тела немногим более 20 мм (рис. 6). Наибольший коэффициент детерминации имели модели, построенные с использованием данных о скорректированном возрасте (рис. 9). Для



**Рис. 8.** Зависимость длины отолита от абсолютной длины тела (TL) южного *Icelus cataphractus* (а) и северного *I. spiniger* (б) колючих ицелов и расположение объединённых для самцов и самок модальных групп, выделенных по пикам частоты встречаемости диаметров визуально различимых гиалиновых зон: (—, □) — самцы, (—, ○) — самки, (---) — аппроксимация зависимости для отсутствующих в уловах младших возрастных групп, (○) — модальные группы 1–12; I–VIII — возрастные классы по данным о скорректированном возрасте.

самок южного колючего ицела уравнение имеет вид:  $TL = 28.0657(e^{(-2.729150 \times e^{(-0.399121 \times t)})})$ ,  $R^2 = 0.958$ , для самцов:  $TL = 22.1850(e^{(-2.95689 \times e^{(-0.553405 \times t)})})$ ,  $R^2 = 0.941$ ; для самок северного колючего ицела:  $TL = 24.9954(e^{(-2.620680 \times e^{(-0.396068 \times t)})})$ ,  $R^2 = 0.980$ , для самцов:  $TL = 23.4977(e^{(-2.315620 \times e^{(-0.396793 \times t)})})$ ,  $R^2 = 0.939$ .

Сравнительный анализ уравнений роста с использованием критерия Фишера (табл. 1) указывает на то, что темпы роста самцов южного и северного колючих ицелов достоверно не раз-

личались, а рост самок обоих видов имеет весьма значительные различия (рис. 9). Внутривидовое сравнение показало достоверные различия темпов роста самцов и самок южного колючего ицела, у северного ицела половой диморфизм в темпах роста не выявлен.

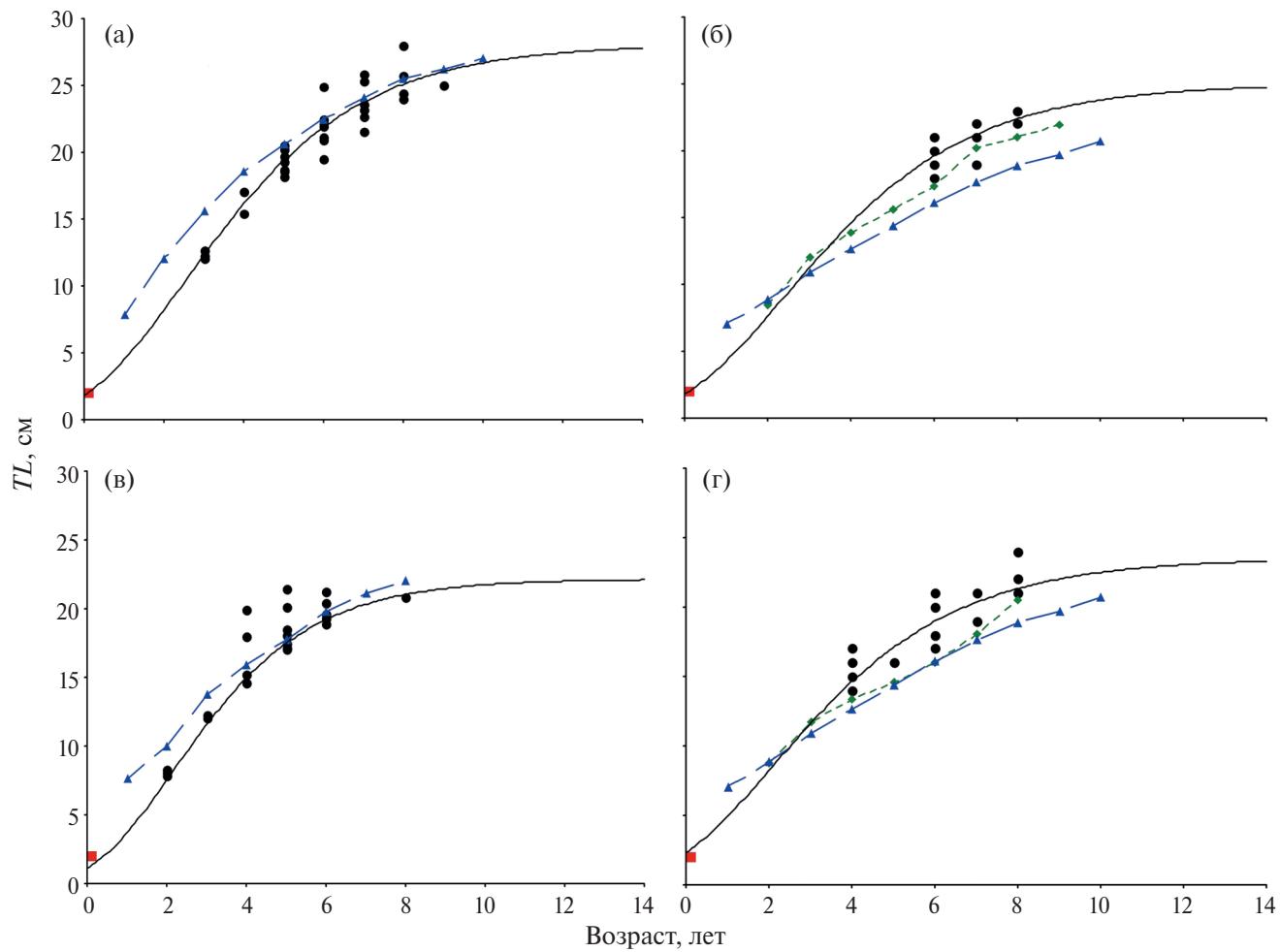
Согласно полученным моделям, замедление роста (перегиб кривой) у самцов обоих видов наблюдается в возрасте 3–4 лет, у самок — в возрасте 4–5 лет (рис. 9).

Размерно-возрастные характеристики изученных особей с учётом данных о скорректированном возрасте (рис. 7, 8) приведены в табл. 2. Возраст северного колючего ицела в уловах был оценён от 4+ до 8+ лет, так как у края всех изученных отолитов в этой выборке оказалась заметной опаковая зона, сформированная в летний период. Отолиты южного колючего ицела собраны в весенний период, когда завершается формирование очередной гиалиновой зоны и нового опакового, летнего прироста ещё не видно, в итоге в выборках присутствовали особи в возрасте от 2 до 9 лет.

## ОБСУЖДЕНИЕ

По форме отолиты южного и северного колючих ицелов схожи с отолитами других представителей семейства Cottidae и, судя по имеющимся изображениям (Morrow, 1979; Campana, 2004), наиболее сходны с отолитами рыб рода *Gymnoanthus*. Отолиты южного колючего ицела как визуально, так и с применением МГК оказались неотличимы от отолитов северного (рис. 5). По-видимому, это можно считать следствием весьма близкого родства этих двух видов, что, возможно, и привело к неоднозначной оценке их таксономического статуса разными специалистами (Линдберг, Андрияшев, 1938; Nelson, 1984).

Связь роста отолитов с линейным ростом рыб с момента выпупления у изученных видов хорошо описывается кривой аллометрической зависимости (рис. 8). Такой тип связи характерен и для других видов, у которых развитие происходит с метаморфозом или наблюдается переход от пелагической стадии развития к демерсальной (Gluyas-Millán et al., 1998; Шелехов, 2023). У южного колючего ицела отмечено увеличение дисперсии по диаметру отолита у более крупных особей сходных размеров, что, вероятно, указывает на большую вариабельность в темпах роста после достижения половой зрелости как у самцов, так и у самок.



**Рис. 9.** Кривые роста (абсолютная длина тела —  $TL$ ) южного *Icelus cataphractus* (а, в) и северного *I. spiniger* (б, г) колючих ицелов по скорректированному возрасту: а, б — самки; в, г — самцы; данные: (•, —) — собственные, ( $\blacktriangle$ , —) — по: Паракецов, 1962, ( $\blacklozenge$ , - -) — по: Токранов, 1999; (■) — только что перешедшие к донному образу жизни особи.

**Таблица 1.** Сравнение уравнений роста южного *Icelus cataphractus* и северного *I. spiniger* колючих ицелов с применением анализа остаточной суммы квадратов

Пары сравнений	$RSS_p$	$DF_p$	$RSS_s$	$DF_s$	$F$	$p$
Самцы <i>I. cataphractus</i> — самцы <i>I. spiniger</i>	100.1	47	85.9	44	2.4	>0.05
Самки <i>I. cataphractus</i> — самки <i>I. spiniger</i>	111.8	45	60.1	42	12.1	<0.001
Самцы <i>I. cataphractus</i> — самки <i>I. cataphractus</i>	130.7	57	96.5	54	6.4	<0.01
Самцы <i>I. spiniger</i> — самки <i>I. spiniger</i>	54.1	35	49.5	32	1.0	>0.05

**Примечание.**  $RSS_p$  — остаточная сумма квадратов уравнения роста Гомпертца, подобранный для объединённой выборки;  $RSS_s$  — сумма  $RSS$  для сравниваемых функций;  $DF_p$ ,  $DF_s$  — число степеней свободы, связанные соответственно с  $RSS_p$  и  $RSS_s$ ;  $F$  — расчётное значение критерия Фишера,  $p$  — уровень значимости различий.

**Таблица 2.** Абсолютная длина ( $TL$ ) разновозрастных особей южного *Icelus cataphractus* и северного *I. spiniger* колючих ицелов, см

Возраст, лет	Самцы			Самки		
	$M \pm SE$	min–max	$n$ , экз.	$M \pm SE$	min–max	$n$ , экз.
Южный колючий ицел						
2	$8.1 \pm 0.12$	7.9–8.3	3			
3	$12.2 \pm 0.10$	12.0–12.3	3	$12.4 \pm 0.18$	12.1–12.7	3
4	$16.9 \pm 1.24$	14.6–19.9	4	$16.2 \pm 0.80$	15.7, 17.0	2
5	$18.2 \pm 0.52$	17.0–21.4	9	$19.3 \pm 0.33$	18.2–20.5	7
6	$20.1 \pm 0.40$	18.9–21.2	6	$21.9 \pm 0.63$	19.5–24.9	7
7				$23.7 \pm 0.66$	21.5–25.8	6
8		20.8	1	$25.5 \pm 0.90$	24.0–28.0	4
9				25.0		1
Северный колючий ицел						
4+	$15.3 \pm 1.03$	14.0–17.0	6			
5+	16.0	16.0	2			
6+	$18.4 \pm 1.51$	17.0–21.0	7	$19.7 \pm 1.03$	18.0–21.0	6
7+	$20.0 \pm 1.41$	19.0, 21.0	2	$21.0 \pm 1.41$	19.0–22.0	4
8+	$20.3 \pm 1.53$	21.0–24.0	3	$22.5 \pm 0.58$	22.0–23.0	4

**Примечание.**  $M \pm SE$  — среднее значение и стандартная ошибка, min–max — минимальное и максимальное значения,  $n$  — численность выборки.

При рассмотрении модальных групп по визуально выделяемым приростам на отолитах (рис. 7) у южного и северного колючих ицелов обращает на себя внимание более тесное объединение и даже слияние в некоторых случаях групп 1 и 2, 2 и 3, 3 и 4 и групп 5 и 6, что в совокупности с анализом расположения модальных размерных групп в уловах позволяет предположить, что в состав перечисленных соседних модальных групп могут входить особи одного возраста. Ретроспективный анализ роста отолитов показывает, что первая модальная группа на момент завершения формирования первой гиалиновой зоны у самцов и самок обоих видов (рис. 8) соответствует длине тела 2–3 см. Учитывая, что размеры ( $TL$ ) личинок у Cottidae не превышают 20 мм, а особи большего размера становятся мальками (Соколовский, Соколовская, 2008), это кольцо (рис. 6), вероятно, соответствует так называемому “мальковому кольцу”, которое формируется либо в период метаморфоза, либо при переходе в резко отличающиеся условия обитания. У южного колючего ицела следую-

щая гиалиновая зона с модальными размерами ~ 1.1–1.3 мм (№ 2) более выражена и обычно лучше заметна, чем первая и третья у большинства особей (рис. 8), соответствует длине тела рыб ~ 4–5 см и, вероятно, закладывается по окончании первой зимовки (1-й год жизни). На такие размеры к концу первого года жизни указывает и появление в уловах в августе особей  $TL \sim 8$  см (вероятно, двухлетки) (рис. 2а). Особи следующего возрастного класса (двухгодовики, прирост № 4) у южного ицела уже присутствуют в наших уловах весной и достигают  $TL \sim 8$ –9 см в этот сезон. Трёхгодовики к этому времени дорастают до ~ 12–13 см (прирост № 6) у обоих видов. Четырёхгодовики (прирост № 7) у северного колючего ицела весной имеют длину тела в среднем ~ 14 см, у южного — 16 см (рис. 8, табл. 2). Особи такого размера северного и южного ицелов являются, как правило, взрослыми, впервые созревающими (Паракецов, 1962; Панченко, Соломатов, 2014). Приrostы, формирующие модальные группы 3, 5 и у отдельных особей некоторые последующие вплоть до 12-й, яв-

ляются, очевидно, добавочными, формирование которых на отолитах рыб неоднократно описано (Wright et al., 2002).

Среди особей, достигших половой зрелости, отчётливых размерных групп в уловах не выявлено. В итоге мы наблюдаем трансгрессию, вероятно, обусловленную как увеличением неравномерности темпов роста особей по достижении ими половой зрелости на разных участках ареала, так и ранней элиминацией части быстро-растущих рыб. Исходя из полученных итоговых уравнений роста (рис. 9), можно предположить, что максимальный возраст самок северного ицела не превышает 12–13 лет, самцов — 11–12 лет. Конечно же, в уравнениях фигурируют размеры группового роста рыб. Предельная же известная длина самок южного колючего ицела составляет ~32 см, самцов — 25 см (Панченко, Соломатов, 2014), а максимальная известная длина северного колючего ицела без указания пола составляет 28 см (Тупоногов, Кодолов, 2014).

По всем проведённым оценкам (рис. 2, 3, 9; табл. 1) самки южного колючего ицела растут быстрее самцов и достигают больших предельного возраста и размеров.

Неполовозрелые особи северного колючего ицела в нашей выборке отсутствовали. Среди самцов выделено пять, самок — четыре возрастных класса (табл. 2). По аналогии с южным колючим ицелем можно предположить, что у северного вслед за мальковым кольцом (№ 1 на рис. 8, 7) до созревания может закладываться не менее шести визуально различимых приростов, но последний из них закладывается при несколько меньших размерах (до 14 см). В таком случае возраст начала созревания у данного вида может составлять также не менее 4 лет (при  $TL \sim 14$  см). В среднем темпы роста этого вида ниже, чем южного колючего ицела, самки которого показали максимальный темп роста среди рыб из четырёх выборок. Наибольшие достоверные различия демонстрирует именно сравнение материалов по самкам обоих видов (рис. 9; табл. 1, 2). Возраст особей северного колючего ицела в нашей выборке не превышал 8 лет как для самцов, так и для самок. По полученным уравнениям роста у этого вида больших размеров также достигают самки, а предельный возраст близок к таковому южного колючего ицела и не превышает, вероятно, 14 лет.

Ранее было показано, что самки южного и северного колючих ицелов имеют более высокие

темперы роста, чем самцы, в связи с чем среди одноразмерных особей больший возраст характерен для самцов (Паракецов 1962; Токранов, 1999). Это подтверждено и нашими исследованиями как южного, так и северного видов. Однако полученные нами оценки темпов роста у обоих видов отличаются от опубликованных.

В работе Паракецова (1962) указаны средние размеры годовиков колючих ицелов — у южного: самцы — 77 мм, самки — 79 мм; у северного самцы и самки 71 мм, что в среднем на 20–25 мм превышает значения, полученные в нашем исследовании. Максимальный возраст самцов южного колючего ицела при длине особей в выборке до 220 мм оценён указанным автором в 8 лет, самок — 10 лет при длине 270 мм (рис. 9). Недостаток процитированной выше работы в том, что из её методической части не ясно, какие метки автор принимал за годовые при обратном расчислении размеров тела в определённом возрасте. Так, если это был край опаковой зоны, то годовики в его работе близки по размеру к двухгодовикам из нашей выборки, и таким образом этот автор завышает темп роста на первом году жизни за счёт пропуска первого годового класса. Далее с учётом такого сдвига в оценках (на один возрастной класс) разница в размерах соответствующих возрастных групп не кажется принципиальной и могла быть связана как с некоторыми различиями в местах и времени сбора материала, так и с неточностью определения возраста.

Ранее показанные размерно-возрастные характеристики северного ицела из вод у Камчатки (Токранов, 1999) заметно отличаются от наших. Первое и второе годовые кольца, очевидно, были определены корректно, поэтому средний размер двухгодовиков близок к вычисленным в нашей работе значениям (рис. 9). Однако для более старших особей указанные средние размеры существенно меньше, чем у нас, как для самцов, так и для самок, что наводит на мысль об ошибочном определении. Вероятно, обусловлено это принятием всех видимых на отолитах колец за годовые.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют об отсутствии достоверных различий по форме отолитов между северным и южным колючими ицелами из исследованных выборок.

Темпы роста обоих видов достоверно не-различимы до достижения половой зрелости.

Возраст наступления половой зрелости у особей обоих полов южного и северного колючих ицелов сходен и составляет 4 года при средней длине тела соответственно 16 и 14 см. Этап созревания характеризуется заметным замедлением роста в указанном возрасте, в зависимости от пола и видовой принадлежности проявляющимся в разной степени. У обоих видов половозрелые самки в среднем достигают несколько больших размеров, чем самцы, хотя достоверные различия получены лишь по результатам сравнения уравнений роста самцов и самок южного колючего ицела. Самки южного колючего ицела значительно обгоняют в темпах роста также и самок северного колючего ицела. Рост самцов обоих видов достоверно не различается.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.С. Сергееву (г. Казань) за помощь в сборе материала по северному колючemu ицелу, С.Ф. Соломатову (ННЦМБ ДВО РАН) и Д.В. Антоненко (ТИНРО) за помощь в сборе материала по южному колючemu ицелу.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН (государственное задание № 124021900011–9, тема “Биоразнообразие Мирового океана: таксономия и эволюция, репродуктивная биология, биогеография и биоинвазии”).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике ННЦМБ ДВО РАН считает, что предусмотренные в проекте манипуляции с рыбами соответствуют действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований животных (Протокол № 1–270125 от 27.01.2025 г.).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьев П.К., Орлов А.М., Рольский А.Ю. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной

организации различных видов рыб // Зоол. журн. Т. 96. № 2. С. 192–200.

<https://doi.org/10.7868/S0044513416120035>

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

Вдовин А.Н. 2000. Динамика уловистости рыб донным тралом в зависимости от размерного состава и плотности скоплений // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 137–148.

Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.

Линдберг Г.У., Андряшев А.П. 1938. Обзор географических форм дальневосточного бычка *Icelus spiniger* // Тр. Гидробиол. экспедиции ЗИН АН СССР 1934 г. на Японское море. Вып. 1. С. 515–525.

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

Павлов Д.А. 2016. Дифференциация трёх видов рода *Upeneus* (Mullidae) по форме отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 41–55.

<https://doi.org/10.7868/S0042875216010112>

Панченко В.В., Зуенко Ю.И. 2009. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 4 (40). С. 750–763.

Панченко В.В., Соломатов С.Ф. 2014. Распределение и некоторые черты биологии колючего ицела *Icelus cataphractus* (Cottidae) в Японском море // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 6. С. 682–689.

<https://doi.org/10.7868/S0042875214060125>

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

<https://doi.org/10.7868/S0042875216030152>

Параракецов И.А. 1962. О некоторых защитных приспособлениях у разных популяций и видов тихоокеанских подкаменщиков (Cottidae) // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып 42. С. 146–154.

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

Пущина О.И. 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 246–269.

Савельев П.А., Метелёв Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. 2019. Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северной части Охотского моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 405–415.

<https://doi.org/10.1134/S0042875219040179>

- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г.* 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Токранов А.М.* 1993. Особенности питания колючего ицела, *Icelus spiniger* Gilbert (Cottidae), у западного побережья Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 2. С. 48–52.
- Токранов А.М.* 1999. О половом диморфизме рогатковых рода *Icelus* Kroyer (Cottidae, Pisces) в прикамчатских водах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 4. С. 35–40.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С.* 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров, 336 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., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др.* 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Чучкало В.И.* 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 484 с.
- Шелехов В.А.* 2023. Верификация суточной периодичности закладки микроприростов на отолитах молоди глазчатого опистоцентра *Opisthocentrus ocellatus* (Stichaeidae) для ретроспективной оценки периода массового вылупления его личинок в условиях залива Петра Великого Японского моря // Океанология. Т. 63. № 3. С. 426–435.  
<https://doi.org/10.31857/S0030157423030139>
- Ainsley S.M., Ebert D.A., Cailliet G.M.* 2011. Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the eastern Bering Sea // ICES J. Mar. Sci. V. 68. № 7. P. 1426–1434.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr072>
- An atlas of early stage fishes in Japan. 1988. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1154 p.
- Campana S.E.* 2004. Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. Ottawa: NRC Res. Press, 284 p.
- Chen Y., Jackson D.A., Harvey H.H.* 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. № 6. P. 1228–1235.  
<https://doi.org/10.1139/f92-138>
- Crampton J.S.* 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations // Lethaia. V. 28. № 2. P. 179–186.  
<https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x>
- Gluyas-Millán M.G., Castonguay M., Quiñonez-Velázquez C.* 1998. Growth of juvenile Pacific mackerel, *Scomber japonicus* in the Gulf of California // Sci. Mar. V. 62. № 3. P. 225–231.  
<https://doi.org/10.3989/scimar.1998.62n3225>
- Iwata H., Ukai Y.* 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Hered. V. 93. № 5. P. 384–385.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/93.5.384>
- Lord C., Morat F., Lecomte-Finiger R., Keith P.* 2012. Otolith shape analysis for three *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidei: Sicydiinae) species from New Caledonia and Vanuatu // Environ. Biol. Fish. V. 93. № 2. P. 209–222.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9907-y>
- Matarese A.C., Kendall A.W. Jr., Blood D.M., Vinter B.M.* 1989. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes // NOAA Tech. Rep. NMFS. № 80. 652 p.
- Morrow J.E.* 1979. Preliminary keys to otoliths of some adult fishes of the Gulf of Alaska, Bering Sea, and Beaufort Sea // NOAA Tech. Rep. NMFS. Circ. 420. 32 p.
- Mugiya Y.* 1997. Formation of calcified tissues and their increments in fish // Analysis of growth for aquatic animals. Tokyo: Koseisya Koseikaku. P. 9–16.
- Nelson D.W.* 1984. Systematics and distribution of cottid fishes of the genera *Rastrinus* and *Icelus* // Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. № 138. 58 p.
- Shelekhov V.A., Panchenko V.V.* 2023. Age and growth pattern of elegant sculpin *Bero elegans* in Peter the Great Bay (Japan Sea) // Fish. Sci. V. 89. № 2. P. 121–128.  
<https://doi.org/10.1007/s12562-023-01670-0>
- Wakabayashi K.* 1986. Interspecific feeding relationships on the continental shelf of the eastern Bering Sea, with special reference to yellowfin sole // Int. N. Pac. Fish. Comm. Bull. № 47. P. 3–30.
- Wright P.J., Panfili J., Morales-Nin B., Geffen A.J.* 2002. Types of calcified structures: otoliths // Manual of fish sclerochronology. Paris; Brest: IRD; IFREMER. P. 31–57.
- Yabe M.* 1985. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 1. 130 p.

**COMPARATIVE ANALYSIS OF AGE, GROWTH,  
AND MORPHOLOGY OF OTOLITHS OF NORTHERN THORNY  
SCULPIN *ICELUS SPINIGER* AND SOUTHERN THORNY SCULPIN  
*I. CATAPHRACTUS* (COTTIDAE)**

**V. A. Shelekhov<sup>1</sup>, \* , V. V. Panchenko<sup>1</sup>, and P. A. Saveliev<sup>1</sup>**

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

\*E-mail: shelekhov@mail.ru

Age-at-length structure for the southern thorny sculpin *Icelus cataphractus* from the Sea of Japan and the northern thorny sculpin *I. spiniger* from the Sea of Okhotsk has been examined from the bottom trawling surveys data. No significant differences in the shape and structure of otoliths of the studied species have been found. The age of sexual maturity (4–5 years) and the calculated lifespan (13–14 years) of both species are similar. The highest growth rate is characteristic of females of the southern thorny sculpin and this parameter is significantly higher in females of this species. No sexual dimorphism in growth rate has been detected in the northern thorny sculpin. The male growth rates for both species are similar.

**Keywords:** *Icelus cataphractus*, *Icelus spiniger*, biology, Sea of Okhotsk, Sea of Japan, age and length structure of fish catches, otoliths.

УДК 597.423(262.54)

## ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ БЕЛУГИ *ACIPENSER HUSO* (ACIPENSERIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2025 г. В. А. Лужняк<sup>1,\*</sup>, А. В. Мирзоян<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва, Россия

\*E-mail: vluzhnyak@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.02.2025 г.

После доработки 02.04.2025 г.

Принята к публикации 09.04.2025 г.

Проанализированы основные факторы, определяющие многолетнюю динамику запасов и состояние азовской популяции белуги *Acipenser huso* Linnaeus, 1758. Приведены данные о динамике запасов, промысловых уловах и особенностях нерестовых миграций белуги в бассейне Азовского моря. Даны оценка эффективности мероприятий по искусственно воспроизводству белуги в условиях утраты естественного размножения. Показано, что масштабы искусственного воспроизводства белуги не обеспечивали накопления старших возрастных групп в популяции и формирования нерестового запаса под воздействием незаконного, несобщаемого, нерегулируемого промысла. В настоящее время искусственное воспроизводство белуги в бассейне Азовского моря поддерживает лишь существование вида.

**Ключевые слова:** белуга, запасы, уловы, миграции, воспроизводство, Дон, Кубань, Азовское море.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060047

Исторический ареал белуги *Acipenser huso* Linnaeus, 1758 включал Каспийское, Чёрное, Азовское и Адриатическое моря, откуда она входила на нерест во впадающие в них реки (Васильева, Лужняк, 2013). В Азовском море белуга представлена отдельной популяцией, о таксономическом ранге которой у исследователей существовали различные точки зрения. Так, Сальников и Малятский (1934) на основании исследованных морфологических признаков выделяли азовскую белугу в отдельный подвид *Huso huso maeoticus* Salnikov et Malyatsky, 1934. Этой же точки зрения придерживались Чугунов и Чугунова (1964). В настоящее время большинство авторов считают белугу монотипическим видом *Huso huso*, не выделяя описанные ранее подвиды (Васильева, 2007; Dydlin et al., 2022; Fricke et al., 2025; WoRMS ..., 2025). В действующую редакцию Красной книги Российской Федерации

ции (Рубан, 2021) азовская популяция белуги включена в ранге подвида *Huso huso maeoticus*, находящегося под угрозой исчезновения.

Хотя в отечественной литературе до сих пор превалирует научное название *Huso huso*, сравнительные молекулярные и цитогенетические исследования различных видов осетровых рыб (Acipenseridae) предполагают восстановление исходного таксономического статуса белуги как представителя рода *Acipenser*, что принято в ряде публикаций (Vasil'eva et al., 2009; Богуцкая и др., 2013; Васильева, Лужняк, 2013; Парин и др., 2014), в том числе и в нашей работе.

Несмотря на относительную малочисленность в сравнении с популяциями других проходных осетровых рыб Азовского моря, белуга играла значительную роль в промысловых уловах. После 1972 г. абсолютное количество и от-

носительная доля белуги в уловах осетровых рыб стали снижаться, и к середине 1980-х гг. этот вид утратил промысловое значение (рис. 1), что привело к запрету с 1987 г. его промысла, в настоящее время азовская белуга занесена в Красную книгу Российской Федерации (Рубан, 2021) как находящаяся под угрозой исчезновения, а также в Красные книги Ростовской области (Старцев, Лужняк, 2024), Краснодарского края (Чебанов и др., 2017), Республики Крым (Болтачев, Карпова, 2015) и рекомендована к включению в Красную книгу Донецкой Народной Республики (Остапко и др., 2020).

Цель нашей работы — на основе имеющихся данных проанализировать многолетнюю динамику запасов, промысловых уловов и современное состояние азовской популяции белуги, оценить эффективность мероприятий по её искусственному воспроизводству.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу исследования составляют многолетние результаты мониторинга биологических показателей азовской белуги, полученные в Азо-Черноморском филиале Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АзНИИРХ), а также данные, представленные в различных публикациях. До конца 1960-х гг. оценку динамики

численности, размерно-возрастной структуры популяций и прогнозирование возможных уловов осетровых рыб в Азовском море проводили методом биостатистического учёта. На основе многолетнего материала (1928–1963) была выполнена оценка величины общего запаса белуги (начиная с возраста годовика) по численности и массе, а также по численности промыслового возврата отдельных поколений и интенсивности использования запаса промыслом (Макаров, 1970). С 1958 г. для оценки численности и биомассы популяции азовской белуги основным источником информации служили материалы учётных траловых съёмок в Азовском море. С 1971 по 1984 гг. также использовали данные мониторинга промысловых уловов в Азовском море и р. Дон. По результатам прямого учёта донным тралом в 1962 г. впервые была оценена численность белуги в море, а в 1969 г. составлен первый прогноз возможного улова на 1971–1972 гг. С этого момента метод прямого учёта с использованием донного трала является основным при оценке численности и биомассы всех азовских осетровых рыб.

Одной из задач мониторинга было определение возраста особей белуги, которое проводили по общепринятой методике (Чугунова, 1959). У наиболее крупных экземпляров точное определение возраста зачастую бывает довольно затруднительным, поскольку у белуги с годами

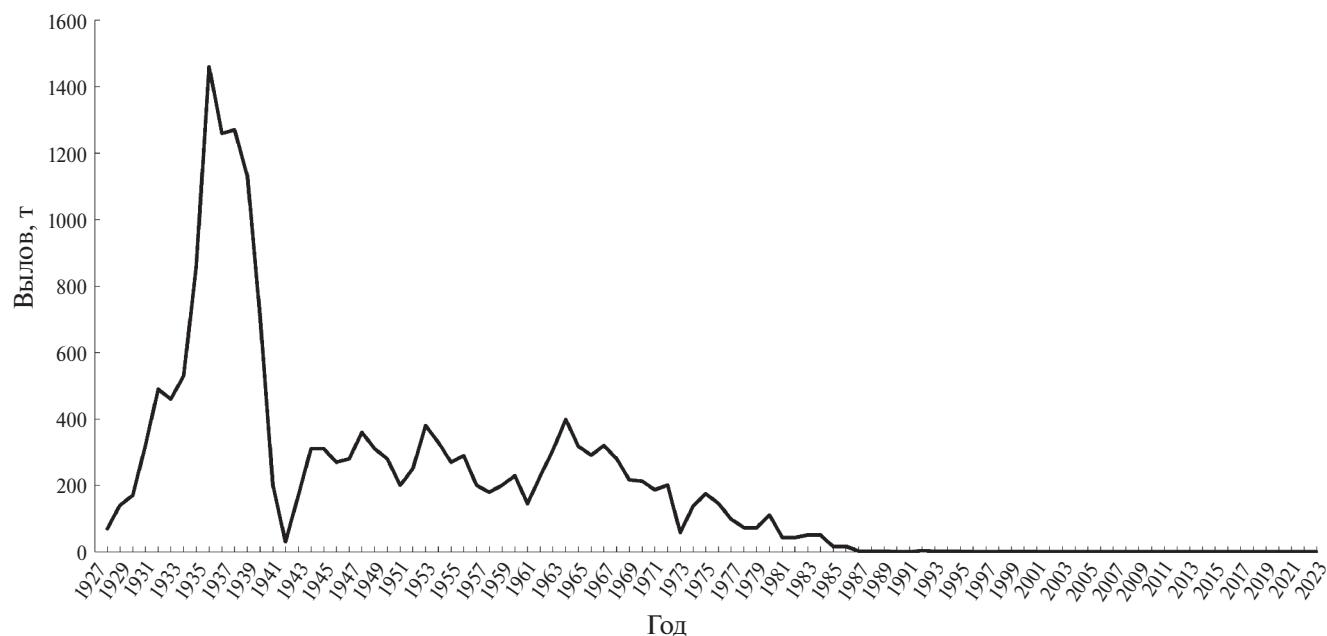


Рис. 1. Динамика уловов белуги *Acipenser huso* в бассейне Азовского моря (по: Аверкиев, 1960; Уловы ..., 1993; наши данные).

разрушается внутренняя структура первого жёсткого луча грудного плавника (marginalia), что приводит к частичной или даже полной утрате годовых колец (годовых приростов) первых нескольких лет жизни (рис. 2).

Графики зависимости массы тела от возраста рыб строили в программном пакете MS-Excel.

### ПРОМЫСЛОВОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗАПАСОВ

Наибольший вылов осетровых рыб в бассейне Азовского моря отмечали в середине XIX века, в 1850 г. он достиг уровня 16.0 тыс. т/год (Погорелов, 1912). К 1860–1870-м гг. их добывали в среднем 13.0 тыс. т/год, в 1883 г. выловлено 5.0 тыс. т (Кевдин, 1915). В процитированных работах величины уловов белуги отдельно не приведены, и все осетровые виды рыб указаны как “красная рыба”. К середине 1890-х гг. в Азовском море получил массовое распространение промысел осетровых рыб крючьями (Зернов, 1902), что привело к резкому снижению их численности и уже к концу XIX в. белуга стала редко встречаться в уловах (Нефедов, 1912). В 1895–1898 гг.

даже на самых уловистых тоневых участках в р. Дон вылов белуги за год исчислялся единичными экземплярами (Бородин, 1901).

В 1885–1890-е гг. в Таганрогском заливе существовал специализированный промысел белуги в районе г. Таганрог и кос Кривая и Белосарайская, её вылов в этот период составлял лишь 3–7 т за промысловый сезон, что указывало на незначительную долю вида в общем промысле осетровых рыб (Недошивин, 1929). В 1920-е гг. белуга в промысловых уловах встречалась единично и не имела промыслового значения (Недошивин, 1926).

В последующем, в результате прекращения рыболовства в период Первой Мировой (1914–1917 гг.), а затем и Гражданской (1917–1922 гг.) войн, запасы азовской белуги в значительной степени восстановились (Коробочкина, 1964). Это позволило увеличить ежегодные уловы вида, которые к 1934–1939 гг. в среднем составляли 1032 т, при этом её максимальный улов был достигнут в 1936 г. и составил 1460 т (рис. 1). К 1941 г. вылов белуги сократился до 200 т.

В Азово-Донском районе, где находились основные нерестилища белуги, снижение уловов началось на 3–4 года раньше, чем в бассейне Азовского моря в целом. Это было связано с интенсификацией в эти годы промысла белуги в море. В 1938 г. уловы в море превышали речные в семь раз (Сыроватский, 1947). В 1938 г. белуги было выловлено в р. Дон вдвое меньше, чем в 1936 г., несмотря на то, что запасы её в эти годы были одинаково высокими.

В 1945–1955 гг. уловы белуги в Азово-Донском районе значительно повысились и приблизились к уровню 1936–1938 гг., когда запасы этой рыбы находились в наилучшем состоянии. Это объяснялось, во-первых, запретом в 1938 г. вылова осетровых рыб с использованием крючьев в море юго-западнее линии пос. Осипенко–Керченский пролив, где преимущественно и вылавливали белугу, и, во-вторых, введением летнего запрета промысла (июль–август) во всем бассейне Азовского моря. Благодаря этому производители белуги могли беспрепятственно мигрировать на размножение из Азовского моря в Дон, тем более что белуга совершала преднерестовый ход преимущественно в летне-осенне время (Сыроватский, 1947).

В 1930–1940-х гг. промысел белуги базировался на поколениях от естественного воспроизводства, при этом доля белуги в общем вылове



Рис. 2. Годовые кольца на спиле первого жёсткого луча грудного плавника (marginalia) самки белуги *Acipenser huso* абсолютной длиной (TL) 3100 мм массой 320 кг (возраст 36 лет, IV стадия зрелости гонад), р. Дон, 09.05.2003 г.

азовских осетровых рыб в среднем составляла 18.0%. В конце 1960-х гг. в связи с сокращением уловов русского осетра *A. gueldenstaedtii* и севрюги *A. stellatus*, а также вступлением в промысел самцов многочисленного поколения 1963 г. доля белуги увеличилась до 45.5% (рис. 3).

После 1972 г. доля белуги в общих уловах осетровых рыб стала снижаться, и к середине 1980-х гг. азовская популяция белуги утратила промысловое значение.

### НЕРЕСТОВЫЕ МИГРАЦИИ

При естественном гидрологическом режиме основным местом размножения азовской белуги была р. Дон. На это указывало соотношение различных видов осетровых рыб в промысловых уловах в период, предшествующий зарегулированию стока рек Дон и Кубань. В р. Дон в общем вылове осетровых рыб доля белуги составляла 22% по массе, а в р. Кубань немногим более чем 1% (Дойников, 1936).

До зарегулирования стока и при высокой численности популяции производители белуги мигрировали для размножения в р. Дон с мест зимовок в южной и юго-западной частях Азовского моря вдоль его северного побережья, проходили Таганрогский залив и дельту Дона.

Пригодные для нереста осетровых рыб участки реки располагались в Дону на расстоянии от 130–150 км до 1000 км от устья, но в отличие от осетра и севрюги основная часть производителей белуги поднималась на нерест в основном выше 400 км. В 130–150 км от устья нерестилось незначительное количество белуги. Миграции белуги в р. Дон проходили непрерывно в течение марта–ноября с максимумом в июле–сентябре, незначительный ход мог продолжаться и в зимний период подо льдом (Дойников, 1936). Производители белуги, заходившие в Дон летом и осенью, зимовали в реке и нерестились следующей весной, рыбы весеннего хода нерестились в этом же году. Массовый ход белуги в Дон проходил при температурном диапазоне от 1.0 до 27.0°C (Дойников, 1936; Абецедарская и др., 1977). Это обусловлено растянутым периодом созревания гонад в течение года, когда в реку заходят постепенно созревающие производители. Поэтому белуга заходила в Дон не только при пониженных весенних и осенних температурах, часто отмечалась высокая интенсивность миграции в июле–августе при температуре воды 24–27°C (Дойников, 1936).

Нерестовые миграции белуги в р. Кубань проходили вдоль южных берегов Азовского моря. Производители заходили в Кубань одновременно, как по Темрюкскому рукаву —

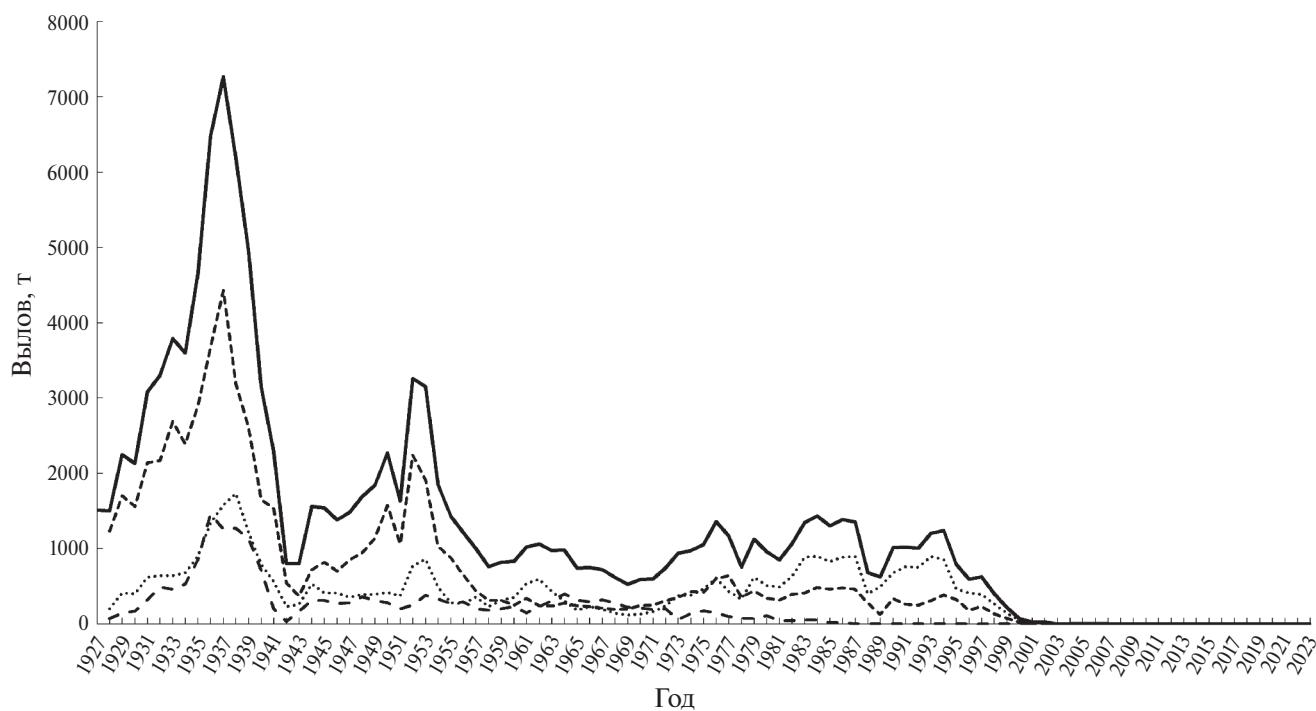


Рис. 3. Динамика уловов азовских осетровых видов рыб, т (по: Luzhniak, 2022; наши данные): (—) — всего, (---) — севрюга *Acipenser stellatus*, (···) — русский осётр *A. gueldenstaedtii*, (— —) — белуга *A. huso*.

собственно р. Кубань, так и по северному рукаву — р. Протока, поднимаясь до нерестилищ, расположенных в 300–450 км от Азовского моря. Мигрирующая на нерест белуга заходила главным образом в р. Протока в апреле—мае (Дойников, 1936). Нерестовая миграция начиналась в марте, иногда в начале апреля при температуре воды 2–3°C, массовый весенний ход проходил с середины апреля до середины—конца мая при 9–19°C (Мусатова, 1973).

Было выделено три экологические формы азовской белуги (Копец, 1967):

— ранняя яровая, идущая в Дон с января до первой половины мая и нерестящаяся весной этого же года;

— озимая летнего хода, идущая в реку со второй половины мая до первой половины июня, зимующая в верховьях Дона и нерестящаяся весной следующего года;

— озимая осеннего хода, идущая в Дон в сентябре—октябре и предположительно нерестящаяся осенью следующего года. Последнее предположение представляется маловероятным, поскольку возможность осеннего нереста белуги противоречит имеющимся данным об экологии её размножения в естественных условиях и накопленному опыту её искусственного воспроизведения.

В 1920 г. для поддержания судоходства в меженный период на р. Дон был построен Кочетовский гидроузел. В период навигации, когда устанавливалась плотина на гидроузле, это гидротехническое сооружение препятствовало нерестовым миграциям белуги на нерестилища, расположенные выше по течению от гидроузла.

В конце 1930-х—начале 1940-х гг. под плотиной Кочетовского гидроузла скапливалось значительное количество белуги, в связи с чем, в 1946 г. провели опытное перемещение белуги через Кочетовский шлюз в верхние участки Дона. При этом перемещаемых рыб метили и выпускали на расстоянии 18–43 км выше плотины гидроузла. Всего был перемещён 201 экз. (175 самок и 26 самцов), но этот опыт оказался неудачным из-за значительной гибели рыб. Впоследствии было выловлено 27 помеченных белуг, из которых большая часть оказалась погибшими вследствие полученных при перемещении травм. Более эффективной мерой, обеспечивающей возможность миграции производителей белуги к нерестилищам, рассматривали естественный

пропуск производителей выше Кочетовского гидроузла в период открытия шлюзов этой плотины — с поздней осени по окончании навигации в нижнем Дону до спада весеннего половодья (Сыроватский, 1947).

В 1955–1971 гг. Кочетовский гидроузел находился на реконструкции, и его плотина была демонтирована, что не препятствовало нерестовым миграциям рыб к расположенным выше по течению нерестилищам. При реконструкции в комплекс сооружений Кочетовского гидроузла была включена трёхпролётная водосливная плотина с рыбоподъёмным шлюзом (РПШ). Благодаря наличию РПШ в составе Кочетовского гидроузла стало возможным перемещать производителей белуги в верхний бьеф для продолжения их нерестовой миграции. Всего в 1972–1986 гг. до введения запрета на вылов белуги через РПШ Кочетовского гидроузла в верхний бьеф было перемещено 459 экз. белуги. Соотношение количества перемещённых производителей белуги в весенний и осенний периоды в различные годы свидетельствует о том, что до второй половины 1980-х гг. в бассейне Азовского моря сохранялась озимая форма белуги (рис. 4).

Также наличие РПШ дало возможность осуществлять заготовку мигрирующих производителей белуги для её искусственного воспроизводства на Донском осетровом заводе, введённом в эксплуатацию в 2001 г. (Подушка, 2020). В начале 2000-х гг. в р. Дон ещё единично заходили крупные экземпляры белуги массой 150–320 кг и абсолютной длиной ( $TL$ ) 2300–3100 мм, которых доставляли на завод и использовали для искусственного воспроизводства. Максимальная масса зрелых самок белуги в этот период достигала 320 кг, возраст — 36 лет (рис. 2). После 2011 г. производителей белуги на РПШ Кочетовского гидроузла не регистрировали, что обусловлено крайне низкой численностью популяции.

После зарегулирования в 1952 г. стока Дона плотиной Цимлянского гидроузла, преградившей пути нерестовых миграций производителям белуги, наблюдались их массовые подходы в нижний бьеф плотины, и до середины 1960-х гг. численность белуги под плотиной оставалась сравнительно постоянной. Максимальные концентрации белуги в нижнем бьефе гидроузла, где она встречалась круглый год, отмечали в апреле—июне (Болдырев, 2017). К концу 1960-х гг. проходные осетровые рыбы почти перестали встречаться в подплотинной зоне Цимлянского

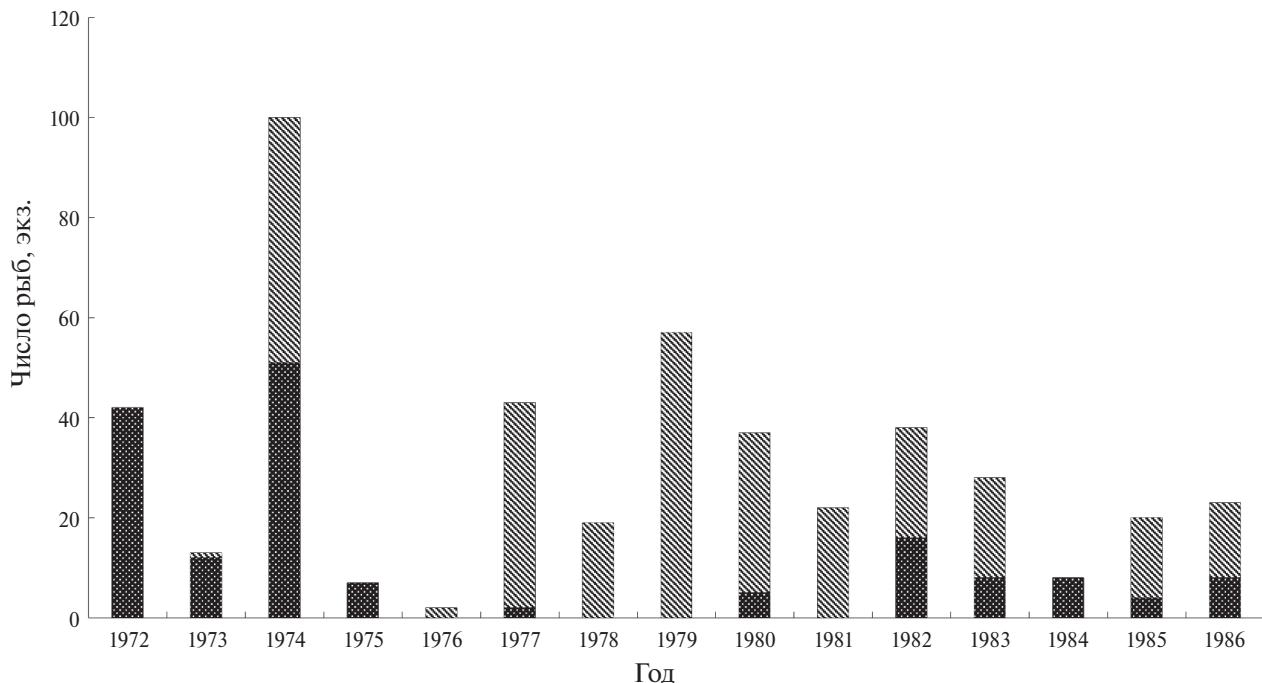


Рис. 4. Число производителей белуги *Acipenser huso*, перемещённых в верхний бьеф р. Дон рыбоподъёмным шлюзом Кочетовского гидроузла в 1972–1986 гг., общее число 459 экз. (по данным Азовского бассейнового управления по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыболовства): (■) — весна, (▨) — осень.

гидроузла. Для обеспечения пропуска производителей проходных видов рыб через этот гидроузел в нём был сооружён РПШ, запущенный в эксплуатацию с 1953 г. (Болдырев, 2013). Помимо этого в первые годы после зарегулирования реки с целью создания выше плотины промыслового стада проходных осетровых рыб осуществляли систематические перевозки их производителей в Цимлянское водохранилище из нижнего Дона (Гуров, 1960). Всего в 1952–1961 гг. в Цимлянское водохранилище было перевезено из нижнего Дона 218 экз. белуги, а 3 экз. белуги были перемещены с помощью рыбоподъёмника в 1964–1969 гг. (Болдырев, 2017).

В последующие годы перемещённых в верхний бьеф Цимлянского гидроузла производителей белуги регулярно отмечали на разных участках водохранилища и верхнего Дона (Болдырев, 2013, 2017). Анализ меченых в 1958 г. и повторно пойманых особей белуг показал, что в условиях Цимлянского водохранилища они достигали половой зрелости (Лапицкий, 1970). Об успешном естественном нересте белуги выше плотины указывают данные о встречаемости единичных экземпляров молоди белуги в промысловых уловах в 1957–1960, 1965 и 1967 гг. С 1958 по 1961 гг. в промысловых уловах было учтено 26 экз. молоди белуги, характеризовавшихся хорошим ростом и упитанностью. С 1968 г.

молодь белуги не отмечали, но взрослые особи продолжали встречаться в Цимлянском водохранилище и в дальнейшем, в 1970–2000-х гг., последние факты поимок крупных особей зарегистрированы в 2007, 2009 и 2012 г. (Болдырев, 2017). Указанный автор предполагал, что значительная часть крупных особей белуги, отмечавшихся в Цимлянском водохранилище в 1970–1990-е гг., являлись представителями поколений 1960-х гг., когда здесь отмечалась молодь от производителей, перемещённых в водохранилище из нижнего Дона. Особей белуги, выловленных в водохранилище в 2009 и 2012 гг., автор относит уже к генерациям 1985–1991 гг., которые должны были достигнуть половой зрелости в середине 1990-х — начале 2000-х гг.

На основании этих данных был сделан вывод о существовании на протяжении более полувека в Цимлянском водохранилище пресноводной популяции азовской белуги, естественное воспроизводство которой сохранялось выше плотины до 1990-х гг. (Болдырев, 2017).

#### ЕСТЕСТВЕННОЕ И ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

С постройкой плотины Цимлянского гидроузла нерестилища белуги, располагавшиеся

на верхнем Дону, потеряли своё значение для воспроизводства. Относительно эффективное естественное размножение белуги на нижнем Дону имело место только в исключительно многоводном 1963 г., единственный раз после зарегулирования реки при ещё высокой численности производителей (Лужняк, Корнеев, 2006; Тихонова, 2006). После строительства гидроузлов в Дону сохранялось 167.6 га русловых нерестилищ (Лужняк, Корнеев, 2006), что и позволило обеспечить эффективный нерест белуги на нерестилищах ниже Цимлянской плотины в условиях многоводного года. Результатом этого нереста стало увеличение общей численности белуги в море более чем в 10 раз (Тихонова, 2006). Эффективному нересту белуги в тот год также способствовало то обстоятельство, что Кочетовский гидроузел был на реконструкции и не препятствовал миграциям белуги на сохранившиеся нерестилища.

В последующие годы естественный нерест белуги в Дону не отмечали, а численность производителей продолжала сокращаться. Лишь в 1979 г. гидрологические условия весеннего паводка были близки к характеристикам 1963 г., но численность производителей белуги, зашедших в Дон, уже не смогла обеспечить эффективное естественное воспроизводство (Реков, Корнеев, 1987).

С 1956 г. в бассейне Азовского моря начало развиваться промышленное воспроизводство осетровых рыб, тогда начались первые регулярные выпуски молоди осетровых рыб Рогожкинским рыбоводным заводом.

После зарегулирования стока Дона и Кубани предполагалось, что естественное воспроизводство частично сохранится, при этом будет развиваться искусственное выращивание молоди осетровых на рыбоводных предприятиях. К 1974 г. в Азовском бассейне были построены ещё шесть осетровых рыбоводных заводов: два на р. Дон — Аксайско-Донской (1958 г.) и Взморье (1966 г.); четыре на р. Кубань — Ачуевский (1965 г.), Темрюкский (1967 г.), Гривенский (1973 г.), Краснодарский (1974 г.). В 2001 г. был введён в строй Донской осетровый завод, расположенный в 200 км от устья реки.

В 1956–1970 гг. осетровые рыбоводные заводы ежегодно выпускали в среднем 760 тыс. экз. молоди белуги. В последующие годы с вводом в строй кубанских осетровых заводов и благодаря завозу на них оплодотворённой икры белуги из Каспий-

ского бассейна выпуск молоди увеличился в среднем до 2 млн экз. в год (Тихонова, 2006).

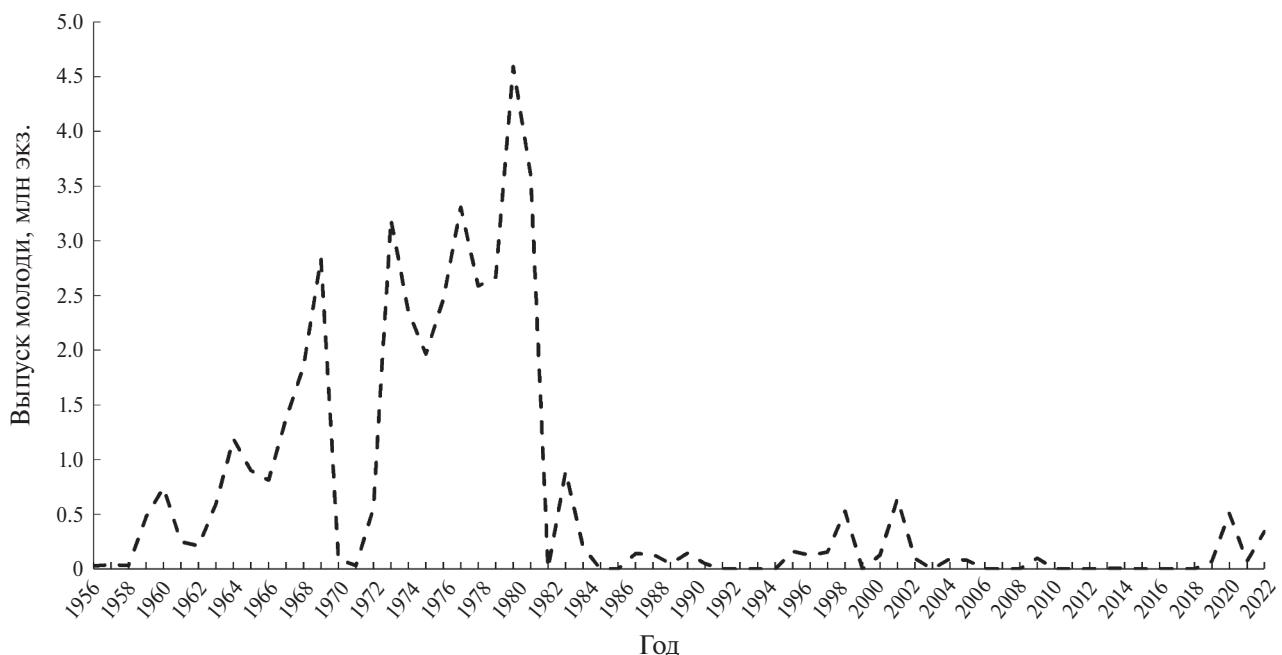
В условиях азовских рыбоводных заводов выживаемость молоди каспийской белуги оказалась очень низкой. Было выявлено, что гибель эмбрионов каспийской белуги при 85%-ном оплодотворении икры составляла 40%, в то время как у азовской белуги этот показатель не превышал 16%. За 14-суточный период подрашивания гибель личинок каспийской белуги составляла 55–60%, а азовской — 38%. Ещё более значительные потери, в отдельных случаях до 100%, отмечались при доставке из Каспийского бассейна икры низкого рыбоводного качества (оплодотворяемость 50–70%). Выживаемость эмбрионов такой икры составляла лишь 40–46%, личинок в бассейнах — 20–30% (Горбачева, Воробьева, 1979; Горбачева и др., 1981).

В бассейн Азовского моря в 1973–1984 гг. осетровые рыбоводные заводы выпустили следующее количество молоди каспийской белуги, млн экз.: 1973 — 3.181, 1974 — 2.091, 1975 — 1.600, 1976 — 2.217, 1977 — 3.099, 1978 — 2.043, 1979 — 2.669, 1980 — 4.593, 1981 — 3.604, 1982 — 1.400, 1983 — 0.892, 1984 — 0.400.

Всего в XX столетии осетровые рыбоводные заводы в Азовский бассейн выпустили 27.6 млн экз. молоди каспийской белуги и лишь 13.7 млн экз. из азовской популяции. К началу 1980-х выпуск молоди белуги достиг 3.6–4.6 млн экз. в год (рис. 5), но затем резко сократился из-за наступившего дефицита производителей вследствие их массовой гибели в неблагоприятных условиях зимовок 1972–1977 гг. (табл. 1).

Искусственное воспроизводство белуги на кубанских заводах было прекращено с 1985 г. в связи с завершением поставок икры каспийской белуги. В 1990-х гг., когда в уловах у кубанского побережья начали появляться производители белуги поколений 1973–1978 гг., полученных на рыбоводных предприятиях, искусственное воспроизводство белуги возобновилось. Однако количество выпускаемой молоди было незначительным (Тихонова, 2006).

Потомство, полученное от единичных производителей белуги, заготовленных на РПШ Кочетовского гидроузла в начале 2000-х гг., позволило сформировать и вырастить на Донском осетровом заводе многочисленное ремонтно-маточное стадо белуги численностью более 1700 экз., с 2018 г. начали созревать первые самки (Подушка, 2020).



**Рис. 5.** Динамика искусственного воспроизводства белуги *Acipenser huso* в Азовском бассейне с учётом выпуска молоди каспийской популяции (по данным Азово-Черноморского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии).

**Таблица 1.** Массовая гибель осетровых рыб в Азовском море в периоды зимовок в 1972–1977 гг. (по данным Азовского бассейнового управления по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыболовства)

Период зимовки, годы	Всего, экз.	Белуга		Русский осётр		Севрюга	
		экз.	%	экз.	%	экз.	%
1972–1973	120	120	100				
1973–1974	2996	2037	68.0	582	19.4	377	12.6
1975–1976	3459	1840	53.2	864	25.0	755	21.8
1976–1977	125865	4714	3.7	103942	82.6	17209	13.7
Итого	132440	8711	6.6	105388	79.6	18341	13.8

После почти полного прекращения выпусков молоди белуги в 2007–2019 гг., начиная с 2020 г. количество выпускаемой молоди постепенно увеличивалось. В 2021 г. Донской осетровый завод выпустил молодь белуги в значительном количестве — более 0.5 млн экз. (рис. 5).

Искусственное воспроизводство белуги в бассейне Азовского моря не компенсировало утраты естественного нереста, а предпринятые в 1973–1984 гг. мероприятия по увеличению количества выпускаемой молоди за счёт завоза на осетровые заводы оплодотворённой икры белуги из Каспийского бассейна показали свою

низкую эффективность. Выживаемость молоди белуги каспийского происхождения в условиях азовских рыбоводных заводов оказалась очень низкой.

#### ОСОБЕННОСТИ СКАТА И РАЗВИТИЯ МОЛОДИ

Особенности биологии молоди белуги в речной период жизни изучила Коробочкина (1953, 1955, 1970) в 1948–1951 гг. на поколениях, появившихся в результате естественного нереста, который сохранялся в Дону до зарегулирования реки плотиной Цимлянского гидроузла.

Для молоди белуги естественных генераций была характерна долгая задержка в р. Дон. Было выявлено, что молодь яровой и озимой экологических форм в Дону существенно различалась по своим биологическим особенностям (Коробочкина, 1953). Молодь яровой формы скатывалась в море за короткое время (10–30 сут) и покидала реку, главным образом, в период личиночной стадии развития. Средняя масса покатной молоди этой формы в разные годы составляла 1.8–2.6 г (Коробочкина, 1955). Скат личинок в возрасте нескольких суток, небольшие размеры скатывающейся молоди яровой формы и факты вылова в дельте Дона самок белуги с текущими половыми продуктами указывали на то, что нерестилища яровой формы белуги располагались недалеко от моря (Коробочкина, 1953, 1955).

Молодь озимой формы до зарегулирования Дона оставалась в реке 2.0–2.5 мес., а некоторая её часть задерживалась в низовьях и дельте реки до 4.5 мес. (Коробочкина, 1970). Наиболее интенсивный скат продолжался 30–40 сут в июне–июле в зависимости от сроков нереста. В конце ската длина молоди белуги озимой формы составляла 16.8–40.0 (в среднем 28.6) см, масса — 62–322 (в среднем 147.1) г. Молодь белуги озимой формы была многочисленнее яровой, а её более крупные размеры свидетельствовали о более длительном пребывании в реке и скате с далеко расположенных от моря нерестилищ (Коробочкина, 1955).

Для молоди азовской белуги характерен наиболее высокий темп роста в сравнении с молодью других видов осетровых рыб, что обусловлено благоприятными условиями её обитания и питания в Дону, ранним переходом на хищничество, а также генетически обусловленными видовыми особенностями.

Изучение молоди белуги (Коробочкина, 1955) показало, что она переходит на экзогенное питание при длине тела 20 мм, употребляя в пищу зообентос и зоопланктон. При этом веслоногие (*Copepoda*) и ветвистоусые (*Cladocera*) ракообразные встречались в желудках в небольшом количестве. Уже при достижении длины 20–30 мм в составе пищи молоди белуги обнаруживались только донные организмы, а именно: бычковые рыбы (*Gobiidae*) — 21.5–45.1% по массе, кумовые раки (*Cumacea*) — 35.7%, личинки двукрылых (*Diptera*) — 16.3–43.2%, тубифициды (*Tubificidae*) — 33.1%. В пище молоди длиной 30–70 мм преобладали донные организмы —

личинки двукрылых и тубифициды — 80.8–98.9% по массе. У особей размерами 70–100 мм основное значение в питании имели рыбы и мизиды (*Mysida*), которые в сумме составляли 87.8–94.4% состава пищи, такой характер питания сохранялся у молоди белуги до достижения длины 400 мм.

Было отмечено, что на спектр питания молоди белуги значительное влияние оказывал видовой и количественный состав бентофауны на конкретном участке реки. Так, переход к хищному типу питания задерживался при наличии в бентосе значительного количества крупных экземпляров личинок двукрылых. Индексы избирательной способности показали, что предпочтительной пищей для молоди белуги размерами до 70 мм являлись личинки двукрылых, более мелкая молодь (20–30 мм) предпочитала кумовых раков при полном отсутствии моллюсков в составе пищи. Значительных различий в процессе питания в утренние и вечерние часы не выявлено. Средний индекс наполнения желудка в утренние часы составлял 227.8–250.6, в вечерние — 191.6–176.8% (Коробочкина, 1955). Более длительное нахождение в реке сеголеток белуги было обусловлено обилием в низовьях и дельте Дона основных объектов её питания, а быстрый темп роста связан с ранним переходом на питание сравнительно крупными объектами — мизидами и бычками.

Специалисты АзНИИРХ провели исследования оценки современной приёмной ёмкости по кормовой базе для молоди белуги на участке нижнего Дона, ниже мест выпуска (ниже плотины Кочетовского гидроузла), где происходит расселение и питание молоди на площади 30.0 км<sup>2</sup>. Было установлено, что для молоди белуги с учётом конкуренции с молодью других видов осетровых рыб (русский осётр, севрюга и стерлядь *A. ruthenus*), выпускаемых рыбоводными предприятиями, доступно до 0.360 т ежедневной продукции кормовых ресурсов. Имеющейся кормовой базы достаточно для питания 1.44 т молоди, эквивалентной ежегодному объёму выпуска 0.5 млн экз. молоди белуги массой 3 г ([http://vniro.ru/files/recomend-since-2025/azcher\\_2026-2028\\_1.pdf](http://vniro.ru/files/recomend-since-2025/azcher_2026-2028_1.pdf)).

## ДИНАМИКА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ

В результате проведённых работ по искусственному воспроизводству численность попу-

ляции белуги в Азовском море к 1981–1985 гг. была доведена до 495 тыс. экз., однако в промысловом возврате такое увеличение не проявилось (Реков, Корнеев, 1987), а промысловый запас продолжал снижаться. Масштабы промышленного воспроизводства белуги не компенсировали утрату естественного размножения. В период массовой гибели осетровых рыб на местах зимовок в юго-западной части Азовского моря в 1972–1977 гг. в условиях повысившейся солёности моря и холодных зим наибольшие потери взрослых особей понесла популяция белуги (табл. 1). Другой причиной сокращения численности популяции белуги в Азовском море оказался фактор безвозвратной миграции в Чёрное море особей каспийского происхождения.

Для белуги, обитающей в Азовском море, характерна миграционная активность, связанная с сезонными миграциями её наиболее массовых объектов питания — азовской хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) и других. По результатам возврата меток (Котельникова, 1963<sup>1</sup>, 1964<sup>2</sup>; Мирзоян и др., 2024) выявлено, что до 17.6% молоди азовской белуги уходит в Керченский пролив и Чёрное море (табл. 2).

Как показали результаты мечения, проводившегося в Азовском море в 1970-е гг., сеголетки белуги уже в сентябре–октябре могли уходить в Чёрное море, распространяясь там до западных берегов Крыма и на юго-востоке до г. Очамчира (Реков, Корнеев, 1987).

Данные о размерно-возрастной структуре промысловых уловов белуги в бассейне Азовского моря, полученные в 1971–1984 гг. до введения запрета на её вылов, позволили построить графики зависимости массы от возраста для самок и самцов. Характерной особенностью белуги, как самок, так и самцов, является значительный диапазон значений индивидуальной массы особей в пределах одной возрастной группы. Особенно ярко указанная тенденция проявляется, начиная с возраста достижения половой зрелости — с 18–20 лет у самок и с 16 лет у самцов (рис. 6).

<sup>1</sup> Котельникова Т.Г. 1963. Мечение азовских рыб в 1962 г. // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных по плану исследований 1962 г. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 103–105.

<sup>2</sup> Котельникова Т.Г. 1964. Мечение азовских рыб в 1963 г. // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных в 1963 году. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 78–79.

Другим фактором, обуславливающим вариабельность индивидуальной массы особей белуги одной генерации, помимо достижения половой зрелости и развития гонад, являются миграции взрослых особей белуги из Азовского моря в Чёрное и обратно вслед за мигрирующими массовыми кормовыми объектами — хамсой, черноморско-азовской проходной сельдью *Alosa immaculata* Bennett, 1835 и другими. Заходящие в Чёрное море особи азовской белуги могут задерживаться здесь на несколько лет, при этом темп линейного и массового роста таких особей в этот период значительно снижается в сравнении с Азовским морем. Это обусловлено менее благоприятными условиями нагула белуги в Чёрном море — более низкими концентрациями основных кормовых объектов (шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus 1758), бычковых рыб и других), а также более низкими температурами придонных слоёв, ниже слоя температурного скачка (термоклина). Периоды такого замедления роста отдельных особей азовской белуги в черноморском этапе жизни хорошо прослеживаются при изучении годовых колец на спилах первого ёжесткого луча грудных плавников (рис. 7).

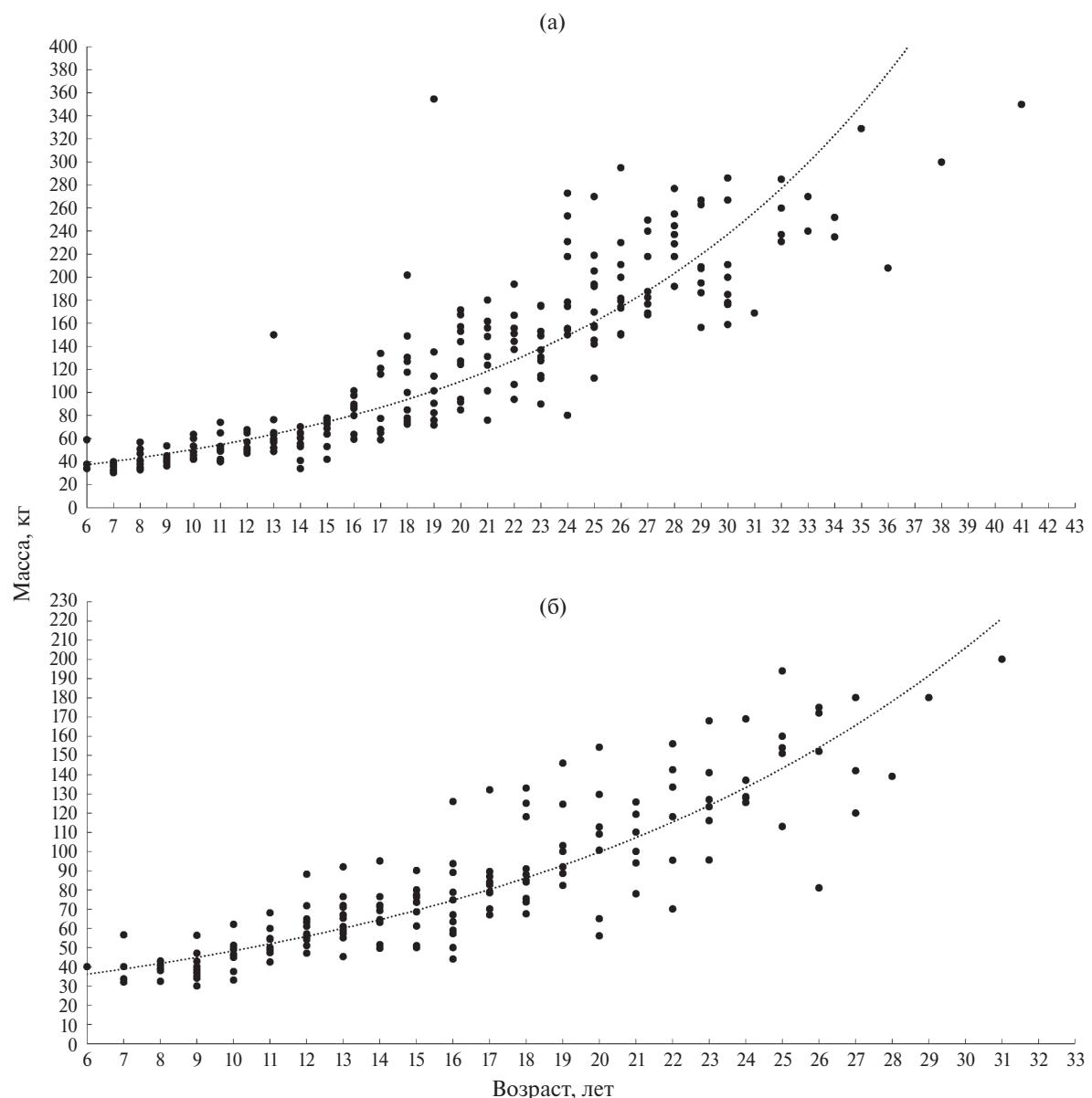
С 1982 по 1986 гг. численность азовской популяции белуги, рассчитанная по данным учётных траловых съёмок, которые выполнены специалистами АзНИИРХ, сократилась с 733 до 187 тыс. экз., при этом численность нерестового запаса не превышала 1–2 тыс. экз. (рис. 8). В эти годы популяция на 95% была уже представлена рыбами искусственных генераций (Реков, Корнеев, 1987).

Несмотря на запрет вылова белуги с 1985 г. и включение её азовской популяции в Красные книги Российской Федерации (Рубан, 2021) и Украины (Мовчан, 2009), общий запас белуги сократился настолько, что уже более 35 лет не представляется возможным рассчитать общую численность популяции по стандартным методикам учёта. Последняя достоверная количественная оценка популяции белуги в Азовском море была выполнена в 1987 г. и составила 198 тыс. экз. (Макаров, Грибанова, 1999). В настоящее время единичные экземпляры белуги периодически отмечаются в контрольных уловах при проведении учётных траловых съёмок в Азовском море (рис. 9а).

Значительно чаще разновозрастные особи белуги отмечаются в прибрежной части Азовского моря в качестве прилова в промысловых ставных неводах в осенний период, составляя

**Таблица 2.** Распределение по районам вылова в 1960–1968 гг. помеченной в Таганрогском заливе молоди осетровых рыб (по данным Азово-Черноморского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии)

Район	Русский осётр		Севрюга		Белуга		Всего	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
<b>Азовское море:</b>								
кубанское побережье	31	50.8	13	44.8	13	76.5	57	53.3
северное побережье	17	27.9	12	41.4			29	27.1
крымское побережье	3	4.9	2	6.9	1	5.9	6	5.6
коса Арабатская стрелка	2	3.3					2	1.9
Керченский пролив и Чёрное море	8	13.1	2	6.9	3	17.6	13	12.1
Итого	61	100	29	100	17	100	107	100



**Рис. 6.** Зависимости возраст–масса у самок (а) и самцов (б) белуги *Acipenser huso* Азовского моря в 1971–1984 гг.: а:  $y = 23.408e^{0.0772x}$ ,  $R^2 = 0.8312$ ; б:  $y = 23.417e^{0.0725x}$ ,  $R^2 = 0.7875$ .

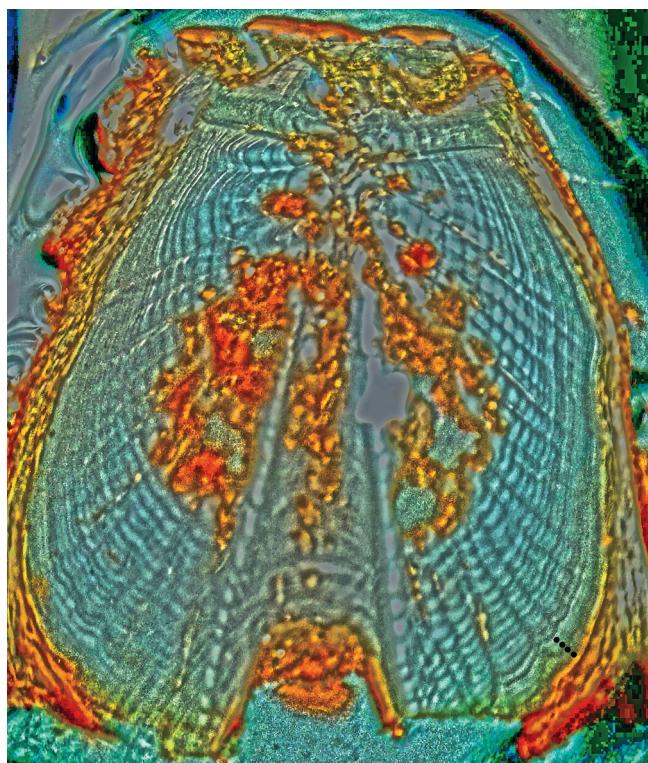


Рис. 7. Спил первого луча грудного плавника (marginalia) белуги *Acipenser huso* в возрасте 27 лет: (•••) — период замедления прироста годовых колец с 24-го по 27-й годы жизни.

до 4% по численности среди прилова других видов осетровых рыб (Васев и др., 2023). В ходе мониторинга приловов осетровых в ставные невода в прибрежной части Азовского моря только

в районе Ясенской и Ачуевской кос и г. Приморско-Ахтарск 12–20.10.2022 г. было отмечено 5 экз. белуги (Васев и др., 2023).

За последние пять лет значительно возросло количество осетровых рыб в конфискованных браконьерских уловах, которые поступают на экспертизу в АзНИИРХ от правоохранительных органов и пограничной службы. В составе этих незаконных уловов отмечается и белуга (рис. 9б) — с 2018 по 2023 гг. было зарегистрировано четыре неполовозрелых экземпляра  $TL$  580–1300 мм.

В ближайшие годы количественно оценить численность популяции белуги в Азовском море не представляется возможным в связи с низким темпом её пополнения из-за недостаточного количества выпускаемой молоди, а также сохраняющегося ННН-промысла (незаконного, несообщаемого, нерегулируемого) в водоёме. Естественный нерест белуги в р. Дон будет возможен только при наличии нерестовой части популяции и объёме весеннего стока реки не ниже 12–14  $\text{km}^3$ . При таком уровне весеннего половодья будет очищаться нерестовый субстрат и сложатся необходимые гидрологические условия для эффективного естественного нереста белуги. Продолжающийся с 2006 г. период маловодных лет в бассейне р. Дон (Куропаткин и др., 2013) пока не создаёт предпосылок для формирования таких условий, а сохраняющийся в акватории Азовского моря ННН-промысел

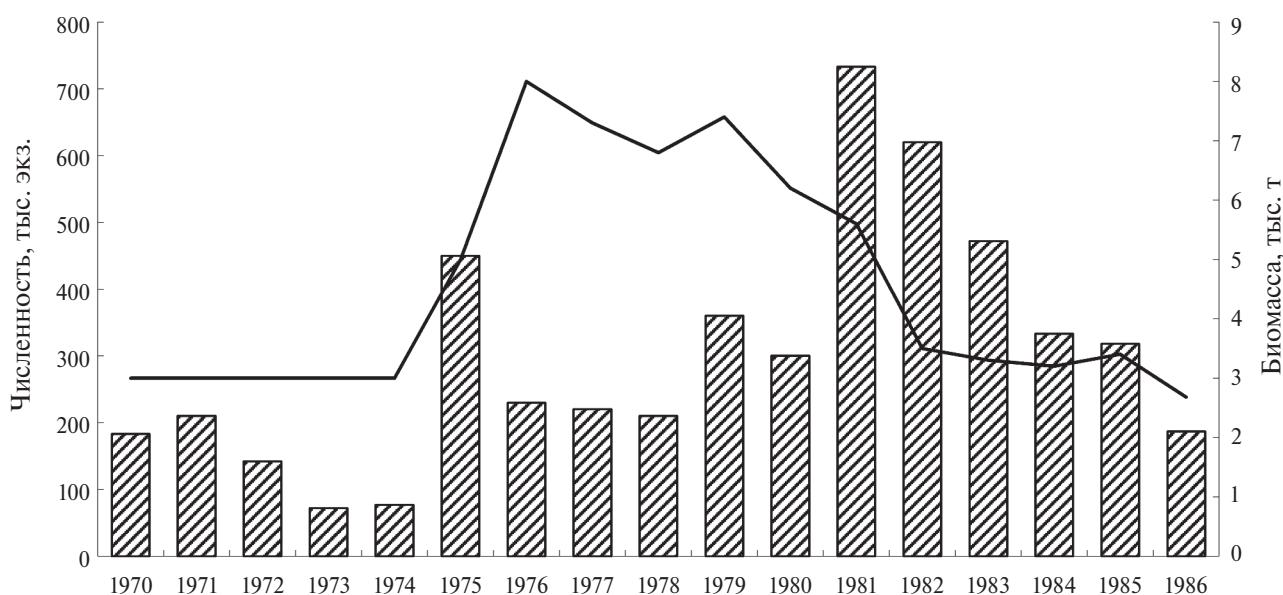


Рис. 8. Динамика общей численности (штриховка) и биомассы (линия) белуги *Acipenser huso* в Азовском море по оценке с помощью метода прямого учёта на единице площади в 1970–1986 гг.



**Рис. 9.** Белуги *Acipenser huso* Азовского моря: а – не- половозрелая особь  $TL$  1170 мм (длина по Смитту 1000 мм, стандартная длина 950 мм, масса 7.5 кг) из контрольного улова 09.10.2023 г.; б – особь в составе незаконно добытого улова осетровых рыб в Таганрогском заливе.

водных биологических ресурсов препятствует накоплению разновозрастных групп в популяции этих длинноцикловых рыб и формированию их нерестового запаса.

В связи с утратой условий для естественного воспроизводства, отсутствием нерестового запаса и низким темпом пополнения из-за незначительного количества выпускаемой молоди рыбоводными предприятиями численность популяции белуги в Азовском море находится на крайне низком уровне, не позволяющем методически достоверно её оценить в абсолютном значении и по биомассе.

## ВЫВОДЫ

Условия среды обитания белуги в Азовском море, как и условия нагула и адаптации её молоди в р. Дон, продолжают оставаться благоприятными, но невысокое количество молоди, выпускаемой рыбоводными заводами, не компенсирует потерь от ННН-промышленности. Таким образом, современные масштабы искусственного вос-

производства белуги не обеспечивают накопления в популяции старших возрастных групп и формирования нерестового запаса, поддерживается лишь существование вида в природе.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проводили в соответствии с государственной работой АзНИИРХ и ВНИРО (часть II, раздел 12 государственного задания ВНИРО № 076-00001-24-01).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данная работа является обзорной, использованы данные литературы и результаты многолетних исследований АзНИИРХ. Для подобного рода исследований этические нормы неприменимы.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абецедарская Л.В., Горстоко А.Б., Воловик С.П. и др. 1977. Моделирование рыбных популяций Азовского моря // Изв. СКНЦ ВШ. Естеств. науки. № 2. С. 61–85.

Аверкиев Ф.В. 1960. Сборник статистических сведений об уловах рыб и нерыбных объектов в Азо-во-Черноморском бассейне за 1927–1959 гг. Ростов н/Д.: Ростов. книж. изд-во, 93 с.

Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК, 543 с.

Болдырев В.С. 2013. Случай поимки белуг в Цимлянском водохранилище в 2000-х годах // Науч.-тех. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО. Вып. 19. С. 39–41.

Болдырев В.С. 2017. Проходные осетровые (Acipenseridae, Actinopterygii) р. Дон выше Цимлянского гидроузла // Поволж. экол. журн. № 1. С. 32–45. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-32-45>

Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2015. Белуга // Красная книга Республики Крым. Животные. Симферополь: ИТ АРИАЛ. С. 272.

Бородин Н.А. 1901. Азово-Донское рыболовство. Отчет по командировке на реку Дон и Азовское море старшего специалиста по рыбоводству при Департаменте Земледелия. Новочеркасск: Изд-во Обл. войска Донского Правления, 153 с.

Васев А.Б., Лужняк В.А., Баринова В.В. и др. 2023. Результаты исследований азовских популяций осетро-

- вых рыб при осуществлении мониторинга промысла ставными орудиями лова у кубанского побережья // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 6. № 4. С. 68–78.  
[https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2023\\_6\\_4\\_68](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_4_68)
- 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.
- Горбачева Л.Т., Воробьева О.А.* 1979. Воспроизводство белуги на Дону // Тез. II Всесоюз. совещ. “Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР”. Астрахань: Волга. С. 63–64.
- Горбачева Л.Т., Казакова Н.М., Воробьева О.А.* 1981. Результаты интродукции икры каспийских осетровых в Азово-Донском районе // Тез. докл. обл. науч. конф. по итогам работы АзНИИРХа в X пятилетке. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 192–194.
- Гуров М.М.* 1960. Результаты пересадки осетровых в Цимлянское водохранилище // Рыб. хоз-во. № 11. С. 16–20.
- Дойников К.Г.* 1936. Материалы по биологии и оценке запасов осетровых рыб Азовского моря // Работы Дона-Кубан. науч. рыбохоз. ст. Вып. 4. С. 3–213.
- Зернов С.А.* 1902. Первый (предварительный) отчет по исследованию рыболовства Таврической губернии (произведенному согласно постановлению Таврического Губернского Земского Собрания XXXVI очередной сессии). Симферополь: Тип. Спиро, 25 с.
- Кевдин В.А.* 1915. Современное рыболовство России. М.: Земля, 153 с.
- Копец В.А.* 1967. Воспроизводство азовской белуги // Тр. ЦНИОРХ. Т. 1. С. 273–278.
- Коробочкина З.С.* 1953. Биология молоди белуги в речной период жизни // Докл. АН СССР. Т. 93. № 4. С. 733–736.
- Коробочкина З.С.* 1955. Биология молоди осетровых нижнего Дона: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвтуз, 16 с.
- Коробочкина З.С.* 1964. Развитие и современное состояние промысла осетровых в Азовском море // Тр. ВНИРО. Т. 54. С. 175–202.
- Коробочкина З.С.* 1970. Длительность речного периода жизни у молоди осетровых // Тр. ЦНИОРХ. Т. 2. С. 69–73.
- Куропаткин А.П., Жукова С.В., Шишкин В.М. и др.* 2013. Изменение солености Азовского моря // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 4. С. 666–673.
- Лапицкий И.И.* 1970. Направленное формирование ихиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. ВО ГосНИОРХ. Т. 4. 279 с.
- Лужняк В.А., Корнеев А.А.* 2006. Современная ихиофауна бассейна нижнего Дона в условиях антропогенного преобразования стока // Вопр. ихиологии. Т. 46. № 4. С. 503–511.
- Макаров Э.В.* 1970. Оценка динамики и структуры стада азовских осетровых // Тр. ВНИРО. Т. 71. С. 96–156.
- Макаров Э.В., Грибанова С.Э.* 1999. Пути повышения эффективности естественного размножения осетровых в условиях зарегулированного стока рек // Проблемы географии и экологии. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ. С. 101–112.
- Мирзоян А.В., Лужняк В.А., Белоусов В.Н. и др.* 2024. Проходные осетровые рыбы Азовского моря в условиях природных и антропогенных трансформаций водной экосистемы // Тр. ВНИРО. Т. 196. С. 107–123. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2024-196-107-123>
- Мовчан Ю.В.* 2009. Білага звичайна // Червона книга України. Тваринний світ. Київ: Глобалконсалтинг. С. 315.
- Мусатова Г.Н.* 1973. Осетровые рыбы реки Кубани и их воспроизводство // Краснодар: Книж. изд-во, 112 с.
- Недошивин А.Я.* 1926. Современное состояние Азовского рыболовства // Тр. Аз.-Черном. науч.-промышл. экспед. Вып. 1. С. 65–145.
- Недошивин А.Я.* 1929. Материалы по изучению Донского рыболовства // Тр. Аз.-Черном. науч.-промышл. экспед. Вып. 4. С. 3–175.
- Нефедов М.М.* 1912. О рыболовстве на р. Дону и Азовском море // Тр. III Всерос. съезда рыбопромышленников и других деятелей по рыболовству и рыбоводству в С.-Петербурге в 1910 году (Стеногр. отчет). Вып. 2. Протоколы заседаний и доклады рыбопромышленной группы. СПб.: Тип. В.Ф. Киршбаума. С. 284–287.
- Остапко В.М., Мартынов В.В., Приходько С.А. и др.* 2020. Перечень объектов животного и растительного мира, рекомендуемых к включению в первое издание Красной книги Донецкой Народной Республики // Пром. ботаника. Т. 20. № 1. С. 8–28.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Погорелов Я.Н.* 1912. О нуждах рыболовства в Азовском море и Керченском проливе // Тр. III Всерос. съезда рыбопромышленников и других деятелей по рыболовству и рыбоводству в С.-Петербурге в 1910 году (Стеногр. отчет). Вып. 2. Протоколы заседаний и доклады рыбопромышленной группы. СПб.: Тип. В.Ф. Киршбаума. С. 287–297.
- Подушка С.Б.* 2020. Можно ли сохранить азовскую белугу? // Рыб. хоз-во. № 3. С. 71–75. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2020-3-71-75>
- Реков Ю.И., Корнеев А.А.* 1987. Эффективность воспроизводства и пополнение стад азовских осетровых // Воспроизводство запасов осетровых рыб в Ка-

- спийском и Азово-Черноморском бассейнах. М.: Изд-во ВНИРО. С. 94–101.
- Рубан Г.И. 2021. Азовская белуга // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ Экология. С. 321–322.
- Сальников Н.И., Малятский С.М. 1934. К систематике белуги азовско-черноморского бассейна // Тр. науч.-рыбхоз. биол. ст. Грузии. Т. 1. Вып.1. С. 31–50.
- Старцев А.В., Лужняк В.А. 2024. Белуга // Красная книга Ростовской области. Животные. Ростов н/Д.; Белгород: Константа. С. 187–188.
- Сыроватский И.Я. 1947. Опыт пересадки производителей белуги за Кочетовскую плотину // Рыб. хоз-во. № 3. С. 24–29.
- Тихонова Г.А. 2006. Оценка состояния популяции азовской белуги при интенсивном антропогенном воздействии // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбоводческих водоемов Азово-Черноморского бассейна: сборник научных трудов (2004–2005 гг.). Ростов н/Д.: Медиа-Пресс. С. 176–181.
- Уловы рыб и нерыбных объектов рыбоводческими организациями Азовского бассейна и прилегающих участков Черного моря (1960–1990 гг.). Статистический сборник. 1993. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 172 с.
- Чебанов М.С., Галич Е.В., Меркулов Я.Г. 2017. Белуга азовская // Красная книга Краснодарского края. Жи-  
вотные. Краснодар: Изд-во Админ. Краснодар. края. С. 454–455.
- Чугунов Н.Л., Чугунова Н.И. 1964. Сравнительная промыслово-биологическая характеристика осетровых Азовского моря // Тр. ВНИРО. Т. 52. С. 87–182.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возрас-та и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Hanel L. et al. 2022. Ichthyofauna of the fresh and brackish waters of Russia and adjacent areas: annotated list with taxonomic comments. 1. Families Petromyzontidae–Pristigasteridae // J. Ichthyol. V. 62. № 3. P. 385–414.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945222030031>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2025).
- Luzhniak V.A. 2022. Population dynamics of sturgeon fish (Acipenseridae, Acipenseriformes) in the Sea of Azov // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1404–1418.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945222060157>
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2009. The revision of the validity of genus *Huso* (Acipenseridae) based on recent morphological and genetic data with particular reference to the kaluga *H. dauricus* // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 861–867.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945209100038>
- WoRMS Editorial Board. 2025. World register of marine species. <https://doi.org/10.14284/170>

## DYNAMICS OF POPULATION OF THE GREAT STURGEON (BELUGA) *ACIPENSER HUSO* (ACIPENSERIDAE) IN THE SEA OF AZOV

V. A. Luzhnyak<sup>1,\*</sup>, A. V. Mirzoyan<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Azov-Black Sea Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Rostov-on-Don, Russia

<sup>2</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

*\*E-mail: vluzhnyak@yandex.ru*

The main factors determining the long-term dynamics of the stock and the state of the Azov population of the great sturgeon *Acipenser huso* Linnaeus, 1758 are analyzed. Data on the dynamics of stocks, commercial catches, and features of spawning migrations of great sturgeon in the basin of the Sea of Azov are presented. An assessment of the effectiveness of measures for artificial reproduction of great sturgeon in conditions of loss of natural reproduction is given. It is shown that the scale of artificial reproduction of great sturgeon did not ensure the accumulation of older age groups in the population and the formation of a spawning stock under the influence of illegal, unreported, unregulated fishing. Currently, artificial reproduction of the great sturgeon in the basin of the Sea of Azov supports only the existence of the species.

*Keywords:* great sturgeon, stock, migrations, reproduction, Don River, Kuban River, Sea of Azov

УДК 597.552.51.575.174.5.575.177

## МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА КРАСНОЙ КНИГИ РОССИИ – ПРОХОДНОЙ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* (SALMONIDAE) – В РЕКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ.

### 1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВО ВРЕМЕНИ

© 2025 г. К. В. Кузишин<sup>1, 2, \*</sup>, А. В. Семенова<sup>1, 3</sup>, М. А. Груздева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup>Институт общей генетики РАН — ИОГен РАН, Москва, Россия

\*E-mail: KK\_office@mail.ru

Поступила в редакцию 14.04.2025 г.

После доработки 02.06.2025 г.

Принята к публикации 10.06.2025 г.

Представлены результаты мониторинга состояния популяций вида Красной книги России — проходной камчатской микижи *Parasalmo mykiss* — из двух рек на северо-западе Камчатки (Утхолок и Квачина) за более чем 25-летний период. Проанализирована изменчивость шести микросателлитных локусов: *Ssa197*, *Ssa20.19*, *One103*, *One112*, *Oki10*, *Ots3*; установлена высокая разрешающая способность выбранной панели. Показатели генетического разнообразия микижи в соседних реках сходны и достоверно не различаются, но вариабельность средних его оценок больше в более крупной р. Утхолок. Временные изменения оценок генетического разнообразия в возрастных когортах микижи были также статистически незначимы; не выявлено прохождение микижей этапа “горлышка бутылки” в недавнем прошлом. Результаты показывают стабильность генетической структуры проходной микижи в каждой реке на протяжении более четверти века, или приблизительно четырёх–пяти поколений, и свидетельствуют о довольно высоком уровне генетического обмена между исследованными водотоками. Не выявлены признаки редукции генетического разнообразия по микросателлитным локусам, что отражает их стабильное состояние на протяжении длительного современного периода. На основании результатов анализа долговременных рядов генетических признаков есть основания рассматривать изученные популяции микижи как уникальную единицу сохранения биоразнообразия вида Красной книги Российской Федерации. Представляется целесообразным её выделение как “эталонного кластера популяций особой важности” и разработка специализированной системы мероприятий, направленных на её сохранение.

**Ключевые слова:** микижа, природные популяции, мониторинг, микросателлиты, дрейф генов, межголовая изменчивость, Камчатка.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060059

Изучение, сохранение и рациональное использование биоразнообразия является приоритетным направлением современных научных исследований, в полной мере оно относится к рыбам как важнейшим водным биоресурсам, играющим структурообразующую роль в водных экосистемах. В настоящее время на фоне

масштабной антропогенной трансформации водоёмов и значительных изменений климата происходят существенные сдвиги важнейших биологических параметров у рыб, затрагивающие генетическую и популяционную структуры локальных группировок и видов в целом. Эти факторы делают неотложной задачу слежения во

времени за состоянием основных компонентов биологических систем, направлениями и темпами их изменений, характером и масштабами ответных реакций (Eaton et al., 1995; Саввавитова и др., 2002, 2003; Jelks et al., 2008; Darwall, Freyhof, 2015; Arthington et al., 2016; Radinger et al., 2019). В то же время мониторинговые исследования видов, обитающих в ненарушенных местообитаниях, обеспечивают анализ ответных реакций на популяционном и видовом уровнях на крупномасштабные изменения внешних факторов, которые вызваны климатическими сдвигами (Olver et al., 1995; Helfman, 2007, 2013; Limburg, Wildman, 2009; Rice, Ridgeway, 2010; Cowx, Portocarrero Aya, 2011; Jennings et al., 2014). Особое значение имеют мониторинговые исследования редких и особо охраняемых видов, которые позволяют оценивать их состояние и оперативно разрабатывать меры реагирования и нивелирования негативных последствий (Павлов и др., 2007; Jelks et al., 2008; Cooke et al., 2012; Schultz et al., 2013; Arthington et al., 2016).

Проходная камчатская микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) — объект Красной книги России (Павлов, Кузинин, 2021), её ареал в Азии в основном ограничен реками Камчатского п-ова, тогда как в Северной Америке этот вид населяет водные системы на огромном пространстве от Аляски до Южной Калифорнии (Scott, Crossman, 1973; Behnke, 2002). Несмотря на обширный ареал, большинство североамериканских популяций микижи сильно деградировали, подверглись значительному генетическому “загрязнению” за счёт межбассейновых перевозок искусственно разводимых рыб, населяют реки с глубокой антропогенной трансформацией. Есть данные о том, что в пределах крупных регионов (провинция Британская Колумбия, Канада; штаты Калифорния, Орегон и Вашингтон, США) все без исключения популяции проходной микижи — стальноголового лосося — находятся в депрессивном состоянии и требуют строгой охраны и восстановления (Slaney et al., 1996; Beacham et al., 2000, 2004; Heath et al., 2001, 2002, 2008; Hamilton et al., 2005; Gustafson et al., 2007; Pearse et al., 2007, 2011; Garza et al., 2014; Collins et al., 2023). В то же время, в отличие от Северной Америки, в реках Камчатского п-ова России краснокнижный статус проходной камчатской микижи, установленный ещё в 1983 г., задолго до возникновения серьёзных угроз для вида, существенно ослабляет негативное антропогенное воздействие на её популяции (Павлов и др., 2001, 2007, 2008; McPhee et al.,

2007; Кузинин и др., 2020а, 2020б; Zimmerman et al., 2022). Кроме того, на Камчатке проходная микижа населяет реки, которые в меньшей степени претерпели негативное антропогенное воздействие (Павлов и др., 2007, 2009, 2016).

Тем не менее, в конце XX—начале XXI вв. и для камчатской проходной микижи угрозы нарастают, прежде всего, из-за незаконного вылова и развития инфраструктуры (дороги, мосты, сельскохозяйственные угодья) в бассейнах рек, особенно на юге и юго-западе полуострова (Павлов и др., 2007, 2009, 2016). В связи с этим, особое значение для устойчивого существования вида в пределах его естественного ареала на Камчатке приобретают популяции проходной микижи, которые сохранили свою природную структуру и обитают в реках, где до сих пор остаётся нетронутая первозданная геоморфология бассейнов. В полной мере такие популяции микижи обитают в реках Северо-Западной Камчатки (Утхолок, Квачина и Снатольвеем), бассейны которых расположены в самой малонаселённой местности с почти полным отсутствием инфраструктуры, где в прошлом и в настоящем сведена к минимуму хозяйственная деятельность человека (Павлов и др., 2007, 2016). Тем самым популяции проходной микижи из этих рек можно рассматривать как одни из немногих уникальных природных эталонов в масштабах всего ареала вида в Северной Пацифике. Значение этих популяций не ограничивается только сохранением вида на Камчатке, детальные знания по генетическому и фенетическому разнообразию этих популяций микижи могут служить основой для разработки стратегии восстановления разнообразия вида, как в Азии, так и в Северной Америке. По этой причине исключительно важными являются слежение за состоянием эталонных локальных группировок микижи, а также оценка стабильности биологических и генетических показателей и характера ответных реакций на изменение состояния среды обитания как основы проведения комплексного мониторинга. Мониторинг популяций микижи предусмотрен национальной “Стратегией сохранения камчатской микижи вида Красной книги” (Павлов и др., 2007) и рассматривается как важный элемент сохранения вида в природных условиях.

Важное значение в комплексном мониторинге имеет анализ изменчивости генетической структуры во времени, так как он позволяет оценивать устойчивость локальных популяций лососёвых рыб, в том числе и микижи (Beacham

et al., 1999, 2000, 2004; Heath et al., 2001, 2008; Hendry et al., 2002). Этому вопросу уделяется большое внимание в Северной Америке, где помимо деградации речных систем и падения численности микижи широко распространена практика перевозок рыб искусственного происхождения между разными речными системами (Chilcote et al., 1986; Myers et al., 2006; Narum et al., 2006; Poff et al., 2007; Pearse et al., 2011; Garza et al., 2014; Van Doornik et al., 2015). Это приводит к так называемому “генетическому загрязнению”, в результате которого снижается приспособленность рыб к местным условиям и наблюдается прогрессирующее падение численности локальных стад (McElhany et al., 2000; McLean et al., 2003; Poff et al., 2007; Araki et al., 2008; Carlson, Seamons, 2008; Caroffino et al., 2008; Koch, Narum, 2021; Collins et al., 2023). В ряде работ описаны существенные сдвиги генетической структуры природных популяций, произошедшие за 30–50 лет наблюдений (Narum et al., 2008; Garza et al., 2014; Hess et al., 2016, 2023<sup>1</sup>; Koch, Narum, 2021; Courter et al., 2022; Collins et al., 2023). В связи с этим представляется актуальным проведение анализа генетической изменчивости популяций проходной микижи, которые в XX и начале XXI вв. не подвергались существенному антропогенному воздействию. Эталонные популяции микижи из рек Северо-Западной Камчатки можно рассматривать как одну из наиболее удачных моделей для такого анализа. По мнению ряда исследователей, изучающих генетическую структуру стальноголового лосося, анализ изменчивости микросателлитных локусов является адекватным методом выявления краткосрочных и долгосрочных изменений генетической структуры (Beacham et al., 1999, 2000; Heath et al., 2001; Nielsen et al., 2004<sup>2</sup>, 2009; Narum et al., 2006, 2008; Blankenship et al., 2011; Collins et al., 2020, 2023; Willis et al., 2020).

Генетическую изменчивость микижи Камчатки исследовали с применением анализа аллозимных (Павлов С., 2000) и микросателлитных (Семенова и др., 2010; Павлов С. и др., 2011, 2019) маркеров. Кроме того, проводили поиск наиболее информативных для камчатской мики-

<sup>1</sup> Hess J.E., Horn R.L., Stephenson J. et al. 2023. Genetic assessment of Columbia River stocks, 1/1/2022–12/31/2022 annual report, 2008–907-00. Columbia River InterTribal Fish Commission Technical Report 23–02. Portland, OR: CRITFC, 405p.

<sup>2</sup> Nielsen J.L., Valenzuela R., Wiacek T. et al. 2004. Genetic population structure of Snake River basin Steelhead in Idaho // Tech. Rep. submitted 1/24/04 Idaho Department of Fish and Game. Boise, ID: S.n., 39 p.

жи систем генетических признаков — маркеров SCAR и ISSR (Мельникова и др., 2014а, 2014б). Однако в указанных работах основной акцент сделан на межпопуляционную изменчивость, выборки из рек представлены сборами только одного года. Анализ временной изменчивости камчатской микижи ранее не проводили.

В связи с этим цель нашего исследования — проанализировать генетическую изменчивость в двух популяциях микижи и по данным микросателлитных локусов оценить её стабильность во времени, а также рассмотреть долговременное взаимодействие соседних популяций микижи.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали ежегодно в 1997–2024 гг. в двух реках Северо-Западной Камчатки — Квачина и Утхолок. Для исследования генетической структуры использовали материал не за все годы, подобрав наиболее репрезентативные выборки, годы сбора приведены в соответствующих таблицах. Авторы работы принимали непосредственное участие в полевых выездах во все годы. Указанные реки расположены недалеко друг от друга и в отдалении от соседних рек. Устье р. Утхолок ( $57^{\circ}42'45.42''$  с.ш.,  $156^{\circ}51'37.75''$  в.д.) — у южного основания прибрежного хребта Мыс Утхолок, устье р. Квачина ( $57^{\circ}47'05.88''$  с.ш.,  $157^{\circ}06'44.06''$  в.д.) — у северной оконечности этого хребта. Расстояние между устьями рек по береговой линии — около 42 км. Река Квачина — малая река (длина ~90 км) тундрового типа с малым количеством небольших притоков-ручьёв; р. Утхолок длиной ~140 км носит предгорный характер в верхнем течении, тундровый в среднем и нижнем, имеет много притоков в верхнем и среднем течении. Карта-схема и подробное описание рек приведены ранее (Павлов и др., 2001, 2016; Кузинин и др., 2020б, 2023).

Уровень антропогенного воздействия на исследованные речные бассейны крайне низкий. Реки располагаются на значительном удалении от населённых пунктов — не менее 60 км до ближайшего. Интенсивная хозяйственная деятельность в бассейне рек в XX в. не проводилась, залежей минерального сырья не обнаружено, распашки поймы и рубки леса не осуществлялись. До 2000 г. водосборные бассейны обеих рек использовали для масштабного пастбищного оленеводства, однако воздействие стад домашних северных оленей *Rangifer tarandus* (L., 1758) на пойму рек было минимальным (Павлов

и др., 2016). Доступ к рекам даже в настоящее время крайне затруднён, между сёлами и реками располагаются обширные участки заболоченной тундры, увалы и глубокие распадки между ними. В водосборном бассейне рек имеется только одна дорога, которая может быть использована специальной тяжёлой гусеничной техникой. На каждой из рек имеется всего одна необорудованная переправа, которая проходит по речному перекату. В XXI в. дорога используется редко, в некоторые годы в период анадромной миграции микижи движения по ней не было вообще. До 1996 г. в июле–августе в устьевой зоне рек был небольшой промысел горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и кеты *O. keta* (Walbaum, 1792), в настоящее время добычи тихоокеанских лососей нет.

Единственным видом антропогенного воздействия может рассматриваться стихийный нелегальный (так называемый незаконный, несообщаемый и нерегулируемый промысел — ННН-вылов) вылов тихоокеанских лососей и хищническая добыча самой проходной микижи. Пик ННН-вылова пришёлся на начало 1990-х гг., обусловленный тяжелейшей экономической ситуацией в стране и регионе. Однако, начиная с 2000-х годов уровень присутствия человека в бассейнах рек существенно снизился, с 2010 г. случаев ННН-вылова проходной микижи во время работы экспедиции не выявлено. Таким образом, в XXI в. исследуемые популяции микижи могут рассматриваться как природные, обитающие в речных системах, которые не подверглись антропогенной трансформации.

Сбор материала по проходной микиже проводили с начала сентября по середину октября, в период её анадромной миграции из моря в реки. При сборе проб использовали комплексный подход, предусматривающий стандартную процедуру, применяемую ежегодно, — облов одних и тех же контрольных участков рек длиной по 8–10 км одним и тем же рыболовным усилием, регистрацию места и времени поимок рыб, измерения рыб, взятие проб чешуи и кусочков тканей и так далее.

Рыб отлавливали нахлыстовыми удочками по принципу “поймал–отпусти” без умерщвления по специальным разрешениям Федеральной службы по надзору в сфере природопользования (Росприроднадзор) Российской Федерации в соответствии с Приказами Министерства природных ресурсов РФ в целях осуществления государственного мониторинга объектов животного

и растительного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации. Все операции с пойманной микижей проводили без её выемки из воды, удерживали особь в специальных перчатках из мягкой прорезиненной ткани для обеспечения минимальной вероятности нанесения рыбе даже небольших травм (Bartholomew, Bohnsak, 2005; Casselman, 2005; Donaldson et al., 2011; Twardek et al., 2018). Сразу после поимки у рыб измеряли длину тела по Смитту и обхват тела перед спинным плавником (Павлов и др., 2001), затем под спинным плавником укрепляли номерную пластиковую метку, брали пробу чешуи (~12–15 шт.) для определения возраста и типа жизненной стратегии особи (Кузицин и др., 1999; Павлов и др., 2001, 2016), для генетического анализа срезали кусочек края анального плавника длиной 8–10 мм и шириной ~3 мм, немедленно фиксировали его 96%-ным этиловым спиртом в соотношении 1 : 20–25 и хранили при температуре 5–10°C.

В локальных популяциях микижи из рек Квачина и Утхолок были выявлены и описаны особи с разными типами жизненной стратегии (Павлов и др., 1999, 2001, 2016; Savvaитова et al., 2000; Кузицин, 2010). Всего существуют группировки пяти типов жизненной стратегии с разной степенью выраженности миграционного полиморфизма — от речного, когда рыбы весь свой жизненный цикл реализуют в реке, до типично-проходного, когда первые 2–4 года жизни рыбы проводят в реке, затем претерпевая смолтификацию, скатываются и нагуливаются от 1 до 6 лет далеко в море до достижения полововой зрелости (Павлов и др., 2001, 2016; Кузицин, 2010; Кузицин и др., 2020б). Все особи с разными типами жизненной стратегии из одной реки неразличимы генетически и представляют собой единую панмиксную совокупность (McPhee et al., 2007, 2014; Кузицин и др., 2020б). В литературе, посвящённой структуре вида, существует согласованное мнение о том, что по обоим берегам Тихого океана обитает один полиморфный вид — *Parasalmo* (*Oncorhynchus*) *tuukiss*, представленный проходными и пресноводными группировками, причём проходная группировка из рек Азии и Северной Америки является конспецифичной по своим основным биологическим характеристикам (Савваитова, Лебедев, 1966; Behnke, 1966, 1992, 2002; Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001, 2007). В то же время в русскоязычной и англоязычной литературе фигурируют разные названия — соответственно “проходная микижа” и “steelhead”.

или steelhead trout" (стальноголовый лосось) (Behnke, 1992, 2002). По этой причине в данной статье мы будем использовать термины "проходная микижа" для рек Камчатки и "стальноголовый лосось" для рек Северной Америки.

Известно, что при анализе генетической структуры малочисленных популяций стальноголового лосося в реках Северной Америки исследователи вынуждены были часто использовать молодь, иногда сеголеток, что приводило кискажённым оценкам из-за высокой доли сиблиングов в выборках и "сильного семейного сигнала" (Wenburg et al., 1996; Hansen et al., 1997; Martínez et al., 2011). В нашем же случае использованы выборки только половозрелых рыб, возраст которых варьировал от 4 до 9 лет, тем самым вероятность присутствия в анализе близкородственных особей минимальна.

Методики выделения и амплификации ДНК опубликованы ранее (Павлов С. и др., 2011). Для выделения ДНК микижи 1997–1998 гг. сбора использовали чешую, во всех остальных случаях — плавник. Проведён анализ изменчивости шести микросателлитных локусов, разработанных для исследований лососёвых (Salmonidae) рыб: *Ssa197*, *Ssa20.19*, *One103*, *One112*, *Oki10*, *Ots3* (Sánchez et al., 1996; Olsen et al., 2000; Small et al., 2007). Всего генотипировано 556 экз. микижи.

Статистическую силу микросателлитных локусов для выявления различных уровней дивергенции ( $F_{ST}$ ) — 0.004, 0.009, 0.020, и 0.050 — исследовали с использованием симуляционного метода в программе POWSIM 4.1 (Ryman, Palm, 2006; Ryman et al., 2006). Этот анализ позволяет оценить эффективность используемой панели локусов для оценки дифференциации группировок при том объёме выборок, которые имеются у исследователей. В POWSIM симулируется взятие выборок из популяций, которые достигли заданного уровня  $F_{ST}$ . При каждой симуляции оценивается достоверность генетической гетерогенности на основании  $\chi^2$ -теста и точного теста Фишера. Всего проведено 1000 симуляций. Статистическую силу локусов оценивали долей статистически значимых ( $p < 0.05$ ) результатов симуляционных тестов. Дивергенцию между популяциями смоделировали, позволяя частотам аллелей дрейфовать в течение заданного числа поколений при эффективном размере популяции ( $N_e$ ) равным 500.

В программе Micro-Checker 2.2.3 данные тестировали на возможные ошибки генотипи-

рования, а также присутствие нуль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004). Популяционно-генетические статистики — число аллелей ( $A$ ); аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки ( $A_R$ ); наблюдаемую ( $H_o$ ) и ожидаемую ( $H_E$ ) гетерозиготности, оценки общей и попарной дифференциации выборок на основании коэффициентов  $F_{ST}(\theta)$  получили с использованием программ GDA 1.0, GENEPOL 3.4, FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001; Lewis, Zaykin, 2001; Rousset, 2008). Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга тестировали с использованием коэффициента инбридинга в программе GENEPOL, их достоверность оценивали с применением точных тестов Фишера. Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с использованием процедуры Бонферрони (Rice, 1989). Визуализацию матрицы попарных  $F_{ST}$  проводили в программе STATISTICA 6.0 ("StatSoft", США) методом многомерного шкалирования. Однофакторный дисперсионный анализ провели в программе Excel для оценки различий между выборками по статистикам  $A_R$  и  $H_E$ .

Помимо анализа выборок разных лет сбора для оценки временных изменений генетической изменчивости общую выборку микижи из каждой реки разделили на группы одного года рождения — возрастные когорты. Если число экземпляров в такой когорте было  $< 10$ , группы смежных лет объединяли.

Для оценки возможного влияния демографических изменений (снижение эффективной численности — так называемое "горлышко бутылки") на генетическое разнообразие в выборках микижи использовали программу BOTTLENECK 1.2.02 со стандартными параметрами (Piry et al., 1999). Также была рассчитана оценка  $M$  по формуле:  $M = k/r$ , где  $k$  — число аллелей в локусе,  $r = S_{\max} - S_{\min} + 1$  (максимальная разница в размерах аллелей в локусе, выраженная в числе повторов, плюс единица) (Garza, Williamson, 2001). Согласно данным авторов, среднее значение  $M < 0.68$  с высокой долей вероятности свидетельствует о недавнем "горлышке бутылки" в популяции.

Чтобы оценить степень дифференциации между темпоральными (временными) выборками из одной и той же реки по сравнению с дифференциацией между микижей из разных рек, провели иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) с использованием программы ARLEQUIN 3.1 (Excoffier et al., 2005).

На первом уровне иерархии рассматривали микижу двух рек (Утхолок и Квачина), на втором — выборки разных лет либо возрастные когорты в пределах каждой реки.

Для определения генетической структуры на основании многолокусных генотипов использовали программу STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Применили модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, без предварительной информации о принадлежности особей к выборкам, с  $10^5$  первоначальными (впоследствии отброшенными) и  $10^6$  МCMC (метод Монте-Карло для марковских цепей) итерациями, для  $K$  (числа кластеров) от 1 до 11, по 10 повторов для каждой величины  $K$ . Для оценки наиболее вероятного числа кластеров использовали наибольшую оценку среднего значения вероятности лог-правдоподобия:  $P(X/K)$ , где  $X$  — генотип взятого индивидуума,  $P$  — доверительная вероятность.

Для оценки  $N_e$  применяли “temporalный” метод, основанный на сравнении частот аллелей в двух выборках из одного места обитания, между моментом сбора которых лежит определённый временной отрезок, выражаемый числом генераций. Расчёты проводили в программе NeEstimator v. 2.01 (Do et al., 2014) с использованием оценки  $N_e$  для аллелей с частотой более 0.02 (Jorde, Ryman, 2007). Для анализа использовали по две наиболее удалённые во времени выборки из каждой реки — 1998 и 2023 гг. из р. Утхолок, и 1997 и 2021 гг. из р. Квачина. Оценки  $N_e$  скорректировали для видов с перекрывающимися поколениями умножением на среднее время между генерациями (Shrimpton, Heath, 2003). Интервал между поколениями (генерациями) микижи рассчитывали по средним значениям возраста первого нереста за весь период наблюдений с 1971 по 2024 гг. Для микижи р. Утхолок этот показатель составил 6.102, для р. Квачина — 6.133.

Эффективный генетический поток мигрантов ( $N_e m$ ) между исследованными реками определяли из оценок  $F_{ST}$  по формуле для островной модели популяции:  $N_e m = (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$  (Wright, 1931) и на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985) с последующей корректировкой для данного размера выборки (Barton, Slatkin, 1986) в программе GENEPOLP. Для расчётов использовали объединённую выборку микижи для каждой реки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Характеристика проходной микижи.* Длина и масса тела особей, соотношение полов и общий возрастной состав в выборках, использованных в настоящем исследовании, более или менее сходны (табл. 1). Во всех выборках присутствуют рыбы пяти или шести поколений, например, в выборке 1998 г. из обеих рек присутствуют особи 1988–1993 гг. рождения. В то же время большая часть каждой из выборок (>60%) представлена рыбами в возрасте 6+ и тем самым принадлежит к одному поколению. Например, в выборке 1998 г. большая часть микижи представлена особями 1992 г. рождения и так далее. Таким образом, для анализа генетической структуры использованы полностью сопоставимые выборки типично проходных рыб, сходные по своим биологическим характеристикам.

*Генетическая изменчивость микижи.* Генетическая изменчивость микижи в выборках разных лет представлена в табл. 2. Все исследованные выборки равновесны, значимых отклонений в распределении генотипов от теоретического распределения Харди–Вайнберга не выявлено. Не обнаружено возможных ошибок генотипирования или присутствия нуль-аллелей ни в одном из изученных локусов.

Показатели генетического разнообразия микижи в реках Утхолок и Квачина сходны и достоверно не различаются ( $A_R: F = 0.017, p = 0.999; H_E: F = 0.014, p = 0.999$ ). При этом вариабельность средних оценок генетического разнообразия в выборках разных лет немного больше в р. Утхолок по сравнению с р. Квачина. Так, значения  $A_R$  в р. Утхолок варьируют от 3.9 до 4.4, в р. Квачина — от 3.9 до 4.1;  $H_E$  — в р. Утхолок от 0.409 до 0.459, в р. Квачина от 0.435 до 0.459 (табл. 2). Статистически значимые отклонения от равновесия Харди–Вайнберга не обнаружены.

Временные изменения оценок генетического разнообразия в возрастных когортах микижи также статистически незначимы ( $A_R: F = 0.027, p = 0.999; H_E: F = 0.026, p = 0.999$ ) (рис. 1). Тестирование в программе BOTTLENECK не выявило прохождения микижей этапа “горлышка бутылки” в недавнем прошлом ( $0.96 < p < 0.98$ ). Также возможность этого события не подтверждена по оценке  $M$ , средние значения которой изменились от 0.82 до 0.90 в выборках из р. Утхолок и от 0.88 до 0.92 — в выборках из р. Квачина.

Анализ POWSIM показал высокую разрешающую способность микросателлитных локусов.

**Таблица 1.** Биологическая характеристика проходной микижи *Parasalmo mykiss* в использованных в анализе выборках из двух рек

Год	Число рыб, экз	Длина тела по Смитту, мм*	Масса тела, г*	Соотношение полов, самцы : самки	Возрастной состав, лет		
					min–max	Mo	$\bar{x}$
Р. Утхолок							
1998	101	793.3 ± 4.9 (556–934)	5613 ± 88 (2045–9587)	1 : 1.21	5–10	6+	6.96
2004	133	792.8 ± 5.1 (661–905)	5413 ± 76 (2771–9128)	1 : 1.16	5–9	6+	7.11
2017	165	785.6 ± 4.1 (540–965)	5535 ± 82 (1950–10173)	1 : 1.19	5–9	6+	7.01
2018	153	786.4 ± 4.3 (621–932)	5489 ± 79 (2994–9556)	1 : 1.23	4–8	6+	6.78
2021	122	806.2 ± 4.5 (662–964)	5955 ± 83 (2922–9957)	1 : 1.19	5–9	6+	6.85
2023	72	780.6 ± 6.8 (690–950)	5350 ± 80 (3019–9382)	1 : 1.24	5–9	6+	6.81
Р. Квачина							
1997	108	800.2 ± 5.2 (578–933)	5715 ± 75 (2001–10025)	1 : 1.52	5–10	6+	7.05
2003	160	782.6 ± 4.3 (584–941)	5604 ± 69 (2802–9948)	1 : 1.43	5–10	6+ и 7+	7.12
2010	157	788.8 ± 4.5 (644–925)	5584 ± 79 (1961–9015)	1 : 1.48	5–9	6+	6.97
2017	103	787.6 ± 5.1 (552–913)	5589 ± 82 (1449–8905)	1 : 1.56	5–9	6+	6.92
2021	112	789.1 ± 4.6 (636–887)	5606 ± 74 (2553–8480)	1 : 1.44	5–9	6+	6.56

**Примечание.** \* Среднее значение и его ошибка, в скобках — пределы варьирования признака; min–max — пределы варьирования полного возраста, Mo — модальный возрастной класс,  $\bar{x}$  — средневзвешенный возраст.

Так, при используемых в исследовании объёмах выборок и панели локусов уровень  $F_{ST}$ , равный 0.004, будет выявлен более чем в 75% случаев ( $p = 75.1\%$  для точного теста Фишера и 81.1% для  $\chi^2$ -теста). Уровень  $F_{ST} 0.009$  и выше будет выявлен в 100% случаев (табл. 3).

**Генетическая дифференциация микижи.** Общая оценка генетической дифференциации микижи из разных рек была статистически незначима:  $F_{ST} = 0.0025$  с 95%-ным доверительным бутстреп-интервалом ( $CI_{95\%}$ ) —0.003...0.006. В пределах каждой реки достоверных генетических различий между выборками разных лет также не обнаружено — в р. Утхолок:  $F_{ST} = 0.0040$ ,  $CI_{95\%}$  —0.002...0.018, в р. Квачина:  $F_{ST} = -0.0009$ ,  $CI_{95\%}$  —0.003...0.0006; все точные тесты общей дифференциации для каждого локуса отдельно, рассчитанные как на основании частот аллелей, так и генотипов, были незначимы.

Попарные сравнения по индексу  $F_{ST}$  несущественны как для микижи разных лет в пределах одной реки, так и для микижи разных лет сбора

между реками Утхолок и Квачина при применении коррекции Бонферрони ( $p > 0.0007$ ) (табл. 4). Без такой коррекции статистически значимы различия только в трёх парах сравнения ( $p < 0.05$ ). Достоверных различий между возрастными когортами не обнаружено ни в одной из 276 пар сравнений.

Несмотря на то, что оценки генетической дифференциации между микижей в пределах одной реки незначимы, в цифровом выражении временная изменчивость в р. Утхолок выше, чем в р. Квачина. По общим индексам генетической изменчивости дифференциация микижи ( $F_{ST}$ ) в р. Утхолок составила 0.0040, в р. Квачина — —0.0009. Оценки  $F_{ST}$  при попарных сравнениях в р. Утхолок варьируют от 0 до 0.024, в р. Квачина от 0 до 0.003. Между выборками из разных рек различия составляют от 0 до 0.018.

Результаты АМОВА показали, что генетические различия на разных уровнях иерархии малы и статистически несущественны, однако между временными выборками в пределах одной реки

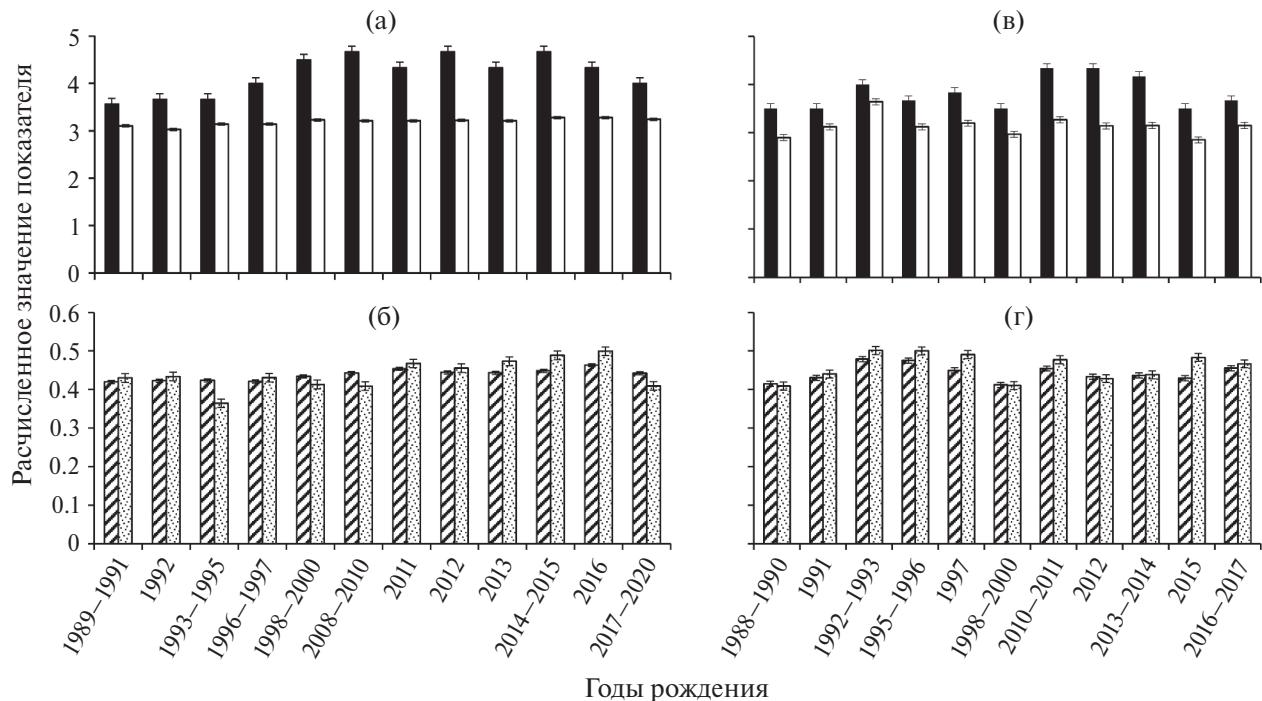
**Таблица 2.** Генетическая изменчивость популяций мижики *Parasalmo mykiss* по микросателлитным локусам в выборках разных лет

Локус	Параметр	Р. Ухолок					2023
		1998	2004	2017	2018	2021	
<i>Ssa197</i>	<i>n</i>	43	57	96	24	47	32
	$A/A_R$	1/1.0	2/1.4	2/1.7	2/2.0	2/1.9	1/1.0
	$H_E$	0.000	0.017	0.050	0.081	0.062	0.000
	$H_o$	0.000	0.017	0.052	0.083	0.063	0.000
<i>Ssa2019</i>	<i>n</i>	46	55	96	24	48	30
	$A/A_R$	3/3.0	3/3.0	3/2.9	3/3.0	3/2.9	3/3.0
	$H_E$	0.623	0.599	0.575	0.585	0.561	0.602
	$H_o$	0.630	0.654	0.614	0.667	0.625	0.600
<i>One103</i>	<i>n</i>	46	57	96	24	48	30
	$A/A_R$	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0
	$H_E$	0.496	0.335	0.465	0.383	0.456	0.427
	$H_o$	0.434	0.315	0.437	0.333	0.520	0.334
<i>One112</i>	<i>n</i>	47	43	86	24	48	29
	$A/A_R$	12/10.8	11/10.0	14/11.4	11/11.0	12/10.7	11/10.8
	$H_E$	0.840	0.788	0.826	0.805	0.869	0.862
	$H_o$	0.893	0.697	0.860	0.875	0.895	0.931
<i>Ots3</i>	<i>n</i>	47	57	96	24	48	32
	$A/A_R$	3/2.0	3/1.8	3/2.0	2/2.0	3/2.4	2/1.8
	$H_E$	0.042	0.034	0.070	0.190	0.100	0.031
	$H_o$	0.042	0.035	0.072	0.208	0.104	0.031
<i>Oki10</i>	<i>n</i>	35	56	96	24	47	32
	$A/A_R$	5/4.7	7/5.8	9/6.0	6/6.0	8/6.6	6/5.4
	$H_E$	0.450	0.746	0.687	0.693	0.706	0.643
	$H_o$	0.428	0.785	0.656	0.750	0.808	0.593
В среднем	<i>n</i> ( <i>SD</i> )	44.00 (1.8)	54.17 (2.2)	94.33 (1.6)	24.00 (0)	47.67 (0.2)	30.83 (0.5)
	$A(SD)/A_R(SD)$	4.3 (1.6)/3.9 (1.5)	4.7 (1.4)/4.0 (1.4)	5.5 (2.0)/4.3 (2.0)	4.3 (1.4)/4.3 (1.3)	5.0 (1.6)/4.4 (1.5)	4.2 (1.5)/4.0 (1.5)
	$H_E(SD)$	0.409 (0.13)	0.420 (0.14)	0.446 (0.13)	0.456 (0.11)	0.459 (0.13)	0.427 (0.14)
	$H_o(SD)$	0.405 (0.14)	0.417 (0.14)	0.448 (0.13)	0.486 (0.13)	0.503 (0.14)	0.415 (0.15)

Таблица 2. Окончание

Локус	Параметр	Р. Квачина				В среднем
		1997	2003	2010	2017	
<i>Ssa197</i>	<i>n</i>	34	47	57	63	47
	$A/A_k$	1/1.9	2/1.9	2/1.4	2/1.6	2/1.6
	$H_E$	0.057	0.062	0.017	0.032	0.062
	$H_o$	0.059	0.063	0.017	0.033	0.063
<i>Ssa20.19</i>	<i>n</i>	36	48	55	63	48
	$A/A_k$	3/3.0	3/3.0	3/2.9	3/3.0	3/2.9
	$H_E$	0.590	0.607	0.589	0.603	0.578
	$H_o$	0.583	0.667	0.581	0.603	0.604
<i>One103</i>	<i>n</i>	36	48	57	63	48
	$A/A_k$	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0
	$H_E$	0.451	0.441	0.399	0.373	0.455
	$H_o$	0.500	0.479	0.368	0.396	0.520
<i>One112</i>	<i>n</i>	36	48	57	62	48
	$A/A_k$	10/8.9	12/10.2	12/9.4	12/10.0	12/9.6
	$H_E$	0.839	0.814	0.771	0.823	0.823
	$H_o$	0.750	0.833	0.719	0.870	0.854
<i>Otis3</i>	<i>n</i>	36	48	57	62	48
	$A/A_k$	3/2.8	3/2.4	3/2.7	3/2.5	3/2.5
	$H_E$	0.107	0.081	0.133	0.108	0.083
	$H_o$	0.111	0.083	0.140	0.112	0.086
<i>Ok10</i>	<i>n</i>	36	48	57	62	48
	$A/A_k$	7/6.0	6/5.0	8/6.2	7/5.7	7/5.2
	$H_E$	0.710	0.675	0.699	0.697	0.705
	$H_o$	0.694	0.708	0.789	0.693	0.750
В среднем	<i>n</i> ( <i>SD</i> )	35.66 (0.3)	47.83 (0.16)	56.66 (0.3)	62.50 (0.2)	47.83 (0.2)
	$A$ ( <i>SD</i> )/ $A_k$ ( <i>SD</i> )	4.5 (1.3)/4.1 (1.2)	4.7 (1.5)/4.1 (1.4)	5.0 (1.6)/4.1 (1.5)	4.8 (1.6)/4.1 (1.5)	4.6 (1.6)/3.9 (1.5)
	$H_E$ ( <i>SD</i> )	0.459 (0.12)	0.447 (0.13)	0.435 (0.12)	0.439 (0.13)	0.440 (0.13)
	$H_o$ ( <i>SD</i> )	0.449 (0.12)	0.472 (0.13)	0.436 (0.12)	0.451 (0.13)	0.468 (0.14)

**Примечание.** *n* — число исследованных особей,  $A$  — число аллелей,  $A_k$  — аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки;  $H_E$  — ожидаемая гетерозиготность,  $H_o$  — наблюденная гетерозиготность, *SD* — стандартное отклонение.



**Рис. 1.** Оценки генетического разнообразия поколений микижи *Parapsalmus mykiss* разных лет рождения из рек Утчолок (а, б) и Квачина (в, г): (■) — число аллелей ( $A$ ); (□) — аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки ( $A_R$ ); (▨) — соответственно ожидаемая ( $H_e$ ) и наблюдаемая ( $H_o$ ) гетерозиготности; (▬) — стандартное отклонение.

**Таблица 3.** Результаты симуляции в программе POWSIM для различных уровней ожидаемой дивергенции

$F_{ST}$	$\chi^2$ -тест	Тест Фишера	$t$
0.004	0.811	0.751	4
0.009	1.000	1.000	10
0.020	1.000	1.000	20
0.050	1.000	1.000	50

**Примечание.**  $F_{ST}$  — ожидаемая дивергенция,  $\chi^2$ -тест и тест Фишера — доля статистически значимых результатов данных тестов;  $t$  — число поколений, за которое достигается заданный уровень дивергенции за счёт дрейфа генов. Для каждого уровня  $F_{ST}$ : эффективный размер популяции ( $N_e$ ) составил 500 экз., число итераций — 1000.

(значение дифференциации между выборками из одной реки:  $F_{SC} = 0.0020$ ,  $p > 0.05$ ) эти различия несколько больше, чем между выборками из разных рек (показатель межгрупповой изменчивости:  $F_{CT} = 0.0010$ ,  $p > 0.05$ ). Распределение молекулярной дисперсии при анализе с учётом года рождения особей, напротив, показывает большие оценки дифференциации между реками ( $F_{CT} = 0.0015$ ,  $p > 0.05$ ), чем между возрастными когортами в одной реке ( $F_{SC} = 0.0002$ ,  $p > 0.05$ ), хотя и эти оценки не являются значимыми (табл. 5).

Результаты, демонстрирующие генетическую однородность микижи и описанные

выше, подтверждены данными кластеризации с применением анализа Байеса, реализованного в программе STRUCTURE. Максимальная величина вероятности, соответствующая минимальной оценке лог-правдоподобия:  $\ln P(X/K)$ , была найдена для  $K = 1$ , т.е. наиболее вероятна принадлежность всех особей микижи исследуемого ареала к одному генетическому кластеру.

Многомерное шкалирование на основе матрицы попарных значений  $F_{ST}$  представлено на рис. 2. Интересно отметить, что в отличие от всех предыдущих методов анализа на графике по второму измерению отчётливо прослежи-

**Таблица 4.** Индексы генетической дифференциации ( $F_{ST}$ ) по микросателлитным локусам при попарном сравнении выборок микижи *Parasalmo mykiss* из двух рек

Река	Год	Р. Утхолок						Р. Квачина			
		1998	2004	2017	2018	2021	2023	1997	2003	2010	2017
Утхолок	2004	0.024									
	2017	0.004	0.013								
	2018	<b>0.011</b>	0.000	0.001							
	2021	0.004	0.010	0.002	0.001						
	2023	0	0.001	0	0.000	0					
Квачина	1997	0.005	0.010	0.001	0.003	0	0				
	2003	0.003	0.005	0	0	0	0	0			
	2010	0.012	0.002	0.001	0	0.006	0	0.001	0		
	2017	<b>0.018</b>	0.000	<b>0.011</b>	0	0.005	0.001	0	0	0.002	
	2021	0.003	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0.003

**Примечание.** Полужирным шрифтом выделены значения, статистически значимые ( $p < 0.05$ ) без проведения коррекции на множественность тестов.

**Таблица 5.** Иерархический анализ молекулярной вариансы (AMOVA) по микросателлитным локусам у микижи *Parasalmo mykiss* рек Утхолок и Квачина

Уровень иерархии	Доля, % общей изменчивости	Индексы F-статистики	p
Выборки по году поимки			
Внутри выборок	99.70	0.0030 ( $F_{ST}$ )	0.049
Между выборками из одной реки	0.20	0.0020 ( $F_{SC}$ )	0.097
Между выборками из разных рек	0.10	0.0010 ( $F_{CT}$ )	0.208
Выборки по году рождения (возрастные когорты)			
Внутри выборок	99.83	0.0010 ( $F_{ST}$ )	0.300
Между когортами из одной реки	0.02	0.0002 ( $F_{SC}$ )	0.412
Между выборками из разных рек	0.15	0.0015 ( $F_{CT}$ )	0.063

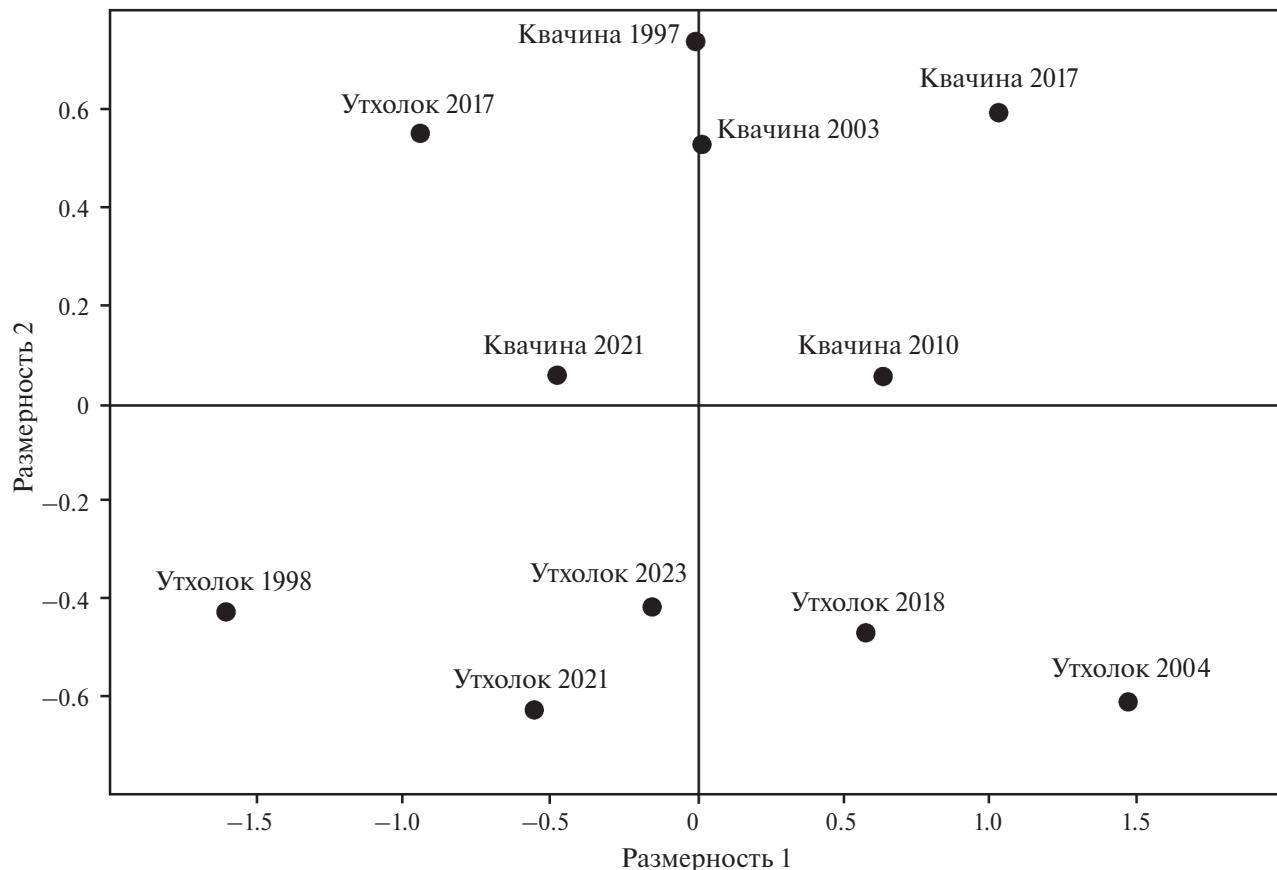
**Примечание.** Индексы:  $F_{ST}$  — межпопуляционная изменчивость,  $F_{SC}$  — изменчивость, связанная с различиями популяций внутри априорно сформированных групп,  $F_{CT}$  — изменчивость, связанная с межгрупповыми различиями;  $p$  — уровень значимости различий.

вается пространственная близость выборок в пределах каждой реки. Исключением является выборка из р. Утхолок 2017 г., которая попадает в пространство выборок р. Квачина.

Оценки эффективной численности популяций в реках составляют:  $N_e = 2327.3$ ,  $CI_{95\%} = 936.1 - 4341.6$  для популяции р. Утхолок и  $N_e = \infty$ ,  $CI_{95\%} = \infty - \infty$  для р. Квачина. Оценки генной миграции между реками, определённые разными способами, составляют:  $N_e m = 47.7$  согласно Бартону и Слаткину (Barton, Slatkin, 1986) и  $N_e m = 178.3$  согласно Райту (Wright, 1931).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Благодаря особо охраняемому статусу, природоохранным мероприятиям и слабой антропогенной трансформации на Камчатском п-ове, большинство популяций проходной микижи до сих пор находятся в благополучном состоянии и не претерпели драматических изменений (Павлов и др., 2007, 2009, 2016; Кузишин и др., 2013, 2017, 2020б). Напротив, в водоёмах Северной Америки, где ареал стальноголового лосося гораздо обширней, в результате широкомасштабного и разнопланового антропо-



**Рис. 2.** Диаграмма многомерного шкалирования выборок микижи *Parasalmo mykiss* (приведены название реки и год выборки) на основе матрицы попарных дистанций коэффициента генетической дифференциации ( $F_{ST}$ ) по микросателлитным локусам.

генного воздействия большинство популяций вида к концу XX века претерпели существенную деградацию: резко уменьшились площади нерестилищ, на порядки сократилась численность локальных стад по сравнению с исторической, а некоторые из них исчезли вовсе (Chapman, 1986; Northcote, Atagi, 1997; Busby et al., 2000; Smith, Ward, 2000; Ward, 2000; Blumm, 2002; Brannon et al., 2004; Butler, O'Connor, 2004; Meengs, Lackey, 2005; Return ..., 2006; Gustafson et al., 2007; Yoshiyama, Moyle, 2010<sup>3</sup>). В связи с этим в Северной Америке большое внимание уделяется работам по определению современного состояния популяций в разных регионах, анализу изменчивости, выявлению тенденций изменения важнейших биологических параметров. Особое значение приобретают исследования ге-

нетического разнообразия стальноголового лосося — популяционной структуры и межгодовых изменений внутри отдельных пространственных группировок как основы для повышения эффективности мероприятий по сохранению и восстановлению сохранившихся популяций (Nielsen E. et al., 1999; Nielsen J. et al., 1999; Heath et al., 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003; Blankenship et al., 2009; Benavente et al., 2015; Johnson et al., 2019; Collins et al., 2023). Полученные на сегодняшний день результаты генетического мониторинга североамериканских популяций стальноголового лосося показывают сложную картину временных процессов. Выявлено, что, чем выше уровень антропогенного воздействия на локальную популяцию, тем существенней в ней дрейф генов, исчезают аллелы с низкой частотой, а также снижается уровень гетерозиготности. Такого рода изменения особенно выражены там, где произошло значительное падение численности родительского стада и снижение “репродуктивного успеха” популяции (Parkinson, 1984; Reisenbichler, Phelps, 1989;

<sup>3</sup> Yoshiyama R.M., Moyle P.B. 2010. Historical review of Eel River anadromous salmonids, with emphasis on Chinook salmon, coho salmon and steelhead // University of California Davis, Center for Watershed Sciences working paper. A report commissioned by California Trout, 2010. Davis, CA: Univ. California; Center for Watershed Sciences, 107 p.

Reisenbichler et al., 1992; Heath et al., 2001, 2002; DiBattista, 2008; Hansen et al., 2009; Pearse et al., 2011; Pinsky, Palumbi, 2014; Abadía-Cardoso et al., 2016; Thompson et al., 2019). Во многих истощённых (depleted) североамериканских популяциях стальноголового лосося частоты микросателлитных локусов могут меняться во времени, в ряде случаев межгодовые изменения могут быть весьма существенными (Chilcote et al., 1980; Parkinson, 1984; Waples, Teel, 1990; Jordan et al., 1992; Reisenbichler et al., 1992; Beacham et al., 1999, 2004; Heath et al., 2002; Hendry et al., 2002; Aguilar, Garza, 2007). Несколько иная картина временной изменчивости генетических параметров популяций наблюдается в тех реках Северной Америки, которые претерпели относительно меньшие антропогенные трансформации, где сохранилось естественное воспроизведение стальноголового лосося, а сокращение численности популяций не носило катастрофический характер. В ряде таких рек (Британская Колумбия, Канада) генетическая структура локальных популяций стальноголового лосося сохраняется более или менее стабильной в течение 20–30 лет или четырёх–шести поколений (Jordan et al., 1992; Tessier, Bernatchez, 1999; Garant et al., 2000; Heath et al., 2002; Beacham et al., 2004; Papa et al., 2007; Pearse et al., 2007). В то же время, когда удаётся привлечь к исследованиям музейные экземпляры и даже чучела рыб, выловленных в начале—середине XX века (принцип “ожижи мертвца”), дрейф генов и отклонения генетической структуры выявляются за 60–100 лет даже в тех популяциях, которые не испытывали драматического воздействия (Pearse et al., 2007, 2011; Nielsen, Hansen, 2008; Abadía-Cardoso et al., 2016). Таким образом, для стальноголового лосося может быть принято положение о том, что динамика генетической структуры и размах изменений отдельных параметров (аллельное разнообразие, гетерозиготность и другие) могут рассматриваться как индикатор благополучия популяции: чем стабильнее показатели в выборках разных лет, тем лучше её состояние и устойчивость, тем меньшее негативное воздействие она испытывает (Heath et al., 2002; Aguilar et al., 2004; Pearse et al., 2011; Johnson et al., 2019; Collins et al., 2023).

Наше исследование долгосрочной динамики генетической структуры камчатской проходной микижи в течение почти 30 лет выполнено впервые. Полученные результаты многолетнего мониторинга микижи в реках Утхолок и Квачина показывают стабильность генетической структу-

ры проходной микижи в каждой реке на протяжении более четверти века, или приблизительно четырёх–пяти поколений. Оценки аллельного разнообразия и гетерозиготности в выборках разных лет и в возрастных когортах незначимо варьируют с течением времени, однако статистически существенных отличий какой-либо выборки от других не выявлено (табл. 4, 5; рис. 1). Вариация отдельных показателей, скорее всего, является проявлением случайной ошибки выборки.

Как было показано в предыдущих исследованиях, микижа рек Западной Камчатки характеризуется меньшими показателями генетического разнообразия по микросателлитным локусам по сравнению с микижей из других районов Камчатского п-ова и в ещё большей степени с микижей из американской части ареала (McPhee et al., 2007; Павлов С. и др., 2011, 2019). Относительно низкие значения генетического разнообразия камчатской микижи по сравнению с североамериканскими популяциями были отмечены и на других маркерах — аллозимах (Осинов, Павлов, 1993), митохондриальной ДНК (Павлов С. и др., 2004), отдельных участках ядерного генома (Павлов С. и др., 2004; Мельникова и др., 2010). Такое географическое распределение генетической изменчивости, вероятно, является отражением процессов расселения микижи в послеледниковое время из одиночного рефугиума, следствием эффекта основателя и относительно недавней колонизации камчатского региона (Okazaki, 1984; McCusker et al., 2000). Полученные в нашей работе данные в полной мере соответствуют данным других авторов, а анализ временных рядов указывает, что невысокий уровень генетического разнообразия сохраняется на протяжении ряда поколений и является характерной особенностью проходной микижи Западной Камчатки. При этом не выявлены какие-либо признаки редукции генетического разнообразия по микросателлитным локусам в двух популяциях микижи, что отражает стабильное их состояние на протяжении длительного современного периода. Известно, что причиной редукции генетического разнообразия в краткосрочный временной отрезок могут быть недавние демографические процессы, происходящие в популяции, — снижение общей и эффективной численностей, флюктуации половой и возрастной структуры популяции (Crow, Kimura, 1970; England et al., 2003; Vucetich, Waite, 2003; Carim et al., 2016; Winans et al., 2018). При этом североамериканские исследователи первостепенное значение придают показателю

численности родительского стада как причине изменений генетической структуры локальной популяции; считается, что аллельное разнообразие микросателлитных локусов очень чувствительно к падению численности (Garant et al., 2000; Heath et al., 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003; Aguilar, Garza, 2007; Collins et al., 2023). Наши результаты анализа в программе BOTTLENECK и расчётные оценки  $M$  не свидетельствуют о каком-либо сокращении численности популяции западнокамчатской проходной микижи в недавнем прошлом.

Определение эффективной численности является одной из наиболее трудных оценок для природных популяций, поскольку зависит от множества демографических факторов (Crow, Kimura, 1970, 1972, 1979; Frankham, 1995; Araki et al., 2007; Palstra et al., 2009; Gomez-Uchida et al., 2013) и многих статистических допущений при определении этого параметра (Jorde, Ryman, 1995, 2007; Miller, Kapuscinski, 2003; Waples, Yokota, 2007). В нашем исследовании оценки эффективной численности для микижи р. Квачина определены как бесконечно большие величины. Показатели для р. Утхолок более точные и составляют:  $N_e = 2327.3$ ,  $CI_{95\%} 936.1–4341.6$ . Такие показатели эффективной численности существенно превышают оценки  $N_e$  локальных группировок стальноголового лосося в речных системах Северной Америки и Канады, которые насчитывают несколько сотен, а порой и несколько десятков экземпляров (Waples, Teel, 1990; Jorde, Ryman, 1996; Miller, Kapuscinski, 1997; Laikre et al., 1998; Williamson, Slatkin, 1999; Heath et al., 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003; Blankenship et al., 2009). Более того, наши расчётные значения  $N_e$  оказались даже меньше, чем оценки, полученные в результате прямого учёта производителей проходной микижи гидроакустическими методами: для р. Утхолок численность составляет 10–25 тыс. особей (Pavlov et al., 2009), для р. Квачина — до 9 тыс. особей (Борисенко и др., 2022). В то же время известно, что эффективная численность микижи в природных популяциях почти всегда меньше общей численности производителей (Turner et al., 2002; Lee et al., 2011; Waples et al., 2013). Оценки соотношения эффективной и общей численности популяций ( $N_e/N$ ) по данным литературы очень разнятся, в североамериканских популяциях стальноголового лосося они варьируют от 0.09 до 0.67 в зависимости от степени деградации нерестилищ и зоны обитания молоди (Bartley et al., 1992; Frankham, 1995; Heath et al., 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003;

Miller, Kapuscinski, 2003; Shrimpton, Heath, 2003; Araki et al., 2007). Точная оценка значения  $N_e/N$  в настоящее время затруднительна и является предметом исследования в будущем, однако есть основания полагать, что в реках Утхолок и Квачина, которые не претерпели антропогенной трансформации, отсутствуют факторы, которые бы лимитировали площади нерестилищ и пространства для обитания молоди (Павлов и др., 2016). Единственным фактором, который мог бы негативно влиять на конечную эффективную численность производителей в реках Северо-Западной Камчатки — незаконный вылов в период анадромной миграции в осенне и предзимнее время (октябрь–ноябрь). Однако отдалённость рек от населённых пунктов и проводимые природоохранные мероприятия резко снижают вероятность существенного незаконного вылова. Наши данные по генетической структуре в полной мере отражают высокую и стабильную численность родительского стада проходной микижи. Так, результаты, полученные разными методами анализа, были непротиворечивы. Не выявлено генетических различий по частотам аллелей между выборками микижи разных лет сбора, как нет их и между отдельными возрастными классами (когортами). Иерархический анализ генетической вариации (AMOVA) показал отсутствие значимых различий межгодовой и пространственной компонент изменчивости (табл. 5). Байесовская кластеризация на основании многолокусных генотипов подтверждает эти выводы.

Выявленную временную стабильность генетической структуры северо-западных популяций камчатской микижи можно рассматривать как отражение их состояния, близкого к первозданному и высокому разнообразию показателей структуры популяции. Так, по мнению ряда исследователей, сложнокомплексная структура локальной популяции у микижи является эффективным буфером, смягчающим и предотвращающим действие даже сильных негативных факторов, особенно если они носят кратковременный характер (Leberg, 1992; Richards, Leberg, 1996; Aguilar et al., 2004; Beacham et al., 2004; Papa et al., 2007; Pearse et al., 2007).

Есть все основания полагать, что стабильность генетической структуры популяций микижи из рек Северо-Западной Камчатки — Утхолок и Квачина — основывается на сложнокомплексной структуре их популяций и высоком (или очень высоком) уровне разнообразия биологических параметров.

1) Популяции характеризуются высокой численностью и насчитывают из года в год тысячи и десятки тысяч производителей. Если учесть относительно небольшой размер рек (существенно меньший по сравнению с речными системами Северной Америки), обращает на себя внимание очень высокая относительная численность локальных популяций камчатской проходной микижи: она на два–три порядка выше, чем у стальноголового лосося в реках Северной Америки в настоящее время (Hedrick, Miller, 1992; Heath et al., 2001, 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003; Aguilar, Garza, 2006; Pearse et al., 2007, 2009; Pavlov et al., 2009; Beacham et al., 2012; Garza et al., 2014; Борисенко и др., 2022).

2) В популяциях существуют особи с разными типами жизненной стратегии — типично-проходные, эстuarные, речные эстuarные и речные (Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин и др., 2020б); с разными сезонными экотипами — озимые и яровые (Кузищин и др., 2020а), карликовые самцы (Павлов и др., 2000). Все эти группировки представляют собой единую интегрированную группировку популяционного уровня организации с общим генофондом (McPhee et al., 2007, 2014; Кузищин и др., 2020а, 2020б). Это подтверждается нашими данными, согласно которым в выборках разных лет не выявлены отклонения в показателях Харди–Вайнберга по частотам аллелей, поэтому все выборки были равновесными и соблюдались условия случайного равновероятного скрещивания. Считается, что представители различных жизненных форм могут иметь разный репродуктивный успех в различных обстоятельствах и обеспечивать устойчивое существование всей популяции даже при значительных изменениях внешних неблагоприятных факторов (Garcia-Vazquez et al., 2001; Araki et al., 2007; Walter et al., 2009; Martínez et al., 2011).

3) В популяциях проходной микижи во все годы наблюдается весьма сложный возрастной состав, в выборках насчитывается от 15 до 26 биографических групп в зависимости от сочетания длительностей пресноводной и морской фаз жизненного цикла, а среди производителей каждый год приходят особи четырёх–пяти поколений (Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин и др., 2020б). Такая структура рассматривается как весьма благоприятный фактор для устойчивого существования популяции, так как высокое разнообразие жизненной стратегии в сочетании с множеством биографических групп сглаживает эффект “бутылочного горлышка” (Narver, 1969;

Jordan et al., 1992; Conservation ..., 1996; Heath et al., 2002). Напротив, в североамериканских популяциях стальноголового лосося разнообразие биографических групп существенно меньшее (< 10), равно как и число размножающихся поколений, что рассматривается как фактор, повышающий дрейф генов и приводящий к нестабильности генетической структуры популяции, которая снижает уровень разнообразия вплоть до исчезновения аллелей с низкой частотой (Garant et al., 2000; Heath et al., 2001, 2002; Brannon et al., 2004; McMillan et al., 2007; Gayeski et al., 2011; Campbell et al., 2012; Kendall et al., 2014; McMillan, 2015<sup>4</sup>; Hall et al., 2016; Matala et al., 2016; Fraik et al., 2021).

4) Среди производителей проходной камчатской микижи весьма высока доля повторно нерестующих особей, в разные годы от 54 до 77%, а число повторных нерестов составляет от двух до пяти (чаще три) раз в жизни (Савватитова и др., 1997, 2002; Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин и др., 2020а). Это значительно выше, чем в настоящее время наблюдается у стальноголового лосося в североамериканских популяциях, в которых доля повторно нерестующих рыб составляет обычно ~0.5%, редко превышает 1.0%, и чаще всего размножение происходит не более двух раз в жизни (Evans et al., 2008; Keefer et al., 2008а; Del Real et al., 2012; Null et al., 2012; Schrader et al., 2012<sup>5</sup>; Hatch et al., 2013, 2015<sup>6</sup>). Значительное количество повторно нерестующих особей в популяции рассматривают как важный фактор, способствующий стабилизации генетической структуры, взаимосвязи поколений и действующий против обеднения генофонда (Crespi, Teo, 2002; Narum et al., 2008; Matala et al., 2014, 2016). Кроме того, повторно нерестующих особей часто рассматривают как своеобразный резерв популяции, роль которого

<sup>4</sup> McMillan B. 2015. The reproductive ecology of *Oncorhynchus mykiss* in tributary streams of the Mid Skagit River Basin (a final summary with the full report still in draft form) (<https://www.academia.edu/10197391/>. Version 04/2025).

<sup>5</sup> Schrader W.C., Copeland T., Kennedy P. et al. 2012. Wild adult steelhead and Chinook salmon abundance and composition at Lower Granite Dam, spawn year 2010 // Idaho Department of Fish and Game annual report № 12-16. BPA projects numbers 1990-055-00, 1991-073-00, 2010-026-00. Boise, ID: IDFG, 87 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2202.5123>

<sup>6</sup> Hatch D.R., Branstetter R., Stephenson J. et al. 2015. Kelt reconditioning and reproductive success evaluation research, 1/1/2014–12/31/2014 // Annual report to the U.S. Dept. of Energy, Bonneville Power Administration. Project № 2007-401-00. Portland, OR: Columbia River Inter-Tribal Fish Commission, 165 p.

резко возрастает при мощном, но кратковременном негативном воздействии на популяцию (Heath et al., 2001, 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003; Nielsen et al., 2011; Null et al., 2012; Penney, Moffitt, 2014; Matala et al., 2016). Очень высокая доля повторно нерестующих рыб в камчатских популяциях выступает как сильный фактор, интегрирующий поколения и обеспечивающий сохранение генофонда во времени и тем самым стабилизирующий генетическую структуру популяции.

Таким образом, в реках Северо-Западной Камчатки проходная микижа демонстрирует стабильность генетической структуры, причём параметры структуры популяции как мощный интегрирующий фактор способствуют её сохранению в настоящем виде и способности противостоять воздействиям негативных внешних факторов.

Помимо анализа временной динамики генетической структуры полученный материал даёт возможность проанализировать взаимоотношения популяций в течение длительного периода времени. Наши данные свидетельствуют о довольно высоком уровне генетического обмена между исследуемыми водотоками, составляющим от 2 до 7% эффективной численности популяции в р. Утхолок. Фактически это может указывать на обмен как минимум несколькими особями в год между реками Утхолок и Квачина. Данные генетического анализа, указывающие на заход рыб в соседнюю реку, подтверждаются и результатами работ по мечению рыб. Так, в р. Утхолок в течение 1995–2024 гг. в разные годы было поймано две повторно нерестующие особи, которые впервые были помечены как половозрелые и впервые нерестующие рыбы р. Квачина. Учитывая малое число меченых рыб (100–150, редко 200 ежегодно в каждой реке) при высокой численности обеих локальных популяций (тысячи особей) и несовершенстве методики регистрации повторных поимок, есть основания полагать, что обмен особями между реками происходит ежегодно. Такого рода обмен в целом соответствует данным для стальноголового лосося Северной Америки, где уровень стреинга стальноголового лосося в разных популяциях варьирует от 2–7 до 8–14%, при этом величина стреинга в небольших реках, впадающих в океан (coastal rivers), выше, чем между притоками внутри крупной речной системы (Beacham et al., 1999, 2004; Heath et al., 2001, 2002; Schroeder et al., 2001; Hendry et al., 2002; Pearse et al., 2007;

Keefer et al., 2008a, 2008b, 2013; Pess, 2009; Westley et al., 2013; Garza et al., 2014; Keefer, Caudill, 2014; Winans et al., 2018; Pearsons, O'Connor, 2020; Pearsons, Miller, 2023). Наши данные указывают на очень низкий уровень различий по данным изменчивости микросателлитных локусов между популяциями рек Утхолок и Квачина на протяжении почти 30-летнего периода: только в двух случаях обнаружен значимый уровень различий (табл. 4), причём значения  $F_{ST}$  весьма невелики — 0.011 и 0.018. Такие уровни различий значительно меньше, чем различия между группировками североамериканского стальноголового лосося, приуроченными к разным притокам одной реки. Значения  $F_{ST}$  составляют 0.020–0.059 для близкорасположенных притоков и 0.277–0.523 для удалённых друг от друга в соответствии с так называемым принципом “обособленности расстоянием” — “isolation-by-distance” (Nielsen et al., 1997; Beacham et al., 1999, 2012; Heath et al., 2001, 2002; Winans et al., 2004; Aguilar, Garza, 2006; Pearse et al., 2007; Garza et al., 2014; Powell, Campbell, 2020). С формальной точки зрения отсутствие генетической дифференциации между микижей из рек Утхолок и Квачина может быть связано с использованием неэффективных маркеров, которые не обладают необходимой разрешающей способностью для выявления реально существующих различий (Beacham et al., 2004). Однако анализ POWSIM показал, что использованные в нашей работе маркеры обладают высокой статистической силой (табл. 2). Кроме того, проведённые ранее исследования, в которых использовали другую панель микросателлитных локусов, также не показали статистически значимой генетической дифференциации микижи между реками Западной Камчатки — Утхолок, Квачина и Снатолвеем — (Павлов С., 2000; McPhee et al., 2007, 2014; Павлов С. и др., 2011), или эти различия были значимыми, но в целом небольшими и существенно меньшими по сравнению с другими популяциями Камчатского п-ова (Павлов С. и др., 2019).

Несмотря на высокий уровень обмена и отсутствие значимой генетической дифференциации между популяциями микижи из рек Утхолок и Квачина, каждая из них сохраняет определённую уникальность. Так, уровень изменчивости микросателлитных локусов в р. Утхолок выше, чем в р. Квачина. Весьма вероятно, что это является следствием высокого разнообразия рыб с разными типами жизненной стратегии. Из-за больших размеров речной системы, множества притоков и наличия развитого эстуария в р. Ут-

холок обитает значительное количество речных, речных-эстuarных и эстuarных особей в составе репродуктивной совокупности, их суммарная доля варьирует от 16 до 37% в разные годы (Павлов и др., 2016; Кузищин и др., 2020б). Для североамериканских популяций показано, что присутствие резидентной радужной форели в репродуктивном стаде проходного стального лосося является фактором, повышающим генетическое разнообразие репродуктивной совокупности (Pearse et al., 2007, 2009; Garza et al., 2014). На относительную самостоятельность популяций из рек Утхолок и Квачина также указывает то, что изменения генетических показателей микижи в течение исследуемого периода в р. Квачина меньше по сравнению с таковыми в р. Утхолок. Кроме того, пространственная визуализация матрицы попарных различий  $F_{ST}$  демонстрирует структурированность выборок по их принадлежности к рекам (рис. 2).

Полученные в нашем исследовании результаты сравнительного анализа генетической структуры популяций микижи из соседних рек указывают на то, что эти популяции можно рассматривать как генетически близкие, тесно взаимодействующие, объединённые в интегрированную систему. Ряд североамериканских исследователей для группы генетически близких и взаимодействующих популяций стального лосося в крупных районах (группа притоков или группа близко расположенных рек) применяют термин “метапопуляция”, указывая на обособленность таких единиц от соседних (Garant et al., 2000; Heath et al., 2002; Blankenship et al., 2011). Такой подход может быть применим и к группе популяций микижи из рек Северо-Западной Камчатки — Утхолок, Квачина и Снатолвеем. Эти реки расположены на значительном удалении от других, в них обитают популяции проходной микижи. Так, к северу от рек Квачина и Снатолвеем следующей рекой, населённой микижей, является р. Тигиль, в которой проходная микижа встречается крайне редко (Павлов и др., 2001; Кузищин, 2010). К югу от р. Утхолок на расстоянии ~60 км расположена р. Ковран, в которой микижа была крайне редкой даже в конце 1960-х гг. (личное сообщение К.А. Савваитовой), а далее (на удалении ~75 км) — р. Хайрюзова, в которой преобладает речная микижа, а проходная — редка (наши данные). Кроме того, во всех исследованиях, посвящённых пространственной генетической структуре микижи Камчатского п-ова, реки Утхолок, Квачина и Снатолвеем образуют общий

кластер с низким уровнем внутренней дивергенции, хорошо обособленный от всех остальных популяций (Павлов С., 2000; McPhee et al., 2007, 2014; Павлов С. и др., 2011, 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По генетическим параметрам популяции микижи рек Утхолок и Квачина находятся в стабильном и равновесном состоянии уже на протяжении длительного периода. Почти 30 лет пять поколений этих популяций сохраняют свою генетическую уникальность, из года в год воспроизводя высокий уровень разнообразия рыб с разными типами жизненной стратегии, сложный возрастной состав и высокую долю повторно нерестующих особей. Отдельно следует отметить, что выявленные особенности генетической структуры и её динамики самым тесным образом определяются высокой численностью локальных популяций, что становится редкостью для вида в целом в масштабах всей Северной Пацифики. Тем самым подтверждается высказанное ранее положение о статусе популяций микижи из рек Северо-Западной Камчатки как близких к первозданному и находящихся в благоприятном состоянии и положение о том, что эти популяции представляют собой уникальный природный эталон или модель структуры вида в целом. На основании анализа долговременных рядов данных генетической структуры можно заключить, что изучаемые популяции микижи из рек Северо-Западной Камчатки представляют собой сложную обособленную систему, или метапопуляцию, состоящую из взаимодействующих компонентов — популяций с высоким уровнем потока генов между ними. Тем самым есть все основания рассматривать эти популяции как уникальную единицу сохранения биоразнообразия вида Красной книги Российской Федерации, более того, представляется целесообразным её выделение как “эталонного кластера популяций особой важности” и разработка специализированной системы мероприятий, направленных на её сохранение.

В то же время задача проведения комплексного мониторинга в будущем приобретает непреходящее значение. Как показывает опыт изучения состояния популяций вида в Северной Америке, изменчивость генетической структуры популяций микижи и их устойчивость весьма чувствительны к численности производителей, демографическим параметрам и комплексному воздействию внешней среды. Продолжающиеся

масштабные климатические сдвиги в Северной Пацифике уже сказались на состоянии стад и ряде биологических параметров лососёвых рыб по азиатскому и американскому побережьям Тихого океана (Irvine, Fukuwaka, 2011; Muñoz et al., 2015; Myers et al., 2016; Schoen et al., 2017; Crozier et al., 2019; Siegel, Crozier, 2019, 2020; Kaeriyama, 2023). Нельзя исключать, что климатические изменения могут затронуть и камчатскую проходную микижу за счёт изменений особенностей протекания пресноводной и морской фаз жизненного цикла, эффективности воспроизводства и посленерестовой выживаемости производителей и так далее. В совокупности такие изменения могут оказывать давление и на генетические параметры. Поэтому лишь постоянный мониторинг позволит выявить возможные негативные тренды и своевременно принять меры по нивелированию отрицательных последствий. Весьма важным является продолжение мониторинга генетической структуры камчатских популяций микижи, учитывая тенденции, выявленные среди популяций Северной Америки, когда изменения генетических параметров стальноголового лосося слабо выражены в течение 20–30 лет и жизни четырёх–пяти поколений, но становятся существенными за 40 лет и более, или за восемь–девять поколений (Nielsen, Hansen, 2008; Pearse et al., 2011; Abadía-Cardoso et al., 2016; Fraik et al., 2021). Многие исследователи стальноголового лосося Северной Америки настаивают на проведении комплексного мониторинга как можно дольше и с охватом как можно большего числа популяций, то есть при любой возможности (whenever possible) (Reisenbichler et al., 1992; Laikre et al., 1998; Tessier, Bernatchez, 1999; Garant et al., 2000; Heath et al., 2001, 2002). Вполне возможно, что в будущем целесообразно анализировать расширенный набор генетических признаков, проводить работы по поиску более чувствительных и информативных маркеров состояния популяции.

В связи с этим наше исследование следует рассматривать как промежуточное, в котором анализируется состояние генетических параметров в период, в который наблюдали разные тенденции состояния популяций (Савваитова и др., 1973, 1997, 2000, 2003; Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин и др., 2020б). Однако не менее важно проведение мониторинга в будущем как основы для понимания природных процессов адаптаций и оценки устойчивости вида Красной книги России в меняющихся условиях существования.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем участникам экспедиций МГУ–ИПЭЭ РАН и партнёров в 1994–2024 гг. Авторы выражают особую благодарность А.М. Лесину, Н.П. Бородиной, С.Е. Абрамову, А.С. Кустову, П.А. Рукину (управление Росприроднадзора по Камчатскому краю), А.А. Турушеву, А.А. Андрюхину, Д.С. Навроцкому, П.А. Козлову, В.А. Козлову (Kamchatka Trophy Hunts, г. Елизово, Камчатский край) за огромную работу по обеспечению и проведению полевых работ.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор и камеральная обработка материала для данного исследования выполнены в рамках государственного задания Московского государственного университета. Анализ результатов и написание статьи выполнены за счёт гранта Российского научного фонда № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Материал для исследования собран в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (редакция от 24.07.2023 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”. Все манипуляции с рыбами не противоречили международным нормам и проведены в соответствии с указаниями по содержанию и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regis/index.htm>).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисенко Э.С., Павлов Д.С., Кузищин К.В. 2022. Гидроакустические исследования анадромной миграции микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) реки Квачина (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 6. С. 770–780.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875222060054>
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автoref. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек

Западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 6. С. 809–818.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2013. Основные результаты долговременного мониторинга популяций проходной микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) из реки Квачина (Северо-Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 86–90.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Семёнова А.В. и др. 2017. Динамика структуры популяций микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) из рек Северо-Западной Камчатки как показатель состояния вида Красной книги России // Матер. XVIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 102–106.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Семёнова А.В., Павлов Д.С. 2020а. Яровой экотип проходной микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792) (Salmonidae, Salmoniformes) на Камчатке // Биология моря. Т. 46. № 6. С. 384–391.

<https://doi.org/10.31857/S013434752006008X>

Кузищин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020б. Закономерности формирования разнообразия жизненных стратегий и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654.

<https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>

Кузищин К.В., Груздева М.А., Семёнова А.В. 2023. О расширении зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* — кунджи *S. leucomotaenias* и северной мальмы *S. malma* (Salmonidae) — в реках Камчатского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 6. С. 704–722.

<https://doi.org/10.31857/S0042875223060140>

Мельникова М.Н., Павлов С.Д., Колесников А.А., Петров Н.Б. 2010. Поиск и конструирование популяционно-генетических SCAR-маркеров для камчатской микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* // Генетика. Т. 46. № 6. С. 792–797.

Мельникова М.Н., Павлов С.Д., Шитова М.В. 2014а. Применимость SCAR-маркеров ДНК для дифференциации камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) // Докл. РАН. Т. 455. № 6. С. 727–730.

<https://doi.org/10.7868/S086956521412024X>

Мельникова М.Н., Сенчукова А.Л., Павлов С.Д. 2014б. Применение ISSR-маркёров для камчатских популяций микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Т. 459. № 6. С. 754–758.

<https://doi.org/10.7868/S0869565214360249>

Осинов А.Г., Павлов С.Д. 1993. О генетическом сходстве камчатских благородных лососей и американской радужной форели // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 5. С. 626–630.

Павлов Д.С., Кузищин К.В. 2021. Микижа (проходная форма = камчатская сёмга) // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ Экология. С. 334–336.

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

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 2000. О карликовых самцах и репродуктивной тактике у камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Т. 373. № 1. С. 135–138.

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

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2007. Стратегия сохранения камчатской микижи. М.: Изд-во ИПЭЭ РАН, 32 с.

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

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

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

Павлов С.Д. 2000. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) Западной Камчатки // Генетика. Т. 36. № 9. С. 1251–1261.

Павлов С.Д., Колесников А.А., Мельникова М.Н., Ушакова М.В. 2004. Генетическая дивергенция камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) на ареале по результатам рестрикционного анализа и секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1695–1701.

Павлов С.Д., Семёнова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. 2011. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) // Генетика. Т. 47. № 10. С. 1346–1356.

Павлов С.Д., Семёнова А.В., Мельникова М.Н. 2019. Дифференциация камчатских популяций микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* по локусам микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 144–153.

<https://doi.org/10.1134/S0002332919020127>

Савваитова К.А., Лебедев В.Д. 1966. О систематическом положении камчатской семги (*Salmo peneshensis* Pallas) и микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и их взаимоотношения с американскими представителями рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 4 (41). С. 593–608.

- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др.* 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта фонрелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во ВГУ, 120 с.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Максимов С.В., Павлов С.Д.* 1997. Популяционная структура микижи реки Утхолок (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 179–188.
- Савваитова К.А., Тутуков М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С.* 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 184–188.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др.* 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Павлов С.Д.* 2010. Анализ микросателлитной ДНК у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*). Подбор локусов и оптимизация методики // Генетика. Т. 46. № 7. С. 1004–1008.
- Abadía-Cardoso A., Pearse D.E., Jacobson S. et al.* 2016. Population genetic structure and ancestry of steelhead/rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) at the extreme southern edge of their range in North America // Conserv. Genet. V. 17. № 3. P. 675–689.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-016-0814-9>
- Aguilar A., Garza J.C.* 2006. A comparison of variability and population structure for major histocompatibility complex and microsatellite loci in California coastal steelhead (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) // Mol. Ecol. V. 15. № 4. P. 923–937.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02843.x>
- Aguilar A., Garza J.C.* 2007. Patterns of historical balancing selection on the salmonid major histocompatibility complex class II  $\beta$  gene // J. Mol. Evol. V. 65. № 1. P. 34–43.  
<https://doi.org/10.1007/s00239-006-0222-8>
- Aguilar A., Roemer G., Debenham S. et al.* 2004. High MHC diversity maintained by balancing selection in an otherwise genetically monomorphic mammal // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 101. № 10. P. 3490–3494.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0306582101>
- Araki H., Cooper B., Blouin M.S.* 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild // Science. V. 318. № 5847. P. 100–103.  
<https://doi.org/10.1126/science.1145621>
- Araki H., Berejikian B.A., Ford M.J., Blouin M.S.* 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 342–355.  
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00026.x>
- Ardren W.R., Kapuscinski A.R.* 2003. Demographic and genetic estimates of effective population size ( $N_e$ ) reveals genetic compensation in steelhead trout // Mol. Ecol. V. 12. № 1. P. 35–49.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01705.x>
- Arthington A.H., Dulvy N.K., Gladstone W., Winfield I.J.* 2016. Fish conservation in freshwater and marine realms: status, threats and management // Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. V. 26. № 5. P. 838–857.  
<https://doi.org/10.1002/aqc.2712>
- Bartley D., Bagley M., Gall G., Bentley B.* 1992. Use of linkage disequilibrium data to estimate effective size of hatchery and natural fish populations // Conserv. Biol. V. 6. № 3. P. 365–375.  
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030365.x>
- Bartholomew A., Bohnsack J.A.* 2005. A Review of catch-and-release angling mortality with implications for no-take reserves // Rev. Fish Biol. Fish. V. 15. № 1. P. 129–154.  
<https://doi.org/10.1007/s11160-005-2175-1>
- Barton N., Slatkin M.A.* 1986. Quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population // Heredity. V. 56. № 3. P. 409–415.  
<https://doi.org/10.1038/hdy.1986.63>
- Beacham T.D., Pollard S., Le K.D.* 1999. Population structure and stock identification of steelhead in southern British Columbia, Washington, and the Columbia River based on microsatellite DNA variation // Trans. Am. Fish. Soc. V. 128. № 6. P. 1068–1084.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1999\)128<1068:PSA SIO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1999)128<1068:PSA SIO>2.0.CO;2)
- Beacham T.D., Pollard S., Le K.D.* 2000. Microsatellite DNA population structure and stock identification of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Nass and Skeena rivers in northern British Columbia // Mar. Biotechnol. V. 2. № 6. P. 587–600.  
<https://doi.org/10.1007/s101260000045>
- Beacham T.D., Le K.D., Candy J.R.* 2004. Population structure and stock identification of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in British Columbia and the Columbia River based on microsatellite variation // Environ. Biol. Fish. V. 69. № 1. P. 95–109.  
<https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000022902.20436.b8>
- Beacham T.D., Wallace C.G., Le K.D., Beere M.* 2012. Population structure and run timing of steelhead in the Skeena River, British Columbia // N. Am. J. Fish. Manage. V. 32. № 2. P. 262–275.  
<https://doi.org/10.1080/02755947.2012.675953>
- Behnke R.J.* 1966. Relationships of the Far Eastern trout *Salmo mykiss* Walbaum // Copeia. V. 1966. № 2. P. 346–348.  
<https://doi.org/10.2307/1441145>
- Behnke R.J.* 1992. Native trout of Western North America // Am. Fish. Soc. Monogr. V. 6. 275 p.
- Behnke R.J.* 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press; Simon and Schuster Inc., 360 p.
- Benavente J.N., Seeb L.W., Seeb J.E. et al.* 2015. Temporal genetic variance and propagule-driven genetic structure characterize naturalized rainbow trout (*Oncorhynchus*

- mykiss*) from a Patagonian Lake impacted by trout farming // PLOS ONE. V. 10. № 11. Article e0142040. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142040>
- Blankenship S.M., Small M.P., Bumgarner J.D.* 2009. Temporal stability of genetic variation within natural populations of summer steelhead receiving mitigation hatchery fish // Trans. Am. Fish. Soc. V. 138. № 5. P. 1052–1064. <https://doi.org/10.1577/T08-165.1>
- Blankenship S.M., Campbell M.R., Hess J.E. et al.* 2011. Major lineages and metapopulations in Columbia River *Oncorhynchus mykiss* are structured by dynamic landscape features and environments // Trans. Am. Fish. Soc. V. 140. № 3. P. 665–684. <https://doi.org/10.1080/00028487.2011.584487>
- Blumm M.C.* 2002. Sacrificing the salmon: a legal and policy history of the decline of Columbia Basin salmon. Den Bosch: Book World Publ., 425 p.
- Brannon E.L., Powell M.S., Quinn T.P., Talbot A.* 2004. Population structure of Columbia River basin chinook salmon and steelhead trout // Rev. Fish. Sci. V. 12. № 2–3. P. 99–232. <https://doi.org/10.1080/10641260490280313>
- Busby P.J., Wainwright T.C., Bryant G.J.* 2000. Status review of steelhead from Washington, Idaho, Oregon and California // Sustainable fisheries management: Pacific salmon. Boca Raton: CRC Press. P. 119–132. <https://doi.org/10.1201/9780429104411-13>
- Butler V.L., O'Connor J.E.* 2004. 9000 years of salmon fishing on the Columbia River, North America // Quaternary Res. V. 62. № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2004.03.002>
- Campbell M.R., Kozfkay C.C., Copeland T. et al.* 2012. Estimating abundance and life history characteristics of threatened wild Snake River steelhead stocks by using genetic stock identification // Trans. Am. Fish. Soc. V. 141. № 5. P. 1310–1327. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.690816>
- Carim K.J., Eby L.A., Barfoot C.A., Boyer M.C.* 2016. Consistent loss of genetic diversity in isolated cutthroat trout populations independent of habitat size and quality // Conserv. Genet. V. 17. № 6. P. 1363–1376. <https://doi.org/10.1007/s10592-016-0867-9>
- Carlson S.M., Seamons T.R.* 2008. A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 222–238. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00025.x>
- Caroffino D.C., Miller L.M., Kapuscinski A.R., Ostazeski J.J.* 2008. Stocking success of local-origin fry and impact of hatchery ancestry: monitoring a new steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) stocking program in a Minnesota tributary to Lake Superior // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 2. P. 309–318. <https://doi.org/10.1139/f07-167>
- Casselman S.J.* 2005. Catch-and-release angling: a review with guidelines for proper fish handling practices. Peterborough, Ontario: Fish and Wildlife Branch. Ontario Ministry of Natural Resources, 26 p.
- Chapman D.W.* 1986. Salmon and steelhead abundance in the Columbia River in the nineteenth century // Trans. Am. Fish. Soc. V. 115. № 5. P. 662–670. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1986\)115<662:sasait>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1986)115<662:sasait>2.0.co;2)
- Chilcote M.W., Crawford B.A., Leider S.A.* 1980. A genetic comparison of sympatric populations of summer and winter steelheads // Trans. Am. Fish. Soc. V. 109. № 2. P. 203–206. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1980\)109<203:AGCOSP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1980)109<203:AGCOSP>2.0.CO;2)
- Chilcote M.W., Leider S.A., Loch J.J.* 1986. Differential reproductive success of hatchery and wild summer-run steelhead under natural conditions // Trans. Am. Fish. Soc. V. 115. № 5. P. 726–735. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1986\)115<726:DRSOHA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1986)115<726:DRSOHA>2.0.CO;2)
- Collins E.E., Hargrove J.S., Delomas T.A., Narum S.R.* 2020. Distribution of genetic variation underlying adult migration timing in steelhead of the Columbia River basin // Ecol. Evol. V. 10. № 17. P. 9486–9502. <https://doi.org/10.1002/ece3.6641>
- Collins E.E., Hess J.E., Bechtol S. et al.* 2023. Genetic monitoring of steelhead in the Klickitat River to estimate productivity, straying, and migration timing // N. Am. J. Fish. Manage. V. 43. № 4. P. 1000–1016. <https://doi.org/10.1002/nafm.10921>
- Conservation genetics: case histories from nature. 1996. N.Y.: Chapman and Hall, 512 p.
- Cooke S.J., Paukert C., Hogan Z.* 2012. Endangered river fish: factors hindering conservation and restoration // Endanger. Species Res. V. 17. P. 179–191. <https://doi.org/10.3354/esr00426>
- Courter I.I., Chance T., Gerstenberger R. et al.* 2022. Hatchery propagation did not reduce natural steelhead productivity relative to habitat conditions and predation in a mid-Columbia River subbasin // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 79. № 11. P. 1879–1895. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0351>
- Cowx I.G., Portocarrero Aya M.* 2011. Paradigm shifts in fish conservation: moving to the ecosystem services concept // J. Fish Biol. V. 79. № 6. P. 1663–1680. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03144.x>
- Crespi B.J., Teo R.* 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes // Evolution. V. 56. № 5. P. 1008–1020. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01412.x>
- Crow J.F., Kimura M.* 1970. An introduction to population genetics theory. N.Y.: Harper and Row, 591 p.
- Crow J.F., Kimura M.* 1972. The effective number of a population with overlapping generations: a correction and further discussion // Am. J. Hum. Genet. V. 24. № 1. P. 1–10.
- Crow J.F., Kimura M.* 1979. Efficiency of truncation selection // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 76. № 1. P. 396–399. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.1.396>

- Crozier L.G., McClure M.M., Beechie T. et al.* 2019. Climate vulnerability assessment for Pacific salmon and steelhead in the California Current Large Marine Ecosystem // PLoS One. V. 14. № 7. Article e0217711.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217711>
- Darwall W.R.T., Freyhof J.* 2015. Lost fishes, who is counting? The extent of the threat to freshwater fish biodiversity // Conservation of freshwater fishes. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 1–36.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139627085.002>
- Del Real S.C., Workman M., Merz J.* 2012. Migration characteristics of hatchery and natural-origin *Oncorhynchus mykiss* from the lower Mokelumne River, California // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 2. P. 363–375.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9967-z>
- DiBattista J.D.* 2008. Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations // Conserv. Genet. V. 9. № 1. P. 141–156.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-007-9317-z>
- Do C., Waples R.S., Peel D. et al.* 2014. NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data // Mol. Ecol. Resour. V. 14. № 1. P. 209–214.  
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- Donaldson M.R., Hinch S.G., Patterson D.A. et al.* 2011. The consequences of angling, beach seining, and confinement on the physiology, post-release behaviour and survival of adult sockeye salmon during upriver migration // Fish. Res. V. 108. № 1. P. 133–141.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.12.011>
- Eaton J.G., McCormick J.H., Goodno B.E. et al.* 1995. A field information-based system for estimating fish temperature tolerances // Fisheries. V. 20. № 4. P. 10–18.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1995\)020<0010:AFI SFE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1995)020<0010:AFI SFE>2.0.CO;2)
- England P.R., Osler G.H.R., Woodworth L.M. et al.* 2003. Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential // Conserv. Genet. V. 4. № 5. P. 595–604.  
<https://doi.org/10.1023/A:1025639811865>
- Evans A.F., Wertheimer R.H., Keefer M.L. et al.* 2008. Transportation of steelhead kelts steelhead to increase iteroparity in the Columbia and Snake Rivers // N. Am. J. Fish. Manage. V. 28. № 6. P. 1818–1827.  
<https://doi.org/10.1577/M08-043.1>
- Excoffier L., Laval G., Schneider S.* 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. V. 1. P. 47–50.  
<https://doi.org/10.1177/117693430500100003>
- Fraik A.K., McMillan J.R., Liermann M. et al.* 2021. The Impacts of dam construction and removal on the genetics of recovering steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations across the Elwha River watershed // Genes. V. 12. № 1. Article 89.  
<https://doi.org/10.3390/genes12010089>
- Frankham R.* 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review // Genet. Res. V. 66. № 2. P. 95–107.  
<https://doi.org/10.1017/S0016672300034455>
- Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L.* 2000. Ecological determinants and temporal stability of the within-river population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Mol. Ecol. V. 9. № 5. P. 615–628.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00909.x>
- Garcia-Vazquez E., Moran P., Martinez J.L. et al.* 2001. Alternative mating strategies in Atlantic Salmon and brown trout // J. Hered. V. 92. № 2. P. 146–149.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/92.2.146>
- Garza J.C., Williamson E.G.* 2001. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci // Mol. Ecol. V. 10. № 2. P. 305–318.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01190.x>
- Garza J.C., Gilbert-Horvath E.A., Spence B.C. et al.* 2014. Population structure of steelhead in coastal California // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 1. P. 134–152.  
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.822420>
- Gayeski N., McMillan B., Trotter P.* 2011. Historical abundance of Puget Sound steelhead, *Oncorhynchus mykiss*, estimated from catch record data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 3. P. 498–510.  
<https://doi.org/10.1139/F10-166>
- Gomez-Uchida D., Palstra F.S., Knight T.W., Ruzzante D.E.* 2013. Contemporary effective population and metapopulation size ( $N_e$  and meta- $N_e$ ): comparison among three salmonids inhabiting a fragmented system and differing in gene flow and its asymmetries // Ecol. Evol. V. 3. № 3. P. 569–580.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.485>
- Goudet J.* 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3) (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>). Version 04/2025.
- Gustafson R.G., Waples R.S., Myers J.M. et al.* 2007. Pacific salmon extinctions: quantifying lost and remaining diversity // Conserv. Biol. V. 21. № 4. P. 1009–1020.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00693.x>
- Hall J., Roni P., Bennett T. et al.* 2016. Life history diversity of steelhead in two coastal Washington Watersheds // Trans. Am. Fish. Soc. V. 145. № 5. P. 990–1005.  
<https://doi.org/10.1080/00028487.2016.1194893>
- Hamilton J.B., Curtis G.L., Snedaker S.M., White D.K.* 2005. Distribution of anadromous fishes in the Upper Klamath River watershed prior to hydropower dams — a synthesis of the historical evidence // Fisheries. V. 30. № 4. P. 10–20.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2005\)30\[10:DOAFIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2005)30[10:DOAFIT]2.0.CO;2)
- Hansen M.M., Nielsen E.E., Mensberg K.-L.D.* 1997. The problem of sampling families rather than populations: relatedness among individuals in samples of juvenile brown trout *Salmo trutta* L. // Mol. Ecol. V. 6. № 5. P. 469–474.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1997.t01-1-00202.x>
- Hansen M.M., Fraser D.J., Meier K., Mensberg K.-L.D.* 2009. Sixty years of anthropogenic pressure: a spatio-temporal genetic analysis of brown trout populations

- subject to stocking and population declines // Mol. Ecol. V. 18. № 12. P. 2549–2562.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04198.x>
- Hatch D.R., Fast D.E., Bosch W.J. et al.* 2013. Survival and traits of reconditioned kelt steelhead *Oncorhynchus mykiss* in the Yakima River, Washington // N. Am. J. Fish. Manage. V. 33. № 3. P. 615–625.  
<https://doi.org/10.1080/02755947.2013.788586>
- Heath D.D., Pollard S., Herbinger C.* 2001. Genetic structure and relationships among steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations in British Columbia // Heredit. V. 86. № 5. P. 618–627.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00867.x>
- Heath D.D., Busch C., Kelly J., Atagi D.Y.* 2002. Temporal change in genetic structure and effective population size in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Mol. Ecol. V. 11. № 2. P. 197–214.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01434.x>
- Heath D.D., Bettles C.M., Jamieson S. et al.* 2008. Genetic differentiation among sympatric migratory and resident life history forms of rainbow trout in British Columbia // Trans. Am. Fish. Soc. V. 137. № 4. P. 1268–1278.  
<https://doi.org/10.1577/T05-278.1>
- Hedrick P.W., Miller P.S.* 1992. Conservation genetics: techniques and fundamentals // Ecol. Appl. V. 2. № 1. P. 30–46.  
<https://doi.org/10.2307/1941887>
- Halfman G.S.* 2007. Fish conservation: a guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources. Washington: Island Press, 584 p.
- Halfman G.S.* 2013. National “versus” global red lists of imperiled fishes: why the discord? // Environ. Biol. Fish. V. 96. № 10. P. 1159–1168.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9843-x>
- Hendry M.A., Wenburg J.K., Myers K.W., Hendry A.P.* 2002. Genetic and phenotypic variation through the migratory season provides evidence for multiple populations of wild steelhead in the Dean River, British Columbia // Trans. Am. Fish. Soc. V. 131. № 3. P. 418–434.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0418:GAPVTT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0418:GAPVTT>2.0.CO;2)
- Hess J.E., Ackerman M.W., Fryer J.K. et al.* 2016. Differential adult migration-timing and stock-specific abundance of steelhead in mixed stock assemblages // ICES J. Mar. Sci. V. 73. № 10. P. 2606–2615.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw138>
- Irvine J.R., Fukuwaka M.* 2011. Pacific salmon abundance trends and climate change // ICES J. Mar. Sci. V. 68. № 6. P. 1122–1130.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq199>
- Jelks H.L., Walsh S.J., Burkhead N.M. et al.* 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes // Fisheries. V. 33. № 8. P. 372–407.  
<https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.8.372>
- Jennings S., Smith A.D.M., Fulton E.A., Smith D.C.* 2014. The ecosystem approach to fisheries: management at the dynamic interface between biodiversity conservation and sustainable use // Ann. N.Y. Acad. Sci. V. 1322. № 1. P. 48–60.  
<https://doi.org/10.1111/nyas.12489>
- Johnson B.M., Johnson McL.S., Thorgaard G.H.* 2019. Salmon genetics and management in the Columbia River Basin // Northw. Sci. V. 92. № sp5. P. 346–363.  
<https://doi.org/10.3955/046.092.0505>
- Jordan W.C., Youngson A.F., Hay D.W., Ferguson A.* 1992. Genetic protein variation in natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Scotland: temporal and spatial variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. № 9. P. 1863–1872.  
<https://doi.org/10.1139/f92-206>
- Jorde P.E., Ryman N.* 1995. Temporal allele frequency change and estimation of effective size in populations with overlapping generations // Genetics. V. 139. № 2. P. 1077–1090.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/139.2.1077>
- Jorde P.E., Ryman N.* 1996. Demographic genetics of brown trout (*Salmo trutta*) and estimation of effective population size from temporal change of allele frequencies // Genetics. V. 143. № 3. P. 1369–1381.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/143.3.1369>
- Jorde P.E., Ryman N.* 2007. Unbiased estimator for genetic drift and effective population size // Genetics. V. 177. № 2. P. 927–935.  
<https://doi.org/10.1534/genetics.107.075481>
- Kaeriyama M.* 2023. Warming climate impacts on production dynamics of southern populations of Pacific salmon in the North Pacific Ocean // Fish. Oceanogr. V. 32. № 1. P. 121–132.  
<https://doi.org/10.1111/fog.12598>
- Keefer M.L., Caudill C.C.* 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 1. P. 333–368.  
<https://doi.org/10.1007/s11160-013-9334-6>
- Keefer M.L., Peery C.A., Caudill C.C.* 2008a. Migration timing of Columbia River spring Chinook salmon: effects of temperature, river discharge, and ocean environment // Trans. Am. Fish. Soc. V. 137. № 4. P. 1120–1133.  
<https://doi.org/10.1577/t07-008.1>
- Keefer M.L., Wertheimer R.H., Evans A.F. et al.* 2008b. Iteroparity Columbia River summer-run steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): implications for conservation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 12. P. 2592–2605.  
<https://doi.org/10.1139/F08-160>
- Keefer M.L., Caudill C.C., Peery C.A., Moser M.L.* 2013. Context-dependent diel behavior of upstream-migrating anadromous fishes // Environ. Biol. Fish. V. 96. № 6. P. 691–700.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-012-0059-5>
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R. et al.* 2014. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a review of the processes and patterns // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 3. P. 319–342.

- <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0192>
- Koch I.J., Narum S.R. 2021. An evaluation of the potential factors affecting lifetime reproductive success in salmonids // *Evol. Appl.* V. 14. № 8. P. 1929–1957.  
<https://doi.org/10.1111/eva.13263>
- Laikre L., Jorde P.E., Ryman N. 1998. Temporal change of mitochondrial DNA haplotype frequencies and female effective size in a brown trout (*Salmo trutta*) population // *Evolution*. V. 52. № 3. P. 910–915.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb03716.x>
- Leberg P.L. 1992. Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by allozyme electrophoresis// *Evolution*. V. 46. № 2. P. 477–494.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb02053.x>
- Lee A.M., Steinar E., Sæther B.-E. 2011. The influence of persistent individual differences and age at maturity on effective population size // *Proc. R. Soc. B*. V. 278. № 1722. P. 3303–3312.  
<http://doi.org/10.1098/rspb.2011.0283>
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. GDA (Genetic data analysis): computer program for the analysis of allelic data (<http://plewis.github.io/software/>). Version 04/2025).
- Limburg K.E., Waldman J.R. 2009. Dramatic declines in North Atlantic diadromous fishes // *BioScience*. V. 59. № 11. P. 955–965.  
<https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>
- Martínez A., Garza J.C., Pearse D.E. 2011. A microsatellite genome screen identifies chromosomal regions under differential selection in steelhead and rainbow trout // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 140. № 3. P. 829–842.  
<https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588094>
- Matala A.P., Ackerman M.W., Campbell M.R., Narum S.R. 2014. Relative neutral and non-neutral genetic differentiation to inform conservation of steelhead trout across highly variable landscapes // *Evol. Appl.* V. 7. № 6. P. 682–701.  
<https://doi.org/10.1111/eva.12174>
- Matala A.P., Hatch D.R., Everett S. et al. 2016. What goes up does not come down: the stock composition and demographic characteristics of upstream migrating steelhead differ from post-spawn emigrating kelts // *ICES J. Mar. Sci.* V. 73. № 10. P. 2595–2605.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw109>
- McCusker M.R., Parkinson E., Taylor E.B. 2000. Mitochondrial DNA variation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) across its native range: testing biogeographical hypotheses and their relevance to conservation // *Mol. Ecol.* V. 9. № 12. P. 2089–2108.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.01121.x>
- McElhaney P., Ruckelshaus M.H., Ford M.J. et al. 2000. Viable salmonid populations and the recovery of evolutionarily significant units // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-42. 156 p.
- McLean J.E., Bentzen P., Quinn T.P. 2003. Differential reproductive success of sympatric, naturally spawning hatchery and wild steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) through the adult stage // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 60. № 4. P. 433–440.  
<https://doi.org/10.1139/f03-040>
- McMillan J.R., Katz S.L., Pess G.R. 2007. Observational evidence of spatial and temporal structure in a sympatric anadromous (winter steelhead) and resident rainbow trout mating system on the Olympic Peninsula, Washington // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 136. № 3. P. 736–748.  
<https://doi.org/10.1577/T06-016.1>
- McPhee M.V., Utter F., Stanford J.A. et al. 2007. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation strategies around the Pacific Rim // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 16. № 4. P. 539–547.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00248.x>
- McPhee M.V., Whited D.C., Kuzishchin K.V., Stanford J.A. 2014. The effects of riverine physical complexity on anadromy and genetic diversity in steelhead or rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* around the Pacific Rim // *J. Fish Biol.* V. 85. № 1. P. 132–150.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12286>
- Meengs C.C., Lackey R.T. 2005. Estimating the size of historical Oregon salmon runs // *Rev. Fish. Sci.* V. 13. № 1. P. 51–66.  
<https://doi.org/10.1080/10641260590921509>
- Miller L.M., Kapuscinski A.R. 1997. Historical analysis of genetic variation reveals low effective population size in a northern pike (*Esox lucius*) population // *Genetics*. V. 147. № 3. P. 1249–1258.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/147.3.1249>
- Miller L.M., Kapuscinski A.R. 2003. Genetic guidelines for hatchery supplementation programs // *Population genetics: principles and applications for fisheries scientists*. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 329–355.
- Muñoz N.J., Farrell A.P., Heath J.W., Neff B.D. 2015. Reply to ‘Response of chinook salmon to climate change’ // *Nat. Clim. Change*. V. 5. № 7. P. 615.  
<https://doi.org/10.1038/nclimate2671>
- Myers J., Busack C., Rawding D. et al. 2006. Historical population structure of Pacific salmonids in the Willamette River and Lower Columbia River Basins // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-73. 311 p.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al. 2016. Pacific salmon and steelhead: life in a changing winter ocean // *NPAFC Bull.* № 6. P. 113–138.  
<https://doi.org/10.23849/npafcb6/113.138>
- Narum S.R., Powell M.S., Evenson R. et al. 2006. Microsatellites reveal population substructure of Klickitat River native steelhead and genetic divergence from an introduced stock // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 26. № 1. P. 147–155.  
<https://doi.org/10.1577/M05-055.1>
- Narum S.R., Hatch D., Talbot A.J. et al. 2008. Iteroparity in complex mating systems of steelhead *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) // *J. Fish Biol.* V. 72. № 1. P. 45–60.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01649.x>

- Narver D.W.* 1969. Age and size of steelhead trout in the Babine River, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 10. P. 2754–2760.  
<https://doi.org/10.1139/f69-269>
- Nielsen E.E., Hansen M.M.* 2008. Waking the dead: the value of population genetic analyses of historical samples // Fish Fish. V. 9. № 4. P. 450–461.  
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00304.x>
- Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschke V.* 1999. Analysis of DNA from old scale samples: technical aspects, applications and perspectives for conservation // Hereditas. V. 130. № 3. P. 265–276.  
<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00265.x>
- Nielsen J.L., Fountain M.C., Wright J.M.* 1997. Biogeographic analysis of Pacific trout (*Oncorhynchus mykiss*) in California and Mexico based on mitochondrial DNA and nuclear microsatellites // Molecular systematics of fishes. San Diego: Acad. Press. P. 53–73.  
<https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50006-3>
- Nielsen J.L., Crow K.D., Fountain M.C.* 1999. Microsatellite diversity and conservation of a relic trout population: McCloud River redband trout // Mol. Ecol. V. 8. № s1. P. S129–S142.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00817.x>
- Nielsen J.L., Byrne A., Graziano S.L., Kozfkay C.C.* 2009. Steelhead genetic diversity at multiple spatial scales in a managed basin: Snake River, Idaho // N. Am. J. Fish. Manage. V. 29. № 3. P. 680–701.  
<https://doi.org/10.1577/M08-105.1>
- Nielsen J.L., Turner S.M., Zimmerman C.E.* 2011. Electronic tags and genetics explore variation in migrating steelhead kelts (*Oncorhynchus mykiss*), Ninilchik River, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 1. P. 1–16.  
<https://doi.org/10.1139/F10-124>
- Northcote T.G., Atagi D.Y.* 1997. Pacific salmon abundance trends in the Fraser River watershed compared with other British Columbia systems // Pacific salmon and their ecosystems. Boston: Springer. P. 199–219.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6375-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6375-4_14)
- Null R.E., Niemela K.S., Hamelberg S.F.* 2012. Post-spawn migrations of hatchery-origin *Oncorhynchus mykiss* kelts in the Central Valley of California // Environ. Biol. Fish. V. 96. № 2. P. 341–353.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-012-0075-5>
- Okazaki T.* 1984. Genetic divergence and its zoogeographic implications in closely related species *Salmo gairdneri* and *Salmo mykiss* // Jpn. J. Ichthyol. V. 31. № 3. P. 297–311.  
<https://doi.org/10.11369/jji1950.31.297>
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J. et al.* 2000. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. V. 9. № 12. P. 2185–2187.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.105317.x>
- Olver C.H., Shuter B.J., Minns C.K.* 1995. Toward a definition of conservation principles for fisheries management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № 7. P. 1584–1594.  
<https://doi.org/10.1139/f95-751>
- Palstra F.P., O'Connell M.F., Ruzzante D.E.* 2009. Age structure, demography and effective population size in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Genetics. V. 182. № 4. P. 1233–1249.  
<https://doi.org/10.1534/genetics.109.101972>
- Papa F., Prigent C., Aires F. et al.* 2007. Interannual variability of surface water extent at the global scale, 1993–2004 // J. Geophys. Res. V. 115. № D12. Article D12111.  
<https://doi.org/10.1029/2009JD012674>
- Parkinson E.A.* 1984. Genetic variation in populations of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) in British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. № 10. P. 1412–1420.  
<https://doi.org/10.1139/f84-174>
- Pavlov D.S., Borisenko E.S., Pashin V.M.* 2009. Investigations of spawning migration and assessment of abundance of the Kamchatka steelhead (*Parasalmo mykiss*) from the Utkholok River by means of Didson dual-frequency identification sonar // J. Ichthyol. V. 49. № 11. P. 1042–1064.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945209110046>
- Pearse D.E., Donohoe C.J., Garza J.C.* 2007. Population genetics of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in the Klamath River // Evol. Biol. Fish. V. 80. № 4. P. 377–387.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9135-z>
- Pearse D.E., Hayes S.A., Bond M.H. et al.* 2009. Over the falls? Rapid evolution of ecotypic differentiation in steelhead/rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Hered. V. 100. № 5. P. 515–525.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/esp040>
- Pearse D.E., Martinez E., Garza J.C.* 2011. Disruption of historical patterns of isolation by distance in costal steelhead // Conserv. Genet. V. 12. № 3. P. 691–700.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-010-0175-8>
- Pearsons T.N., Miller M.D.* 2023. Stray compositions of hatchery-origin Chinook Salmon and steelhead in natural spawning populations of the upper Columbia watershed // Trans. Am. Fish. Soc. V. 152. № 5. P. 515–529.  
<https://doi.org/10.1002/tafs.10434>
- Pearsons T.N., O'Connor R.R.* 2020. Stray rates of natural-origin Chinook Salmon and steelhead in the upper Columbia watershed // Trans. Am. Fish. Soc. V. 149. № 2. P. 147–158.  
<https://doi.org/10.1002/tafs.10220>
- Penney Z.L., Moffitt C.M.* 2014. Histological assessment of organs in sexually mature post-spawning steelhead trout and insights into iteroparity // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 3. P. 781–801.  
<https://doi.org/10.1007/s11160-013-9338-2>
- Pess G.R.* 2009. Patterns and processes of salmon colonization: Ph.D Thesis. Seattle: Univ. Washington, 224 p.

- Pinsky M.L., Palumbi S.R. 2014. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations // Mol. Ecol. V. 23. № 1. P. 29–39.  
<https://doi.org/10.1111/mec.12509>
- Piry S., Luikart G., Cornuet J.-M. 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data // J. Hered. V. 90. № 4. P. 502–503.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/90.4.502>
- Poff N.L., Olden J.D., Merritt D.M., Pepin D.M. 2007. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 104. № 14. P. 5732–5737.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0609812104>
- Powell J.H., Campbell M.R. 2020. Contemporary genetic structure affects genetic stock identification of steelhead trout in the Snake River basin // Ecol. Evol. V. 10. № 19. P. 10520–10531.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.6708>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. № 2. P. 945–959.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Radinger J., Britton J.R., Carlson S.M. et al. 2019. Effective monitoring of freshwater fish // Fish Fish. V. 20. № 4. P. 729–747.  
<https://doi.org/10.1111/faf.12373>
- Reisenbichler R.R., Phelps S.R. 1989. Genetic variation in steelhead (*Salmo gairdneri*) from the north coast of Washington // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. № 1. P. 66–73.  
<https://doi.org/10.1139/f89-010>
- Reisenbichler R.R., McIntyre J.D., Solazzi M.F., Landino S.W. 1992. Genetic variation in steelhead of Oregon and Northern California // Trans. Am. Fish. Soc. V. 121. № 2. P. 158–169.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1992\)121<0158:GVI SOO>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0158:GVI SOO>2.3.CO;2)
- Return to the river: restoring salmon to the Columbia River. 2005. Amsterdam et al.: Acad. Press, 699 p.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088414-8.X5000-0>
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests // Evolution. V. 43. № 1. P. 223–225.  
<https://doi.org/10.2307/2409177>
- Rice J., Ridgeway L. 2010. Conservation of biodiversity and fisheries management // Handbook of marine fisheries conservation and management. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 139–149.
- Richards C., Leberg P.L. 1996. Temporal changes in allele frequencies and a population's history of severe bottlenecks // Conserv. Biol. V. 10. № 3. P. 832–839.  
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10030832.x>
- Rousset F. 2008. genepop'007: a complete reimplementation of the GENEPOL software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Resour. V. 8. № 1. P. 103–106.  
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Ryman N., Palm S. 2006. POWSIM: a computer program for assessing statistical power when testing for genetic differentiation // Mol. Ecol. Notes. V. 6. № 3. P. 600–602.  
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01378.x>
- Ryman N., Palm S., André C. et al. 2006. Power for detecting genetic divergence: differences between statistical methods and marker loci // Mol. Ecol. V. 15. № 8. P. 2031–2045.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02839.x>
- Sánchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. 1996. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // Heredity. V. 77. № 4. P. 423–432.  
<https://doi.org/10.1038/hdy.1996.162>
- Savvaitova K.A., Kuzischin K.V., Maximov S.V. 2000. Kamchatka steelhead: population trends and life history // Sustainable fisheries management. Pacific salmon. Boca Raton: CRC Press. P. 195–203.  
<https://doi.org/10.1201/9780429104411-16>
- Schoen E.R., Wipfli M.S., Trammell E.J. et al. 2017. Future of pacific salmon in the face of environmental change: lessons from one of the world's remaining productive salmon regions // Fisheries. V. 42. № 10. P. 538–553.  
<https://doi.org/10.1080/03632415.2017.1374251>
- Schroeder R.K., Lindsay R.B., Kenaston K.R. 2001. Origin and straying of hatchery winter steelhead in Oregon coastal rivers // Trans. Am. Fish. Soc. V. 130. № 3. P. 431–441.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0431:OAS OHW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0431:OAS OHW>2.0.CO;2)
- Schultz J.A., Darling E.S., Côté I.M. 2013. What is an endangered species worth? Threshold costs for protecting imperilled fishes in Canada // Mar. Policy. V. 42. P. 125–132.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.01.021>
- Shrimpton J.M., Heath D.D. 2003. Census vs. effective population size in chinook salmon: large- and small-scale environmental perturbation effects // Mol. Ecol. V. 12. № 10. P. 2571–2583.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01932.x>
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. № 184. 966 p.
- Siegel J., Crozier L. 2019. Impacts of climate change on salmon of the Pacific Northwest. A review of the scientific literature published in 2018. Seattle: U.S. Natl. Mar. Fish. Serv., 67 p.  
<https://doi.org/10.13140/RG.2.2.35382.04164>
- Siegel J., Crozier L. 2020. Impacts of climate change on salmon of the Pacific Northwest. A review of the scientific literature published in 2019. Seattle: U.S. Natl. Mar. Fish. Serv., 46 p.  
<https://doi.org/10.25923/jke5-c307>
- Slaney T.L., Hyatt K.D., Northcote T.G., Fielden R.J. 1996. Status of anadromous salmon and trout in British Columbia and Yukon // Fisheries. V. 21. № 10. P. 20–35.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1996\)021<0020:SOA SAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1996)021<0020:SOA SAT>2.0.CO;2)

- Slatkin M.* 1985. Rare alleles as indicators of gene flow // Evolution. V. 39. № 1. P. 53–65.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb04079.x>
- Small M.P., McLellan J.G., Loxterman J. et al.* 2007. Fine-scale population structure of rainbow trout in the Spokane River drainage in relation to hatchery stocking and barriers // Trans. Am. Fish. Soc. V. 136. № 2. P. 301–317.  
<https://doi.org/10.1577/T06-037.1>
- Smith B.D., Ward B.R.* 2000. Trends in wild adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) abundance for coastal regions of British Columbia support the variable marine survival hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 2. P. 271–284.  
<https://doi.org/10.1139/f99-254>
- Tessier N., Bernatchez L.* 1999. Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Mol. Ecol. V. 8. № 2. P. 169–179.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00547.x>
- Thompson T.Q., Bellinger M.R., O'Rourke S.M. et al.* 2019. Anthropogenic habitat alteration leads to rapid loss of adaptive variation and restoration potential in wild salmon populations // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 116. № 1. P. 177–186.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1811559115>
- Turner T.F., Wares J.P., Gold J.R.* 2002. Genetic effective size is three orders of magnitude smaller than adult census size in an abundant, estuarine-dependent marine fish (*Sciaenops ocellatus*) // Genetics. V. 162. № 3. P. 1329–1339.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/162.3.1329>
- Twardek W.M., Gagne T.O., Elmer L.K. et al.* 2018. Consequences of catch-and-release angling on the physiology, behaviour and survival of wild steelhead *Oncorhynchus mykiss* in the Bulkley River, British Columbia // Fish. Res. V. 206. P. 235–246.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.05.019>
- Van Doornik D.M., Hess M.A., Johnson M.A. et al.* 2015. Population structure of Willamette River steelhead and the influence of introduced stocks // Trans. Am. Fish. Soc. V. 144. № 1. P. 150–162.  
<https://doi.org/10.1080/00028487.2014.982178>
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. V. 4. № 3. P. 535–538.  
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Vucetich J.A., Waite T.A.* 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics // Conserv. Genet. V. 4. № 5. P. 639–645.  
<https://doi.org/10.1023/A:1025671831349>
- Walter R.P., Aykanat T., Kelly D.W. et al.* 2009. Gene flow increases temporal stability of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations in the Upper Fraser River, British Columbia, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. № 2. P. 167–176.  
<https://doi.org/10.1139/F08-201>
- Waples R.S., Teel D.J.* 1990. Conservation genetics of Pacific salmon I. Temporal changes in allele frequency // Conserv. Biol. V. 4. № 2. P. 144–156.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00103.x>
- Waples R.S., Yokota M.* 2007. Temporal estimates of effective population size in species with overlapping generations // Genetics. V. 175. № 1. P. 219–233.  
<https://doi.org/10.1534/genetics.106.065300>
- Waples R.S., Nammack M., Cochrane J.F., Hutchings J.A.* 2013. A tale of two acts: endangered species listing practices in Canada and the United States // BioScience. V. 63. № 9. P. 723–734.  
<https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.9.8>
- Ward B.R.* 2000. Declivity in steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) recruitment at the Keogh River over the past decade // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 2. P. 298–306.  
<https://doi.org/10.1139/f99-243>
- Wenburg J.K., Olsen J.B., Bentzen P.* 1996. Multiplexed systems of microsatellites for genetic analysis in coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. V. 5. № 4. P. 273–283.
- Westley P.A.H., Quinn T.P., Dittman A.H.* 2013. Rates of straying by hatchery-produced Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) differ among species, life history types, and populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 5. P. 735–746.  
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0536>
- Williamson E.G., Slatkin M.* 1999. Using maximum likelihood to estimate population size from temporal changes in allele frequencies // Genetics. V. 152. № 2. P. 755–761.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/152.2.755>
- Willis S.C., Hess J.E., Fryer J.K. et al.* 2020. Steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) lineages and sexes show variable patterns of association of adult migration timing and age-at-maturity traits with two genomic regions // Evol. Appl. V. 13. № 10. P. 2836–2856.  
<https://doi.org/10.1111/eva.13088>
- Winans G.A., Paquin M.M., Van Doornik D.M.* 2004. Genetic stock identification of steelhead in the Columbia River basin: an evaluation of different molecular markers // N. Am. J. Fish. Manage. V. 24. № 2. P. 672–685.  
<https://doi.org/10.1577/M03-052.1>
- Winans G.A., Allen M.B., Baker J. et al.* 2018. Dam trout: genetic variability in *Oncorhynchus mykiss* above and below barriers in three Columbia River systems prior to restoring migrational access // PLOS ONE. V. 13. № 5. Article e0197571.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197571>
- Wright S.* 1931. Evolution in Mendelian populations // Genetics. V. 16. № 2. P. 97–159.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97>
- Zimmerman M.S., Sloat M.R., Kuzishchin K.V. et al.* 2022. Diversity of life history traits, growth, and lipid storage in migratory variants of steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kamchatka, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 79. № 10. P. 1625–1640.  
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0357>

# MONITORING OF THE POPULATIONS OF THE KAMCHATKAN ANADROMOUS RAINBOW TROUT *PARASALMO MYKISS* (SALMONIDAE), THE RUSSIAN RED LIST SPECIES, IN THE RIVERS OF THE NORTH-WESTERN KAMCHATKA. 1. THE DYNAMICS OF THE GENETIC TRAITS' VARIABILITY

K. V. Kuzishchin<sup>1, 2, \*</sup>, A. V. Semenova<sup>1, 3</sup>, and M. A. Gruzdeva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>3</sup>*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

\*E-mail: KK\_office@mail.ru

The state of populations of the anadromous Kamchatka rainbow trout *Parasalmo mykiss*, the threatened species included into the Russian Red List, have been studied in two rivers in the north-western Kamchatka (Utkholok River and Kvachina River) over a period of more than 25 years. Variability of six microsatellite loci was analyzed: *Ssa197*, *Ssa20.19*, *One103*, *One112*, *Oki10*, and *Ots3*; the POWSIM analysis demonstrated high resolution of the above loci. Genetic diversity indices of the rainbow trout in neighboring rivers are similar and do not differ significantly, but the variability of its average estimates is greater in the larger Utkholok River. Temporal changes in the genetic diversity estimates in different age groups of rainbow trout were also statistically insignificant; in the recent past, these populations of rainbow trout did not experience the bottleneck event. The genetic structure of anadromous rainbow trout in each river is quite stable for more than a quarter of a century (approximately, four to five generations), indicating a fairly high level of genetic exchange between the populations inhabiting the studied streams. No signs of reduction in genetic diversity have been found at microsatellite loci; this reflects their stable state over a long recent period. The analysis of long-term series of genetic traits allows to consider the studied populations of the rainbow trout as a unique unit for biodiversity conservation of the species included into the Red List of the Russian Federation. We suggest to assign them as a “reference cluster of populations of particular importance” and to develop a specialized system of measures aimed at their conservation.

**Keywords:** rainbow trout, natural populations, monitoring, microsatellites, genetic drift, interannual variability, Kamchatka.

УДК 597.584.591.465.1.591.463.11

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ, СОСТОЯНИЕ ГОНАД И УЛЬТРАСТРУКТУРА ГАМЕТ КРАСНОБРЮХОЙ КОЗОБОРОДКИ *UPENEUS JAPONICUS* (MULLIDAE) ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ)

© 2025 г. Н. Г. Емельянова<sup>1</sup>, Д. А. Павлов<sup>1,\*</sup>, Й. Х. Т. Динь<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.01.2025 г.

После доработки 12.03.2025 г.

Принята к публикации 12.03.2025 г.

Приведены данные о биологических показателях рыб, состоянии гонад, ультраструктуре сперматозоидов и оболочек ооцитов краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* зал. Нячанг. Самки крупнее самцов, зависимости их массы тела от длины значимо различаются. Размерный состав ооцитов самок в преднерестовом состоянии свидетельствует о непрерывном типе оогенеза. Порционная плодовитость составляет в среднем 3301 шт. Половой зрелости 50% самок достигают при длине тела по Смитту 104 мм. Яйцевая оболочка представлена однослойной zona radiata и узким хорионом. В овулировавших ооцитах толщина этих структур составляет соответственно 2.0–2.5 и 0.1–0.3 мкм. Головка сперматозоида имеет изгиб на апикальном заострённом конце. Среди остальных исследованных видов семейства Mullidae подобное строение сперматозоидов обнаружено у чернополосой козобородки *U. tragula* и *U. heterospinus*.

**Ключевые слова:** *Upeneus japonicus*, порционная плодовитость, ооциты, сперматозоиды, тип оогенеза, ультраструктура половых клеток, Центральный Вьетнам.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060064

В семействе Mullidae отряда Syngnathiformes род *Upeneus* отличается наибольшим морфологическим и видовым разнообразием. Род распространён в тропической и субтропической зонах Индо-Пацифики и Атлантики. В течение последних лет описано несколько новых видов. В частности, в прибрежных зонах Индийского и тропических водах Тихого океанов три новых вида описаны в течение трёх последних лет. Таким образом, общее число видов в роде *Upeneus* составило 51 (Uiblein et al., 2024). На основе анализа меристических признаков, результатов морфометрии и окраски тела указанные авторы выделяют семь групп (taxonomic species groups), включающих 47 видов. Четыре вида пока

не отнесены к какой-либо группе. Группы *pori* и *japonicus* включают наибольшее число видов (соответственно 12 и 10). Выделение групп предпринято, главным образом, для идентификации видов и в настоящее время не обязательно соответствует молекулярным данным.

Биология большинства видов рода *Upeneus*, включая виды, обладающие высокой численностью и являющиеся объектами рыболовства, остаётся неисследованной. Объект данной работы — краснобрюхая козобородка *U. japonicus*. Этот вид имеет широкое географическое распространение от северной части Японского моря (о. Хоккайдо) и Корейского п-ова на юг

до Филиппин и Индонезии, на запад до Аравии и Южной Африки (Randall et al., 1993; Echreshavi et al., 2022). Является одним из двух (включая японскую зубатую барабулю *Parupeneus spilurus*) представителей семейства Mullidae, достигающих акваторий Дальнего Востока России (южная, западная и центральная части зал. Петра Великого и Южное Приморье) (Маркевич, Баланов, 2012).

Вид ассоциирован с рифами, обитает на глубине 4–200 (обычно 4–90) м. Предпочитает илистые и илисто-песчаные грунты, как правило, держится большими стаями (Соколовский и др., 2011; Uiblein, Gledhill, 2015). По-видимому, выдерживает сравнительно низкие температуры — в зал. Петра Великого ювенильная особь стандартной длиной (*SL*) 49.0 мм отловлена при температуре воды 17.4°C (Маркевич, Баланов, 2012). Повсеместно является объектом локального промысла, обладая ценными вкусовыми качествами и высокой рыночной ценой: в отдельные годы уловы в районе Филиппинских о-вов составляли >13 тыс. т (Промысловые рыбы ..., 2006), в Суэцком заливе Красного моря вид имеет наибольшее экономическое значение (Sabrah, 2006).

Биологические особенности вида описаны фрагментарно и лишь в нескольких регионах. Приведены уравнения зависимости массы тела от его длины, имеются данные о величине гонадосоматического индекса, длине рыб при достижении половой зрелости (Horikawa, Kushida, 1986; Sabrah, 2006, 2007; Froese, Pauly, 2024), состоянии запасов (Hou et al., 2021), численности и распределении личинок (Xu et al., 2022; Chen et al., 2024). Данные по гаметогенезу этого вида отсутствуют, а биология рыб в акватории Вьетнама остаётся неисследованной.

Цель работы — проанализировать биологические характеристики *U. japonicus* зал. Нячанг, включая морфологию гонад, особенности полового созревания и оогенеза, описать ultraструктуры сперматозоидов и оболочек ооцитов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб (169 экз.) приобретали на рыбных рынках г. Нячанг и его окрестностей в марте–апреле 2024 г. В Приморском отделении Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг) проводили биологический анализ и фиксацию фрагментов гонад. Измеряли длину

тела особей: *SL* — от конца рыла до конца чешуйного покрова, по Смитту (*FL*) — до разветви хвостового плавника, общую (*TL*) — до окончания наиболее длинных лучей хвостового плавника. Определяли массу тела, общую (*W*) и без внутренностей (*w*), и массу гонад (*g*). Стадии зрелости гонад оценивали по шестибалльной шкале (Макеева, 1992; Sabrah, 2007). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали по формуле: ГСИ = 100*g/w*. Зависимость массы тела (*W*, г) от его длины (*FL*, см) аппроксимировали, используя степенную функцию (Sparre, Venema, 1998): *W* = *a*(*FL*)<sup>*b*</sup>. Для сравнительного анализа зависимостей длина–масса у самок и самцов значения преобразовывали в натуральные логарифмы. Различия между линейными зависимостями *lnW* от *lnFL* оценивали с применением критерия Фишера. Порционную плодовитость у 17 экз. определили путём подсчёта ооцитов периода созревания в фрагментах яичников массой 0.06–0.08 г и последующего пересчёта на полную массу гонад.

Размерный состав ооцитов исследовали на помешённых в физиологический раствор фрагментах гонад пяти особей. Для получения изображения клеток использовали микроскоп Olympus CKX53 (Япония) с видеокамерой Olympus LC30 (Япония). Диаметр ооцитов (> 50 мкм) измеряли в программе ImageJ (версия 1.54j; <https://imagej.net/ij/>). Для световой микроскопии фрагменты гонад 10 самок и шести самцов фиксировали в жидкости Буэна. Гистологическую обработку проводили общепринятыми методами с окрашиванием гематоксилином–эозином и железным гематоксилином по Гейденгайну и по Маллори (Роскин, Левинсон, 1957).

Для электронной микроскопии использовали фрагменты яичников и семенников семи особей. Фиксатор — смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере (рН 7.4) с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахарозы (1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокиси осмия. Дальнейшую обработку для сканирующей электронной (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) микроскопии проводили общепринятыми методами (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в растровом электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали

в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Статистическую обработку данных проводили в программе GraphPad Prism 8.0.2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Биологические показатели рыб и состояние гонад.* Изученные особи были представлены как неполовозрелыми (стадия зрелости гонад II), так и половозрелыми рыбами (таблица). Их длина ( $FL$ ) составила 75–145 мм, в среднем 102 мм. Ниже приведены соотношения между измерениями длины тела (см) всех особей ( $n = 169$ ).  $SL = 0.943FL - 0.0858$ ,  $R^2 = 0.95$ ;  $TL = 1.032FL + 1.002$ ,  $R^2 = 0.93$ ;  $TL = 1.0517SL + 1.5012$ ,  $R^2 = 0.91$ .

У обоих полов чётко выделяется модальная размерная группа (90–100 мм) (рис. 1). Самки достигают большей средней длины тела, чем самцы (соответственно 105 и 97 мм), медианы значимо различаются (критерий Манна–Уитни:  $p = 0.001$ ).

Зависимость массы тела от его длины аппроксимирована следующими уравнениями (рис. 2). Самки:  $W = 0.0308FL^{2.7381}$ ,  $R^2 = 0.94$ ; самцы:  $W = 0.0557FL^{2.456}$ ,  $R^2 = 0.83$ . В логарифмических координатах зависимости массы от длины между самками и самцами не различаются по наклону прямых ( $p = 0.063$ ), но их смещение друг относительно друга (интерсекты) статистически значимо ( $p = 0.002$ ). При одной и той же длине самки обладают большей массой тела, чем самцы.

Порционная плодовитость ( $BF$ ) варьирует в широких пределах (518–9769 ооцитов) и составляет в среднем 3301 шт. (среднее квадратическое отклонение 2191,  $n = 17$ ). Она повышается с увеличением длины тела ( $FL$ , мм):  $BF = 99.63FL - 8514$ ;  $R^2 = 0.42$ ;  $p = 0.005$ . Половой зрелости 50% самок достигают при длине тела  $FL$  104 мм; все самки становятся половозрелыми по достижении длины 125 мм (рис. 3).

Яичники парные, раздельные, яйцеводы сливаются в каудальной части. Яичники большинства самок II стадии зрелости, остальных — IV ( $n = 12$ ) и IV–V ( $n = 22$ ) стадий зрелости. В яичниках II стадии основная масса

Биологические показатели краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* зал. Нячанг

Показатель	Самки		Самцы
	Стадии зрелости гонад		
	II	IV, IV–V	II ... IV–V
$SL$ , мм	$\frac{70-110}{90(9)}$	$\frac{80-135}{112(13)}$	$\frac{65-120}{91(9)}$
$FL$ , мм	$\frac{80-115}{96(8)}$	$\frac{90-145}{120(12)}$	$\frac{75-130}{97(10)}$
$TL$ , мм	$\frac{90-130}{109(8)}$	$\frac{100-160}{134(13)}$	$\frac{85-150}{110(11)}$
$W$ , г	$\frac{7.6-25.9}{15.4(3.5)}$	$\frac{12.6-50.0}{28.7(8.4)}$	$\frac{7.7-29.3}{15.3(4.4)}$
$w$ , г	$\frac{7.3-25.2}{14.7(3.3)}$	$\frac{11.8-44.2}{27.0(7.5)}$	$\frac{7.5-28.6}{15.0(4.3)}$
$g$ , г	$\frac{0.01-0.12}{0.05(0.04)}$	$\frac{0.20-2.61}{1.09(0.58)}$	$\frac{0.01-0.17}{0.04(0.06)}$
ГСИ, %	$\frac{0.05-0.76}{0.37(0.22)}$	$\frac{1.14-7.99}{4.04(1.72)}$	$\frac{0.06-0.70}{0.28(0.13)}$
Число рыб, экз.	61	34	74

**Примечание.**  $SL$ ,  $FL$ ,  $TL$  — длина тела соответственно стандартная, по Смитту и абсолютная;  $W$ ,  $w$  — масса тела общая и без внутренностей;  $g$  — масса гонад, ГСИ — гонадосоматический индекс. Над чертой — пределы варьирования, под чертой — среднее значение и (в скобках) среднее квадратическое отклонение.

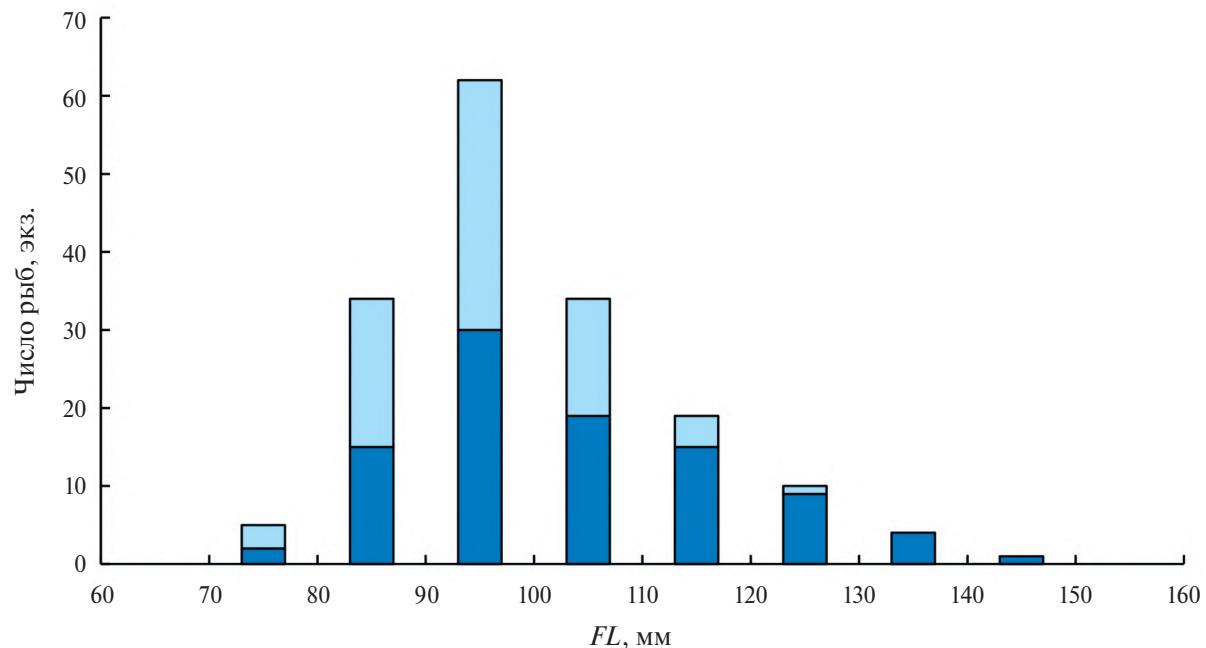


Рис. 1. Распределение особей краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* зал. Нячанг по длине тела по Смитту (FL): (■) — самки,  $n = 95$ ; (□) — самцы,  $n = 74$ .

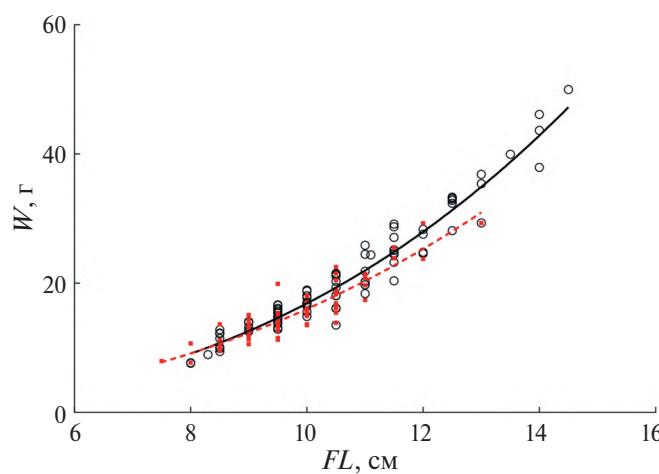


Рис. 2. Зависимость массы тела ( $W$ ) от его длины ( $FL$ ) у самок (○, —) и самцов (●, ---) краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* зал. Нячанг. Число особей см. на рис. 1.

половых клеток — ооциты периода превителлогенеза (рис. 4а). Лишь у двух особей встречаются единичные клетки начала периода вителлогенеза, в цитоплазме которых появились липидные капли и периферические вакуоли — предшественники кортикальных альвеол (рис. 4б). В яичниках IV стадии зрелости присутствуют половые клетки разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза, включая завершившие рост, диаметром 300–350 мкм. В яичниках IV–V стадии зрелости, кроме этих клеток, встречаются

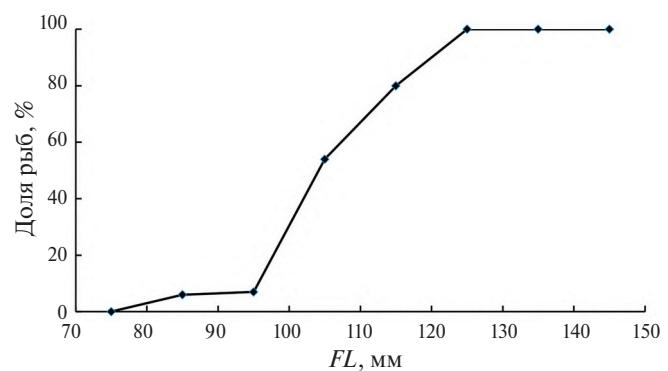
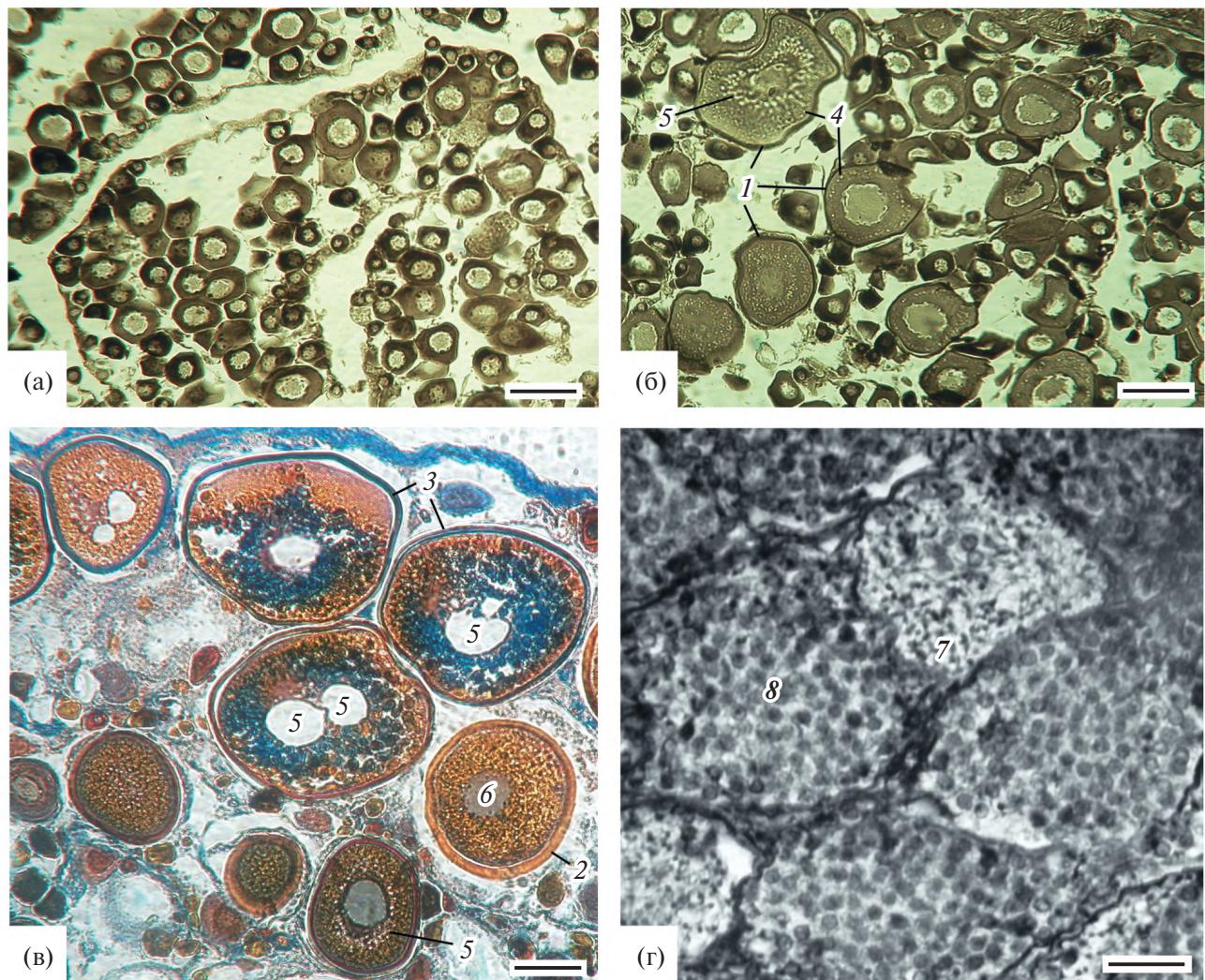


Рис. 3. Доля достигших половую зрелость самок краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* зал. Нячанг в зависимости от длины тела.

ооциты периода созревания (рис. 4в). В ооцитах начала периода созревания диаметром 375–450 (в среднем 446) мкм ( $n = 25$ ) происходит слияние липидных капель с образованием нескольких более крупных и начинается слияние гранул желтка, гидратация цитоплазмы незначительна. Ооциты, близкие к овуляции, в которых завершилось слияние гранул желтка, жировых капель и произошла гидратация цитоплазмы, имеют диаметр 535–784 мкм (640 мкм) ( $n = 58$ ).

Семенники *U. japonicus* удлинённые, как правило, буро-розового цвета, семяпроводы раздельные, сливаются лишь перед генитальным отверстием. В семенниках имеются сперма-



**Рис. 4.** Цитологическое состояние гонад краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus*: а – фрагмент яичника II стадии зрелости, ооциты периода превителлогенеза,  $FL$  83 мм, гонадосоматический индекс (ГСИ) 0.24; б – II–III стадия зрелости, имеются ооциты начала периода вителлогенеза,  $FL$  105 мм, ГСИ 0.54; в – IV–V стадия зрелости, присутствуют ооциты периода созревания,  $FL$  120 мм, ГСИ 5.30; г – фрагмент семенника,  $FL$  120 мм, ГСИ 0.39. 1 – ооциты начала периода вителлогенеза, 2 – заполненный желтком ооцит, 3 – ооциты периода созревания, 4 – вакуоли – предшественники кортикальных альвеол, 5 – липидные капли, 6 – ядро, 7 – сперматозоиды, 8 – сперматогонии. Масштаб, мкм: а–в – 100, г – 20.

тозоиды, расположенные в дистальных частях семенных канальцев, и клетки более ранних периодов сперматогенеза (рис. 4г).

Распределение ооцитов в яичнике IV–V стадии зрелости по диаметру свидетельствует о численном преобладании младших возрастных групп и наличии клеток промежуточного размера между превителлогенными и максимальными вителлогенными. Между ооцитами начала периода созревания и близкими к овуляции отсутствуют клетки двух размерных групп (рис. 5).

**Ультраструктура оболочки ооцитов.** Поверхность овулировавших ооцитов прободена округлыми порами, образовавшимися после сокращения микро- и макроворсинок в процессе завершающих фаз созревания перед овуляцией (рис. 6а). Диаметр пор составляет 0.02–0.28 (в среднем 0.16) мкм ( $n = 104$ ), расстояние между порами 0.38–2.15 (0.89) мкм ( $n = 165$ ).

В ооцитах диаметром ~300–350 мкм в конце периода вителлогенеза оболочка представлена zona radiata и слабо выраженным хорионом. Zona radiata толщиной ~4.0–5.0 мкм состоит из гомо-

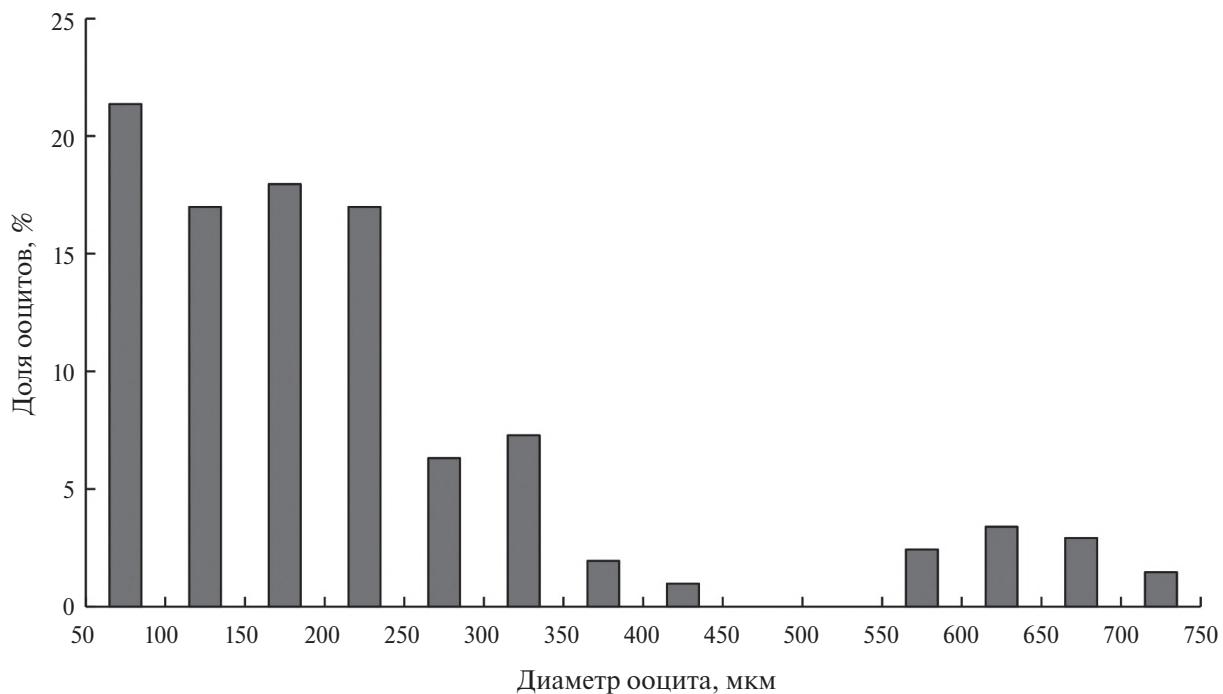


Рис. 5. Распределение ооцитов краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* FL 115 мм (гонадосоматический индекс 6.59, стадия зрелости яичника IV–V) по диаметру ( $n = 206$ ).

генного вещества средней электронной плотности. В нём различимы пять–шесть несколько более электронно-плотных полос, чередующихся с менее плотными. Ширина их может несколько различаться и иногда они почти незаметны. В zona radiata вителлогененных ооцитов хорошо выражены канальцы, в которых расположены макро- и микроворсинки. Над внешней частью zona radiata имеется узкий наружный слой — хорион — шириной 0.3–0.5 мкм, характеризующийся высокой электронной плотностью в его периферической части и низкой в остальной (рис. 6б). У овулировавших ооцитов ширина zona radiata составляет ~ 2.0–2.5 мкм. Канальцы значительно менее выражены. Хорион имеет вид очень узкого рыхлого слоя шириной 0.1–0.3 мкм (рис. 6в).

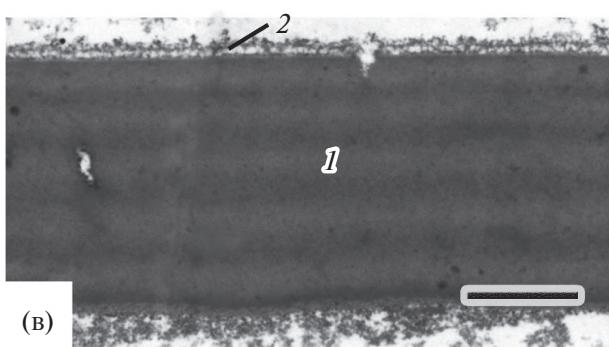
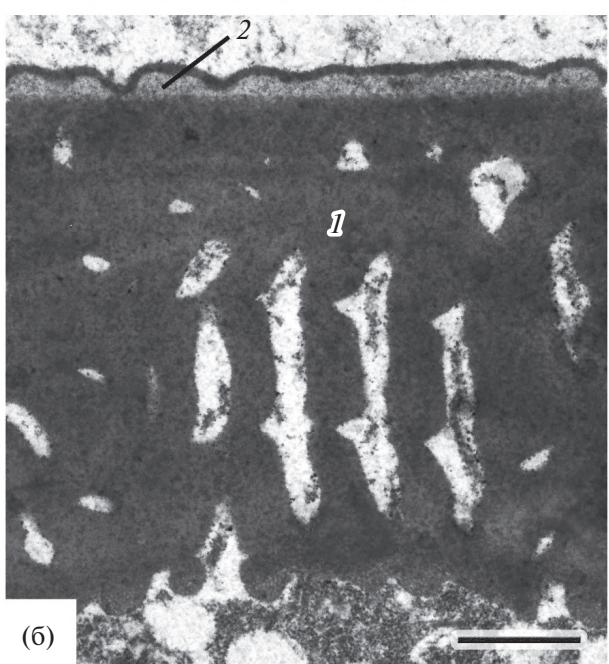
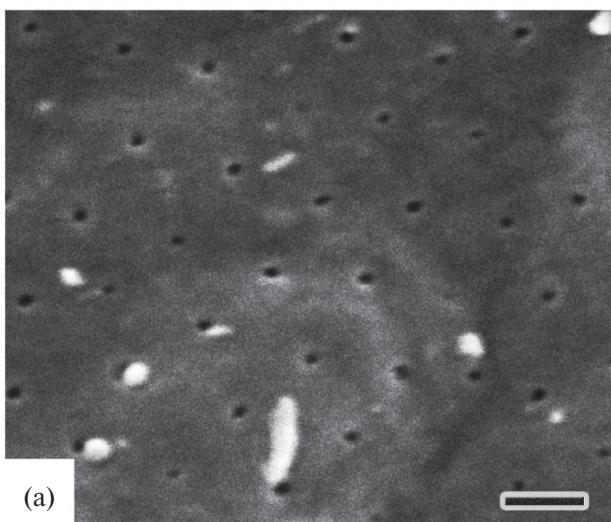
**Ультраструктура сперматозоида.** Головка сперматозоида имеет заострённый изгиб на апикальном, более узком конце и значительно более широкую дистальную часть. Хроматиновый материал головки плотно упакован. В основании головки начинается очень глубокий внутриядерный канал, входящий в её апикальную часть. В нём расположены центриолярный комплекс и базальная часть жгутика.

Проксимальная центриоль локализуется над дистальной коаксиально, но обычно она видна

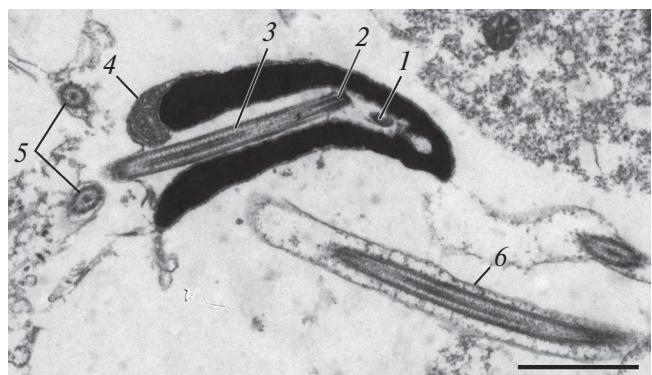
в виде небольшой полоски, расположенной на некотором расстоянии и чуть сбоку от дистальной центриоли. В цитоплазме средней части на продольных срезах имеется одно сечение митохондрий (рис. 7). Аксонема жгутика — классической схемы и состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных, все они электронно-прозрачны. Цитоплазматический чехол аксонемы имеет неодинаковую ширину в разных участках.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные самки *U. japonicus* крупнее самцов, максимальная длина тела FL составила 14.5 см (самка IV–V стадии зрелости). Предельные размеры особей этого вида (TL 19.8 см, FL ~18.2 см) отмечены в Суэцком заливе Красного моря, Египет (Sabrah, 2006), а также (SL 16.2 см, FL ~17.3 см) в северной части Южно-Китайского моря в зал. Бэйбу, Южный Китай (Wang et al., 2011); максимальная длина (TL 28.0 см), приведённая Яги с соавторами (Yagi et al., 2015) для популяции Восточно-Китайского моря, по-видимому, является ошибочной. Коэффициент  $b$  зависимости длина–масса тела у обоих полов *U. japonicus* зал. Нячанг составил 2.718; в Суэцком заливе Красного моря у особей, достигающих большего размера, — 3.078



**Рис. 6.** Ультраструктура яйцевых оболочек краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus*: а — поверхность овулировавшего ооцита; б, в — фрагмент оболочки ооцита конца периода вителлогенеза (б) и овулировавшего ооцита (в). 1 — zona radiata, 2 — хорион. Масштаб: 1 мкм.



**Рис. 7.** Ультраструктура сперматозоида краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus*: 1, 2 — проксиимальная и дистальная центриоли; 3 — аксонема, 4 — митохондрия в средней части сперматозоида, 5 — поперечные срезы жгутиков, 6 — продольный срез фрагмента жгутика. Масштаб: 1 мкм.

(Sabrah, 2006), в Малайзии, Китае и Японии — 2.940–3.220 (Froese, Pauly, 2024). Региональная вариабельность коэффициента *b* может быть связана как с особенностями жизненного цикла особей в специфических условиях среды, так и с физиологическим состоянием рыб во время сбоя материала (Pauly, 1984; Weatherley, Gill, 1987; Cherif et al., 2007). В настоящее время оценка причин различий значений коэффициента не представляется возможной.

В Суэцком заливе Красного моря ГСИ (рассчитан по отношению к общей массе тела, в русскоязычной литературе именуется коэффициентом зрелости) самок и самцов *U. japonicus* достигает максимальных значений (в среднем соответственно ~1.8 и ~1.2%) к началу размножения в мае (Sabrah, 2007). По нашим данным, значения этого коэффициента, рассчитанные таким же способом, составляют в среднем соответственно 3.7 и 0.3%. Сравнительно низкие значения ГСИ самок во время размножения (5.0–7.5%) отмечены у *U. pori* Средиземного моря (İşmen, 2006; Ramadan, El-Halfawy, 2014), а также (~3–4%) у этого же вида и *U. guttatus* в Суэцком заливе Красного моря (Sabrah et al., 2017). Низкие значения ГСИ свидетельствуют о порционном икрометании (Макеева, 1992; Овен, 2004).

Порционная плодовитость *U. japonicus* зал. Нячанг, составившая в среднем 3301 шт., зависит от размера и физиологического состояния самок. Данные по порционной плодовитости этого вида в литературе отсутствуют, а плодовитость, включающая подсчёт всех клеток (потенциальная плодовитость), у половозрелых самок

массой 20–71 г. из акватории Красного моря составляет 19398–74933 шт. (Sabrah, 2007).

По нашим данным, 50 и 100% самок *U. japonicus* достигают половой зрелости при *FL* 10.4 и 12.5 см. В Суэцком канале Красного моря самки этого вида созревают по достижении меньшей длины тела — соответственно *TL* 9.8 и 12.0 см (*FL* ~8.5 и ~10.7 см) (Sabrah, 2007). В акватории у Юго-Западной Японии *U. japonicus* (= *U. bensasi*) достигает половой зрелости при *TL* 11.0 см (*FL* ~9.7 см) (Horikawa, Kushida, 1986). Изменчивость размеров при наступлении половой зрелости может быть связана с особенностями онтогенеза рыб в разных температурных условиях (Jin et al., 2020). Пресс рыболовства часто приводит к более раннему созреванию особей (Rochet, Marty, 2016), но этот фактор сложно оценить, учитывая отсутствие статистики уловов *U. japonicus* в пределах ареала, включая популяцию зал. Нячанг.

Распределение ооцитов по диаметру в яичниках *U. japonicus* IV–V стадии зрелости свидетельствует о непрерывном типе оогенеза. Как известно, такой тип оогенеза характеризуется преобладанием ооцитов меньшего диаметра и наличием клеток всех размерных групп между превителлогенными и завершившими рост вителлогенными. (Götting, 1961; Овен, 2004). Существенно отличаются по диаметру лишь ооциты, готовящиеся к овуляции, в связи с чем между ними и ооцитами, завершившими вителлогенез и находящимися в самом начале периода созревания, отсутствуют клетки двух размерных групп. В марте–апреле большинство половозрелых самок *U. japonicus* зал. Нячанг находились в состоянии нереста или преднерестовом. Не исключено, что в южной части Центрального Вьетнама этот вид размножается на протяжении всего года. Ранее это было отмечено у других представителей рода *Upeneus* — чернополосой козобородки *U. tragula* и *U. heterospinus* (второй вид ранее идентифицирован как *U. margaretha*) (Pavlov et al., 2014; Pavlov, Емельянова, 2016)<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Вид *U. margaretha* впервые описан из западной части Индийского океана (Uiblein, Heemstra, 2010). Представители близкого вида с предварительным названием *U. margaretha* или *U. cf. margaretha* широко распространены в прибрежной зоне Вьетнама (Емельянова, Павлов, 2014; Павлов, Емельянова, 2016). Впоследствии особи, распространённые от Южной Индонезии до Сингапура, Сиамского залива, Вьетнама, Центральных Филиппин, Южного Китая, Тайваня и Южной Японии выделены в новый вид *U. heterospinus* Uiblein et Pavlov (Uiblein et al., 2019).

Диаметр близких к овуляции ооцитов *U. japonicus*, по нашим данным, составляет 535–784 (в среднем 640) мкм (*n* = 58). Диаметр овулировавших ооцитов *U. heterospinus* равен 680–880 (770) мкм (Павлов, Емельянова, 2016). Близкие значения (640–780 мкм) приведены для развивающихся яиц *U. japonicus* (= *U. bensasi*), имеющих чрезвычайно узкое перивителлинное пространство (Ikeda, Mito, 1988).

Диаметр пор на оболочке ооцита *U. japonicus* составляет в среднем 0.16 мкм и не отличается от этого показателя у *U. heterospinus* (0.17 мкм) и *U. tragula* (0.16 мкм) (Емельянова, Павлов, 2014). Расстояние между порами у *U. japonicus* (в среднем 0.89 мкм) существенно меньше, чем у двух указанных видов (в среднем 1.19 мкм), что может быть связано с разным диаметром ооцитов.

Ультраструктура яйцевой оболочки ооцита *U. japonicus* включает однослоиную *zona radiata* и узкий хорион. Близкая морфология оболочки описана у других представителей Mullidae родов *Parupeneus* и *Upeneus* (Емельянова, Павлов, 2014; Емельянова и др., 2024). Толщина оболочки овулировавших ооцитов *U. japonicus* в результате их гидратации становится тоньше сравнительно с таковыми конца вителлогенеза, несколько изменяется её тонкая морфология, что отмечено и у других видов рыб (Berois et al., 2011; Fahmy et al., 2020; Takeuchi et al., 2021). Ультраструктура оболочки ооцитов и её поверхности может в определённой мере служить таксономическим признаком для икры пресноводных и морских видов рыб (Li et al., 2000; Chen et al., 2007; Choi et al., 2023).

Ультраструктура сперматозоидов *U. japonicus* сходна с таковой у *U. tragula* и *U. heterospinus* (Емельянова, Павлов, 2014). У этих трёх видов головка сперматозоида имеет необычную форму с изогнутой апикальной частью. Форма головки сперматозоида *U. sulphureus* существенно отличается — головка уплощена, а со стороны уплощения апикальный конец лишь слегка заострён (Емельянова, Павлов, 2020). Межвидовая изменчивость морфологии сперматозоидов подтверждается молекулярными данными. *U. tragula*, *U. heterospinus* и *U. japonicus* — близкие виды (Uiblein et al., 2020). Они входят в кладу, которая насчитывает по меньшей мере 23 вида и является сестринской по отношению к кладе, включающей жёлтую козобородку *U. sulphureus* (Nash et al., 2022; Luo et al., 2024). Изогнутая апикальная часть головки сперматозоида является

синапоморфией, уникальной для представителей семейства *Mullidae*. Можно предположить, что исследование ультраструктуры сперматозоидов остальных видов позволит внести уточнения в их филогенетические взаимоотношения.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны за содействие при проведении работ во Вьетнаме содиректорам Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра Н.Л. Филичеву и Нгуен Ну Тхань Хынгу. Исследования ультраструктуры гамет (СЭМ и ТЭМ) выполнены в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. Благодарим её заведующего Г.Н. Давидовича и всех сотрудников этой лаборатории за отличную организацию при проведении работ.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ и при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, проект “Эколан Э-3.1, задача 12”.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Рыбы для исследования приобретены на рыбных рынках уже умерщвленными. Одобрение комиссии по биоэтике не требуется.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Емельянова Н.Г., Павлов Д.А.* 2014. Ультраструктура гамет двух видов рода *Upeneus* (Mullidae) Южно-Китайского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 352–358.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875214030023>

*Емельянова Н.Г., Павлов Д.А.* 2020. Морфология сперматозоидов рыб семейства Mullidae: *Upeneus sulphureus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 1. С. 74–81.  
<https://doi.org/10.31857/S004287522001004X>

*Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Дин Тхи Хай Йен.* 2024. Репродуктивные показатели и ультраструктура половых клеток *Parupeneus heptacanthus* (Mullidae) при-

брежной зоны г. Нячанг (Вьетнам) // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 4. С. 480–490.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875224040111>

*Макеева А.П.* 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.

*Маркевич А.И., Баланов А.А.* 2012. Описание редкой для российских вод краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* (Mullidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 718–722.

*Овен Л.С.* 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.

*Павлов Д.А., Емельянова Н.Г.* 2016. Особенности размножения *Upeneus margarethae* (Mullidae) — вида, впервые обнаруженного в прибрежной зоне Вьетнама // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 474–486.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875216040135>

Промысловые рыбы России. 2006. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО, 656 с.

*Роскин Г.И., Левинсон Л.Б.* 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.

*Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.* 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.

*Укли Б.* 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.

*Berois N., Arezo M.J., Papa N.G.* 2011. Gamete interactions in teleost fish: the egg envelope. Basic studies and perspectives as environmental biomonitor // Biol. Res. V. 44. № 2. P. 119–124.  
<https://doi.org/10.4067/S0716-97602011000200002>

*Chen C.H., Wu C.C., Shao K.T., Yang J.S.* 2007. Chorion microstructure for identifying five fish eggs of Apogonidae // J. Fish Biol. V. 71. № 3. P. 913–919.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01527.x>

*Chen L.-C., Hu C.-W., Weng J.-S. et al.* 2024. Variations in the abundance, biodiversity, and assemblage structure of larval fish in the restricted waters of the Wang-an light fishery off Penghu, Taiwan // J. Mar. Sci. Eng. V. 12. № 8. Article 1434.  
<https://doi.org/10.3390/jmse12081434>

*Cherif M., Zarrad R., Gharbi H. et al.* 2007. Some biological parameters of the red mullet, *Mullus barbatus* L., 1758, from the Gulf of Tunis // Acta Adriat. V. 48. № 2. P. 131–144.

*Choi S.J., Yun S.W., Park J.Y.* 2023. Comparative morphology of the zona radiata in oocytes of Korean bitterlings from the genera *Rhodeus*, and *Acheilognathus* (Cyprinidae) // J. Ichthyol. V. 63. № 4. P. 781–787.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945223040021>

*Echreshavi S., Esmaeili H.R., Al Jufaili S.M.* 2022. Goatfishes of the world: an updated list of taxonomy, distribution and conservation status (Teleostei: Mullidae) // Fish Taxa. V. 23. P. 1–29.

- Fahmy A.F., El-Greisy Z.A., Moharram S.G. 2020. Impact of hormonal manipulation on egg quality of *Diplodus sargus*: comparative ultrastructural changes // AACL Bioflux. V. 13. № 5. P. 2664–2675.
- Froese R., Pauly D. (Eds.). 2024. FishBase. World Wide Web electronic publication ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 10/2024).
- Götting K.J. 1961. Beitrage zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeits-bestimmung bei marinen Teleosteern // Helgoländ. Wiss. Meer. V. 8. № 1. P. 1–41.  
<https://doi.org/10.1007/BF01609945>
- Horikawa H., Kishida K. 1986. Reproductive cycle, growth and migration of red mullet, *Upeneus bensasi* in Tosa Bay, South-Western Japan // Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab. № 20. P. 39–57.
- Hou G., Zhang H., Wang J. et al. 2021. Stock assessment of 19 Perciformes in the Beibu Gulf, China, using a length-based Bayesian biomass method // Front. Mar. Sci. V. 8. Article 731837.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.731837>
- Ikeda T., Mito S. 1988. Pelagic fish eggs // An atlas of the early stage fishes in Japan. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 999–1083.
- İşmen A. 2006. Growth and reproduction of Por's goatfish (*Upeneus pori* Ben-Tuvia & Golani, 1989) in İskenderun Bay, the eastern Mediterranean // Turk. J. Zool. V. 30. № 1. P. 91–98.
- Jin Y., Liu Z.-l., Yan L.-p. et al. 2020. Maturity of hairtail varies with latitude and environment in the East China Sea // Mar. Coast. Fish. V. 12. № 6. P. 395–403.  
<https://doi.org/10.1002/mcf2.10132>
- Li Y.H., Wu C.C., Yang J.S. 2000. Comparative ultrastructural studies of the zona radiata of marine fish eggs in three genera in Perciformes // J. Fish Biol. V. 56. № 3. P. 615–621.  
<https://doi.org/10.1006/jfbi.1999.1178>
- Luo Z., Yi M., Yang X. et al. 2024. Mitochondrial genome analysis reveals phylogenetic insights and gene rearrangements in *Parupeneus* (Syngnathiformes: Mullidae) // Front. Mar. Sci. V. 11. Article 1395579.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1395579>
- Nash C.M., Lungstrom L.L., Hughes L.C., Westneat M.W. 2022. Phylogenomics and body shape morphometrics reveal recent diversification in the goatfishes (Syngnatharia: Mullidae) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 177. Article 107616.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107616>
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Luong Thi Bich Thuan, Vo Thi Ha. 2014. Reproduction of freckled goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the coastal zone of Vietnam // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 893–904.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945214100129>
- Pauly D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators // ICLARM Stud. Rev. V. 8. 325 p.
- Ramadan M.A., El-Halfawy M.M. 2014. Ovarian maturation and spawning season of Por's goatfish *Upeneus pori* (Mullidae) from Mediterranean Sea, Egypt // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 905–912.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945214100154>
- Randall J.E., Bauchot M.L., Guézé P. 1993. *Upeneus japonicus* (Houttuyn), a senior synonym of the Japanese goatfish *U. bensasi* (Temminck et Schlegel) // Jpn. J. Ichthyol. V. 40. № 3. P. 301–305.  
<https://doi.org/10.1136/jji1950.40.301>
- Rochet M.-J., Marty L. 2016. Effects of fishing on the population // Fish reproductive biology: implications for assessment and management. Oxford: Blackwell Publ. P. 188–225.  
<https://doi.org/10.1002/9781118752739.ch4>
- Sabrah M.M. 2006. Population dynamics *Upeneus japonicus* (Houttuyn, 1782), family: Mullidae, from the Gulf of Suez, Red Sea, Egypt // Egypt. J. Aquat. Res. V. 32. № 1. P. 334–345.
- Sabrah M.M. 2007. Some biological aspects of the red mullet, *Upeneus japonicus* (Houttuyn, 1782), from the Gulf of Suez, Red Sea, Egypt // Egypt. J. Aquat. Res. V. 33. № 2. P. 222–234.
- Sabrah M.M., Heneish R.A., Alwany M.E. et al. 2017. Sexual maturity, spawning activity, sex ratio and fecundity of two Mullidae species dwelling the Gulf of Suez, Red Sea // Egypt. J. Aquat. Res. V. 43. № 1. P. 83–91.  
<https://doi.org/10.1016/j.ejar.2016.04.007>
- Sparre P., Venema C.S. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Pt. I: Manual // FAO Fish. Tech. Pap. Rev. № 306/1. Rev. 2. 407 p.
- Takeuchi A., Higuchi T., Watanabe S. et al. 2021. Several possible spawning sites of the Japanese eel determined from collections of their eggs and preleptocephali // Fish. Sci. V. 87. № 3. P. 339–352.  
<https://doi.org/10.1007/s12562-021-01519-4>
- Uiblein F., Gledhill D.C. 2015. A new goatfish of the genus *Upeneus* (Mullidae) from Australia and Vanuatu, with inter- and intraspecific comparisons // Mar. Biol. Res. V. 11. № 5. P. 475–491.  
<https://doi.org/10.1080/17451000.2014.958088>
- Uiblein F., Heemstra P.C. 2010. A taxonomic review of the Western Indian goatfishes of the genus *Upeneus* (Family Mullidae), with descriptions of four new species // Smithiana Bull. V. 11. P. 35–71.
- Uiblein F., Gledhill D.C., Pavlov D.A. et al. 2019. Three new goatfishes of the genus *Upeneus* (Mullidae) from the Indo-Pacific, with a redescription of colour patterns in *U. margarethae* // Zootaxa. V. 4683. № 2. P. 151–196.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4683.2.1>
- Uiblein F., Gouws G., Lisher M., Malauene B.S. 2020. *Upeneus floros*, a new goatfish from South Africa and Mozambique, with updated taxonomic accounts for *U. guttatus* and *U. pori* and a key to Western Indian Ocean *Upeneus* species (Mullidae) // Zootaxa. V. 4834. № 4. P. 523–555.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4834.4.3>

- Uiblein F., Williams J.T., Bailly N. et al.* 2024. Four new goatfishes (*Upeneus*, Mullidae, Mulliformes) from the Asian Indo-Pacific with a list of valid goatfish species and remarks on goatfish diversity // *Cybium*. V. 48. № 2. P. 135–160.  
<https://doi.org/10.26028/cybium/2024-001>
- Wang X.H., Qiu Y.S., Zhu G.P. et al.* 2011. Length-weight relationships of 69 fishes in the Beibu Gulf, northern South China Sea // *J. Appl. Ichthyol.* V. 27. № 3. P. 959–961.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01624.x>
- Weatherley A.H., Gill H.S.* 1987. The biology of fish growth. London: Acad. Press, 443 p.
- Xu M., Liu Z., Wang Y. et al.* 2022. Larval spatiotemporal distribution of six fish species: implications for sustainable fisheries management in the East China Sea // *Sustainability*. V. 14. № 22. Article 14826.  
<https://doi.org/10.3390/su142214826>
- Yagi M., Yamada M., Shimoda M. et al.* 2015. Length-weight relationships of 22 fish species from the East China Sea // *J. Appl. Ichthyol.* № 31. № 1. P. 252–254.  
<https://doi.org/10.1111/jai.12648>

## **BIOLOGICAL PARAMETERS, GONADAL STATE, AND GAMETE ULTRASTRUCTURE OF JAPANESE GOATFISH *UPENEUS JAPONICUS* (MULLIDAE) FROM NHA TRANG BAY (CENTRAL VIETNAM)**

**N. G. Emel'yanova<sup>1</sup>, D. A. Pavlov<sup>1,\*</sup>, and Y. H. T. Dinh<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

<sup>2</sup>*Coastal Branch, Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam*

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Biological parameters of the fish, gonadal state, and ultrastructure of oocyte envelopes and spermatozoa have been studied in Japanese goatfish *Upeneus japonicus* from Nha Trang Bay. The females are larger than the males: their body length–body weight ratios are significantly different. The ovarian state indicates continuous oogenesis. The average batch fecundity is 3301 oocytes. The females (50% of the fish) reach sexual maturity at a fork length of 104 mm. The egg envelope includes a single-layer zona radiata and a chorion. In the ovulated oocytes, their thickness is 2.0–2.5 and 0.1–0.3 µm, respectively. The spermatozoon head has a pointed bend in its apical sharpened part. Among other studied species of the family Mullidae, a similar spermatozoon structure is observed in *U. tragula* and *U. heterospinus*.

**Keywords:** *Upeneus japonicus*, batch fecundity, oocytes, spermatozoa, oogenesis, ultrastructure of sex cells, Central Vietnam.

УДК: 597.21.576.895.122(470.23)(282.247.2)

## ЗАРАЖЁННОСТЬ РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) ДИГЕНЕЕЙ *DIPLOSTOMUM PETROMYZIFLUVIATILIS* (DIPLOSTOMIDAE) В НЕКОТОРЫХ РЕКАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2025 г. Д. А. Матач<sup>1</sup>, Н. В. Полякова<sup>2</sup>, А. Д. Лянгузова<sup>1,3</sup>, Д. Ю. Крупенко<sup>1</sup>, В. А. Крапивин<sup>1</sup>, А. А. Миролюбов<sup>1,3</sup>, А. С. Генельт-Яновская<sup>4</sup>, А. В. Кучерявый<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет — СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup>Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup>Экстерский университет, Департамент наук о земле и окружающей среде, Пенрин, Корнуолл, Великобритания

\*E-mail: scolopendra@bk.ru

Поступила в редакцию 04.03.2025 г.

После доработки 14.05.2025 г.

Принята к публикации 19.05.2025 г.

Значительные различия уровня заражения дигенеей *Diplostomum petromyzifluviatilis* выявлены между личинками речной миноги *Lampetra fluviatilis* из их типичных местообитаний в нескольких реках Ленинградской области. В реках, в которых преобладают производители миног с анадромной жизненной стратегией (Чёрная и Систа), уровень заражения личинок был высоким. В реках с преобладанием миног с резидентной стратегией (Каменка и Серебристая) заражённые личинки не обнаружены. Предположительно такое различие связано с разным устройством экосистем изученных рек.

**Ключевые слова:** сравнительная паразитология, локализация метацеркарий, личинки миноги, жизненные стратегии.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060079

Широко распространённая на северо-западе России речная минога *Lampetra fluviatilis* (Кудерский, 2007) в ходе жизненного цикла может реализовывать различные жизненные стратегии — от паразитической анадромной до непаразитической пресноводной (резидентной). Первые этапы любого варианта стратегий у разных видов и экологических форм миног начинаются в реках и ручьях на галечниково-песчаных грунтах перекатов, куда производители откладывают икру. Вскоре после вылупления и перехода на экзогенное питание личинки миног расселяются по речной системе в более подходящие для них биотопы и после 4–5 лет развития претерпевают метаморфоз, который продолжается

~ 6–10 мес. (Hardisty, 1961; Hardisty, Huggins, 1970; Goodwin et al., 2008; Docker, 2009; Павлов и др., 2014; Kirillova et al., 2016; Звездин и др., 2017; Юрчак, Полякова, 2019; Moser et al., 2019). У резидентных миног метаморфоз заканчивается появлением непитающейся постметаморфной особи, которая созревает и размножается следующей весной или в начале лета. У паразитических мигрирующих (анадромных или озёрных) особей за метаморфозом следует стадия нагула, для реализации которой миноги скатываются из реки в крупный нагульный водоём, в котором они обитают, питаясь тканями рыб (Docker, 2009). Через 0.5–4.0 года миноги возвращаются в реки, созревают и нерестятся. Вскоре после

нереста миноги всех форм погибают (Берг, 1948; Bergstedt, Swink, 1995; Hardisty, 2006).

Нужно отметить, что некоторые исследователи выделяют резидентную форму речной миноги как отдельный вид — ручьевая минога *L. planeri*. Мы считаем, что обе экологические формы, так же как в случае с тихоокеанской миногой *Lethenteron camtschaticum* (Makhrov et al., 2013), относятся к одному виду (Махров, Попов, 2015; Шилин, 2017), а выбор жизненной стратегии не является врождённым и осуществляется на протяжении онтогенеза под влиянием множества факторов, таких как устройство и зарегулированность водных систем, их динамика; разнообразие и продуктивность биотопов (Kucheryavyy et al., 2016). Предположительно, одним из таких факторов может быть влияние паразитов, но у миног этот вопрос остаётся неизученным.

Паразитофауна речной миноги северо-запада России представлена в основном нематодами (*Nematoda*) и плоскими червями (*Platyhelminthes*) (Шульман, 1957; Евсеева, 2007). Среди них особый интерес вызывают метацеркарии дигенеи *Diplostomum petromyzifluviatilis* (Digenea: Diplostomidae). Миноги выступают в роли второго промежуточного хозяина этого паразита (Sweeting, 1976; Шигин, 1986; Евсеева, 2007). Долгое время полагали, что *D. petromyzifluviatilis* является специфичным паразитом круглоротых на данной стадии развития и этим отличается от других представителей рода *Diplostomum* (Шигин, 1986). Однако недавно с использованием молекулярно-генетических методов было показано, что метацеркарии *D. petromyzifluviatilis* из миног конспецифичны таковым *Diplostomum* sp. (Lineage 4 — по: Blasco-Costa et al., 2014) из трёхглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и речного окуня *Perca fluviatilis* (Lebedeva et al., 2022). Единственным подтверждённым на данный момент первым промежуточным хозяином *D. petromyzifluviatilis* служат брюхоногие моллюски *Ampullaceana balthica* (Gastropoda: Lymnaeidae), в которых развиваются партеногенетические поколения паразита — спороцисты (Lebedeva et al., 2022). Из спороцист формируются расселительные личинки (церкарии), которые покидают моллюска, выходят во внешнюю среду и проникают в организм второго промежуточного хозяина. После проникновения церкарии мигрируют к месту окончательной локализации (у речной миноги это желудочки мозга), в котором превращаются в инвазионных метацеркарий. Метацеркарии могут продолжительное время пребывать в покоящемся состоянии, пока заражённая минога не будет съедена окончательным хозяином, в пищеварительной системе которого развивается взрослая гермафродитная особь паразита (марита). Естественные окончательные хозяева *D. petromyzifluviatilis* неизвестны, однако в экспериментальных условиях удавалось получить марит в иммуносупрессированных утятках кряквы *Anas platyrhynchos*, домовых мышах *Mus musculus* и цыплятах банкивской джунглевой курицы *Gallus gallus* (Sweeting, 1976; Шигин, 1993). Окончательными хозяевами других представителей рода *Diplostomum* выступают рыбоядные птицы и, возможно, млекопитающие (Schwelm et al., 2021; Achatz et al., 2022).

Имеющиеся в литературе данные по заражённости речной миноги *D. petromyzifluviatilis* отрывочны (Гецевичюте, 1974; Евсеева, 2007; Lebedeva et al., 2022; Приложение 1), а её сравнения для различных рек отсутствуют. В рамках нашей работы мы изучили и сравнили заражённость мозга миног метацеркариями *D. petromyzifluviatilis* в реках Ленинградской области, в которых преобладают миноги, реализующие тот или иной тип жизненной стратегии, а также некоторые экологические параметры этих рек, которые могут влиять на показатели инвазии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

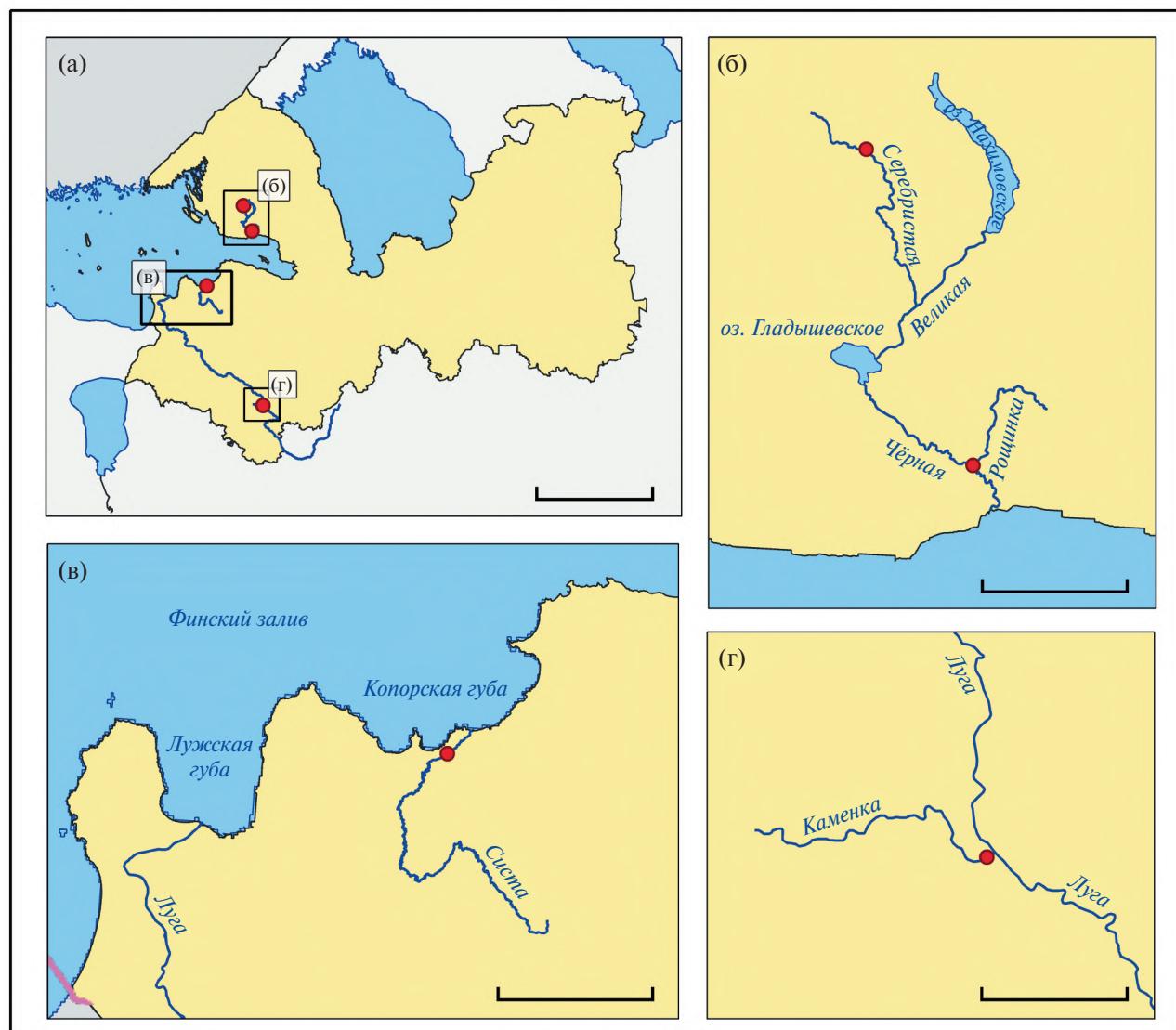
*Район работ.* Материал (табл. 1) собран на малых реках Ленинградской области (рис. 1) в личиночных ложах — типичных местообитаниях личинок миног (Nazarov et al., 2016; Полякова и др., 2022) — и в местах нереста, на которых сотрудники лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН проводят многолетние исследования биологии и экологии речной миноги. Общие сведения о реках брали из открытых источников ([https://cdn.sbor.ru/Files/file/tom\\_1\\_ovos\\_mol\\_sooruzhenie\\_ri\\_1.pdf](https://cdn.sbor.ru/Files/file/tom_1_ovos_mol_sooruzhenie_ri_1.pdf); [https://nord-west-water.ru/upload/skiovo/luga\\_132/skiovo\\_luga\\_132\\_book\\_1.pdf](https://nord-west-water.ru/upload/skiovo/luga_132/skiovo_luga_132_book_1.pdf)).

Характеристика и типизация биотопов в реках Каменка, Серебристая и Чёрная, обсуждаемых в этой работе, приведены в статье Поляковой с соавторами (2024). В 2022 г. в р. Систа был проведён аналогичный набор исследований биотопа — в мае, июле и октябре определены фракционный состав грунтов (Methods ..., 2013) и доминирующие группы бентосных организмов (Методические ..., 1983; Определитель ...,

**Таблица 1.** Места, сроки сбора и характеристика исследованных особей речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Река	Месяц, год	Стадия онтогенеза	<i>n</i> , экз.	<i>TL</i> , мм
Чёрная	X, 2020	Личинки	41	31–84
		Метаморфные особи	76	93–147
Систа	V, 2021	Личинки	20	62–123
	X, 2022	То же	6	40–101
Каменка	X, 2020	»	38	32–135
	X, 2022	»	19	14–91
	V, 2020	Производители	22	89–129
Серебристая	X, 2022	Личинки	19	33–123

Примечание. *n* — число особей, *TL* — общая длина тела.



**Рис. 1.** Места отлова (●) речной миноги *Lampetra fluviatilis*: а — карта-схема Ленинградской области; б—г — реки: б — Серебристая и Чёрная, в — Систа, г — Каменка. Масштаб, км: а — 100, б — 10, в — 20, г — 5.

2016), в мае и июле — плотность поселения личинок (Полякова и др., 2024). Также в работе использовали сведения из Базы данных “Миноги России” (IEE), Базы данных “Онлайн дневники наблюдений” Зоологического музея Московского государственного университета (<http://ru-birds.ru/>) и данные, опубликованные в Глобальной базе данных по биоразнообразию (GBIF) (<https://www.gbif.org/>).

*Сбор и содержание организмов.* Личинок миног отбирали из проб зообентоса, собранных зубчатым водолазным дночерпателем площадью захвата 0.05 м<sup>2</sup> или сетью Киналёва. Производителей отлавливали сачками и сетью Киналёва во время нереста на первом от места впадения р. Каменка в р. Луга небольшом перекате — несколько ниже по течению от анализируемого в нашей работе местообитания личинок. Методом частотного распределения определяли принадлежность отловленных личинок к размerno-возрастным группам.

Личинок до проведения паразитологического вскрытия содержали в аквариумах с речной водой 1–90 сут для проведения исследований, не связанных с данной работой. Аквариумы были расположены на кафедре зоологии беспозвоночных СПбГУ и в ресурсном центре “Обсерватория экологической безопасности” СПбГУ. Смертность за это время составила 5.6%. Мёртвых особей (все из р. Каменка) на заражённость не проверяли.

*Умерщвление.* Производителей сразу после отлова и личинок после содержания в камеральных условиях усыпляли раствором MS-222 (Rendell-Bhatti et al., 2023) и декапитировали по последнему жаберному отверстию. Производителей после усыпления фиксировали изотоническим раствором формальдегида.

*Вскрытие.* Головной отдел личинок и производителей надрезали с дорсальной стороны, затем удаляли мышцы, оболочки мозга и сосудистое сплетение. Туловища личинок (за исключением личинок, пойманных в р. Систа в мае 2021 г. и метаморфных особей) разрезали, органы полости тела, спинной мозг и мускулатуру сжимали между двух предметных стёкол и просматривали под световым микроскопом Leica DM2500 (“Leica Microsystems”, Китай). В ходе каждого вскрытия подсчитывали обнаруженных паразитов. У метаморфных особей отдельно подсчитывали метацеркарий в IV желудочке и в совокупности в III желудочке и желудочеке

среднего мозга, затем рассчитывали процентное соотношение метацеркарий в этих двух областях желудочковой системы. Совместный подсчёт метацеркарий в III желудочке и желудочеке среднего мозга связан со слабым морфологическим разделением этих отделов и, как следствие, невозможностью точно установить при вскрытии, в каком из желудочеков изначально была локализована метацеркария.

*Гистология.* Для изготовления тотальных препаратов метацеркарий, изъятых из мозга, фиксировали в 70%-ном этаноле, окрашивали квасцовым кармином, дегидратировали и заключали в канадский бальзам. Фотографии тотальных препаратов получены с применением микроскопа Leica DM2500 с камерой Nikon DS-Fi1 (“Nikon”, Япония) и использованием контраста Номарского (Волков, 2012).

Для изготовления гистологических срезов целые головы заражённых личинок миног 2 ч фиксировали в жидкости Ценкера с добавлением 40%-ного раствора формальдегида (1 : 10). Далее образцы 2 ч отмывали в проточной воде, выдерживали 1 ч в растворе йода в 70%-ном этаноле и переводили в 70%-ный этанол. Затем образцы дегидратировали в серии спиртов (этанол и кисилол) возрастающей концентрации и хлороформе, после чего заключали в среду Histomix (“БиоВитрум”, Россия). Срезы толщиной 5 мкм изготавливали в Ресурсном центре “Развитие молекулярных и клеточных технологий” СПбГУ на микротоме Leica RM-2235 (“Leica”, Япония). Окрашивание проводили по Маллори (Иванов и др., 1981). Фотографии срезов получены с применением микроскопа Leica DM2500 с камерой Nikon DS-Fi1.

*Компьютерная микротомография.* Головы личинок миног фиксировали по методу Кремнева с соавторами (Kremnev et al., 2020). Образцы дегидратировали в серии смесей этанола с ацетоном с последующей сушкой методом критической точки на Leica EM CPD300 (“Leica”, Япония). Затем объекты исследовали в Центре коллективного пользования Зоологического института РАН “Таксон” на микротомографе Neoscan N80 (“Neoscan”, Бельгия) (размер пикселя 2.5 мкм, шаг съёмки 0.25°). Съёмку проводили без фильтра при силе тока в 68 мА и напряжении 58 кВ. Данные визуализировали в программе CTvox® v. 3.3.1 (“Bruker”, Бельгия).

**Видовая принадлежность паразитов.** Метацеркарий, обнаруженных в головном мозге миног, идентифицировали как *D. petromyzifluviatilis* по Шигину (1976) и Лебедевой с соавторами (Lebedeva et al., 2022).

**Статистический анализ.** Рассчитывали экстенсивность и интенсивность заражения, индекс обилия, параметр агрегированности и 95%-ные доверительные интервалы средних значений показателей заражённости каждой группы миног (личинки, метаморфные особи, производители). Для оценки зависимости индекса обилия у личинок от их принадлежности к той или иной размерно-возрастной группе в пределах отдельных рек строили обобщённые линейные модели с отрицательным биномиальным распределением. Поиск связи между общей длиной тела (*TL*) и интенсивностью заражения особи выполняли с применением корреляционного анализа. С использованием *U*-критерия Манна–Уитни сравнивали число метацеркарий в разных областях мозга.

Использовали программную среду R версии 4.3.2 (R Core Team, 2023). Оценку нормальности распределения и сравнение форм распределений проводили с применением встроенных функций для проверки критериев соответственно Шапиро–Уилка и Колмогорова–Смирнова. Построение моделей на основе отрицательного биномиального распределения выполняли с использованием функции *glm.nb()* из пакета MASS

(Venables, Ripley, 2002), анализ девиансов — с применением функции *Anova()* из пакета *car* (Fox, Weisberg, 2019). При проверке зависимости индекса обилия от принадлежности личинок к размерно-возрастной группе использовали выборки, собранные в р. Чёрная в октябре 2020 г., в р. Систа — в мае 2021 г. Корреляционный анализ проводили с использованием встроенной функции для теста ранговой корреляции Спирмена. Проверку критерия Манна–Уитни проводили с применением функции *wilcox\_test()* из пакета *coin* (Hothorn et al., 2008). Расчёт параметра агрегированности выполнили с использованием функции *glm.nb()* из пакета MASS (Venables, Ripley, 2002). Для расчёта доверительных интервалов экстенсивности заражения по Клопперу–Пирсону (Sakakibara et al., 2014) применяли функцию *binconf()* из пакета *Hmisc* (Harrell, 2025), для вычисления доверительных интервалов интенсивности заражения и индекса обилия методом бутстрепа — функцию *boot* из пакета *boot* (Canty, Ripley, 2024) и встроенную функцию *confint()*. Значение порогового уровня значимости (*p*) принимали равным 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Типизация исследованных рек

Реки, на которых проводили исследования, относятся к малым, но отличаются по своим характеристикам (табл. 2). Исходя из опубли-

**Таблица 2.** Морфологическая и экологическая характеристики рек, в которых расположены местообитания исследованных личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Параметр	Чёрная	Систа	Каменка	Серебристая
Длина реки, км	18	69	10	19
Тип истока	Озеро	Озеро	Лесной сток	Озеро
Тип устья	Залив	Залив	Река	Река
Тип реки	Главная	Главная	1-й порядок	4-й порядок
Число притоков	5	114	0	4*
Число озёр в пойме	5	26	0	1
Покатная миграция личинок	+	+	+	+
Покатная миграция смолтов миноги	+	+	—	н.д.
Нерестовая миграция анадромной формы	+	+	—	ед.

**Примечание.** \* Ручьи, “+” — есть, “—” — нет, “н.д.” — нет данных, “ед.” — один раз был обнаружен производитель мигрантной паразитической формы.

кованных данных, мы разделили их на два типа по преобладающей в них жизненной стратегии речных миног: А-реки (анадромная жизненная стратегия) и R-реки (резидентная жизненная стратегия). К А-рекам мы отнесли реки Чёрная и Систа, поскольку в них были отмечены скат смолтов миноги и заход на нерест крупной паразитической формы соответственно в 2014–2020 гг. и 2021 г. (Павлов и др., 2017; Kucheryavuy et al., 2022; IEE 21041901). Как R-реки были определены Каменка и Серебристая. В р. Каменка в периоды наблюдений в 2015–2017 гг. и 2023–2024 гг. не были отмечены анадромные производители. В р. Серебристая одна мигрантная половозрелая особь была зарегистрирована только в 2015 г. (Кучерявый и др., 2016). Также в обеих реках не были отмечены смолты миноги.

#### Характеристика местообитания в реке Систа

Изученное в р. Систа местообитание — затишной участок с замедленным течением и наличием укрытий. Высота водного столба над грунтом в разные сезоны составляла от 5 до 50 см. Грунт состоял главным образом из мелких фракций с размером частиц 0.10–0.25 мм (~78%) (Приложение 2), часто с присутствием растительных остатков (листовой опад, сучья) внутри и на поверхности.

В составе зообентоса (Приложение 3) преобладали малощетинковые черви (*Oligochaeta*), мелкие двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) семейства *Pisidiidae*, личинки двукрылых (*Diptera*) различных семейств, особенно массово — представители семейства хирономид (*Chironomidae*). Визуально на высшей водной растительности были единично отмечены моллюски семейства *Lymnaeidae*. По составу зообентосного сообщества биотоп р. Систа относится к олигохетному типу местообитания.

Плотность поселения личинок миноги в биотопе в период наблюдений составляла в июле 28.9, в мае 93.3 (в среднем  $54.7 \pm 11.5$ ) экз/м<sup>2</sup>.

#### Характеристика личинок

За время наблюдений, проводимых на обсуждаемых реках, были обнаружены производители только одного вида — речной миноги. Общая длина тела личинок варьировала от 14 до 135 мм, что позволило изучить заражённость разных размерно-возрастных групп (табл. 3). При осмотре в момент вылова животные выглядели здоровыми, эктопаразиты при первичном осмотре покровов под бинокуляром не обнаружены. Травмированных особей не было, изменений на кожных покровах не выявлено. Кишечники тех личинок, у которых они были видны на просвет, были заполнены.

#### Заражённость миног и распределение метацеркарий в мозге

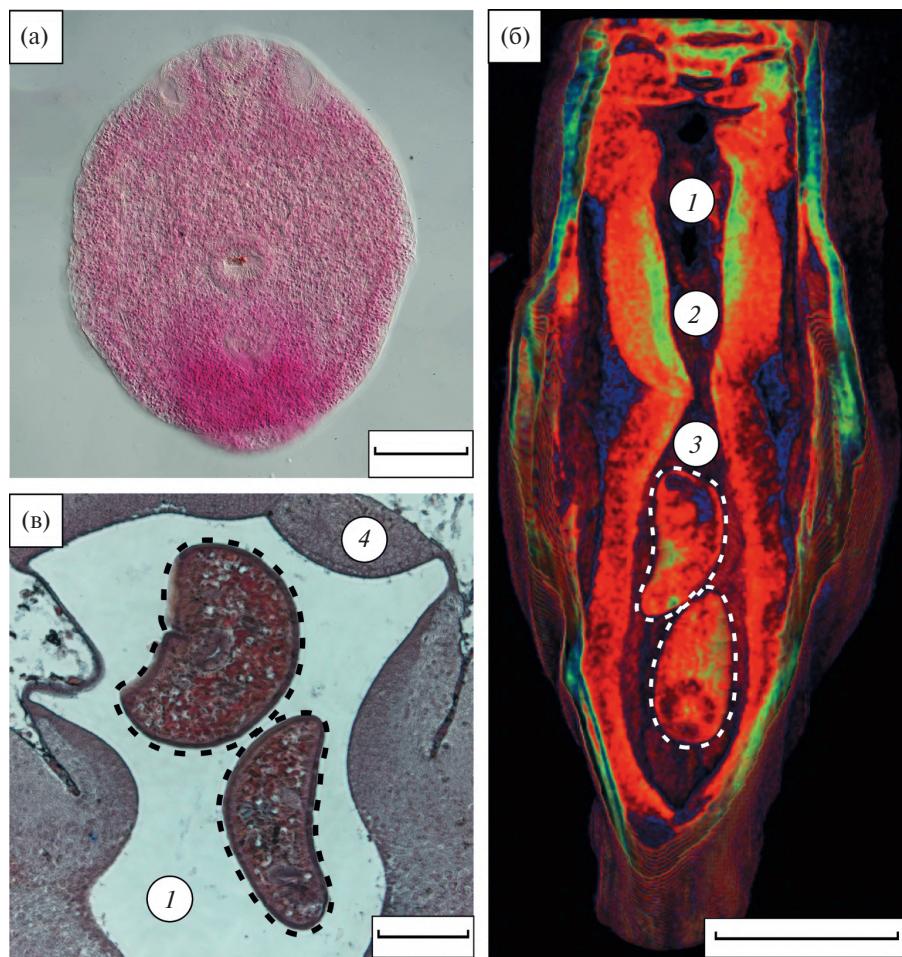
Личинки речной миноги, заражённые метацеркариями *D. petromyzifluviatilis* (рис. 2), обнаружены в биотопах двух из изученных рек — Чёрная и Систа. Экстенсивность заражения личинок в этих реках была высокой (табл. 4; Приложение 4). У метаморфных особей из р. Чёрная и резидентных производителей из р. Каменка экстенсивность была ниже, но метацеркарии присутствовали у большинства особей.

Интенсивность заражения исследованных особей (рис. 3) варьировала от 1 до 96 метацеркарий в одной особи. Средняя интенсивность заражения личинок из А-рек составила 18.4 экз. (95%-ный доверительный интервал 13.2–24.3 экз.). Наибольшее число метацеркарий обнаружено у относящейся к размерно-возрастной группе 4+личинки *TL* 107 мм из р. Систа. В р. Чёрная наибольшее число метацеркарий

**Таблица 3.** Общая длина тела (*TL*) и число изученных личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*, экз.

Река	<i>TL</i> , мм*	Размерно-возрастная группа				
		0+	1+	2+	3+	4+
Чёрная	$61.0 \pm 2.2$	0	8	25	8	0
Систа	$82.1 \pm 4.6$	0	7	9	2	8
Каменка	$63.7 \pm 4.0$	1	20	18	9	9
Серебристая	$56.1 \pm 5.5$	0	11	4	2	2

Примечание. \* Среднее значение и его стандартная ошибка.

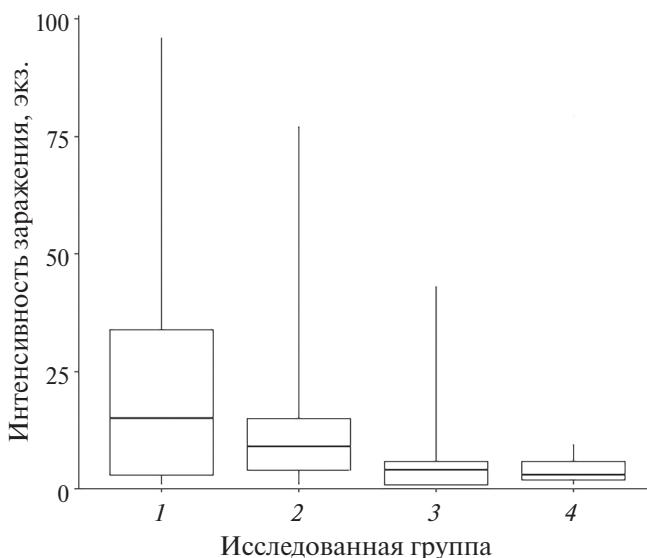


**Рис. 2.** Метацеркарии *Diplostomum petromyzifluviatilis* и их расположение в желудочковой системе мозга личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*: а – тотальный препарат (окраска кармином) метацеркарии, б – снимок (компьютерная микротомография) продольного среза через мозг особи *TL* 117 мм, в – поперечный срез (окраска по Маллори) через промежуточный мозг особи *TL* 84 мм; 1–3 – полости желудочка: 1 – III, 2 – среднего мозга, 3 – IV; 4 – сосудистое сплетение, (🕒) – метацеркарии. Масштаб, мкм: а – 100; б – 500.

**Таблица 4.** Параметры заражённости метацеркариями *Diplostomum petromyzifluviatilis* речной миноги *Lampetra fluviatilis* на разных этапах онтогенеза в изученных биотопах

Параметр	Река (тип)					
	Чёрная (A)	Систа (A)	Серебристая (R)	Каменка (R)	Чёрная (A)	Каменка (R)
	Личинки				Метаморфные особи	
<i>n</i>	41	26	19	57	76	22
ЭЗ*	90.2	88.5	0	0	59.2	77.3
	76.9–97.3	69.8–97.6			47.3–70.4	54.6–92.2
ИО*	11.9	23.7	0	0	3.3	3.6
	7.9–16.8	13.8–35.2			2.1–4.9	2.2–5.0
ИЗ**	1–77 (13.2)	1–96 (26.8)			1–43 (5.6)	1–11 (4.6)
	8.9–18.4	16.2–39.0			3.8–8.0	3.2–6.2
<i>k</i> ***	0.77 ± 0.35	0.54 ± 0.28			0.38 ± 0.16	1.19 ± 1.06

**Примечание.** А – в реке преобладают миноги с андромной жизненной стратегией, R – с резидентной стратегией; *n* – число исследованных особей, экз.; ЭЗ – экстенсивность заражения (доля заражённых особей), %; ИО – индекс обилия (число метацеркарий, приходящихся на одну исследованную особь), экз.; ИЗ – интенсивность заражения (число метацеркарий в одной заражённой особи), экз.; *k* – параметр агрегированности. \* Над чертой – среднее значение, под чертой – его доверительный интервал; \*\* над чертой – пределы варьирования показателя и (в скобках) его среднее значение, под чертой – доверительный интервал среднего значения; \*\*\* среднее значение и его стандартная ошибка.



**Рис. 3.** Интенсивность заражения речной миноги *Lampetra fluviatilis* метацеркариями *Diplostomum petromyzifluviatilis*: 1, 2 — личинки из рек Систа и Чёрная соответственно; 3 — метаморфные особи из р. Чёрная, 4 — производители из р. Каменка. Верхняя и нижняя границы прямоугольников — соответственно первый и третий квартили, линия внутри — медиана, “усы” — минимальные и максимальные значения.

(77 экз.) было обнаружено в личинке  $TL\ 64$  мм из размерно-возрастной группы 2+.

Распределение индекса обилия метацеркарий у личинок, принадлежащих к разным размерно-возрастным группам в изученных выборках,

лучше всего описывается отрицательным биномиальным распределением. Анализ девиансы не выявил различий индекса обилия между группами личинок из рек Чёрная и Систа (табл. 5). Результаты корреляционного анализа показали значительную обратную связь между длиной тела и числом метацеркарий только у метаморфных особей (табл. 6).

У одной личинки три метацеркарии *D. petromyzifluviatilis* были обнаружены в субарахноидальном пространстве. Во всех остальных случаях метацеркарии были расположены в пределах желудочковой системы мозга. У одной метаморфной особи метацеркария была обнаружена в желудочке II, во всех остальных случаях паразиты располагались в желудочке III, желудочке среднего мозга и желудочке IV (рис. 2б, 2в). Помимо инвазионных метацеркарий *D. petromyzifluviatilis* у единичных личинок миноги отмечали несколько метацеркарий этого вида дигенеи на более ранних стадиях развития. Кроме того, у одной личинки из р. Чёрная обнаружена метацеркария в стенке кишечника, у четырёх — в стенке тела, их видовая принадлежность не определена. При гистологическом исследовании голов личинок миноги метацеркарий в глазных яблоках не обнаружено, повреждений тканей мозга не наблюдали.

Процентное соотношение метацеркарий в желудочке IV и в совокупности желудочка III с желудочком среднего мозга у метаморфных особей достоверно различается ( $U$ -критерий Манна—Уитни,  $p < 0.001$ ).

**Таблица 5.** Результаты анализа девиансы обобщённых линейных моделей с отрицательным биномиальным распределением, описывающих зависимость индекса обилия метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* от предиктора (принадлежности хозяина к определённой размерно-возрастной группе) для личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* из А-рек

Река	Значение отношения правдоподобия	Число степеней свободы	Уровень значимости
Чёрная	1.369	2	0.504
Систа	0.881	3	0.830

**Таблица 6.** Результаты анализа связи общей длины тела и числа метацеркарий в одной особи речной миноги *Lampetra fluviatilis* по критерию ранговой корреляции Спирмена

Группа	Река	Коэффициент корреляции	Уровень значимости
Личинки	Систа	-0.047	0.818
	Чёрная	0.033	0.837
Метаморфные особи	То же	-0.471	< 0.001

**Примечание.** Полужирным шрифтом выделен статистически значимый уровень.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Для заражённости личинок миноги метацеркариями *D. petromyzifluviatilis* в изученных реках характерна чёткая закономерность — в А-реках наблюдаются высокие экстенсивность и интенсивность заражения, в R-реках заражённые личинки не обнаружены. Также примечательно отсутствие различий индекса обилия паразита между личинками разных возрастных групп в одной реке. Кроме того, выявлена разница в числе метацеркарий в разных участках мозга. Эти результаты можно объяснить различиями в характеристиках изученных местообитаний, а также особенностями биологии речной миноги и дигенеи *D. petromyzifluviatilis*.

### Влияние особенностей изученных местообитаний на заражённость речной миноги

Продолжительное существование гемипопуляции метацеркарий *D. petromyzifluviatilis* в реке возможно при наличии условий, необходимых для реализации жизненного цикла этого паразита. Вероятно, наиболее значимыми являются высокая численность популяции и плотность поселения второго промежуточного хозяина — личинок речной миноги, а также присутствие и распределение по речному континууму первого промежуточного хозяина — брюхоногого моллюска *A. balthica* (или потенциально других моллюсков семейства Lymnaeidae), а также водных и околоводных птиц — предполагаемых окончательных хозяев (Blasco-Costa et al., 2013).

Изученные местообитания являются типичными (Nazarov et al., 2016) и наиболее часто встречающимися биотопами для личинок миног в реках Ленинградской области (Полякова и др., 2019, 2024). Зообентос изученных местообитаний представлен характерными для рек северо-запада России формами. Доминирующими организмами зообентосных сообществ биотопов исследованных R-рек были хирономиды, а А-рек — олигохеты (Oligochaeta). Плотность поселения пескореек в них различалась. Для А-рек (Чёрная и Систра) средние значения плотности составили соответственно 95 (Полякова и др., 2024) и 55 экз/м<sup>2</sup> — такие значения являются средними (20–60 экз/м<sup>2</sup>) и высокими (> 60 экз/м<sup>2</sup>) для личинок миног (Nazarov et al., 2016). В биотопах из R-рек (Каменка и Серебристая) показатели были ниже, в среднем соответственно 8 и 56 экз/м<sup>2</sup>, что соответствует низким (< 20 экз/м<sup>2</sup>) и средним плотностям поселения (Полякова и др., 2024).

Брюхоногие моллюски в исследованных местообитаниях не образовывали массовых скоплений. В р. Чёрная в качественных пробах присутствовали мелкие брюхоногие моллюски семейства Lymnaeidae (Полякова и др., 2024). По данным GBIF, *A. balthica* широко распространён в водоёмах Ленинградской области, в том числе в реках Рощинка (А-река, по данным IEE 10042701), Чёрная, Сестра (А-река, по данным IEE 00000150, 00000151, 30083001), Величка и многих небольших водотоках; а также в водоёмах соседних областей, Эстонии и Финляндии (*Ampullaceana* ..., 2023). *A. balthica* питается детритом, перифитоном, диатомовыми (Diatomeae) и нитчатыми водорослями (Chlorophyta) и в реках предпочитает лентические участки (Kivistik et al., 2022). Проанализированные местообитания во всех четырёх реках приемлемы для обитания первого промежуточного хозяина *D. petromyzifluviatilis*.

Изученные R-реки мелкие и короткие, не-привлекательные для окончательных хозяев — водных и околоводных птиц. В летнюю межень эти реки часто пересыхают на многих участках, сохраняя лишь цепочки бочагов (Полякова и др., 2024), что может приводить к гибели кормовых для птиц гидробионтов или миграции последних в более крупные реки. Другим фактором, ограничивающим присутствие водных и околоводных птиц, является отсутствие необходимых для гнездования условий. Из изученных рек Каменка, вероятно, самая непривлекательная для окончательных хозяев *D. petromyzofluviatilis*. Она берёт своё начало в лесах со смыкающейся кроной и не имеет сколько-нибудь выраженных разливающихся участков, которые могли бы быть использованы водными или околоводными птицами как кормовые биотопы.

### Возможные окончательные хозяева *D. petromyzifluviatilis* в изученных реках

Круг окончательных хозяев *D. petromyzifluviatilis*, вероятно, во многом определяется тем, особой какой стадии онтогенеза миног они поедают<sup>1</sup>.

*Личинки речной миноги* проводят большую часть времени, зарывшись в грунт. Они выходят

<sup>1</sup> В нашей работе мы рассматриваем только один из возможных вариантов реализации жизненного цикла *D. petromyzifluviatilis*, включающий только речную миногу как второго окончательного хозяина. Потенциально, вторыми промежуточными хозяевами *D. petromyzifluviatilis* могут выступать рыбы (Lebedeva et al., 2022).

в толщу воды только в самое тёмное время ночи, когда ориентирующиеся на зрение рыбоядные птицы не питаются. Соответственно, личинок наиболее вероятно поедают птицы, питающиеся бентосными организмами из толщи грунта (Handbook ..., 1977). В водоёмах Ленинградской области обитает несколько видов таких птиц: кряква, шилохвостка *Anas acuta*, широконоска *Spatula clypeata*, чирок-свистунок *A. crecca*, чирок-трескунок *S. querquedula* и другие (Дементьев и др., 1952; Мальчевский, Пукинский, 2021; Тиунова, 2025).

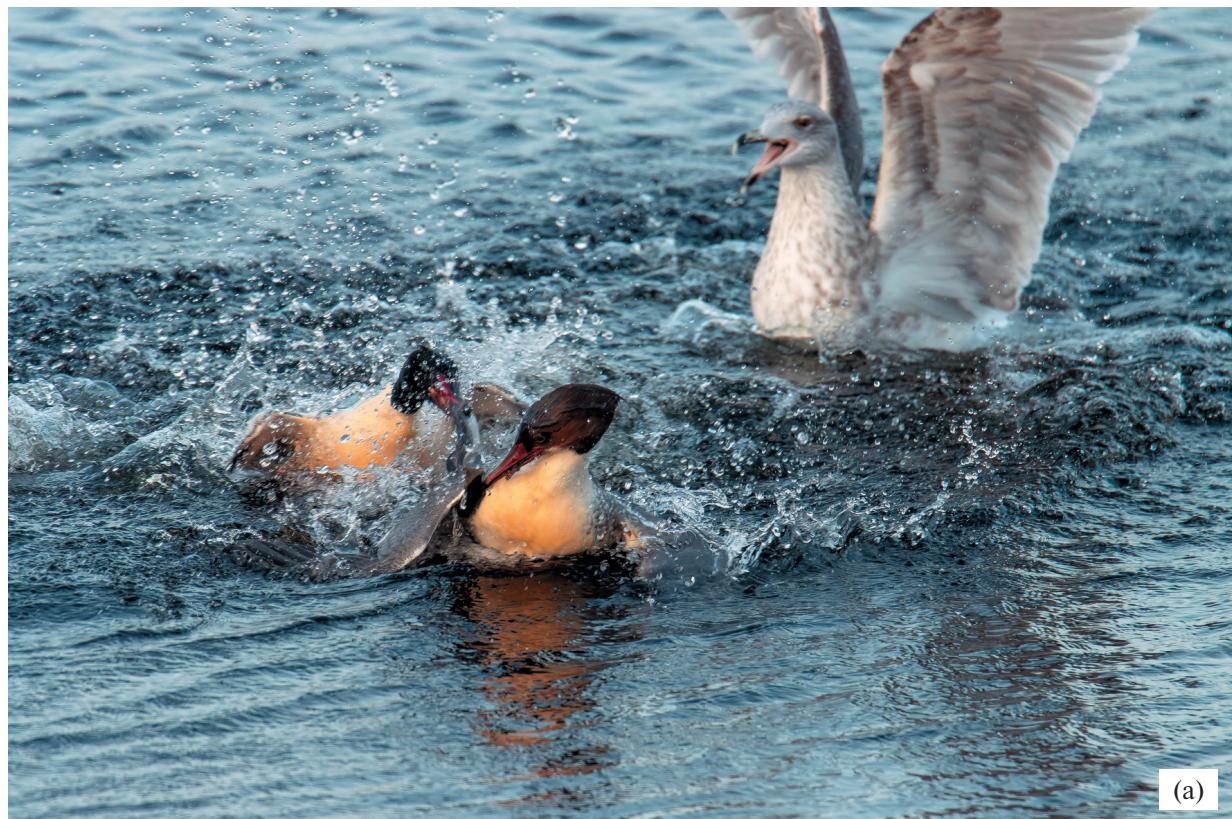
*Постметаморфные (взрослые) особи речной миноги* обитают в придонном слое и могут поедаться рыбоядными птицами. В случае реализации резидентного типа жизненной стратегии ювенильные особи формируются осенью, когда рыбоядные птицы отлетают на зимовку или откочёвывают в устьевые незамерзающие участки (Dawson и др., 2015; Кулаков, Кутерницкая, 2021). Нерест и посленерестовая гибель миног почти совпадают по срокам с возвращением этих птиц с зимовки. При анадромной жизненной стратегии взрослые миноги появляются в реках и поднимаются к нерестилищам осенью–весной, размножаются с конца апреля по начало июня и погибают. Таким образом, постметаморфные миноги доступны птицам для поедания непродолжительное время. В то же время массовое скопление производителей во время нереста может предоставлять рыбоядным птицам возможность питания. Нерестятся миноги на дне. В изученных реках средняя длина тела анадромных производителей составляла ~300 мм, резидентных — ~110 мм. Следовательно, потенциальный окончательный хозяин должен быть способен нырять и ловить относительно крупную добычу. Из птиц Ленинградской области под это описание подходит большой крохаль *Mergus merganser*, гнездящийся в Ленинградской области на пресных водоёмах вплоть до Онежского озера (База данных “Онлайн дневники наблюдений”). Есть наблюдение охоты этого вида на взрослых миног в Финском заливе (рис. 4). Ещё одним источником заражения окончательных хозяев могут быть умирающие и мёртвые производители после нереста. Их выносит к берегам реки, где они становятся доступны для различных рыбоядных или всеядных птиц, в частности, чаек (Дементьев и др., 1951). В Ленинградской области, по сведениям Базы данных “Онлайн дневники наблюдений” и GBIF, это могут быть следующие виды чаек: озёрная *Larus ridibundus*, сизая *L. canus*, серебри-

стая *L. argentatus*, клуша *L. fuscus* и другие. Кроме того, мы наблюдали поедание мёртвых производителей миноги предположительно большой *Ardea alba* или малой *Egretta garzetta* белой цаплей на р. Ильжица (Смоленская область) в мае 2023 г.

Следует отметить, что возможна реализация более одного из перечисленных выше путей заражения. Обозначенный круг потенциальных окончательных хозяев довольно широк, поэтому для решения вопроса требуются исследования паразитофагии птиц упомянутых видов.

### Вероятное влияние биологии паразита и его хозяев на заражённость

В случае реализации анадромной жизненной стратегии личинки миноги завершают метаморфоз и смолтифицируются осенью, когда температурные условия неблагоприятны для выхода церкарий и, как следствие, заражения (Bird, Potter, 1979; Beamish, Austin, 1985). По этой же причине заражение не представляется возможным зимой, а весной, ещё при низких температурах воды, ювенильные анадромные миноги покидают реку (Павлов и др., 2017). Постметаморфные особи из исследованных А-рек несколько лет питаются в водах Балтийского моря, где отсутствуют первые промежуточные хозяева и заражение невозможно. Затем они возвращаются в реки с осенним паводком при низкой температуре воды, после чего зимуют, нерестятся и погибают. В случае, когда реализуется резидентный тип жизненной стратегии, миноги созревают в период весеннего прогрева воды и вскоре после нереста в конце весны—начале лета производители также погибают (Hardisty, 2006). Хотя длительность созревания метацеркарий *D. petromyzifluviatilis* неизвестна, у других видов рода *Diplostomum* она обычно составляет 1–2 мес. (Williams, 1966; Bibby, Rees, 1971; Подвязная, 1999). Продолжительность созревания сильно зависит от температуры воды, например, у *D. spathaceum* при 9°C и ниже не наблюдается развития церкарий после больше 3 мес. пребывания в хозяине (Sweeting, 1974). Вода в изученных участках рек по нашим наблюдениям прогревается до схожих температур только к маю–июню. Следовательно, в случае заражения резидентных производителей паразит, скорее всего, не успевает развиться до обнаруженной нами стадии инвазионной метацеркарии. Таким образом, заражение наиболее вероятно осуществляется на стадии личинки в случае как анадромной, так и резидентной жизненной стратегии. Представленной логике не противово-



**Рис. 4.** Охота птиц на мигрирующих анадромных производителей речной миноги *Lampetra fluviatilis*: а — большой крохаль *Mergus merganser* и серебристая чайка *Larus argentatus*, б — серебристые чайки. Автор фотографий: А.О. Кубышкин.

речит наличие метацеркарий у производителей миноги из р. Каменка, в которой заражённых личинок не обнаружено. Вероятнее всего, это объясняется заходом производителей из р. Луга. Заражённость личинок миноги в Луге не изучена, однако это более крупная река с изрезанной поймой, по берегам которой во многих местах произрастает водная и околоводная растительность. Она формирует более благоприятные условия как для окончательных хозяев, так и для первых промежуточных хозяев — брюхоногих моллюсков (Дементьев и др., 1952).

Мы не обнаружили различий в интенсивности заражения метацеркариями *D. petromyzifluviatilis* между возрастными группами неметаморфных личинок миноги. При этом известно, что паразитирующие в рыбах дигенеи могут заражать хозяина несколько раз на протяжении его жизни, что приводит к аккумуляции метацеркарий у особей более старших возрастов (Barber, Crompton, 1997; Poulin, 2000). Различие картины заражения у рыб и того, что мы наблюдаем у личинок миног, может быть обусловлено несколькими причинами. Возможно, более высокая интенсивность заражения приводит к повышенной смертности личинок миног по причине энергетического истощения, выделяемых продуктов обмена или других неблагоприятных воздействий на организм хозяина. Однако, учитывая разницу размеров личинок младших и старших возрастов, представляется маловероятным, что летальные значения интенсивности заражения для них будут одинаковыми. Ещё одним объяснением может быть то, что заражение в основном происходит относительно рано, на первом–втором году жизни личинки (минимальная *TL* 35 мм), и затем метацеркарии сохраняются в мозге миноги на протяжении её развития. Заражение особей старших возрастов, если и происходит, то в незначительном количестве. Это предположение подкрепляется особенностями биологии речной миноги. Личинки на первом–втором году жизни предпочитают более мелководные участки со слабым течением и рыхлым грунтом, содержащим большое количество детрита (Hardisty, Potter, 1971; Potter, 1980). Такие местообитания более привлекательны для первого промежуточного хозяина паразита — *A. balthica*. Выходящие из моллюска церкарии, хотя и обладают подвижностью, не способны противостоять течению и сносятся им (Blasco-Costa et al., 2013). Соответственно, местообитания личинок первого–второго года жизни благоприятны для заражения как по причине наличия первых

промежуточных хозяев, так и достижения более высокой концентрации церкарий, чем в других местообитаниях. При дальнейшем развитии личинки распределяются по руслу реки, главным образом вниз по течению, и занимают более проточные участки, где шансы на успешное заражение существенно снижаются. Кроме того, личинки старших возрастов реже совершают расселительную миграцию по водотоку (Zvezdin et al., 2022), что уменьшает шанс встречи с церкариями в толще воды.

Наличие выраженной обратной корреляции между числом метацеркарий и длиной тела у метаморфных особей миноги из р. Чёрная можно объяснить разными причинами. Это может быть следствием неоднородности выборки. Сбор материала в р. Чёрная проводили в нижнем течении. Метаморфные особи активно мигрируют вниз по течению реки (Dawson et al., 2015; Moser et al., 2015). Можно предположить, что изученное местообитание “собирает в себе” метаморфных особей из участков сложной речной системы. Например, более крупные особи с меньшей интенсивностью заражения могли мигрировать из участков речной системы с иными условиями, вследствие чего в получившейся выборке длина отрицательно коррелирует с интенсивностью заражения особи.

#### **Возможные причины неоднородного расположения метацеркарий *D. petromyzifluviatilis* в мозге речной миноги**

Большая интенсивность заражения желудочка IV по сравнению с совокупностью желудочка III и желудочка среднего мозга может иметь разные объяснения. Например, она может быть вызвана разницей объёмов между желудочком IV и в совокупности желудочка III и желудочка среднего мозга. Преимущественное расположение метацеркарий в желудочке IV также может говорить о наличии специфичности локализации паразита. Желудочек IV располагается внутри продолговатого мозга. Помимо прочих жизненно-важных функций этот отдел регулирует двигательную активность миног (Dubuc et al., 2008). Известно, что локализующиеся в соответствующих отделах мозга метацеркарии способны изменять двигательную активность своих хозяев (Radabaugh, 1980; Barber, Crompton, 1997; Helland-Riise et al., 2020). Таким образом, концентрация метацеркарий именно в желудочке IV может указывать на воздействие паразита на подвижность личинок миноги, что в свою очередь может влиять на миграционную активность и, как

следствие, выбор анадромной жизненной стратегии. Обнаружение метацеркарий у резидентных производителей доказывает, что если заражение *D. petromyzifluviatilis* влияет на выбор стратегии, то как минимум не является решающим фактором. Однако установить, присутствует ли эта связь, и если да, то насколько она выражена, могут только дальнейшие исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Речная минога в некоторых реках демонстрирует высокую степень заражённости метацеркариями дигенеи *D. petromyzifluviatilis*, особенно на личиночной стадии. Это явление может быть объяснено особенностями устройства экосистем этих рек, определяющими совместное обитание необходимых для реализации жизненного цикла паразита хозяев. Высказанное предположение о влиянии паразитов на выбор жизненной стратегии требует верификации и дальнейшего изучения конкретных механизмов такого влияния — поведенческих и физиологических.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А.С. Опаеву (ИПЭЭ РАН) за сведения о некоторых особенностях биологии птиц и наблюдателю за птицами А.О. Кубышкину (Санкт-Петербург) за фотографии охотящихся на миног птиц.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Анализ структуры зообентосного сообщества в р. Систа, классификация рек, первичная и статистическая обработка данных выполнены при финансовой поддержке Н.В. Поляковой, А.В. Кучерявого за счёт средств гранта Российского научного фонда 24-14-00111 “Миграционный полиморфизм у рыб и миног: формирование и экологические последствия” (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>). Морфологические исследования паразитов выполнены при финансовой поддержке А.Д. Лянгузовой, А.А. Миролюбова за счёт средств государственного задания № 125012800903-5 “Паразиты животных и растений — видовое разнообразие, эволюция и пути трансмиссии в естественных и антропогенных ландшафтах”.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработку выполняли в соответствии с Директивой 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](https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf)), местным законодательством и институциональными требованиями. Количество и способ вылова личинок и половозрелых миног соответствовали заключению Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН № 99 от 26.07.2024 г., способ вылова донных беспозвоночных — заключению № 98 от 22.07.2024 г., содержание личинок миног в камеральных условиях — заключению № 51 от 04.07.2024 г.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложения доступны онлайн по адресу: <https://doi.org/10.7868/S3034514625060079>.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Волков А.В.* 2012. Методы диагностики микро- и наноструктур (электронный ресурс). Научно-образовательный модуль в системе дистанционного обучения MOODLE. Самара: Изд-во СГАУ, 98 с. (<https://goo.su/CYzI>. Version 04/2025).
- Гецевиччюте С.* 1974. Паразитофауна речной миноги (*Lampetra fluviatilis*) залива Куршю-Марес // *Acta Parasitol. Litu.* T. 12. C. 59–62.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Спангенберг Е.П.* 1951. Птицы Советского Союза. Т. 3. М.: Совет. наука, 680 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Исаков Ю.А. и др.* 1952. Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Совет. наука, 640 с.
- Евсеева Н.В.* 2007. Паразитофауна европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) Онежского озера // *Паразитология*. Т. 41. № 4. С. 317–321.
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А.* 2017. Экспериментальное изучение миграционного поведения речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) в период первичного расселения молоди // *Биология внутр. вод.* № 2. С. 94–103. <https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А.* 1981. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Простейшие, губки, кишечнополостные, гребневики, плоские черви, немертины, круглые черви. М.: Высш. шк., 504 с.
- Кудерский Л.А.* 2007. Речная минога (*Lampetra fluviatilis* [Linnaeus, 1758]) восточной части Финского

- залива Балтийского моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 307–360.
- Кулаков Д.В., Кутерницкая Е.А.* 2021. Орнитофауна посёлка Рошино (Карельский перешеек, Ленинградская область) // Рус. орнитол. журн. Т. 30. № 2094. С. 3455–3479.
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В. и др.* 2016. Полиморфизм производителей жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 577–585.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875216050076>
- Мальчевский А.С., Пушкинский Ю.Б.* 2021. Птицы Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. Т. 30. № 2100. С. 3713–3797.
- Махров А.А., Попов И.Ю.* 2015. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // Онтогенез. Т. 46. № 4. С. 240–251.  
<https://doi.org/10.7868/S0475145015040072>
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. 1983. Зообентос и его продукция. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 51 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. М.: Т-во науч. изд. КМК, 480 с.
- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В.* 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. РАН. Т. 459. № 2. С. 248–251.  
<https://doi.org/10.7868/S0869565214320231>
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. и др.* 2017. Временная характеристика покатной миграции смолтов речной миноги в реке Черной // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 276–282.  
<https://doi.org/10.7868/S0002332917030067>
- Подвязная И.М.* 1999. Тонкое строение покровов церкарий и развивающихся метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* (Trematoda: Diplostomidae) // Паразитология. Т. 33. № 6. С. 507–519.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Цимбалов И.А.* 2019. Особенности питания пескороек речной миноги *Lampetra fluviatilis* из реки Чёрная (бассейн Балтийского моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 2. С. 186–194.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219020206>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Звездин А.О., Колотей А.В.* 2022. Исследование миногрода *Eudontomyzon*, их местообитаний и сообществ в национальном парке “Смоленское поозерье” // Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Актуальные проблемы зоологии России и сопредельных территорий”. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 326–331.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Генельт-Яновская А.С. и др.* 2024. Характеристика типичных местообитаний личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Биология внутр. вод. Т. 17. № 5. С. 763–775.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965224050071>
- Тиунова А.Е.* 2025. Гибрид кряквы *Anas platyrhynchos* и шилохвости *Anas acuta* в Санкт-Петербурге // Рус. орнитол. журн. Т. 34. № 2497. С. 526–528.
- Шигин А.А.* 1976. Метацеркарии рода *Diplostomum* фауны СССР // Паразитология. Т. 10. № 4. С. 346–351.
- Шигин А.А.* 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 253 с.
- Шигин А.А.* 1993. Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты. М.: Наука, 208 с.
- Шилин Н.И.* 2017. Об изменениях в таксономии ряда круглоротых и рыб из списка Изумрудной сети // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. № 2. С. 158–162.
- Шульман С.С.* 1957. Материалы по паразитофауне миног бассейнов Балтийского и Белого морей // Изв. ВНИОРХ. Т. 42. С. 287–303.
- Юрчак М.И., Полякова Н.В.* 2019. Сезонные изменения макрозообентоса реки Чёрная (Ленинградская область) // Экол. сб. 7. Труды молодых ученых. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН; Анна. С. 527–529.  
<https://doi.org/10.24411/9999-010A-2019-10133>
- Achatz T.J., Martens J.R., Kostadinova A. et al.* 2022. Molecular phylogeny of *Diplostomum*, *Tylodelphys*, *Austrodiplostomum* and *Paralaria* (Digenea: Diplostomidae) necessitates systematic changes and reveals a history of evolutionary host switching events // Int. J. Parasitol. V. 52. № 1. P. 47–63.  
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2021.06.002>
- Ampullaceana balthica* (Linnaeus, 1758) in GBIF Secretariat. 2023. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> (<https://www.gbif.org/species/9991201>. Version 03/2025).
- Barber I., Crompton D.W.T.* 1997. The distribution of the metacercariae of *Diplostomum phoxini* in the brain of minnows, *Phoxinus phoxinus* // Folia Parasitol. V. 44. № 1. P. 19–25.
- Beamish F.W.H., Austin L.S.* 1985. Growth of the mountain brook lamprey *Ichthyomyzon greeleyi* Hubbs and Trautman // Copeia. V. 1985. № 4. P. 881–890.  
<https://doi.org/10.2307/1445237>
- Bergstedt R.A., Swink W.D.* 1995. Seasonal growth and duration of the parasitic life stage of the landlocked sea lamprey (*Petromyzon marinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № 6. P. 1257–1264.  
<https://doi.org/10.1139/f95-122>

- Bibby M.C., Rees G.* 1971. The ultrastructure of the epidermis and associated structures in the metacercaria, cercaria and sporocyst of *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918) // *Z. Parasitenk.* V. 37. № 3. P. 169–186.  
<https://doi.org/10.1007/BF00259497>
- Bird D.J., Potter I.C.* 1979. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch). 1. A description of the timing and stages // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 65. № 2. P. 127–143.  
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1979.tb01086.x>
- Blasco-Costa I., Koehler A.V., Martin A., Poulin R.* 2013. Upstream-downstream gradient in infection levels by fish parasites: a common river pattern? // *Parasitology*. V. 140. № 2. P. 266–274.  
<https://doi.org/10.1017/S0031182012001527>
- Blasco-Costa I., Faltýnková A., Georgieva S. et al.* 2014. Fish pathogens near the Arctic Circle: molecular, morphological and ecological evidence for unexpected diversity of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) in Iceland // *Int. J. Parasitol.* V. 44. № 10. P. 703–715.  
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.04.009>
- Canty A., Ripley B.D.* 2024. *boot*: Bootstrap Functions. R package version 1.3-31.  
<https://doi.org/10.32614/CRAN.package.boot>
- Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R. et al.* 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // *Lampreys: biology, conservation and control*. Dordrecht: Springer. P. 75–137.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_3)
- Docker M.* 2009. A review of the evolution of nonparasitism in lampreys and an update of the paired species concept // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 72. P. 71–114.  
<https://doi.org/10.47886/9781934874134.ch4>
- Dubuc R., Brocard F., Antri M. et al.* 2008. Initiation of locomotion in lampreys // *Brain Res. Rev.* V. 57. № 1. P. 172–182.  
<https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.07.016>
- Fox J., Weisberg S.* 2019. An R companion to applied regression. Thousand Oaks: Sage, 608 p.
- Goodwin C.E., Dick J.T.A., Rogowski D.L., Elwood R.W.* 2008. Lamprey (*Lampetra fluviatilis* and *Lampetra planeri*) ammocoete habitat associations at regional, catchment and microhabitat scales in Northern Ireland // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 17. № 4. P. 542–553.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00305.x>
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic. 1977. V. 1. Ostrich to Ducks. Oxford: Oxford Univ. Press, 722 p.
- Hardisty M.W.* 1961. The growth of larval lampreys // *J. Anim. Ecol.* V. 30. № 2. P. 357–371.  
<https://doi.org/10.2307/2303>
- Hardisty M.W.* 2006. Lampreys: life without jaws. Trescaith: Forrest Text, 272 p.
- Hardisty M.W., Huggins R.J.* 1970. Larval growth in the river lamprey, *Lampetra fluviatilis* // *J. Zool.* V. 161. № 2. P. 549–559.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb02055.x>
- Hardisty M.W., Potter I.C.* 1971. The behaviour, ecology and growth of larval lampreys // *The biology of lampreys*. V. 1. London: Acad. Press. P. 85–125.
- Harrell F.E. Jr.* 2025. Hmisc: Harrell miscellaneous. R package version 5.2-4 (<https://github.com/harrelfe/hmisc>. Version 04/2025).
- Holland-Riise S.H., Nadler L.E., Vindas M.A. et al.* 2020. Regional distribution of a brain-encysting parasite provides insight on parasite-induced host behavioral manipulation // *J. Parasitol.* V. 106. № 1. P. 188–197.  
<https://doi.org/10.1645/19-86>
- Hothorn T., Hornik K., van de Wiel M.A., Zeileis A.* 2008. Implementing a class of permutation tests: The *coin* package // *J. Stat. Softw.* V. 28. № 8. P. 1–23.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v028.i08>
- Kirillova E., Kirillov P., Kucheryavyy A., Pavlov D.* 2016. Common behavioral adaptations in lamprey and salmonids // *Jawless fishes of the World*. V. 2. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 196–213.
- Kivistik C., Käiro K., Tammert H. et al.* 2022. Distinct stages of the intestinal bacterial community of *Ampullaceana balthica* after salinization // *Front. Microbiol.* V. 13. Article 767334.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.767334>
- Kremnev G.A., Kryuchkova L.Y., Mirolubov A.A. et al.* 2020. Micro-CT as a method to visualize intramolluscan stages of Digenea // *Паразитология*. V. 54. № 4. P. 312–321.  
<https://doi.org/10.31857/S1234567806040045>
- Kucheryavyy A., Tsimbalov I., Kirillova E. et al.* 2016. The need for a new taxonomy for lampreys // *Jawless fishes of the World*. V. 1. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 251–277.  
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4515.9283>
- Kucheryavyy A.V., Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Pavlov D.S.* 2022. A new element in the migration cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis*: downstream migration from a lake // *Environ. Biol. Fish.* V. 105. № 12. P. 1857–1871.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01249-1>
- Lebedeva D.I., Popov I.Y., Yakovleva G.A. et al.* 2022. No strict host specificity: brain metacercariae *Diplostomum petromyzifluviatilis* Müller (Diesing, 1850) are conspecific with *Diplostomum* sp. Lineage 4 of Blasco-Costa et al. (2014) // *Parasitol. Int.* V. 91. Article 102654.  
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2022.102654>
- Makhrov A.A., Kucheryavyy A.V., Savvaitova K.A.* 2013. Review on parasitic and non-parasitic forms of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontiformes,

- Petromyzontidae) in the Eurasian Arctic // J. Ichthyol. V. 53. № 11. P. 944–958.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945213110064>
- Methods for the study of marine benthos. 2013. Chichester: John Wiley and Sons, 502 p.  
<https://doi.org/10.1002/9781118542392>
- Moser M.L., Jackson A.D., Lucas M.C., Mueller R.P. 2015. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophtalmia // Rev. Fish Biol. Fish. V. 25. № 1. P. 103–116.  
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9372-8>
- Moser M.L., Hume J.B., Aronsuu K.K. et al. 2019. Lamprey reproduction and early life history: Insights from artificial propagation // Lampreys: biology, conservation and control. Dordrecht: Springer. P. 187–245.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-024-1684-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-024-1684-8_2)
- Nazarov D., Kucheryavyy A., Pavlov D. 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // Jawless fishes of the World. V. 1. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 280–298.
- Potter I.C. 1980. Ecology of larval and metamorphosing lampreys // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 11. P. 1641–1657.  
<https://doi.org/10.1139/f80-212>
- Poulin R. 2000. Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes // J. Fish Biol. V. 56. № 1. P. 123–137.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02090.x>
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing (<https://www.R-project.org>. Version 12/2023).
- Radabaugh D.C. 1980. Changes in minnow, *Pimephales promelas* Rafinesque, schooling behaviour associated with infections of brainencysted larvae of the fluke, *Ornithodiplostomum ptychocheilus* // J. Fish Biol. V. 16. № 6. P. 621–628.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03741.x>
- Rendell-Bhatti F., Bull C., Cross R. et al. 2023. From the environment into the biomass: microplastic uptake in a protected lamprey species // Environ. Pollut. V. 323. Article 121267.  
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121267>
- Sakakibara I., Haramo E., Muto A. et al. 2014. Comparison of five exact confidence intervals for the binomial proportion // Cur. Res. Biostat. V. 4. № 1. P. 11–20.  
<https://doi.org/10.3844/amjbsp.2014.11.20>
- Schwelm J., Georgieva S., Grabner D. et al. 2021. Molecular and morphological characterisation of *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918) with a revised classification and an updated nomenclature of the species-level lineages of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) sequenced worldwide // Parasitology. V. 148. № 13. P. 1648–1664.  
<https://doi.org/10.1017/S0031182021001372>
- Sweeting R.A. 1974. Investigations into natural and experimental infections of freshwater fish by the common eye-fluke *Diplostomum spathaceum* Rud. // Parasitology. V. 69. № 3. P. 291–300.  
<https://doi.org/10.1017/s0031182000062995>
- Sweeting R.A. 1976. An experimental demonstration of the life cycle of a *Diplostomulum* from *Lampetra fluviatilis* Linnaeus, 1758 // Z. Parasitenk. V. 49. № 3. P. 233–242.  
<https://doi.org/10.1007/BF00380593>
- Venables W.N., Ripley B.D. 2002. Modern applied statistics with S. N.Y.: Springer, 498 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>
- Williams M.O. 1966. Studies on the morphology and life-cycle of *Diplostomum* (*Diplostomum*) *gasterostei* (Strigeida: Trematoda) // Parasitology. V. 56. № 4. P. 693–706.  
<https://doi.org/10.1017/s0031182000071717>
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2022. The place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1269–1283.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945222060352>

## INFECTION OF THE RIVER LAMPREY *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) WITH *DIPLOSTOMUM PETROMYZIFLUVIATILIS* (DIPLOSTOMIDAE) IN SOME RIVERS OF LENINGRAD OBLAST

D. A. Matach<sup>1</sup>, N. V. Polyakova<sup>2</sup>, A. D. Lyanguzova<sup>1, 3</sup>, D. Yu. Krupenko<sup>1</sup>, V. A. Krapivin<sup>1</sup>,  
A. A. Mirolyubov<sup>1, 3</sup>, A. S. Genelt-Yanovskaya<sup>4</sup>, and A. V. Kucheryavy<sup>2, \*</sup>

<sup>1</sup>Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>3</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

<sup>4</sup>University of Exeter, Department of Earth and Environmental Sciences, Penryn, Cornwall, United Kingdom

\*E-mail: scolopendra@bk.ru

Significant differences in the level of infection by *Diplostomum petromyzifluviatilis* were found between larvae of the European river lamprey *Lampertra fluviatilis* from their typical habitats in several rivers of Leningrad oblast. The larval infection rate was high in the rivers where spawners of lamprey with an anadromous life strategy were dominant (Chernaya and Sista rivers). No infected larvae were found in rivers with a predominance of lamprey with a resident strategy (Kamenka and Serebristaya rivers). Presumably, this difference is due to the different organization of ecosystems of the studied rivers.

**Keywords:** comparative parasitology, localization of metacercariae, lamprey larvae, life strategies.

УДК 597.556.31/.33:577.1:591.23/.8(262.5)

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОХИМИЧЕСКИХ И ГИСТОПАТОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПЕЧЕНИ ТРЕХ ВИДОВ РЫБ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2025 г. Т. Б. Сигачева<sup>1,\*</sup>, Е. Н. Скуратовская<sup>1</sup>, Т. В. Гаврюсева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей РАН — ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

\*E-mail: sigacheva.t@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 22.01.2025 г.

После доработки 04.05.2025 г.

Принята к публикации 05.05.2025 г.

Представлены результаты изучения биохимических (уровень перекисного окисления липидов, окислительной модификации белков, содержание глюкозы, активность супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы, аминотрансфераз и холинэстеразы) и гистопатологических параметров печени морского ёрша *Scorpaena porcus*, султанки *Mullus ponticus* и рулены *Syphodus tinca*. Большинство биохимических и гистопатологических реакций в печени рыб носили неспецифический характер и зависели от особенностей биологии видов, принадлежности к экологической группе и заражённости паразитами. Высокие значения показателей перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков, активности супероксиддисмутазы и встречаемости меланомакрофагальных центров в печени донного ёрша являются следствием более выраженного токсического влияния среды, обусловленного постоянным контактом с загрязнёнными грунтами. Наибольшие уровни перекисного окисления липидов, активности пероксидазы и встречаемости меланомакрофагальных центров в печени придонно-пелагической рулены — реакция на паразитарную инвазию и развитие вторичного воспаления. Значения активности аминотрансфераз, холинэстеразы и содержания глюкозы увеличивались в ряду изученных видов рыб в порядке повышения их естественной подвижности. Обнаружено пять видов гистопатологических альтераций печени, относящихся к трём типам реакций (нарушение кровообращения, регressive изменения и воспалительные реакции). Большинство гистопатологических изменений относились к первому фактору значимости и были обратимы, что свидетельствует об удовлетворительном состоянии рыб и слабом токсическом влиянии среды.

**Ключевые слова:** морской ёрш *Scorpaena porcus*, султанка *Mullus ponticus*, рулен *Syphodus tinca*, печень, биохимические показатели, гистопатологические показатели, альтерации, Чёрное море.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060082

Обитающие в одинаковых условиях среды представители разных экологических и филогенетических групп рыб характеризуются различными функциональными особенностями — специфическими адаптациями, участвующими в регуляции важнейших функций организма. Наличие таких адаптаций обусловлено генетическими и фенотипическими (физиологическая и метаболическая пластичность) особенностями видов, через которые реализуется всё разнообразие адаптационных процессов. Адаптационные

механизмы формируются на разных уровнях биологической организации — от молекулярного, клеточно-тканевого и органного до организменного и популяционного — и определяют устойчивость и чувствительность видов к изменяющимся условиям среды. Выявление общих и специфических реакций у представителей разных видов рыб способствует пониманию, как формируются адаптационные механизмы и видовое разнообразие в рыбных сообществах, и имеет практическое значение для рациональ-

ногого природопользования (Немова, 2010, 2023; Cadotte et al., 2011; Немова и др., 2014).

Ведущую роль в адаптации организмов к условиям среды играют биохимические реакции. Являясь энергетически менее затратными, они обеспечивают поддержание обменных процессов на определённом уровне (Немова, 2010, 2023; Немова и др., 2014) и тесно взаимосвязаны с эколого-физиологическими особенностями видов (Эмеретли, 1987; Руднева, 2003). Однако в случае развития патологических процессов биохимические показатели не отражают, насколько изменения губительны для организма и как глубоко поражено всё стадо (популяция). Для выявления отсроченных эффектов биохимических изменений на состояние экологически значимых характеристик особей рекомендовано изучение показателей разного уровня биологической организации. Такой подход позволяет выявить взаимосвязь между биохимическими (первичными) реакциями и параметрами, значимыми для оценки состояния организма рыб и их популяций (Lemos, 2021).

Оптимальным для решения поставленных выше задач является использование биохимических показателей, характеризующих состояние прооксидантно-антиоксидантной системы (активность антиоксидантных ферментов, уровень перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков) (Stoliar, Lushchak, 2012; Regoli, Giuliani, 2014; Félix et al., 2020), нервно-мышечной передачи (активность холинэстеразы) (Venkateswara Rao et al., 2007) и основных метаболических путей в организме (активность аминотрансфераз, содержание глюкозы) (Gharaei et al., 2011; Tkachenko et al., 2013) в сочетании с методами гистопатологического анализа. Последние позволяют определить тяжесть (обратимые/необратимые) и распространённость патологических процессов в тканях/органах, а система градации и полуколичественного анализа по Берне с соавторами (Bernet et al., 1999) — преобразовать качественные гистопатологические изменения в количественные показатели, оценить состояние организма и популяции в целом (Минеев, Минеева, 2019; Muns-Pujadas et al., 2024).

В качестве объектов исследования были выбраны три вида прибрежных рыб Чёрного моря, относящиеся к разным систематическим и экологическим группам — морской ёрш *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (Scorpaenidae), султанка *Mullus ponticus* Essipov, 1927 (Mullidae) и руле-

на *Syphodus tinca* (Linnaeus, 1758) (Labridae). Учитывая важную промысловую значимость султанки в Азово-Черноморском бассейне, а также широкое использование морского ёрша в качестве биоиндикаторного вида в Черноморском регионе, исследования биохимических показателей в их тканях проводили и ранее (Rudneva et al., 2010; Руднева и др., 2011; Чеснокова, Руднева, 2019; Чеснокова и др., 2020). При этом данные совместных исследований биохимических и гистопатологических показателей печени морского ёрша в литературе ограничены (Rudneva et al., 2017, 2018), гистологическая часть в них представлена только анализом меланомакрофагальных центров (ММЦ), без полной гистопатологической характеристики и полу-количественной оценки повреждений по Берне с соавторами (Bernet et al., 1999). Патоморфологический анализ султанки ранее не проводили, так же, как и совместное исследование биохимических и гистопатологических показателей её тканей.

Рулене не относится к промысловым видам Чёрного моря, но, являясь промежуточным хозяином нематоды (*Nematoda*) *Hysterothylacium aduncum*, может быть модельным объектом для изучения механизмов биохимических и органо-тканевых адаптаций к паразитарной инвазии. Биохимические показатели в печени рулены почти не изучали, а гистопатологические, так же как и у морского ёрша, представлены только количественными и размерными характеристиками ММЦ (Rudneva et al., 2018).

Таким образом, цель работы — изучить биохимические и гистопатологические параметры печени морского ёрша, султанки и рулены в условиях бух. Карантинная (г. Севастополь, Чёрное море).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морской ёрш (20 экз.), султанка (21 экз.) и рулене (24 экз.) (табл. 1) были отловлены донными ловушками в бух. Карантинная (г. Севастополь) в ноябре 2023 г.

У выловленных особей определяли общую и стандартную длину, массу тела (табл. 1), пол и стадию зрелости гонад. Возраст морского ёрша определяли по отолитам, султанки и рулены — по чешуе (Правдин, 1966). Визуальный осмотр особей и отбор тканей для биохимических (печень, кровь) и патоморфологических (печень) исследований проводили в течение первого часа

**Таблица 1.** Размерно-массовые показатели ( $M \pm m$ ) морского ёрша *Scorpaena porcus*, султанки *Mullus ponticus* и рулены *Syphodus tinca* из бухты Кантонинная

Показатель	Вид (экологическая группа)		
	Морской ёрш (донная)	Султанка (придонная)	Рулены (придонно-pelагическая)
Длина тела, см:			
общая	15.29 ± 0.51	15.59 ± 0.67	16.77 ± 0.55
стандартная	11.98 ± 0.29	13.40 ± 0.64	13.86 ± 0.44
Масса, г	61.16 ± 6.27	37.96 ± 4.25	72.47 ± 5.88

**Примечание.** Здесь и в табл. 2, 4, 5:  $M \pm m$  — среднее значение и его ошибка.

после вылова рыб. Сравнительный анализ биохимических и гистопатологических показателей печени трёх видов рыб проводили на унифицированной выборке — отобранных в единый сезон года (ноябрь) самках одной возрастной группы (3 года), стадия зрелости гонад II (покой).

Биохимические исследования проводили на образцах, полученных от индивидуальных особей, показатели определяли в сыворотке крови и печени рыб. Кровь, отобранную из хвостовых сосудов рыб, помещали в отдельные пластиковые пробирки и отставали в холодильнике при 4°C в течение ночи. После этого жидкость над сгустком (сыворотку) осторожно отбирали пипеткой и переносили в чистые пластиковые пробирки (Шейко и др., 2017; Андреева и др., 2023). Печень несколько раз промывали холодным 0.85%-ным физиологическим раствором и гомогенизировали в калий-фосфатном буфере (50 mM, pH 7.2) с добавлением 1 mM этилендиаминететрауксусной кислоты. Супернатанты получали центрифугированием гомогенатов 15 мин при 10000 g и температуре 0–4°C. Уровень перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков, активность антиоксидантных ферментов, холинэстеразы и содержание глюкозы определяли в супернатантах печени. Активность аминотрансфераз — в супернатантах печени и сыворотке крови. Все определения проводили на спектрофотометре СФ-2000 (“ОКБ Спектр”, Россия).

Уровень перекисного окисления липидов анализировали по содержанию активных продуктов тиобарбитуревой кислоты (ТБК-АП) (нмоль ТБК-АП/мг белка), образовавшихся в результате взаимодействия окисленных липидов и тиобарбитуревой кислоты, при длине волны ( $\lambda$ ) 532 нм (Стальная, Гаришвили, 1977).

Уровень окислительной модификации белков (опт. ед/мг белка) — по реакции окисленных аминокислотных остатков белков с 2,4-динитрофенилгидразином (Дубинина и др., 1995). Оптическую плотность альдегидных и кетонных продуктов нейтрального характера регистрировали соответственно при длине волны 356 и 370 нм, альдегидных и кетонных продуктов основного характера соответственно при 430 и 530 нм.

Активность супероксиддисмутазы ( усл. ед/мг белка/мин) определяли в системе нитросиний-тетразолиевый—феназинметасульфат—никотинамиддинуклеотид ( $\lambda = 560$  нм) (Nishikimi et al., 1972), активность каталазы (мккат/мг белка) — по реакции взаимодействия перекиси водорода с молибдатом аммония ( $\lambda = 410$  нм) (Королюк и др., 1988), активность пероксидазы (опт. ед/мг белка/мин) — по реакции с бензидиновым реагентом (Практикум по физико-химическим методам ..., 1981).

Активность холинэстеразы (мккат/г белка) определяли посредством кинетического фотометрического теста ( $\lambda = 405$  нм) с использованием стандартных наборов реагентов (“ДиаВет-Тест”, Россия).

Активность аспартатамиотрансферазы (мкмоль/ч мг белка) определяли по реакции взаимодействия оксалоacetата с 2,4-динитрофенилгидразином ( $\lambda = 537$  нм), активность аланинамиотрансферазы (мкмоль/ч мг белка) — по реакции пирувата с 2,4-динитрофенилгидразином в щелочной среде ( $\lambda = 537$  нм). Биохимические показатели пересчитывали на белок, концентрацию которого определяли биуретовым методом ( $\lambda = 540$  нм). Активность аспартатамиотрансферазы, аланинамино-

трансферазы и содержание общего белка определяли с использованием стандартных наборов реагентов ("ОЛЬВЕКС ДИАГНОСТИКУМ", Россия).

Для гистологического анализа пробы печени фиксировали в течение 24–40 ч в растворе Дэвидсона, затем промывали в 70%-ном этиловом спирте (Suvarna et al., 2013). Дальнейшую обработку гистологических проб проводили по общепринятой методике: обезживали в растворах этилового спирта возрастающей концентрации (90 и 100%), просветляли в хлороформе, пропитывали и заливали в парафин (Микодина и др., 2009). Срезы толщиной 5 мкм были сделаны на полуавтоматическом микротоме ("RMD-3000", Россия) и окрашены гематоксилином-эозином по Мейеру (Suvarna et al., 2013). Исследовали препараты под световым микроскопом ADF U300B, оснащенным цифровой камерой ADF PRO 20 ("ADF", Китай). Встречаемость гистопатологических изменений ( $E, \%$ ) рассчитывали по формуле:  $E = 100n/N$ , где  $n$  — число рыб с гистопатологиями,  $N$  — общее число исследованных особей.

Для оценки выявленных у рыб гистопатологий использовали модифицированный полуколичественный анализ альтераций по методике Берне с соавторами (Bernet et al., 1999), согласно которой учитывали фактор тяжести и распространённость повреждений в органах. Выделены три фактора тяжести (значимости) альтераций: 1) минимальная патологическая значимость, поражение легко обратимо; 2) умеренная патологическая значимость, поражение обратимо в большинстве случаев, если стрессор нейтрализован; 3) выраженная патологическая значимость, как правило, необратимые поражения, ведущие к частичной или полной потере функции органа. Оценку распространённости повреждений в печени проводили по балльной системе: 0 — изменения отсутствуют или норма, 1 — встречаются редко ( $\leq 25\%$ ), 2 — умеренно (26–50%), 3 — часто (51–75%), 4 — очень часто ( $>75\%$ ). Используя значения фактора тяжести и балла распространённости повреждений, рассчитывали индекс гистопатологических альтераций печени ( $L$ ), усл. ед.:  $I_L = \sum_{rp} \sum_{alt} (a_{L rp alt} \times w_{L rp alt})$ , где  $rp$  — тип реакции,  $alt$  — изменение,  $a_L$  — значение балла,  $w_L$  — фактор значимости. Высокий индекс указывает на значительную степень повреждения.

Для подсчёта ММЦ исследовали 10 полей зрения для каждой особи рыб при увеличении

микроскопа  $\times 400$ . Число ММЦ и площадь их поверхности подсчитывали и измеряли по изображениям в программе Image J после калибровки шкалы. Рассчитывали число ММЦ на 1  $\text{мм}^2$ ; вычисляли среднюю площадь, занимаемую всеми ММЦ на 1  $\text{мм}^2$  среза, и относительную площадь всех ММЦ, выраженную в процентах (доля площади всех подсчитанных ММЦ в общей площади проанализированных полей зрения) (Ribeiro et al., 2011; Пронина и др., 2014). Также определяли общую площадь поля зрения для расчёта площади ММЦ на  $\text{мм}^2$ .

Проводили статистическую обработку данных, вычисляли среднее арифметическое значение и стандартную ошибку средней. Нормальность распределения данных оценивали с применением теста Шапиро–Уилка. Достоверность различий между выборками оценивали с применением  $U$ -критерия Манна–Уитни и двухвыборочного критерия Колмогорова–Смирнова (для анализа меланомакрофагальных центров). Различия считали достоверными при уровне значимости  $p < 0.05$ . Статистический анализ проводили с использованием компьютерных программ Past 3 и Microsoft Office Excel 2016.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Биохимические исследования.** Содержание ТБК-АП не различалось в печени морского ерша и рулены и было достоверно выше по сравнению с аналогичным показателем у султанки. Уровень окислительной модификации белков был максимальным в печени морского ерша. Различия достоверны между содержанием продуктов нейтрального характера и альдегидопроизводных основного характера в печени морского ерша и соответствующими показателями у султанки и рулены. Содержание кетонопроизводных основного характера в печени морского ерша не отличалось от таковых у султанки и было достоверно выше, чем у рулены (табл. 2).

Активность супероксиддисмутазы не различалась в печени султанки и рулены и была достоверно ниже, чем у морского ерша. Максимальные значения активности каталазы были обнаружены в печени султанки, отличия от остальных видов рыб достоверны. Активность пероксидазы не различалась в печени морского ерша и султанки и была достоверно ниже (более чем в 2 раза), чем у рулены (табл. 2).

**Таблица 2.** Биохимические показатели ( $M \pm m$ ) печени и сыворотки крови морского ёрша *Scorpaena porcus*, султанки *Mullus ponticus* и рулены *Sympodus tinca* из бух. Карантинная

Показатель	Морской ёрш	Султанка	Рулены
Печень			
ТБК-АП, нмоль ТБК-АП/мг белка	4.12 ± 0.40 <sup>a</sup>	2.71 ± 0.25 <sup>b</sup>	5.29 ± 0.36 <sup>a</sup>
C <sub>356</sub> , опт. ед/мг белка	0.064 ± 0.006 <sup>a</sup>	0.048 ± 0.004 <sup>b</sup>	0.040 ± 0.002 <sup>b</sup>
C <sub>370</sub> , опт. ед/мг белка	0.059 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.045 ± 0.004 <sup>b</sup>	0.038 ± 0.003 <sup>b</sup>
C <sub>430</sub> , опт. ед/мг белка	0.028 ± 0.002 <sup>a</sup>	0.021 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.016 ± 0.003 <sup>b</sup>
C <sub>530</sub> , опт. ед/мг белка	0.009 ± 0.0010 <sup>a</sup>	0.006 ± 0.0009 <sup>a</sup>	0.004 ± 0.0005 <sup>b</sup>
СОД, усл. ед/мг белка/мин	30.65 ± 2.03 <sup>a</sup>	18.84 ± 2.40 <sup>b</sup>	19.75 ± 2.61 <sup>b</sup>
КАТ, мккат/мг белка	0.085 ± 0.007 <sup>a</sup>	0.163 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.133 ± 0.009 <sup>c</sup>
ПЕР, опт. ед /мг белка/мин	0.021 ± 0.003 <sup>a</sup>	0.016 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.049 ± 0.005 <sup>b</sup>
АЛТ, мкмоль/ч мг белка	0.153 ± 0.009 <sup>a</sup>	0.366 ± 0.025 <sup>b</sup>	0.238 ± 0.014 <sup>c</sup>
АСТ, мкмоль/ч мг белка	0.044 ± 0.003 <sup>a</sup>	0.132 ± 0.015 <sup>b</sup>	0.086 ± 0.008 <sup>c</sup>
ХЭ, мккат/г белка	0.327 ± 0.031 <sup>a</sup>	0.641 ± 0.012 <sup>b</sup>	0.382 ± 0.039 <sup>a</sup>
Глюкоза, ммоль/г ткани	100.13 ± 9.69 <sup>a</sup>	173.59 ± 14.91 <sup>b</sup>	96.70 ± 4.70 <sup>a</sup>
Сыворотка крови			
АЛТ, мкмоль/ч мг белка	0.020 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.062 ± 0.012 <sup>b</sup>	0.039 ± 0.002 <sup>c</sup>
АСТ, мкмоль/ч мг белка	0.007 ± 0.001 <sup>a</sup>	0.022 ± 0.003 <sup>b</sup>	0.013 ± 0.001 <sup>c</sup>

**Примечание.** ТБК-АП — активные продукты тиобарбитуровой кислоты, C<sub>356</sub> — альдегиды нейтрального характера, C<sub>370</sub> — кетоны нейтрального характера, C<sub>430</sub> — альдегиды основного характера, C<sub>530</sub> — кетоны основного характера, СОД — супероксиддисмутаза, КАТ — каталаза, ПЕР — пероксидаза, АЛТ — аланинаминотрансфераза, АСТ — аспартатаминотрансфераза, ХЭ — холинэстераза. <sup>a, b, c</sup> достоверность различий между значениями показателей в печени трёх видов рыб — данные, отмеченные разными буквами, достоверно различаются между собой по U-критерию Манна—Уитни при  $p < 0.05$ .

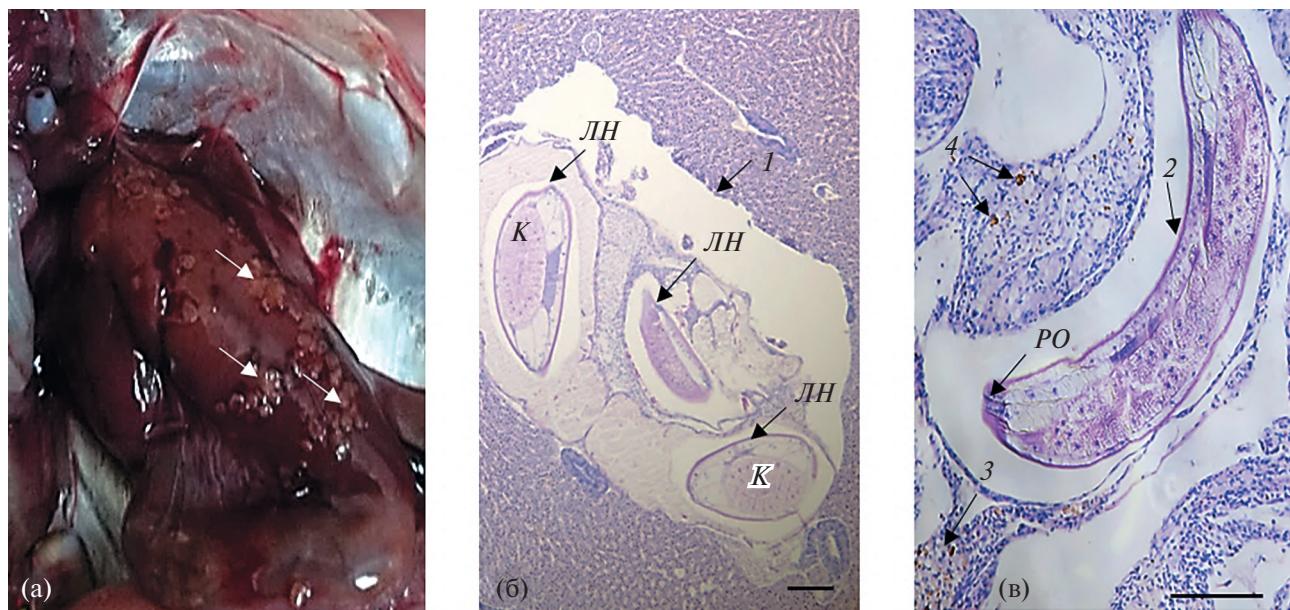
Активность обеих аминотрансфераз в печени и в сыворотке крови увеличивалась в ряду морской ёрш → рулены → султанка и была достоверно выше в тканях султанки по сравнению с аналогичными показателями двух других видов рыб. Активность холинэстеразы и содержание глюкозы не различались в печени морского ёрша и рулены и были достоверно ниже, чем у султанки (табл. 2).

**Патоморфологические исследования.** При визуальном осмотре клинических признаков патологии у рыб не обнаружили. В результате патологоанатомического вскрытия у 40.00% особей морского ёрша были отмечены камни в мочевом пузыре, а у 41.67% особей рулены — паразитарные агенты на печени (рис. 1).

Гистопатологический анализ печени трёх видов рыб позволил обнаружить пять видов альтераций, относящихся к трём типам реакций

(нарушение кровообращения, регressive изменения и воспалительные реакции) (табл. 3).

Наиболее распространённым гистопатологическим изменением были ММЦ (рис. 2), встречаемость которых имела близкие значения у морского ёрша и султанки (соответственно 40.00 и 38.09%) и была ниже, чем у рулены (50.00%) (табл. 3). Подиаметру ММЦ печень трёх видов рыб не различалась. Средние значения этого показателя у морского ёрша (35.33 мкм) были несколько выше, чем у султанки и рулены (соответственно 31.98 и 30.59 мкм). Однако сравнительный анализ по числу ММЦ на 1 мм<sup>2</sup> показал достоверные различия (более чем в 4.5 раза) между руленой и двумя другими видами рыб. Относительная площадь ММЦ в печени в среднем не превышала 4.00% и составляла 3.75% у рулены, 2.15% — у морского ёрша и 1.20% — у султанки. Значения этих показателей, как и средние



**Рис. 1.** Заражённая личинками нематод (Nematoda) семейства Raphidascaridae печень рулены *Syphodus tinca* из бух. Карантинная: а — внешний вид поражённой паразитами (↗) печени; б, в — гистологическая картина повреждения в результате инвазии, окрашивание гематоксилином-эозином: б — формирование гранулемы (1) вокруг паразита (поперечный срез); в — продольный срез нематоды, имеющей неклеточную кутикулярную оболочку (2), рядом расположены меланомакрофагальный центр (3) и единичные меланомакрофаги (4); LH — личинки нематоды, K — кишечник, PO — ротовое отверстие паразита. Масштаб: 50 мкм.

**Таблица 3.** Гистопатологические изменения печени и частота их встречаемости (%) у морского ёрша *Scorpaena porcus*, султанки *Mullus ponticus* и рулены *Syphodus tinca* из бух. Карантинная

Тип реакции или наличие паразитов	Гистопатологические изменения*	Морской ёрш	Султанка	Рулены
Нарушения кровообращения	Расширение кровеносных сосудов (1)	10.00	4.76	
Регрессивные изменения	Меланомакрофагальные центры (1)	40.00	38.09	50.00
	Липоидная вакуолизация гепатоцитов (1)	25.00	23.81	33.33
Воспаление	Локальная воспалительная реакция (1)	5.00	23.81	
	Гранулемы (2)			41.67
Паразиты	Личинки нематод (Nematoda) (2)			37.50

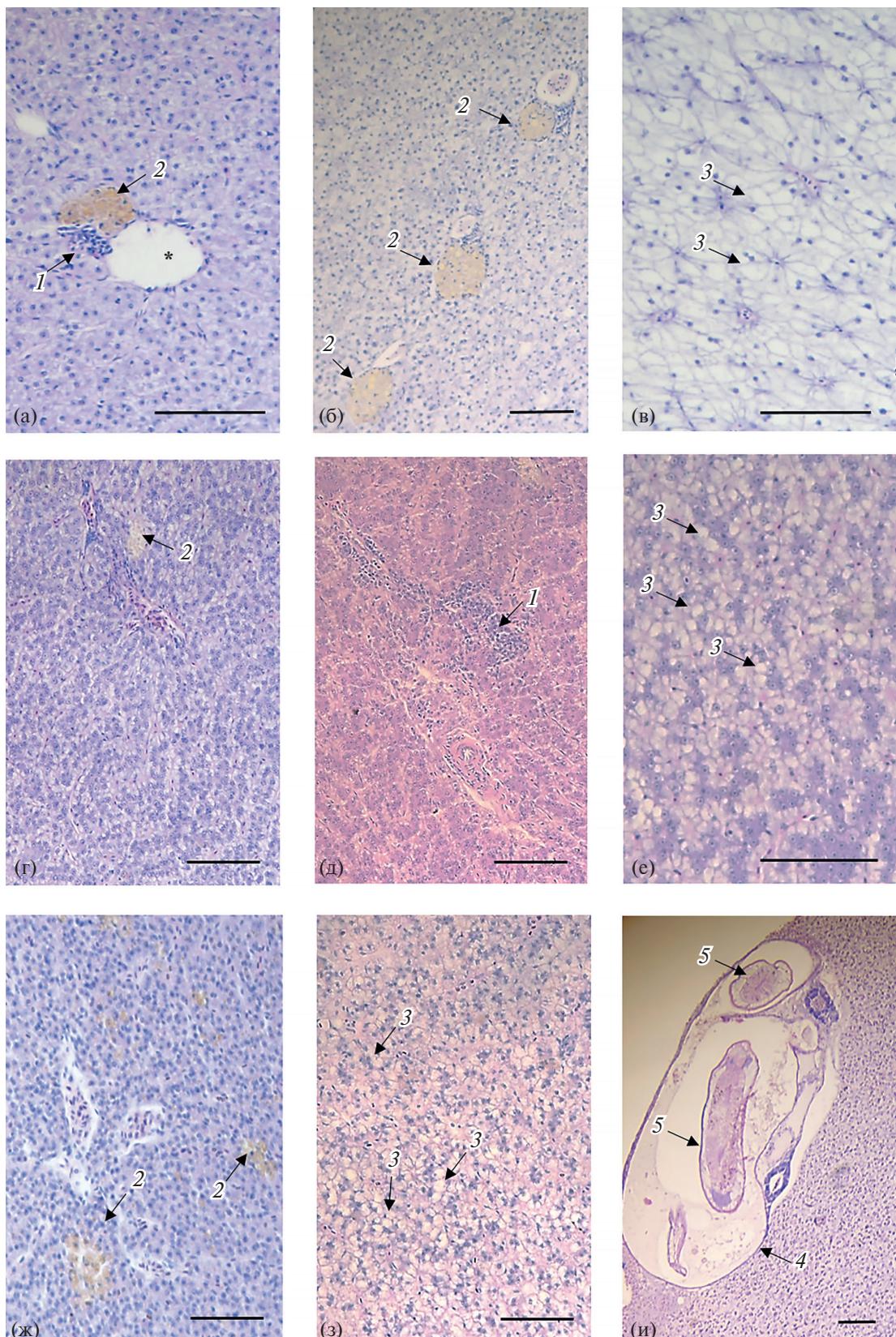
**Примечание.** \* В скобках указан фактор значимости (тяжести) для каждого изменения.

площади всех ММЦ, достоверно различались между исследованными видами рыб (табл. 4).

Встречаемость липоидной вакуолизации гепатоцитов (рис. 2в, 2е, 2з) у рулены составила 33.33%, что выше значений соответствующего показателя у морского ёрша (25.00%) и султанки (23.81%). Расширение кровеносных сосудов и локальные воспалительные реакции (рис. 2а, 2д) были отмечены только у султанки и морского ёрша. Встречаемость нарушений кровообращения была в два раза выше, а локальной

воспалительной реакции — в пять раз ниже у морского ёрша по сравнению с аналогичными показателями у султанки (табл. 3).

Личиночные стадии нематод, предположительно *Hysterothylacium* sp., были выявлены только в печени рулены. Вокруг паразитов наблюдали формирование гранулем округлой или овальной формы, окружённых тонкой соединительнотканной капсулой (рис. 1б, 2и; табл. 3). Тело паразита имело довольно крупные размеры. На переднем конце тела было



**Рис. 2.** Гистологическая структура печени морского ерша *Scorpaena porcus* (а–в), султанки *Mullus ponticus* (г–е) и рулены *Syphodus tinca* (ж–и) из бух. Карантинная, окрашивание гематоксилином-эозином: (\*) — расширение кровеносного сосуда, 1 — локальная воспалительная реакция, 2 — меланомакрофагальный центр, 3 — липоидная вакуолизация гепатоцитов, 4 — гранулема, 5 — личинки нематоды (Nematoda). Масштаб: 50 мкм.

**Таблица 4.** Морфометрические показатели меланомакрофагальных центров (ММЦ) ( $M \pm m$ ) в печени морского ёрша *Scorpaena porcus*, султанки *Mullus ponticus* и рулены *Syphodus tinca* из бух. Карантинная

Показатель	Морской ёрш	Султанка	Рулены
Диаметр, мкм	$35.33 \pm 2.91^a$	$31.98 \pm 1.74^a$	$30.59 \pm 1.87^a$
Число, шт/мм <sup>2</sup>	$17.48 \pm 1.24^a$	$17.02 \pm 1.01^a$	<b><math>78.14 \pm 6.74^c</math></b>
Относительная площадь, %	$2.15 \pm 0.24^b$	$1.20 \pm 0.14^a$	<b><math>3.75 \pm 0.39^c</math></b>
Площадь всех ММЦ, мкм <sup>2</sup> × 10 <sup>-3</sup> /мм <sup>2</sup>	$24.61 \pm 3.00^b$	$12.11 \pm 1.30^a$	<b><math>39.46 \pm 4.20^c</math></b>

**Примечание.** Здесь и в табл. 5: <sup>a,b,c</sup> достоверность различий между значениями показателей в печени трёх видов рыб — данные, отмеченные разными буквами, достоверно различаются между собой при  $p < 0.05$ ; полужирным шрифтом выделены максимальные значения, достоверно отличающиеся от минимальных при  $p < 0.01$ .

расположено ротовое отверстие, окружённое губами (рис. 1в).

Индекс гистопатологических изменений печени был максимальным у рулены и снижался в ряду рулены → морской ёрш → султанка. Значения индекса у морского ёрша достоверно отличались от таковых у рулены и султанки при  $p < 0.05$ , индексы у рулены и султанки различались при  $p < 0.01$  (табл. 5).

**Таблица 5.** Индексы гистопатологических альтераций печени исследованных видов рыб из бух. Карантинная, усл. ед.

Вид	$M \pm m$
Морской ёрш <i>Scorpaena porcus</i>	$1.550 \pm 0.380^b$
Султанка <i>Mullus ponticus</i>	$0.950 \pm 0.175^a$
Рулены <i>Syphodus tinca</i>	<b><math>2.875 \pm 0.448^c</math></b>

## ОБСУЖДЕНИЕ

Устойчивость гидробионтов к действию любого стресс-фактора зависит от состояния антиоксидантной защитной системы (АОС), обеспечивающей поддержание активных форм кислорода на безопасном для клетки уровне. Дисбаланс между образованием активных форм кислорода и их обезвреживанием приводит к окислительному повреждению биомолекул, изменению свойств биомембран, развитию воспалительных реакций, разрушению плазмалеммы, некрозу тканей и другим патологическим изменениям (Stoliar, Lushchak, 2012; Матрусевич, Карузин, 2015). Скорость образования активных форм кислорода и интенсивность реакций свободнорадикального окисления (СРО) зависят от силы и продолжительности действия фактора

и определяют ответную реакцию организма в пределах генетических и фенотипических “возможностей” вида. Таким образом, анализ процессов окисления биомолекул и антиоксидантных реакций отражает адаптационные возможности организма, риск развития окислительного стресса и патологических состояний в организме (Stoliar, Lushchak, 2012; Regoli, Giuliani, 2014; Матрусевич, Карузин, 2015). При этом достоверно оценить последствия изменений в системе СРО—АОС на клеточно-тканевом и органном уровнях, отличить физиологические изменения от патологических возможно только с применением гистопатологических методов анализа.

В наших исследованиях содержание ТБ-К-АП не различалось в печени морского ёрша и рулены и было достоверно выше, чем у султанки. Содержание продуктов окислительной модификации белков имело максимальные значения в печени морского ёрша по сравнению с таковым у двух других видов рыб. Активность супероксиддисмутазы была достоверно выше, а каталазы — достоверно ниже в печени морского ёрша по сравнению с аналогичными показателями султанки и рулены. Активность пероксидазы не различалась в печени морского ёрша и султанки и была в два раза ниже, чем у рулены. Таким образом, выявленные различия могут быть следствием специфики функционирования АОС у представителей разных экологических групп, особенностей биологии видов и заражённости паразитами.

Морской ёрш — представитель донной ихтиофауны. Ведёт малоподвижный, оседлый образ жизни и лишь зимой совершает незначительные откочёвки от берега (Болтачев, Карпова, 2017). Постоянный контакт с загрязнёнными грунтами приводит к интенсификации индукции актив-

ных форм кислорода и процессов СРО в печени ерша, что объясняет адаптивное повышение активности супероксиддисмутазы. При этом более низкая, чем у других видов рыб, активность каталазы, на фоне отсутствия разрушения плазмалеммы и некроза гепатоцитов в его печени может свидетельствовать о компенсаторном увеличении активности глутатионпероксидазы и/или содержания других компонентов АОС, обеспечивающих обезвреживание перекисей.

Результаты гистопатологического анализа позволили выявить четыре типа изменений, относящихся к первой степени тяжести. Все изменения обратимы и встречаемость их незначительна. Исключением являются ММЦ, обнаруженные у 40% особей морского ерша. ММЦ — это скопление макрофагов, накапливающих продукты клеточного и катаболического распада, потенциально токсичные тканевые материалы, свободные радикалы, пигменты — гемосидерин, цероид, меланин и в особо большом количестве липофусцин (Agius, Roberts, 2003; Заботкина, 2017; Orso et al., 2023). Последний является продуктом перекисного окисления липидов (пероксидации фагоцитированных жиров) (Ефимов, Маслякова, 2009), что соглашается с высоким содержанием ТБК-АП в печени морского ерша (табл. 2) и на фоне высокого уровня СРО в целом может быть следствием токсического влияния среды. Увеличение размеров и количественного содержания ММЦ в тканях рыб ранее было показано при комплексном загрязнении среды обитания (Пронина и др., 2014; Orso et al., 2023), воздействии тяжёлых металлов и токсикантов органической природы (Fournie et al., 2001; Agius, Roberts, 2003; Заботкина, 2017).

Рулен — придонно-pelagicкий вид, типичный бентофаг (Болтачев, Карпова, 2017), является промежуточным хозяином *H. aduncum*. Заражение происходит трофическим путём через кормовые объекты — бентосных ракообразных (Crustacea) и/или моллюсков (Mollusca) (Гаевская и др., 2010). Паразитизм единичных особей обычно не приносит большого вреда хозяину. Клинические проявления возникают, когда численность паразитов превышает определённый порог (Гаевская, 2004, 2005). В наших исследованиях личиночные стадии нематод, предположительно *H. aduncum*, были выявлены только в печени рулены у 37.5% особей. Вокруг паразитов наблюдали формирование гранулем округлой или овальной формы. Такая локальная инкапсуляция паразитов позволяет неинфици-

рованным участкам печени поддерживать свои функции и обеспечивает выживание хозяина. Тем не менее, личинки нематод могут оказывать токсическое действие, травмировать стенки гранулем, в которых обитают, адсорбировать питательные вещества, нарушать обменные процессы, вызывать вторичное воспаление, приводить к интенсификации процессов СРО (Marcogliese et al., 2005; Skuratovskaya et al., 2018). В нашем исследовании воспалительные реакции (гранулемы) были отмечены в печени 41.67% особей, что, вероятно, привело к индукции реакций перекисного окисления липидов, образованию органических перекисей и адаптивному увеличению активности пероксидазы. В отличие от каталазы пероксидаза обезвреживает не только неорганические, но и органические перекиси, обрывая тем самым цепные реакции перекисного окисления липидов (Stoliar, Lushchak, 2012). Индукция процессов СРО и увеличение активности пероксидазы, глутатионредуктазы и каталазы были показаны в тканях мерланга *Merlangus euxinus* (= *merlangus*), заражённого *H. aduncum* (Skuratovskaya et al., 2018). Увеличение содержания ТБК-АП было также выявлено в печени жёлтого окуня *Perca flavescens*, заражённого метацеркариями *Apophallus brevis* (Marcogliese et al., 2005). Обнаруженные особенности авторы объясняли развитием воспалительных реакций в местах внедрения паразитов в мышцах и на коже рыб. Таким образом, более высокие, чем у морского ерша и султанки, значения активности пероксидазы и уровня перекисного окисления липидов у придонно-pelagicкой рулены могут быть результатом заражения *H. aduncum* и развития вторичного воспаления.

Анализ гистопатологических изменений в печени рулены не выявил расширения кровеносных сосудов и локальных воспалительных реакций, отмеченных у морского ерша и султанки. При этом встречаемость липоидной (жировой) вакуолизации и ММЦ в печени рулены была выше, чем у двух других видов рыб. Липоидная дистрофия гепатоцитов — часто встречающееся у рыб изменение (Моисеенко, 2009; Фомина, 2019). Мелкие капельки жира обнаруживаются и в нормальных гепатоцитах, однако в патологических условиях накопление липидов резко увеличивается и в случае разрушения мембранных клеток и/или локализации ядра в центре клетки относится к дегенеративным типам изменений (Крючков и др., 2006; Моисеенко, 2009; Фомина, 2019). В наших исследованиях жировая дистрофия гепатоцитов не приводила

к разрушению клеточной мембраны ни у одного из анализируемых видов рыб, а ядро в клетке было смещено к плазмалемме. Такие изменения носят обратимый характер и, вероятно, являются вариантом нормы (Крючков и др., 2006) у рыб в период осеннего нагула. При этом более высокие, чем у других видов рыб, встречае-  
мость, число, общая и относительная площадь, занимаемая ММЦ в печени рулены, вероятно, отражают интенсивность перекисного окисле-  
ния липидов (что согласуется с результатами биохимических исследований (табл. 2)) и/или увеличение макрофагальной активности, как ре-  
акцию на паразитарную инвазию. Выявлено, что макрофаги, активированные при гельминтозах, модифицируют клеточный иммунный ответ, регулируют процессы тканевого фиброзирования и формирования гигантских многоядерных клеток в гранулемах (Van Dyken, Locksley, 2013; Sayyaf Dezfuli et al., 2016). Увеличение размеров и количества ММЦ, а также их образование в местах развития воспалительных реакций было показано при инфекционном поражении различной этиологии (Sayyaf Dezfuli et al., 2016; Заботкина, 2017; Li et al., 2021; Carreras-Colom et al., 2022).

В то же время более низкие, чем у морского ерша и рулены, значения показателей перекисного окисления липидов (в 1.5–2.0 раза) и индекса гистопатологических изменений (в 1.6–3.0 раза) в печени придонной султанки могут быть следствием значительного содержания каротиноидов — низкомолекулярных антиоксидантов — в её печени (Сергеева и др., 2013). Каротиноиды нейтрализуют перекисные ради-  
калы и препятствуют перекисному окислению липидных компонентов клеточных мембран (Дайнека и др., 2008). Запасы каротиноидов в печени султанки значительно выше, чем в других её тканях и у других видов азово-черномор-  
ских рыб. Удельное содержание каротиноидов в печени, гонадах и мышцах самок в преднерестовый период может составлять соответственно до 260.0, 2.7 и 17.0 мкг/г сырой массы ткани (Сергеева и др., 2013).

Так же, как и у ерша, гистопатологические изменения в печени султанки были обратимы. Встречаемость их была незначительной и во всех случаях, кроме локальной воспалительной реакции, была ниже или имела близкие значения.

Для оценки видовых особенностей белкового и углеводного метabolизма в печени рыб анализировали активность аминотрансфераз и содер-

жание глюкозы (Gharaei et al., 2011; Tkachenko et al., 2013). Ключевую роль в метabolизме ами-  
нокислот и белков играют аминотрансферазы — ферменты, катализирующие реакции переами-  
нирования с образованием пирувата. Последний является субстратом для синтеза глюкозы в ре-  
акциях глюконеогенеза, играет ключевую роль в энергетическом обмене клетки. Активность аминотрансфераз в печени зависит от скорости утилизации продуктов реакции и уровня кле-  
точного повреждения (Tkachenko et al., 2013). В наших исследованиях наибольшие значения активности аминотрансфераз и содержания глю-  
козы были выявлены в тканях более активной султанки и уменьшались в ряду видов рыб в по-  
рядке снижения их подвижности: султанка → → рулены → морской ёрш. Выявленные особен-  
ности при отсутствии разрушения плазмалеммы гепатоцитов отражают разную интенсивность белкового метabolизма и субстратного обеспече-  
ния реакций глюконеогенеза в печени трёх видов рыб и во многом определяются их двигательной активностью. В исследованиях других авторов была также показана более высокая интенсивность метаболических процессов (аэробного и анаэробного путей продуцирования энергии, окислительного фосфорилирования и синтеза белка) в печени подвижной ставриды *Trachurus mediterraneus* по сравнению с малоподвижным морским ершом (Эмеретли, 1987). Полученные результаты объясняют близкие значения встре-  
чаемости ММЦ в печени султанки и морского ерша. Образование ММЦ в печени султанки обусловлено более высоким уровнем метabolизма в органе и, соответственно, накоплением продуктов клеточного и катаболического рас-  
пада, у морского ерша — иммунной реакцией организма на токсическое влияние среды.

Для оценки видовых особенностей нервно-мышечной передачи анализировали активность холинэстеразы. Этот фермент синтезируется в клетках печени, катализирует гидролиз ацетилхолина в холинergicих синапсах и выполняя ключевую роль в передаче нервно-мы-  
шечного импульса. Синтез холинэстеразы осуществляется совместно с альбуминовой фракцией, что также позволяет использовать данный показатель для оценки белоксинтезирующей функции печени (Venkateswara Rao et al., 2007; Старостина, Дёгтева, 2008). Таким об-  
разом, выявленное в наших исследованиях максимальное значение активности холинэстеразы в печени султанки, вероятно, отражает более вы-  
сокий, чем у морского ерша и рулены, уровень

активности холинергической системы, обусловленный её более значимой ролью в обеспечении жизнедеятельности этого вида, а также синтеза белка, что согласуется с другими результатами исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований позволили установить, что большинство биохимических реакций в печени трёх видов рыб носили неспецифический характер. Различия заключались в направленности и выраженности изменений и зависели от особенностей биологии видов, принадлежности к экологической группе и заражённости паразитами. Максимальные значения показателей окислительного стресса выявлены в печени морского ерша и снижались в ряду морской ёрш → рулена → султанка. При этом индекс гистопатологических альтераций печени морского ерша был достоверно ниже, чем у рулены. Выявленные различия могут быть следствием присутствия паразитарных агентов в печени рулены (фактор тяжести 2), которые учитываются при расчёте индексов гистопатологических альтераций органа.

Более выраженные межвидовые различия, обусловленные физиолого-экологическими особенностями видов, обнаружены для показателей белкового и углеводного метаболизма, а также активности холинэстеразы. Значения этих показателей увеличивались в ряду изученных видов рыб в порядке увеличения их естественной подвижности и интенсивности обменных процессов.

Так же, как и биохимические реакции, большинство гистопатологических изменений носили неспецифический характер. Высокая встречаемость ММЦ в печени была отмечена у всех видов рыб. При этом число, общая и относительная площадь ММЦ были достоверно выше в печени рулены и снижались в ряду рулена → морской ёрш → султанка. Выявленные у морского ерша и рулены изменения сопровождались высоким уровнем перекисного окисления липидов в печени, что, вероятно, свидетельствует о более интенсивном, чем у султанки, накоплении липофусцина и других продуктов СРО в ММЦ.

В то же время сопоставление реакций СРО–АОС с результатами гистопатологического анализа показало отсутствие разрушения плазмалеммы гепатоцитов в печени всех анализиру-

емых видов рыб, что может свидетельствовать о слабом токсическом влиянии среды или уровне паразитарной инвазии, не превышающих буферную ёмкость АОС. В целом же большинство гистопатологических изменений относились к первому фактору значимости, были обратимы, встречаемость их была незначительной, что вместе с индексами гистопатологических изменений в органе свидетельствует об удовлетворительном состоянии рыб и может считаться вариантом нормы. Более тяжёлые (значимые) альтерации, зарегистрированные у рулены, — гранулемы — были вызваны личинками нематод семейства *Raphidascarididae*, а не токсическим влиянием среды, что также позволяет характеризовать район исследований как условно чистый.

Таким образом, получены новые данные о биохимических и гистопатологических показателях печени значимых для Черноморского региона видов рыб, включая результаты гистопатологического анализа и полуколичественной оценки выявленных альтераций. Полученные сведения представляют основу дальнейших исследований, направленных на изучение биохимических и органно-тканевых изменений отдельных таргетных органов и тканей (в рамках нашего исследования — в печени) исследованных видов рыб в условиях разного уровня комплексного загрязнения акваторий, тем самым дополняя современными данными концепцию экотоксикологического мониторинга и оценки качества среды. Кроме того, на примере рулены выявлены и продемонстрированы ряд изменений, связанных с влиянием паразитарной инвазии *H. aduncum*.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Манипуляции с объектами исследования проводили в соответствии с Руководством по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regis/index.htm>). Протоколы работы с животными были одобрены Комиссией по биоэтике ИнБЮМ РАН (Протокол № 2(7)/24 от 28.03.2024 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева А.М., Базарова З.М., Торопыгин И.Ю. и др.* 2023. Анализ состава фракции из осмотически активных белков сыворотки крови атлантической трески *Gadus morhua* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 59. № 2. С. 90–99.  
<https://doi.org/10.31857/S004445292302002X>
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П.* 2017. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 376 с.
- Гаевская А.В.* 2004. Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 237 с.
- Гаевская А.В.* 2005. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 223 с.
- Гаевская А.В., Корничук Ю.М., Мачкевский В.К. и др.* 2010. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) в Чёрном море // Мор. екол. журн. Т. 9. № 2. С. 37–50.
- Дайнека В.И., Шапошников А.А., Дайнека Л.А. и др.* 2008. Каротиноиды: строение, биологические функции и перспективы применения // Науч. ведомости БелГУ. Сер. Медицина. Фармация. Вып. 6. № 6 (46). С. 19–25.
- Дубинина Е.Е., Бурмистров С.О., Ходов Д.А., Портов И.Г.* 1995. Окислительная модификация белков сыворотки крови человека, метод её определения // Вопр. мед. химии. Т. 41. № 1. С. 24–26.
- Ефимов А.А., Маслякова Г.Н.* 2009. О роли липофусцина в инволютивных и патологических процессах // Саратов. науч.-мед. журн. Т. 5. № 1. С. 111–115.
- Заботкина Е.А.* 2017. Влияние токсикантов органической и неорганической природы на структуру мелано-макрофагальных центров у костистых рыб (обзор) // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 77 (80). С. 20–33.
- Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е.* 1988. Метод определения активности катализы // Лаб. дело. № 1. С. 16–19.
- Крючков В.Н., Дубовская А.В., Фомин И.В.* 2006. Особенности патологической морфологии печени рыб в современных условиях // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3 (32). С. 94–100.
- Матрусеевич А.К., Карузин К.А.* 2015. Оксидативный стресс и его роль в формировании дизадаптации и патологии // Биорадикалы и антиоксидантны. Т. 2. № 2. С. 5–18.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др.* 2009. Гистология для ихтиологов: опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 112 с.
- Минеев А.К., Минеева О.В.* 2019. Гистопатология печени у рыб Саратовского водохранилища // Теор. и приклад. экология. № 3. С. 114–119.  
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-3-114-119>
- Моисеенко Т.И.* 2009. Водная экотоксикология: теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 399 с.
- Немова Н.Н.* 2010. Механизмы биохимических адаптаций у водных организмов: экологические и эволюционные аспекты // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т. I. Экологическая физиология и биохимия водных организмов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 198–214.
- Немова Н.Н.* 2023. Эколо-биохимические адаптации водных организмов // Изв. РАН. Сер. биол. № 7. С. 13–22.  
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600218>
- Немова Н.Н., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Фокина Н.Н.* 2014. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 18–29.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пронина С.В., Батуева М.Д.-Д., Пронин Н.М.* 2014. Характеристика меланомакрофаговых 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>
- Практикум по физико-химическим методам в биологии. 1981. М.: Изд-во МГУ, 239 с.
- Руднева И.И.* 2003. Эколо-физиологические особенности антиоксидантной системы рыб и процессов перекисного окисления липидов // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 4. С. 391–400.
- Руднева И.И., Скуратовская Е.Н., Дорохова И.И. и др.* 2011. Биоиндикация экологического состояния морских акваторий с помощью биомаркеров рыб // Вод. ресурсы. Т. 38. № 1. С. 92–97.
- Сергеева С.Г., Корниенко Г.Г., Самарская Е.А. и др.* 2013. Особенности созревания и патологии половых продуктов барабули *Mullus barbatus ponticus* и мерланга *Odontogadus merlangus euxinus* Черного моря // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 4 (56). С. 689–702.
- Стальная И.Д., Гаршишили Т.Г.* 1977. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии. М.: Медицина. С. 66–68.
- Старостина В.К., Дегтева С.Д.* 2008. Холинэстераза: методы анализа и диагностическое значение. Новосибирск: Вектор-Бест, 35 с.
- Фомина А.С.* 2019. Результаты патоморфологических исследований рыб Братского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 87 (90). С. 41–50.  
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10017>

- Чеснокова И.И., Руднева И.И.* 2019. Видовые особенности активности некоторых ферментов гонад черноморских рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 55. № 5. С. 324–330.  
<https://doi.org/10.1134/S0044452919050048>
- Чеснокова И.И., Сигачева Т.Б., Скуратовская Е.Н.* 2020. Сравнительный анализ биомаркеров печени морского ерша *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 из Севастопольских акваторий (Черное море) с разным уровнем загрязнения // Вод. ресурсы. Т. 47. № 3. С. 330–335.  
<https://doi.org/10.31857/S0321059620030050>
- Шейко Я.И., Савичева Е.А., Свенторжинский С.В. и др.* 2017. Сравнительная физиолого-биохимическая характеристика младших ремонтных групп селекционного зеркального карпа // Вопр. рыб. хоз-ва Беларуси. № 33. С. 32–45.
- Эмеретти И.В.* 1987. Активность ферментов энергетического обмена в тканях рыб разной естественной подвижности // Экология моря. Вып. 26. С. 57–61.
- 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>
- Bernet D., Schmidt H., Meier W. et al.* 1999. Histopathology in fish: proposal for protocol to assess aquatic pollution // J. Fish Dis. V. 22. № 1. P. 25–34.  
<https://doi.org/10.1046/J.1365-2761.1999.00134.X>
- Cadotte M.W., Carscadden K., Mirochnick N.* 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services // J. Appl. Ecol. V. 48. № 5. P. 1079–1087.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Carreras-Colom E., Constenla M., Dallarés S., Carrassón M.* 2022. Natural variability and potential use of melanomacrophage centres as indicators of pollution in fish species from the NW Mediterranean Sea // Mar. Pollut. Bull. V. 176. Article 113441.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113441>
- Félix R., Valentão P., Andrade P.B. et al.* 2020. Evaluating the *in vitro* potential of natural extracts to protect lipids from oxidative damage // Antioxidants. V. 9. № 3. Article 231.  
<https://doi.org/10.3390/antiox9030231>
- Fournie J.W., Summers J.K., Courtney L.A. et al.* 2001. Utility of splenic macrophage aggregates as an indicator of fish exposure to degraded environments // J. Aquat. Anim. Health. V. 13. № 2. P. 105–116.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8667\(2001\)013<0105:UOSMAA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8667(2001)013<0105:UOSMAA>2.0.CO;2)
- Gharaei A., Ghaffari M., Keyvanshokooh S., Akrami R.* 2011. Changes in metabolic enzymes, cortisol and glucose concentrations of Beluga (*Huso huso*) exposed to dietary methylmercury // Fish Physiol. Biochem. V. 37. № 3. P. 485–493.  
<https://doi.org/10.1007/s10695-010-9450-3>
- Lemos M.F.L.* 2021. Biomarker studies in stress biology: from the gene to population, from the organism to the application // Biology. V. 10. № 12. Article 1340.  
<https://doi.org/10.3390/biology10121340>
- Li F., Gu H., Ou F. et al.* 2021. Characterization of histopathological and ultrastructural changes in *Myxocyprinus asiaticus* acutely infected with virulent *Aeromonas hydrophila* // Aquac. Res. V. 52. № 9. P. 4288–4302.  
<https://doi.org/10.1111/are.15267>
- Marcogliese D.J., Brambilla L.G., Gagné F., Gendron A.D.* 2005. Joint effects of parasitism and pollution on oxidative stress biomarkers in yellow perch *Perca flavescens* // Dis. Aquat. Organ. V. 63. P. 77–84.  
<https://doi.org/10.3354/dao063077>
- Muns-Pujadas L., Constenla M., Dallarés S., Padrós F.* 2024. Diving into the fish pathology of an important commercial fish species: the case of the European hake (*Merluccius merluccius* Linnaeus, 1758) in the northwest Mediterranean Sea // J. Fish Biol. V. 105. № 6. P. 1906–1918.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.15940>
- Nishikimi M., Appaji Rao N., Yagi K.* 1972. The occurrence of superoxide anion in the reaction of reduced phenazine methosulfate and molecular oxygen // Biochem. Biophys. Res. Co. V. 46. № 2. P. 849–854.  
[https://doi.org/10.1016/s0006-291x\(72\)80218-3](https://doi.org/10.1016/s0006-291x(72)80218-3)
- Orso G., Imperatore R., Coccia E. et al.* 2023. A deep survey of fish health for the recognition of useful biomarkers to monitor water pollution // Environments. V. 10. № 12. Article 219.  
<https://doi.org/10.3390/environments10120219>
- Regoli F., Giuliani M.E.* 2014. Oxidative pathways of toxicity and oxidative stress biomarkers in marine organisms // Mar. Environ. Res. V. 93. P. 106–117.  
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.07.006>
- Ribeiro H.J., Procópio M.S., Gomes J.M.M. et al.* 2011. Functional dissimilarity of melanomacrophage centres in the liver and spleen from females of the teleost fish *Prochilodus argenteus* // Cell Tiss. Res. V. 346. № 3. P. 417–425.  
<https://doi.org/10.1007/s00441-011-1286-3>
- Rudneva I.I., Skuratovskaya E.N., Kuzminova N.S., Kovyrshina T.B.* 2010. Age composition and antioxidant enzyme activities in blood of Black Sea teleosts // Comp. Biochem. Phys. C. V. 151. № 2. P. 229–239.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2009.11.001>
- Rudneva I.I., Rudyk M.P., Shepelevich V.V. et al.* 2017. Response of marine fish liver on environmental pollution // Heavy metals and other pollutants in the environment. N.Y.: Apple Acad. Press. P. 383–402.  
<https://doi.org/10.1201/9781315366029-19>
- Rudneva I.I., Rudyk M.P., Shepelevych V.V. et al.* 2018. Comparative study of health biomarkers of two Black Sea teleost fish species *Scorpaena porcus* and *Syphodus tinca* // Abstr. III Intern. Sci. Conf. "Microbiology and Immunology — the development outlook in the 21th century". Kyiv: Natl. Univ. Kyiv. P. 87–88.
- Sayyaf Dezfuli B.S., Fernandes C.E., Galindo G.M. et al.* 2016. Nematode infection in liver of the fish *Gymnotus inaequilabiatus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) from the

- Pantanal Region in Brazil: pathobiology and inflammatory response // Parasite. Vector. V. 9. № 1. Article 473.  
<https://doi.org/10.1186/s13071-016-1772-2>
- Skuratovskaya E.N., Zav'yakov A.V., Rudneva I.I.* 2018. Health parameters and antioxidant response in Black Sea whiting *Merlangius merlangus euxinus* (Nordmann, 1840) parasitized by nematode *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) // Comun. Sci. V. 9. № 4. P. 700–709.  
<https://doi.org/10.14295/cs.v9i4.2441>
- Stoliar O.B., Lushchak V.I.* 2012. Environmental pollution and oxidative stress in fish // Oxidative stress – environmental induction and dietary antioxidants. Rijeka: Intech. P. 131–166.  
<https://doi.org/10.5772/38094>
- Suvarna S.K., Layton C., Bancroft J.D.* 2013. Bancroft's theory and practice of histological techniques. Philadelphia: Churchill Livingstone, 637 p.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-7020-4226-3.00032-9>
- Tkachenko H., Kurhaluk N., Grudniewska J.* 2013. Effects of chloramine-T exposure on oxidative stress biomarkers and liver biochemistry of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), brown trout, *Salmo trutta* (L.), and grayling, *Thymallus thymallus* (L.) // Arch. Pol. Fish. V. 21. № 1. P. 41–51.
- Van Dyken S.J., Locksley R.M.* 2013. Interleukin-4 and Interleukin-13- mediated alternatively activated macrophages: roles in homeostasis and disease // Ann. Rev. Immunol. V. 31. P. 317–343.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-immunol-032712-095906>
- Venkateswara Rao J., Kavitha P., Jakka N.M. et al.* 2007. Toxicity of organophosphates on morphology and locomotor behavior in brine shrimp, *Artemia salina* // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 53. № 2. P. 227–232.  
<https://doi.org/10.1007/s00244-006-0226-9>

## COMPARATIVE ANALYSIS OF BIOCHEMICAL AND HISTOPATHOLOGICAL PARAMETERS OF THE LIVER IN THREE FISH SPECIES OF THE BLACK SEA

**T. B. Sigacheva<sup>1,\*</sup>, E. N. Skuratovskaya<sup>1</sup>, and T. V. Gavruseva<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

*\*E-mail: sigacheva.t@ibss-ras.ru*

Biochemical parameters (level of lipid peroxidation and oxidized proteins, glucose content; activity of superoxide dismutase, catalase, peroxidase, aminotransferases and cholinesterase) and histopathological parameters of the liver are studied for European black scorpionfish *Scorpaena porcus*, red mullet *Mullus ponticus*, and the East Atlantic peacock wrasse *Syphodus tinca*. Most of the biochemical and histopathological responses in the fish liver were non-specific; they depended on the biological characteristics of the species, ecological group, and parasite infestation. High values of lipid peroxidation and oxidized proteins, superoxide dismutase activity, and the occurrence of melanomacrophage centers in the liver of the European black scorpionfish are a consequence of the more pronounced toxic effect of the environment, caused by constant contact with contaminated sediments. A response to parasitic invasion and the development of secondary inflammation, represented by the highest levels of lipid peroxidation, peroxidase activity, and the presence of melanomacrophage centers, was found in the liver of the bottom-pelagic East Atlantic peacock wrasse. The aminotransferase and cholinesterase activities and glucose content increased in a number of studied fish species in order of increasing their natural mobility. Five types of histopathological changes of the liver were detected, related to three types of responses (circulatory disorders, regressive changes and inflammatory responses). Most of the histopathological changes were corresponded to the first factor of significance and were reversible, which indicated a satisfactory condition of the fish and a weak toxic effect of the environment.

**Keywords:** European black scorpionfish *Scorpaena porcus*, red mullet *Mullus ponticus*, the East Atlantic peacock wrasse *Syphodus tinca*, liver, biochemical parameters, histopathological parameters, changes, Black Sea.

КРАТКИЕ  
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.58(262.5)

О ПИТАНИИ РЫБЫ-ЛАСТОЧКИ *CHROMIS CHROMIS*  
(POMACENTRIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ У БЕРЕГОВ КРЫМА

© 2025 г. Ю. М. Корнийчук<sup>1</sup>, И. В. Вдодович<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей РАН — ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

\*E-mail: irinavdodovich@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 20.03.2025 г.

После доработки 07.05.2025 г.

Принята к публикации 07.05.2025 г.

Впервые изучено питание взрослых черноморских рыб-ласточек *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) в посленерестовый период (октябрь 2024 г.). Сравнение новых сведений с данными 1970-х гг. выявило более низкое разнообразие качественного состава потреблённых объектов. Впервые в составе пищи взрослых рыб-ласточек зарегистрированы мелкие рыбы и отмечена высокая доля полихет (Polychaeta).

**Ключевые слова:** питание, *Chromis chromis*, планктон, нектобентос, Чёрное море.

**DOI:** 10.7868/S3034514625060094

Рыбы-ласточки *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) распространены в морях Средиземноморского бассейна, обитая в прибрежных биоценозах, приуроченных к каменистым грунтам. В Чёрном море этот вид — единственный представитель семейства Pomacentridae (Световидов, 1964; Васильева, 2007).

Зиму рыбы-ласточки проводят на глубине, подходя к берегам при повышении температуры воды до 16°C (Васильева, 2007). В летний период численность их скоплений в прибрежной зоне Чёрного моря у берегов Крыма достигает очень высоких величин с максимумом на участке акватории между мысами Сарыч и Херсонес, где стаи вида нередко насчитывают > 100 экз. (Гетьман, 2011). В Средиземном море рыба-ласточка — один из ключевых видов рыб биоценозов каменистых грунтов и играет значимую роль в переносе углерода, азота и фосфора из пелагической системы моря в экосистемы шельфовых зон. Существенна также роль рыб-ласточек в пищевых сетях как в качестве объекта питания хищных рыб и морских птиц, так и в качестве потребителя значимых количеств зоопланктона и икры рыб

(Pinnegar, 2018). Черноморские рыбы-ласточки не имеют промыслового значения, не являются объектом любительского лова и редко попадают в сети в качестве прилова. Вероятно, поэтому сведения о биологических особенностях этого вида в Чёрном море немногочисленны (Овен и др., 1973), а данные о питании взрослых рыб исчерпываются единственной публикацией (Дука, Шевченко, 1980), в которой приведены сведения о питании рыб-ласточек в первой половине лета.

Цель нашей работы — получить современные сведения о пищевом спектре рыбы-ласточки, обитающей в Чёрном море у берегов Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали 20 экз. рыб-ласточек, выловленных 18.10.2024 г. ставным неводом в бух. Карантинная (г. Севастополь), температура морской воды составила 21°C. Рыб фиксировали 70%-ным этиловым спиртом сразу после вылова. В лаборатории каждую особь взвешивали на весах ADG500C (“AXIS”, Польша) с точностью

до 0.1 г, измеряли абсолютную и стандартную длины её тела.

Камеральную обработку желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) рыб и анализ полученных результатов выполняли по стандартным методикам (Методическое пособие ..., 1974). Содержимое ЖКТ исследовали под микроскопом МБС-9 ("ЛЗОС", СССР). Накормленность выражали через общий индекс наполнения (ОИН), который вычисляли как отношение общей массы пищи к массе рыбы, выраженное в процентах. Определить массовую долю отдельных пищевых объектов (фрагменты рыб, истончённые щетинки полихет (Polychaeta), переваренные остатки экзоскелета изопод (Isopoda)) в пищевом комке не представлялось возможным из-за сильной степени их переваренности. Рассчитывали и выражали в процентах частоту встречаемости и долю потреблённых пищевых объектов в их общем количестве.

Степень наполнения ЖКТ определяли по шестибалльной шкале Лебедева: 0 — пусто, 1 — единично, 2 — малое наполнение, 3 — среднее наполнение; 4 — много, полный желудок или отдел кишечника; 5 — масса, растянутый кишечник. Степень переваренности потреблённых объектов также оценивали в баллах: 1 — организмы хорошей сохранности; 2 — организмы слегка переварены, видовая идентификация и подсчёт возможны; 3 — полупереваренные организмы, идентификация и подсчёт по отпавшим частям возможны; 4 — сильно переваренные, разрушенные организмы, но идентифицируемы по отдельным частям; 5 — неидентифицируемая масса.

Рассчитали коэффициент упитанности по Фултону (Правдин, 1966):  $K = 100W/SL^3$ , где  $W$  — масса рыбы, г;  $SL$  — стандартная длина, см. Принимали, что  $K \geq 1$  отражает высокий уровень упитанности рыб (Datta et al., 2013).

Видовые названия приведены согласно Всемирному реестру морских видов (WoRMS ..., 2025).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая и стандартная длины исследованных рыб-ласточек составили 7.7–9.0 (в среднем 8.3; стандартное отклонение 0.39) и 5.8–7.1 (6.4; 0.30) см, масса тела — 7.3–11.9 (10.2; 1.3) г и соответствовали средним показателям черноморских представителей вида (Световидов, 1964). Все изученные особи были половозрелыми.

Рыбы с пустыми ЖКТ не отмечены. Состав пищи рыб-ласточек включал представителей восьми таксонов. Пищевые объекты были представлены копеподами (Copepoda) *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) — как копеподитами, так и взрослыми особями; аппендикуляриями (Appendicularia) *Oikopleura (Vexillaria) dioica* Fol, 1872, мизидами (Mysida) *Paramysis (Longidentia) kroyeri* (Czerniavsky, 1882), изоподами (Isopoda), полихетами (Phyllodocidae gen. sp.), рыбами и водорослями (*Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh, 1824, *Vertebrata subulifera* (C. Agardh) Kuntze, 1891).

В общем числе жертв доминировали планктонные ракообразные (Crustacea) *P. parvus* и донные полихеты семейства Phyllodocidae, доля которых составила 49 и 35%, частота встречаемости — соответственно 40 и 100%. Наряду с сильно переваренными (5 баллов) остатками и щетинками единично встречались свежезаглощенные особи полихет длиной 35–40 мм. Доля других пищевых объектов была незначительной (таблица).

Степень переваренности большинства пищевых объектов соответствовала 2–4 баллам (таблица). Наиболее сильно были переварены изоподы и полихеты, степень разрушения которых составляла 4–5 баллов. В пищевом комке двух рыб-ласточек были найдены часть хвостового плавника и разрушенные остатки потреблённых ими рыб, видовую принадлежность которых установить не удалось.

Степень наполнения ЖКТ была низкой и составляла 1–3 (в среднем 1.5) балла (таблица), преобладали (60%) особи со степенью наполнения 1 балл. Свежезаглощенные организмы в ЖКТ рыб-ласточек почти не отмечены (за исключением нескольких полихет). Принимая во внимание то, что материал для исследования был получен из утренних уловов, такие показатели, как высокая степень переваренности пищи и низкая степень наполнения ЖКТ позволяют предположить, что рыбы питались в светлое время суток в предыдущий день, а ночью рыбы не питаются или питаются слабо. Ранее было установлено, что у рыб-ласточек есть два периода пищевой активности — утром сразу после рассвета и перед наступлением вечерних сумерек (Pinnegar, 2018).

Показатели накормленности (ОИН) и упитанности ( $K$ ) исследованных рыб были высокими (таблица) и сопоставимы со значениями, рассчитанными в 1970-е гг. (Дука, Шевченко, 1980). Так,

Характеристика питания черноморских *Chromis chromis*

Компонент пищи и другие показатели	Доля, %*	ЧВ, %	СП, баллы
<i>Paracalanus parvus</i>	49	40	2–3
<i>Phyllodocidae gen. sp.</i>	35	100	4–5
<i>Paramysis (Longidentia) kroyeri</i>	2	5	3
Isopoda	2	5	4
<i>Oikopleura (Vexillaria) dioica</i>	4	10	3
Pisces	4	10	4–5
Algae	5	5	3
Число ЖКТ, общее/с пищей		20/20	
Упитанность по Фултону		2.8–4.6 (3.8; 0.5)	
Общий индекс наполнения ЖКТ, %**		224–547 (399; 87)	
Степень наполнения ЖКТ, баллы		1–3 (1.5; 0.69)	

**Примечание.** \* Доля компонента в общем числе жертв, ЧВ — частота встречаемости, СП — степень переваренности пищи, ЖКТ желудочно-кишечный тракт. Для упитанности, индекса и степени наполнения ЖКТ за скобками приведены диапазоны варьирования показателя, в скобках — среднее значение и стандартное отклонение.

среднее значение *K* рыб-ласточек во второй половине прошлого века варьировало от 3.85 до 4.10, а показатель ОИН достигал 302%, что согласуется с нашими данными. Можно полагать, что это косвенно указывает на сохранение хороших кормовых условий для вида в прибрежье Крыма.

Наличие в рационе рыб-ласточек планктонных (copepod и appendicularian), нектобентосных (мизид) и бентосных (изопод и полихет) организмов отражает экологические особенности этих рыб. Представители семейства Pomacentridae имеют различную трофическую специализацию, среди них есть хищные и растительноядные виды (Дука, Шевченко, 1980), это обусловлено, в том числе, разнообразием механизмов захвата добычи — укус, бросок, всасывание (Song, Kim, 2015). Способность рыб семейства к изменению пищевой стратегии в зависимости от местообитания, вероятно, позволяет им оптимизировать процесс питания. Согласно результатам более ранних исследований питания рыбы-ласточки в Чёрном море (Дука, Шевченко, 1980), в кишечниках сеголеток этого вида преобладали планктонные организмы — личинки двустворчатых (*Bivalvia*) и брюхоногих (*Gastropoda*) моллюсков, наутилиусы *Cirripedia*, планктонные копеподы и ветвистоусые раки (*Cladocera*). По мере роста сеголетки длиной 2.2–3.8 см наряду с планктонными организмами потребляли *Nag�asticoida* и кладки брюхоногих моллюсков, что дало авторам основание

считать, что сеголетки рыб-ласточек этой размерной группы начинают опускаться в придонные слои. В общем числе организмов, потреблённых взрослыми самками, доминировали копеподы и аппендикулярии, доля которых достигала соответственно 34 и 29%.

При ранее выявленном доминировании в пище черноморских рыб-ласточек копепод (Дука, Шевченко, 1980) качественный состав остальных объектов питания этих рыб подвержен изменениям в зависимости от сезона или местообитания. Так, в качестве субдоминантных групп в составе пищи рыб-ласточек ранее указывали личинок двустворчатых моллюсков и ветвистоусых раков. В нашем исследовании эти объекты не были обнаружены, при этом полихеты отмечены в ЖКТ всех исследуемых рыб. Выявленное этими же авторами предпочтительное питание самцов рыб-ласточек собственной икрой проявляется, вероятно, лишь в период охраны ими гнёзд в период икрометания, мы же исследовали питание этого вида рыб в посленерестовый период, в результате чего состав их пищи был иным. Икру, личинок и чешую рыб в ЖКТ рыб-ласточек мы не обнаружили, но при этом впервые зарегистрировали фрагменты рыб. Однако при сравнении наших данных и предыдущих исследований вышеуказанных авторов необходимо учитывать небольшое количество исследованных нами рыб (20 экз.) и разные сезоны сбора.

Полученные в нашем исследовании данные подтверждают пищевую пластичность рыб-ласточек и количественное доминирование планктонных копепод в пище взрослых особей, обитающих в разных акваториях. Так, анализ питания рыб-ласточек длиной 8–65 мм из восточной части Центральной Адриатики показал, что основу их рациона составляют планктонные копеподы и остракоды (*Ostracoda*), отмечен весомый вклад полихет (Dulčić, 2007), при этом потребленные пищевые объекты были сильно переварены. Основной пищей рыб-ласточек длиной 8.6–13.3 см из Эгейского моря были копеподы и аппендикулярии (Karachle, Stergiou, 2017). Численное доминирование планктонных организмов в составе пищи отмечено у рыб средней длиной 5.43 см из Неаполитанского залива, второстепенной их пищей были брюхоногие моллюски и десятиногие ракообразные (*Decapoda*) (Zupo, Stübing, 2010).

Водоросли, фрагменты рыб и донные полихеты отмечены в составе пищи только у черноморских рыб-ласточек.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ю.А. Загородней, Е.В. Лисецкой, Е.Б. Чернышевой (ИнБЮМ РАН) за помощь в идентификации кормовых объектов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с исследованными особями не противоречили Руководству походу и использованию лабораторных животных (<http://oasus.od.nih.gov/regis/index.htm>). Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике ИнБЮМ РАН (Протокол № 3(8)/24 от 28.06.2024 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них 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.

*Гетьман Т.П.* 2011. Особенности распространения, распределения и экологии ласточки *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) у берегов Крыма (Чёрное море) // Тез. VII Междунар. науч.-практ. конф. молодых учёных по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus — 2011». Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 67–69.

*Дука Л.А., Шевченко Н.Ф.* 1980. Морфология и питание ласточки *Chromis chromis* (L.) в Средиземном и Черном морях // Экология моря. Вып. 3. С. 26–33.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

*Овен Л.С., Салехова Л.П., Шевченко Н.Ф.* 1973. Размножение и развитие черноморской ласточки — *Chromis chromis* (Linne) // Биология моря. Вып. 29. С. 23–42.

*Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. промст., 376 с.

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

*Datta S.N., Kaur V.I., Dhawan A., Jassal G.* 2013. Estimation of length-weight relationship and condition factor of spotted snakehead *Channa punctata* (Bloch) under different feeding regimes // SpringerPlus. V. 2. Article 436.

<https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-436>

*Dulčić J.* 2007. Diet composition of young-of-the-year damselfish, *Chromis chromis* (Pomacentridae), from the eastern Adriatic Sea // Cybium. V. 31. № 1. P. 95–96.  
<https://doi.org/10.26028/cybium/2007-311-015>

*Karachle P.K., Stergiou K.I.* 2017. An update on the feeding habits of fish in the Mediterranean Sea (2002–2015) // *Mediterr. Mar. Sci.* V. 18. № 1. P. 43–52.  
<https://doi.org/10.12681/mms.1968>

*Pinnegar J.K.* 2018. Why the damselfish *Chromis chromis* is a key species in the Mediterranean rocky littoral — a quantitative perspective // *J. Fish Biol.* V. 92. № 3. P. 851–872.

<https://doi.org/10.1111/jfb.13551>

*Song Y.S., Kim J.-K.* 2015. Evidence of prey partition for the three sympatric *Chromis* species (Perciformes: Pomacentridae) based on ecomorphological analyses // *Environ. Biol. Fish.* V. 98. № 5. P. 1265–1275.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-014-0357-1>

WoRMS Editorial Board. 2025. World register of marine species. <https://doi.org/10.14284/170>

*Zupo V., Stübing D.* 2010. Diet of fish populations in *Posidonia oceanica* meadows off the Island of Ischia (Gulf of Naples, Italy): assessment of spatial and seasonal variability // *Nat. Sci.* V. 2. № 11. P. 1274–1286.  
<https://doi.org/10.4236/ns.2010.211154>

## ABOUT THE DIET OF *CHROMIS CHROMIS* (POMACENTRIDAE) FROM THE BLACK SEA OFF THE COAST OF CRIMEA

Yu. M. Kornychuk<sup>1</sup> and I. V. Vdodovich<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

\*E-mail: irinavdodovich@ibss-ras.ru

The diet of adult individuals of the Black Sea damselfish *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) has been studied in its post-spawning period (October 2024) for the first time. Comparison of the new information with the data of the 1970s has revealed a lower diversity of the qualitative composition of the consumed objects. Small fish and a high proportion of polychaetes (Polychaeta) have been recorded for the first time in the diet of adult damselfish.

*Keywords:* diet, *Chromis chromis*, plankton, nektobenthos, Black Sea.