

ISSN 0042-8752 (Print)
ISSN 3034-5146 (Online)



Российская Академия Наук

2026, том 66, номер 1

Январь—Февраль



**ВОПРОСЫ
ИХТИОЛОГИИ**

**JOURNAL
OF ICHTHYOLOGY**



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 66, Номер 1, 2026

Ихтиофауна бассейна реки Кара

В. И. Пономарев

3

О расширении ареала берша *Sander volgensis* (Percidae) на север в бассейне реки Кама

П. Б. Михеев, С. Н. Казаринов, Ф. Таддесе

18

Распределение и замечания о биологии гребенчатого ликода *Lycodes palearis* (Zoarcidae) в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период

Ю. К. Курбанов, А. А. Баланов

25

Распределение и размерный состав промежуточного шлемоносца *Gymnoscanthus intermedius* (Cottidae) в водах Приморья (Японское море) в летний период

В. В. Панченко, А. Н. Вдовин

42

Сибирский чукучан *Catostomus catostomus rostratus* (Catostomidae) в озёрно-речных системах южных отрогов хребта Черского

Е. В. Хаменкова, М. Б. Скопец, С. И. Грунин, В. В. Поспехов

52

Изменения биологических характеристик анадырской нельмы *Stenodus nelma* (Salmonidae) в 2000–2022 гг.

А. В. Шестаков

65

Рост сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae) озёрно-речных систем крайнего северо-востока европейской части России

Э. И. Бознак, В. И. Пономарев

74

Генетическая изменчивость тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* (Osmeridae) европейского северо-востока России по данным анализа микросателлитных локусов ДНК

А. В. Семенова, Г. В. Фукс, В. С. Шерстков

88

Морфоэкологический подход в исследовании внутривидовой структуры чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) Охотского моря

О. З. Бадаев, В. В. Кулик

108

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Видовой состав чешуеголовых маслоков (Pholidae) в водах России

М. О. Ростовцева, Б. А. Шейко, А. А. Баланов

124

Новая находка редкого в водах России вида — рыбки-дракончика

Draculo mirabilis (Callionymidae)

Е. Д. Васильева, Е. А. Дунаев

130

НЕКРОЛОГ

Памяти Михаила Ильича Шатуновского (29.06.1938–11.12.2025)

Д. С. Павлов, Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. Н. Немова, Г. И. Рубан

137

Таблица соответствия архивных и действующих цифровых идентификаторов объектов (DOI)

выпусков журнала за 2025 г.

143

УДК 597.2/.5(282.256.2)

ИХТИОФАУНА БАССЕЙНА РЕКИ КАРА

© 2026 г. В. И. Пономарев^{1, *}

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН — ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

*E-mail: ponomarev@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 14.05.2025 г.

После доработки 05.06.2025 г.

Принята к публикации 06.06.2025 г.

Приведены результаты проведённых впервые после 1930-х годов полевых исследований фауны рыб русла р. Кара, а также её притока (р. Силова-Яха) и трёх предгорных озёр на их водосборе. Актуализированный список ихтиофауны включает 18 видов, 11 из которых относятся к семейству лососёвых (Salmonidae), в частности, арктический голец *Salvelinus alpinus*, случайный вселенец горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, атлантический лосось *Salmo salar*, ряд видов сиговых (Coregoninae) и другие. Девять видов рыбообразных и рыб, которые ранее не были зарегистрированы непосредственно в этом водотоке, но тем не менее включены рядом авторов в список рыбного населения бассейна р. Кара, не обнаружены. В верховьях и на предгорных участках водотока в составе ихтиофауны доминирует сибирский хариус *Thymallus arcticus*, на большей части среднего и в нижнем течении — европейский хариус *T. thymallus*. По мере приближения к низовьям речной системы возрастает роль сиговых видов рыб. В изученных озёрах наиболее многочисленны сибирский хариус и пелядь *Coregonus peled*. Ценные и промысловые виды рыб подвергаются интенсивному всесезонному лову на всём протяжении реки, в связи с чем для сохранения отдельных видов необходимы разработка и внедрение технологически новых мер, не ограничивающихся учреждением не обеспеченных ресурсами особо охраняемых природных территорий и в качестве отправной точки учитывающих традиционный образ жизни оленеводов.

Ключевые слова: ихтиофауна, тундровые озёра, Арктика, река Кара.

DOI: 10.7868/S3034514626010019

Заполярная р. Кара, разграничивающая своим руслом Европу и Азию, относится к числу средних по величине водотоков России, её длина 289 км, площадь водосбора 13400 км² (Ресурсы ..., 1965). На водосборе р. Кара расположено 5315 озёр ледникового и термокарстового происхождения, общей площадью водного зеркала 451 км². При этом Кара — одна из ключевых по своей известности и значимости арктических рек Европы. Комплексное описание её физической географии, климата, гидрологического и биологического режимов наряду с реками России (Печора, Мезень, Северная Двина, Онега, Варзуга) и Норвегии (Алтаэльв, Тана и Комагельва) включено в энциклопедическое издание “Rivers of Europe” (Brittain et al., 2021).

Кара формирует свой сток на северо-западном макросклоне Полярного Урала, восточных отрогах хребта Пай-Хой и крайнем северо-востоке Большеземельской тундры, впадает в Карскую губу Байдарацкой губы Карского моря. Русло реки и многие притоки на большей части своего протяжения сохраняют горный и полугорный характер (рис. 1). Реке Кара и её притокам свойственны очень низкая и продолжительная зимняя межень, бурное весеннее половодье и летние дождевые паводки, что связано с особенностями их питания (талые снеговые и дождевые воды) и широким распространением на водосборе многолетней мерзлоты (Кеммерих, 1961). Вода в речной системе характеризуется высокой насыщенностью кислородом, низкой

(a)



(б)



Рис. 1. Участки верхнего и среднего течений р. Кара: а – порог на р. Большая Кара, Полярный Урал; б – урочище Буредан, отроги берегового хребта Пай-Хой.

концентрацией диоксида углерода, слабой минерализацией (100–150 мг/л), доминированием гидрокарбонатных ионов и катионов кальция, а также, как правило, нейтральной рН (Хохлова, 1991).

Географическое положение, влияние Карского моря и высота над уровнем моря в значительной степени определяют общую суровость климата в бассейне р. Кара. Продолжительность вегетационного периода (июнь–август) составляет здесь около 80–100 сут, а среднесуточная температура $>10^{\circ}\text{C}$ продолжается лишь до 20 сут в году (Атлас ..., 1997).

Степень изученности различных компонентов биоты рассматриваемого водосбора существенно варьирует, при этом относительно детально исследовано видовое разнообразие альгофлоры, фауны булавоусых чешуекрылых (Papilioniformes), гнездящихся птиц и млекопитающих и в значительно меньшей степени, водная фауна (Brittain et al., 2021).

Несмотря на то, что первые сведения о рыбах р. Кара были получены ещё в конце XVIII века "...академиком Зуевым, сподвижником знаменитого Палласа..." (Пробатов, 1934. С. 37), ихтиофауна бассейна р. Кара, по своей ценности не уступающая таковой р. Печора, изучена явно неполно.

В единственной по существу оригинальной работе (Пробатов, 1934), посвящённой изложению результатов полевых исследований в августе–сентябре 1932 г. ихтиофауны участков русла нижнего течения р. Кара и Карской губы, представлен список пресноводных рыб этого водотока, включавший 16 видов: арктический голец *Salvelinus alpinus*, атлантический лосось *Salmo salar*, омуль *Coregonus autumnalis*, сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian*, чир *C. nasus*, сибирская ряпушка *C. sardinella*, пелядь *C. peled*, нельма *Stenodus nelma*, европейский хариус *Thymallus thymallus*, сибирский хариус *Th. arcticus*, тихоокеанская зубастая корюшка *Osmerus dentex*, щука *Esox lucius*, обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernua*, обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* и налим *Lota lota*.

В последующие годы эти сведения были дополнены собранной в августе–октябре 1933 гг. информацией о рыбном населении участков нижнего течения р. Сибирчата-Яха и некоторых озёр на водосборе р. Кара, а также особенностей биологии наиболее массовых и ценных

видов рыб (Пробатов, 1936а, 1936б, 1950, 1971; Световидов, 1936). Единственное дополнение к составу ихтиофауны "...Карской губы и впадающих в неё рек..." составил экземпляр муксуна *Coregonus muksun* (Пробатов, 1936а. С. 4).

Осенью 1945 г. при обследовании одного из трёх связанных между собой пресноводных озёр, расположенных недалеко от Карской губы, но не сообщающихся с ней, и реками, впервые для данного района были отмечены гольян Чекановского *Rhynchocypris* (= *Phoxinus*) *czekanowskii* и малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Иванова, 1952).

Впоследствии в бассейне р. Кара проведены полевые исследования морфологии европейского и сибирского хариусов (Зиновьев, 1988), ихтиофауны ряда горных (Богданов и др., 2004; Мельниченко, 2008) и предгорных (Ponomarev, Loskutova, 2006) озёр и участков русла нижнего течения Кары (Захаров и др., 2008), ихтиопаразитофауны (Доровских, Степанов, 2013), а также заболеваемости рыб и механизмов патогенеза (Лукина, 2014). В ходе этих работ было подтверждено присутствие в составе ихтиофауны бассейна р. Кара случайного вселенца горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, которую здесь ранее отмечал Новоселов (2000), а также обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* (Ponomarev, Loskutova, 2006).

Таким образом, за 90 лет, прошедших со времени публикации Пробатовым (1934) списка ихтиофауны собственно бассейна р. Кара, перечень видов в целом сохранился и был дополнен. Разные авторы указывают здесь от 15 до 25 видов рыб, причём всего упоминается 28 видов (Brittain et al., 2021). Особо обращает на себя внимание факт того, что с годами число видов, входящих в этот список, последовательно возрастало, причём исключительно на базе анализа литературных данных.

Действительно, сначала Есипов (1952. С. 49) указал, что муксун "...поднимается в небольшом количестве в Кару...", ссылаясь на работу Пробатова (1936а), который при описании единственного отловленного в районе Карской губы экземпляра этого вида не упоминал в качестве места его поимки р. Кара. Далее Соловкина (1969), вслед за Бергом (1948), атласом "Промысловые рыбы СССР" (1949) и Ивановой (1952), включила в состав ихтиофауны р. Кара не только муксуна, но и малоротую корюшку, а впоследствии ещё и гольяна Чекановского (Со-

ловкина, 1974). Список фауны пресноводных рыб р. Кара существенно дополнил Новоселов (2000): кроме этих трёх видов сюда вошли тихоокеанская *Lethenteron camtschaticum* (= *japonicum*) и сибирская *L. kessleri* миноги, горбуша, елец *Leuciscus leuciscus*, плотва *Rutilus rutilus* и окунь *Perca fluviatilis*. Несколькими годами позже было отмечено отсутствие в р. Кара муксуна, ельца, плотвы и окуня (Захаров и др., 2008). Наконец, Сидоров и Решетников (2014), вернув в этот перечень последние четыре вида, добавили ещё один — речного угря *Anguilla anguilla*.

Несмотря на всё это, можно заключить, что накопленная информация по рыбной части водного сообщества бассейна р. Кара крайне ограничена и имеет преимущественно ретроспективный характер, а фауна рыб данной водной системы по-прежнему остаётся одной из наименее изученных среди рек бассейнов северных морей России.

Цель работы — изложить полученные в последние годы оригинальные данные по ихтиофауне бассейна р. Кара и дать критический анализ сложившихся в специальной литературе представлений о составе фауны рыб этого водотока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 1999–2024 гг. на различных участках магистрального русла р. Кара, в среднем течении её левого притока (р. Силова-Яха) и трёх озёрах Карского водосбора (рис. 2, табл. 1). Для отлова рыб по возможности использовали стандартный ряд ставных жаберных сетей длиной 30 м, высотой 1.8 м и ячеей 10, 20, 30, 40, 50, 55 и 60 мм. Постановка одновременно целого порядка сетей в значительной степени ограничивается имеющими место резкими изменениями уровня воды в водотоке, в связи с чем в отдельных случаях приходилось использовать лишь некоторые из этих сетей. Кроме того, применяли сачки с мелкой ячейей и крючковые снасти (во время открытой воды — спиннинг и поплавочная удочка, в подлёдный период — зимняя удочка).

Относительную численность рыб оценивали с использованием индексного показателя — среднего числа отловленных рыб на единицу рыболовного усилия в час (экз/усилие в ч).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в ходе полевых исследований в бассейне р. Кара зарегистрировано 18 видов рыб, относящихся к восьми семействам (табл. 2).

В дополнение к списку Пробатова (1934) указаны два вида — горбуша (Новоселов, 2000) и обыкновенный голяк (Ponomarev, Loskutova, 2006).

Установлено, что на участках верхнего течения р. Кара доминирует сибирский хариус, доля которого здесь в два раза выше, чем европейского хариуса, и почти на порядок превосходит таковую арктического голяка и налима (рис. 3). Эти данные хорошо согласуются с результатами, полученными в середине 1970-х гг. Зиновьевым (1988) при изучении соотношения численности двух видов хариуса в верховьях водотока. Сибирский хариус также отмечен как единственный вид рыб, обнаруженный в оз. Гурейты (бассейн левого карского притока — р. Силова-Яха).

В среднем и нижнем течении реки, от урочища Буредан и ниже, сибирский хариус встречается крайне редко в точном соответствии с заключением Пробатова (1934), оценивавшего его долю в низовьях водотока в 3% общего улова хариусов. В то же время здесь появляются сиговые (рис. 3), значение которых с продвижением к устью реки заметно усиливается.

Использование в 1999 г. ставных сетей с минимальным размером ячей 30 мм не позволило обнаружить молодь рыб, а также небольшие по размерам виды, что стало возможным только несколькими годами позже (табл. 3). Действительно, оказалось, что на большей части протяжения русла р. Кара обитают один или два вида хариусов, арктический голец и обыкновенный подкаменщик.

Предгорные озёра Гнетьты и Коматы населены семью–восемью видами рыб. Весьма заметную роль в формировании рыбного населения играют сиговые (в основном пелядь, а также сиг). Здесь выявлены обыкновенный голяк, налим, обыкновенный подкаменщик и ёрш. Обращает на себя внимание минимальная доля европейского хариуса в этих водоёмах, уступающая супердоминантам — сибирскому хариусу (в оз. Гнетьты) и пеляди (оз. Коматы) более чем на порядок.

Видовой состав этих предгорных озёр бассейна р. Кара чрезвычайно близок таковому в горных озёрах на водосборе её крупнейшего правого притока — р. Нярма-Яха (Богданов и др., 2004; Мельниченко, 2008), отличаясь только наличием в первых европейского хариуса и ерша, а также видом подкаменщика. Действительно, если в сборы в озёрах Гнетьты и Коматы вхо-

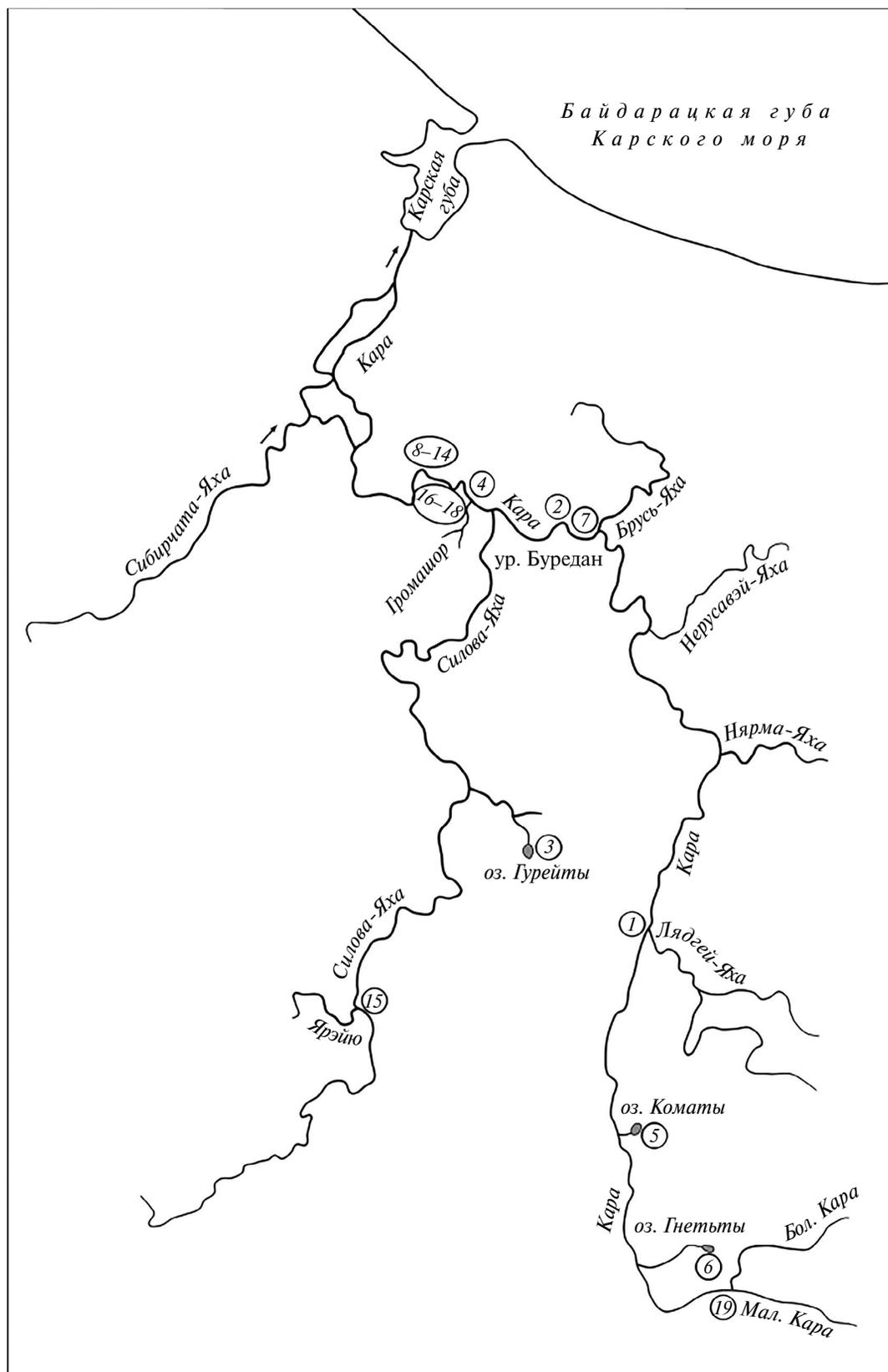


Рис. 2. Карта-схема бассейна р. Кара с указанием мест сбора материалов (нумерация соответствует таковой в табл. 1): 1 — участок верхнего течения; 2, 7 — участки среднего течения; 3 — оз. Гурейты; 4, 8–14, 16–18 — участки нижнего течения; 5 — оз. Коматы, 6 — оз. Гнетьты, 15 — участок р. Силова-Яха, 19 — район слияния рек Большая и Малая Кара; (→) — направление течения.

Таблица 1. Характеристика материала, собранного в бассейне р. Кара

№	Водный объект	Участок или принадлежность к бассейну	Период отлова (месяц, год)	Орудия лова (размер ячеи, мм)	Число видов рыб	Число рыб, экз.
1	Р. Кара	Район устья притока — р. Лядгей-Яха	08.1999	Сети ставные (30–55)	4	30
2	То же	Район урочища Буредан	То же	То же	5	84
3	Оз. Гурейты	Бассейн р. Силова-Яха (приток р. Кара)	»	»	1	15
4	Р. Кара	1 км ниже устья р. Громашор	03.2003	Крючковые снасти	2 (+ 1 гибрид)	37
5	Оз. Коматы	Бассейн р. Кара	08.2003	Сети ставные (10–60)	7	122
6	Оз. Гнетьты	То же	То же	То же	8	48
7	Р. Кара	Район урочища Буредан	»	»	7	62
8	То же	1–2 км ниже устья р. Громашор	»	»	6	87
9	»	1–3 км ниже устья р. Громашор	»	Крючковые снасти	2	34
10	»	1–15 км ниже устья р. Громашор	02.2005	То же	3	112
11	»	1–3 км ниже устья р. Громашор	11.2006	»	2	36
12	»	То же	04.2010	»	2	78
13	»	»	03.2013	»	3	24
14	»	1 км ниже устья р. Громашор	То же	Сети ставные (50)	4	21
15	Р. Силова-Яха	Район устья р. Ярэйю	08.2018	Сети ставные (10–60)	3	28
16	Р. Кара	1–2 км ниже устья р. Громашор	08.2003	То же	9	75
17	То же	1–5 км ниже устья р. Громашор	08.2018	Сети ставные (40–60)	7	103
18	»	1–3 км ниже устья р. Громашор	То же	Крючковые снасти	1	33
19	»	Район слияния рек Малая и Большая Кара	08.2024	Сети ставные (10–60)	3	31

Таблица 2. Список видов рыб, зарегистрированных в бассейне р. Кара в 1999–2024 гг.

Отряд	Семейство	Род	Вид
Сургиниформес (Карлообразные)	Leuciscidae, Bonaparte 1835	<i>Phoxinus</i> Rafinesque, 1820	Обыкновенный голяк <i>P. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)
Salmoniformes (Лососеобразные)	Salmonidae Cuvier, 1816	<i>Oncorhynchus</i> Suckley, 1861	Горбуша <i>O. gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)
	То же	<i>Salmo</i> Linnaeus, 1758	Атлантический лосось <i>S. salar</i> Linnaeus, 1758**
	»	<i>Salvelinus</i> Richardson, 1836	Арктический голец <i>S. alpinus</i> (Linnaeus, 1758)
	»	<i>Coregonus</i> Linnaeus, 1758	Арктический омуль <i>C. autumnalis</i> (Pallas, 1776)**
	»	То же	Обыкновенный сиг <i>C. lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)
	»	»	»
Osmeriformes (Корюшкообразные)	Osmeridae Regan, 1913	»	Пелядь <i>C. peled</i> (Gmelin, 1789)
		»	Сибирская ряпушка <i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848*
		»	Нельма <i>Stenodus nelma</i> (Pallas, 1773)**
		»	Сибирский хариус <i>T. arcticus</i> (Pallas, 1776)
Gadiformes (Трескообразные)	Percidae Rafinesque, 1815	То же	Европейский хариус <i>T. thymallus</i> (Linnaeus, 1758)
		<i>Esox</i> Linnaeus, 1758	Щука <i>E. lucius</i> Linnaeus, 1758
Perciformes (Окунеобразные)	Cottidae Bonaparte, 1831	<i>Osmerus</i> Linnaeus, 1758	Тихоокеанская зубастая корюшка <i>O. dentex</i> , Steindachner et Kner 1870**
		<i>Lota</i> Oken, 1817	Налим <i>L. lota</i> (Linnaeus, 1758)
		<i>Gymnocephalus</i> Bloch, 1793	Обыкновенный ёрш <i>G. cernua</i> (Linnaeus, 1758)
Gasterosteidae Bonaparte, 1831	Gasterosteidae Bonaparte, 1831	<i>Cottus</i> Linnaeus, 1758	Обыкновенный подкаменщик <i>C. gobio</i> Linnaeus, 1758
		<i>Pungitius</i> d'Annone, 1760	Девятиглая колюшка <i>P. pungitius</i> (Linnaeus, 1758)*

Примечание. * Виды обнаружены в составе пищи арктического голяка (оз. Гнетьлы) и налима (русло р. Кара), ** виды отмечены в уловах рыболовов-нелцев.

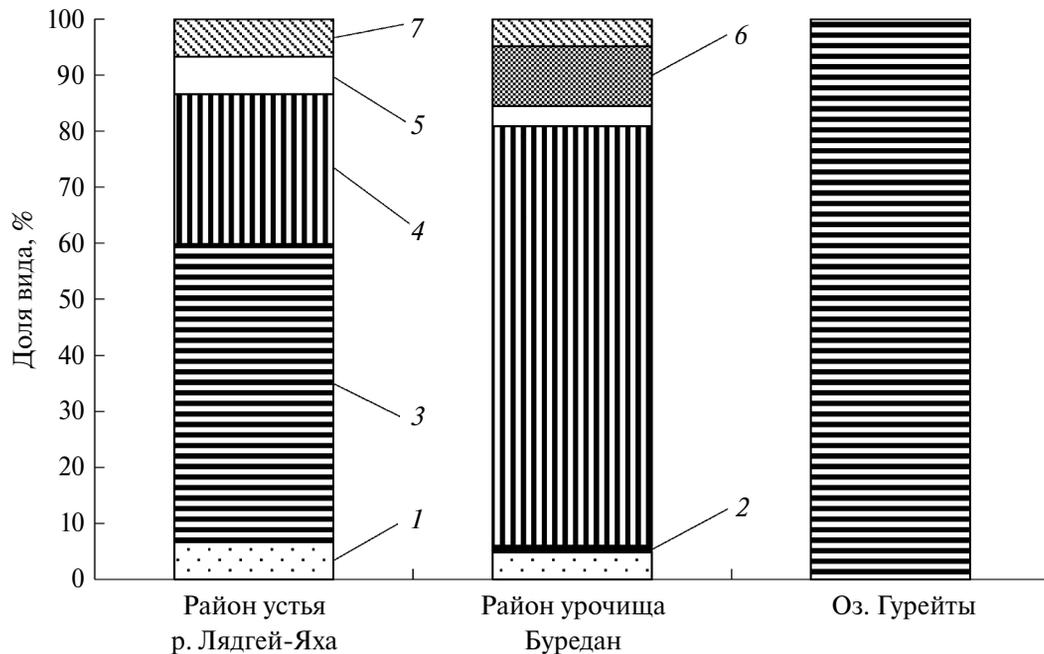


Рис. 3. Доля по численности различных видов рыб в уловах сетей ячеей 30–55 мм на участках русла р. Кара и в оз. Гурейты в августе 1999 г.: 1 — арктический голец *Salvelinus alpinus*, 2 — пелядь *Coregonus peled*, 3 — сибирский хариус *Thymallus arcticus*, 4 — европейский хариус *Th. thymallus*, 5 — гибрид сибирского и европейского хариусов, 6 — чир *C. nasus*, 7 — налим *Lota lota*.

дил обыкновенный подкаменщик, то Богданов с соавторами (2004) и Мельниченко (2008) указывали для бассейна р. Нярма-Яха сибирского подкаменщика *Cottus sibiricus*.

Обыкновенный голянь, как и ёрш, обнаружен не только в предгорных озёрах, но и в русле р. Кара на участках её среднего и нижнего течений, а также в притоке — в р. Силова-Яха. Ниже урочища Буредан повсеместно доминирует европейский хариус, доля которого достигает трёх четвертей рыбного населения. Аналогичную картину наблюдал в первой трети прошлого века Пробатов (1934, 1936б).

Горбуша, единично отмечаемая в водотоке в начале текущего столетия, в последние годы регулярно заходит сюда на нерест. Доля арктического гольца варьирует весьма существенно (табл. 3), по-видимому, в зависимости от сезона года и времени захода из моря в речную систему. Крайне редкие ранее в русле р. Кара щука и налим (Пробатов, 1934) заметно повысили своё значение в составе современного рыбного населения, причём в случае с налимом это в большей степени проявляется в подлёдный период, когда он нерестится.

В промысловой части рыбного населения как зимой (подо льдом), так и во время своей августовской анадромной миграции преобладает

арктический голец (рис. 4а). Европейский хариус на участках нижнего течения в этом отношении заметно теряет свои позиции в связи с тем, что в русле р. Кара он представлен преимущественно неполовозрелыми особями, причём и в зимнее время, и в период открытой воды. Довольно заметна роль горбуши, тогда как сиговые по-прежнему играют важную роль в составе рыбного населения (Пробатов, 1936а; Световидов, 1936).

Европейский хариус абсолютно преобладает в крючковых уловах на участках нижнего течения реки и в летнее, и в зимнее время года (рис. 4б). При этом, как правило, относительно высока доля арктического гольца, существенно превосходящая таковую налима. Сибирский хариус здесь встречается исключительно редко — в сборах с 2003 по 2024 гг. отмечен лишь 1 экз. этого вида, а также ещё 1 экз., идентифицированный по внешним признакам как гибрид сибирского и европейского хариусов.

Значения показателя, отражающего относительную численность рыб, рассчитанного по результатам использования для лова рыб стандартного ряда ставных сетей ячейей 10–60 мм, существенно варьировали как при сопоставлении разных видов рыб, так и в различных районах водосбора р. Кара (табл. 3). Максимальные

Таблица 3. Доля по численности различных видов рыб в уловах сетей ячеей 10–60 мм и их относительная численность в бассейне р. Кара

Вид	Район слияния рек Большая и Малая Кара, август 2024 г.		Оз. Гнетьты		Оз. Комагты		Район урочища Буредан		Участок р. Силовая-Яха в районе устья р. Ярэйю, август 2018 г.		Район устья р. Громашор			
	P	N'	P	N'	P	N'	P	N'	P	N'	август 2003 г.		N'	
											P	N'		август 2018 г.
Обыкновенный гольян			2.1	0.02	3.8	0.32	4.8	0.03	6.5	0.03	13.9	0.23		
Горбуша			8.3	0.06			1.6	0.01					1.8	0.02
Арктический голец	38.5	0.17					19.4	0.12			6.3	0.10	3.7	0.03
Обыкновенный сиг					1.5	0.02	3.3	0.02					7.3	0.07
Чир							1.6	0.01			1.3	0.02	1.8	0.02
Пелядь			20.8	0.15	66.2	1.87								
Сибирский хариус	53.8	0.23	43.7	0.32	1.5	0.13								
Европейский хариус			2.1	0.02	3.8	0.33	67.7	0.42	77.4	0.40	74.7	1.23	74.5	0.53
Щука													5.5	0.04
Налим			2.1	0.02			1.6	0.01			1.3	0.02	1.8	0.02
Обыкновенный подкаменщик	7.7	0.03	2.1	0.02	1.9	0.17							1.8	0.02
Обыкновенный ёрш			18.8	0.14	21.3	1.35			16.1	0.08	2.5	0.04	1.8	0.02

Примечание. P — доля вида, %; N' — относительная численность, экз/усилие в ч.

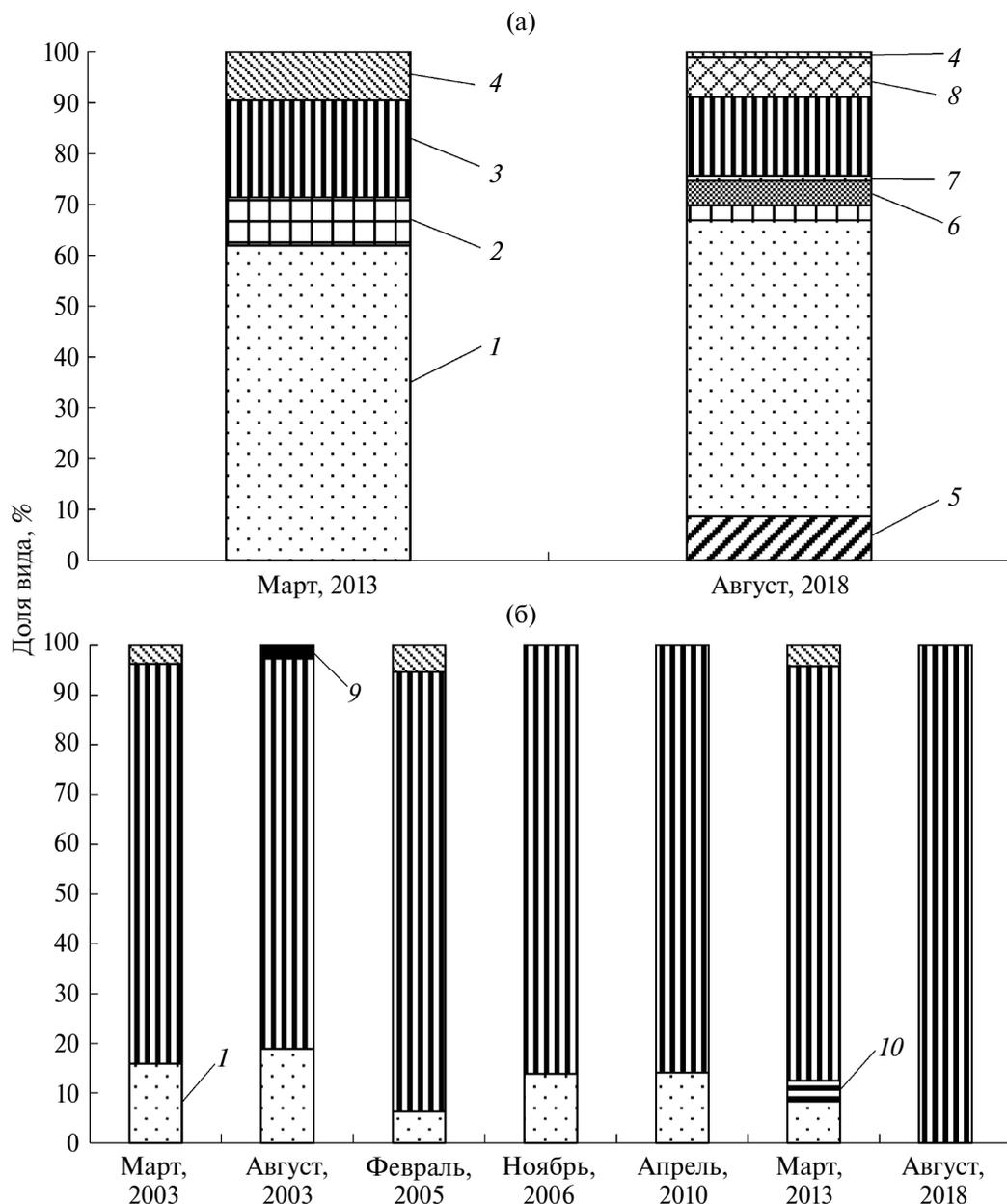


Рис. 4. Доля по численности различных видов рыб в уловах сетей ячеей 40 и 50 мм (а) и на крючковую снасть (б) на участке нижнего течения р. Кара: 1 — арктический голец *Salvelinus alpinus*, 2 — сиг *Coregonus lavaretus*, 3 — европейский хариус *Thymallus thymallus*, 4 — налим *Lota lota*, 5 — горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, 6 — чир *C. nasus*, 7 — пелядь *C. peled*, 8 — щука *Esox lucius*, 9 — гибрид сибирского и европейского хариусов, 10 — сибирский хариус *T. arcticus*.

величины продемонстрировали пелядь оз. Коматы, европейский хариус оз. Коматы и участков среднего и нижнего течений р. Кара, от урочища Буредан и ниже (0.33–1.23 экз/усилие в ч), ёрш оз. Коматы, а также сибирский хариус оз. Гнетьты и верхний Кара (0.23–0.32 экз/усилие в ч).

Величина данного показателя небольших по размерам видов рыб (гольян, подкаменщик, ёрш) отражает численность только старшевозрастных групп, улавливаемых в сети ячеей

10 мм. В связи с этим полученные величины были, как правило, крайне низки. Для этих видов лишь изредка регистрировали высокие значения показателя, в частности, у ерша оз. Коматы (1.35 экз/усилие в ч) и обыкновенного голяна на участках нижнего течения реки (0.23 экз/усилие в ч). Сборы по остальным видам рыб бассейна р. Кара (за исключением девятиглазой колюшки, которая почти не попадает в сети с такой ячейей) включали особей различных

возрастных классов, а в случае с арктическим гольцом даже сеголеток. Нагуливается этот вид в море, а сиговые (кроме омуля, который обитает в морской среде, но нерестится в реках) — преимущественно в солоноватоводных акваториях и низовьях водотока (Пробатов, 1934, 1936а, 1950, 1971; Световидов, 1936).

Таким образом, в ходе полевых исследований 1999–2024 гг. удалось подтвердить присутствие в ихтиофауне бассейна р. Кара 18 видов пресноводных рыб, из которых 16 указывал Пробатов (1934), один — Новоселов (2000) и ещё один — Пономарев и Лоскутова (Ponomarev, Loskutova, 2006). Из упоминаемых Сидоровым и Решетниковым (2014) для данного водотока видов не удалось обнаружить девять: тихоокеанскую и сибирскую миног, муксуна, малоротую корюшку, гольяна Чекановского, плотву, ельца, речного угря и окуня.

Тихоокеанская и сибирская миноги. Возможность обнаружения этих двух видов рыбообразных при проведении последующих исследований в бассейне р. Кара не исключена. Берг (1948), характеризуя их исключительно широкий ареал в бассейне Северного Ледовитого океана, не упоминал о распространении этих видов в бассейне Карского моря. Однако позже к ареалу тихоокеанской миноги были отнесены “... бассейны Баренцева, Белого и Карского морей ...” (Промысловые рыбы ..., 1949. С. 17). Впоследствии европейская часть ареала этого голарктического вида ограничивалась акваториями “... от р. Пасвик и Туломы до Печоры и Новой Земли ...” (Атлас ..., 2003. С. 28) или только “... от р. Пасвик до Печоры ...” (Рыбы ..., 2010. С. 35). Указывается, что сибирская минога распространена от Северной Двины до Чукотки (Черешнев, 1996; Атлас ..., 2003; Рыбы ..., 2010), однако при этом р. Кара не упоминается.

Муксун. Здесь уместно привести цитату из единственного имеющегося в литературе упоминания о поимке муксуна в бассейне Карской губы: “В 1932 г. для Карской губы и впадающих в неё рек было отмечено 25 видов рыб. В 1933 г. в дополнение к ним был 9 августа добыт Вещезеровым В.В. один экземпляр муксуна (*Coregonus muksun*), длиной 44 см” (Пробатов, 1936а. С. 4). Несмотря на отсутствие указаний о поимке этой особи непосредственно в р. Кара, на основании приведённой цитаты Берг (1948. С. 413) указывал, что муксун “... входит в реки от Кары до Колымы ...”, а Есипов (1952) утверждал, что этот вид заходит именно в р. Кара. Тот же долготный

диапазон от Кары до Колымы воспроизводится и в более поздних фундаментальных сводках (Черешнев, 1996; Аннотированный каталог ..., 1998; Атлас ..., 2003; Рыбы ..., 2010).

Новоселов (2015. С. 47) подчеркнул, что муксун обитает “... в водоёмах бассейна р. Кара, являющейся западной границей его естественного ареала ...”. Напротив, в “Каталоге позвоночных животных ...” (Рыжановский, Богданов, 2013. С. 16, 17) утверждается, что “Западная граница ареала муксуна — западный берег Ямала, бассейны рек Мордыяха и Юрибей... В уральских реках не размножается”. С этим хорошо согласуется тот факт, что муксун отсутствует во впадающих в Байдарацкую губу Карского моря реках её южного побережья — Байдаратаяха, Манясейяха, Нгоюяха и Нгосовэйяха (Мельниченко, 2008). Кроме того, Иванова (1959) не включила этот вид в состав ихтиофауны Карской губы.

Следует отметить, что присутствие муксуна в р. Кара отрицают и местное население, и воркутинские рыбаки, а также сотрудники Воркутинской инспекции рыбоохраны, работавшие в бассейне этого водотока во второй половине прошлого и в начале текущего столетия.

Малоротая корюшка и гольян Чекановского. Единственное имеющееся в литературе упоминание об обнаружении в одном из пресноводных озёр в районе Карской губы 1 экз. гольяна Чекановского и значительного количества особей малоротой корюшки принадлежит Ивановой (1952). При этом следует обратить особое внимание, что в её работе чётко указано, что этот водоём не связан ни с морем, ни с реками. Из этого следует, что, по всей видимости, эти два вида рыб ошибочно и по меньшей мере преждевременно целый ряд авторов (Берг, 1949а; Соловкина, 1969, 1974; Черешнев, 1996; Аннотированный каталог ..., 1998; Новоселов, 2000) внесли в состав ихтиофауны бассейна р. Кара. Кроме того, в работе Ивановой (1952) в качестве западной границы распространения гольяна Чекановского указана Карская губа. Тем не менее, в перспективе не исключено обнаружение малоротой корюшки и гольяна Чекановского непосредственно в бассейне р. Кара.

Елец, плотва и окунь не были обнаружены при проведении довольно долговременных исследований в бассейне р. Кара. Кроме того, они отсутствуют в реках Байдаратаяха, Манясейяха, Нгоюяха и Нгосовэйяха, впадающих в Байдарацкую губу восточнее горла Карской губы (Бо-

гданов и др., 2004; Мельниченко, 2008). К западу от устья р. Кара эти три вида не населяют водотоки, напрямую впадающие в Карское и Баренцево моря, по крайней мере до западного побережья Хайпудырской губы — их нет в бассейнах рек Коротаиха (Друккер, 1927; Сидоров, 1974), Великая и Ябто-Яха, расположенных на Югорском п-ове (Друккер, 1927), а также на водосборе р. Море-Ю (Пономарев, 2023). Таким образом, елец, плотва и окунь отсутствуют в бассейнах рек, самостоятельно впадающих в Баренцево и Карское моря в центральной и восточной частях Большеземельской тундры, а также в бассейнах рек, впадающих с юга в Байдарацкую губу. Кроме того, в ходе шведско-русской экспедиции “Экология тундры-94” эти виды не выявлены ни на одном из участков российской части побережья Северного Ледовитого океана от р. Поной до дельты р. Колыма (Novikov et al., 2000). В связи с этим при подготовке данной работы изначально не предполагалось обнаружить их в бассейне р. Кара.

Речной угорь. Восточный предел распространения этого вида в Европе в большинстве обзорных работ ограничивается, причём в исключительных случаях, р. Печора (Берг, 1948б; Черешнев, 1996; Аннотированный каталог ..., 1998; Атлас ..., 2003; Рыбы ..., 2010), следовательно, нет видимых оснований для включения его в список современной ихтиофауны бассейна р. Кара.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ихтиофауна арктических акваторий в целом хорошо изучена (Решетников, 2024). Вместе с тем в последние годы уделяется явно ограниченное внимание исследованию закономерностей формирования современной фауны рыб в речных и озёрно-речных системах высоких широт, распределения рыбного населения в бассейнах и по участкам водотоков, особенностей экологии рыб при обитании в условиях короткого вегетационного периода и преимущественно низких температур. Исследования в этих, несомненно, актуальных направлениях представляются весьма перспективными. Они нацелены на сохранение и поддержание естественного видового и внутривидового разнообразия рыб в условиях глобальных изменений климата и интенсивного хозяйственного освоения Арктики, ведущего к последовательному усилению многофакторного антропогенного воздействия на водные экосистемы.

В работе получены оригинальные сведения, позволившие подтвердить обитание в бассейне р. Кара 18 видов рыб, впервые зарегистрированных здесь в 30-е годы XX века Пробатовым (1934) и в начале текущего столетия (Новоселов, 2000; Ponomarev, Loskutova, 2006). Отмечена чрезвычайно высокая ценность её видового состава — более 60% (11 видов) относятся к семейству лососёвых; среди них такие ценные виды, как арктический голец, горбуша, атлантический лосось, омуль, чир и нельма.

На участках верхнего и среднего течений реки в составе рыбного населения преобладает сибирский хариус, а роль субдоминанта играет европейский хариус. На нижерасположенных участках и в левом притоке — р. Силова-Яха — европейский хариус по численности существенно превосходит все остальные виды обитающих здесь рыб. При этом по мере приближения к низовьям речной системы последовательно возрастает роль сиговых видов рыб. В изученных на водосборе р. Кара трёх озёрах доминирует или сибирский хариус (Гурейты и Гнетьты), или пелядь (Коматы).

Арктический голец заходит в бассейн р. Кара, достигая самых верховьев и озёр на водосборе (Пробатов, 1971), и встречается на протяжении всего года. Этот вид включён в Красную книгу Республики Коми (Пономарев, 2019а), сибирский хариус — в Красные книги Ненецкого автономного округа (Новосёлов, 2020) и Республики Коми (Пономарев, 2019б). Тем не менее, арктический голец, горбуша, оба вида хариусов и все сиговые рыбы круглогодично и на всём протяжении водотока подвергаются интенсивному лову, в том числе с использованием промысловых орудий. В результате состояние водных биоресурсов бассейна р. Кара можно охарактеризовать как напряжённое, особенно в последнее десятилетие. Это обстоятельство требует разработки и внедрения технологически новых, учитывающих традиционный образ жизни оленеводов мер по сохранению ценных и охраняемых видов рыб, не ограничивающихся учреждением дополнительных правил, соблюдение которых не обеспечено материальными и людскими ресурсами особо охраняемых природных территорий. В частности, назрела необходимость отметить в Правилах рыболовства исключительный приоритет для промысла рыбы оленеводами в ряде озёр и участков р. Кара.

В работе проведён критический анализ сложившихся в специальной литературе представлений о составе ихтиофауны бассейна р. Кара, включающем, по мнению разных авторов (Brittain et al., 2021), до 28 видов рыб. Внесённые рядом исследователей в перечень рыбообразных и рыб бассейна р. Кара, но при этом ранее не зарегистрированные непосредственно в этом водотоке тихоокеанская и сибирская миноги, малоротая корюшка и голяян Чекановского, не обнаружены.

Муксун, елец, плотва, речной угорь и окунь не обитают в бассейне р. Кара, так же, как и в реках, напрямую впадающих в Баренцево и Карское моря от Хайпудырской губы и до п-ова Ямал. Таксономический статус подкаменщика в бассейне р. Кара подлежит уточнению в дальнейшем.

В заключение необходимо подчеркнуть, что состояние изученности ихтиофауны бассейна р. Кара со времени выхода пионерных работ Пробатова (1934, 1936а, 1936б, 1950, 1971) по-прежнему остаётся неполным и требует пристального внимания, особенно в отношении выявления редких видов, популяционно-генетической структуры и особенностей экологии арктического голяца, горбуши, атлантического лосося и сибирского хариуса, а также роли карского притока — р. Сибирчата-Яха — в воспроизводстве омуля и других видов сиговых рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен Ю.С. Решетникову (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за обсуждение затронутых в статье вопросов и ценные замечания, а также Ю.П. Шубину (Институт биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН) за любезно предоставленные полевые материалы, собранные им в августе 1999 г.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН по теме “Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды” № 125013101229-9.

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) ИБ Коми НЦ УрО РАН (заключение № 5/2025 от 12.05.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. М.: Наука, 220 с.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. 1997. М.: Дрофа; ДиК, 116 с.
- Берг Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг Л.С.* 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 467–926.
- Берг Л.С.* 1949б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 927–1382.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л. и др.* 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 167 с.
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г.* 2013. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов голяца *Phoxinus phoxinus* (L.) из рек Море-Ю и Кара и озера Кривое на острове Колгуев // Арктика и Север. № 12. С. 166–172.
- Друккер Г.Ф.* 1927. Рыбный промысел Большеземельской тундры // Тр. Ин-та по изучению Севера. Вып. 38. С. 5–21.
- Есинов В.К.* 1952. Рыбы Карского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 146 с.
- Захаров А.Б., Пономарев В.И., Таскаев А.И.* 2008. Рыбные ресурсы крупных речных систем европейской части Арктики России и перспективы развития рыбного хозяйства // Север: арктический вектор социально-экологических исследований. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 329–349.
- Зиновьев Е.А.* 1988. Хариусы *Thymallus thymallus* (L.) и *Thymallus arcticus* (Pallas) реки Кары // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 281. С. 92–104.

- Иванова Е.И. 1952. О нахождении малоротой корюшки на европейском Севере // Тр. ВГБО. Т. 4. С. 252–259.
- Иванова Е.И. 1959. Ихтиофауна и рыбный промысел Карской губы (по материалам Карской экспедиции 1945–1946 гг.) // Проблемы Севера. Вып. 3. С. 78–90.
- Кеммерих А.О. 1961. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 138 с.
- Лукина Ю.Н. 2014. Проблемы здоровья рыб в водных экосистемах европейско-сибирской области Палеарктики: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 37 с.
- Мельниченко И.П. 2008. Рыбные ресурсы полярной части Урала и западного Ямала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: УРНИВИ РАСХН, 23 с.
- Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Рыбное: ВНИИПРх, 50 с.
- Новоселов А.П. 2015. Редкие виды рыб в региональных Красных книгах Европейского Северо-Востока России // Евраз. союз ученых. № 10-1 (19). С. 45–48.
- Новосёлов А.П. 2020. Сибирский хариус // Красная книга Ненецкого автономного округа. Белгород: Константа. С. 286–287.
- Пономарев В.И. 2019а. Арктический голец // Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми респуб. тип. С. 633.
- Пономарев В.И. 2019б. Сибирский хариус // Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми респуб. тип. С. 635.
- Пономарев В.И. 2023. Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря) // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 6 (64). С. 37–46.
<https://doi.org/10.19110/1994-5655-2023-6-37-46>
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М.: Изд-во ВНИРО, 164 с.
- Пробатов А.Н. 1936а. Данные по систематике и биологии чира (*Coregonus nasus* Pall.) и сига (*Coregonus lavaretus pidschian* G.) реки Кары // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. Т. 1. Вып. 1. С. 3–38.
- Пробатов А.Н. 1936б. Хариус реки Кары // Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. Т. 10. Вып. 9–10. С. 393–402.
- Пробатов А.Н. 1950. О миграциях и размножении омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) в бассейне Карского моря // Уч. зап. ТГУ. № 15. С. 141–154.
- Пробатов А.Н. 1971. Данные по биологии гольца *Salvelinus alpinus* L. // Уч. зап. Калининград. ун-та. Вып. 6. С. 24–30.
- Промысловые рыбы СССР. 1949. Описания рыб (текст к атласу цветных рисунков рыб). М.: Пищепромиздат, 787 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1965. Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 612 с.
- Решетников Ю.С. 2024. Ихтиофауна Арктики и её специфика // Успехи соврем. биологии. Т. 144. № 2. С. 234–244.
<https://doi.org/10.31857/S0042132424020104>
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Рыжановский В.Н., Богданов В.Д. 2013. Каталог позвоночных животных горно-равнинной страны Урал. Аннотированный список и региональное распределение. Екатеринбург: Гошицкий, 172 с.
- Световидов А.Н. 1936. Сиг рек Кары и Сибирчи (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 4. № 2. С. 389–424.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Соловкина Л.Н. 1969. Обоснование ихтиогеографических границ и районов Европейского Северо-Востока СССР // Изв. Коми филиала Географ. о-ва СССР. Т. 2. Вып. 2 (12). С. 79–84.
- Соловкина Л.Н. 1974. О нижних единицах зоогеографического районирования (на примере деления Европейского Севера по ихтиофауне пресных вод) // Изв. Всесоюз. Географ. о-ва. Т. 106. Вып. 2. С. 160–164.
- Хохлова Л.Г. 1991. Гидрохимия рек тундровой зоны // Тез. докл. Междунар. конф. “Освоение Севера и проблемы рекультивации”. Сыктывкар: Изд-во СГУ. С. 196–197.
- Черешнев И.А. 1996. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 5. С. 597–608.
- Brittain J.E., Gilson G.M., Ólafsson J.S. et al. 2021. Arctic rivers // Rivers of Europe. Amsterdam et al.: Elsevier. P. 495–546.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102612-0.00013-4>
- Novikov G.G., Politov D.V., Makhrov A.A. et al. 2000. Freshwater and estuarine fishes of the Russian Arctic coast (the Swedish–Russian Expedition ‘Tundra Ecology–94’) // J. Fish Biol. V. 57. Suppl. A. P. 158–162.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02251.x>
- Ponomarev V., Loskutova O. 2006. Diversity of zoobenthos and fish communities of lakes in the Kara Sea basin // Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. V. 29. № 4. P. 1715–1718.
<https://doi.org/10.1080/03680770.2006.11902980>

ICHTHYOFAUNA OF THE KARA RIVER BASIN

V. I. Ponomarev^{1, *}¹*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia***E-mail: ponomarev@ib.komisc.ru*

For the first time since the 1930s, the fish fauna has been studied in the Kara River, its tributary (Silova-Yakha River), and three foothill lakes in their catchment area. The updated list of ichthyofauna includes 18 species, eleven of which belong to the family Salmonidae, in particular, the Arctic char *Salvelinus alpinus*, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (accidental invader), Atlantic salmon *Salmo salar*, a number of whitefish species (Coregoninae), and some others. Nine species of Pisces and Agnatha, previously not recorded directly in this watercourse, but included by some authors in the list of ichthyofauna of the Kara River basin, were not discovered during the research. Siberian grayling *Thymallus arcticus* dominates in the fish communities in the upper reaches and foothill sections of the watercourse, the European grayling *T. thymallus*, in most of the middle and lower reaches. The role of whitefish species increases as one approaches the lower reaches of the river system. In the studied lakes, the most numerous are the Siberian grayling and the peled *Coregonus*. Valuable and commercial fish species are subject to intensive year-round fishing along the entire river. Therefore, the conservation of individual species requires the development and implementation of technologically advanced measures going beyond the establishment of under-resourced protected areas and taking into account the traditional lifestyle of reindeer herders.

Keywords: ichthyofauna, tundra lakes, Arctic, Kara River.

УДК 597.556.331.1.574.32(282.247.415.45)

О РАСШИРЕНИИ АРЕАЛА БЕРША *SANDER VOLGENSIS* (PERCIDAE) НА СЕВЕР В БАССЕЙНЕ РЕКИ КАМА

© 2026 г. П. Б. Михеев^{1,2} *, С. Н. Казаринов², Ф. Таддесе^{3,4}

¹Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

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

³Ботсванский университет сельского хозяйства и природных ресурсов, Габороне, Ботсвана

⁴Факультет рыболовства и водных наук, Школа рыболовства и дикой природы,
Колледж сельского хозяйства и экологических наук
Университет города Бахир Дар, Бахир Дар, Эфиопия

*E-mail: pmikheev@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.04.2025 г.

После доработки 06.06.2025 г.

Принята к публикации 10.06.2025 г.

В бассейне р. Кама зарегистрировано расширение ареала берша *Sander volgensis* с юга на север. До 2010-х гг. северной границей распространения вида в пределах р. Кама являлась плотина Воткинской ГЭС. Начиная с 2019 г. вид стали регулярно отмечать севернее, в нижней части Воткинского водохранилища; в 2024 г. берш распространился до верхней части водохранилища. Наиболее вероятной причиной расширения ареала берша на север является изменение климата.

Ключевые слова: расширение ареала видов на север, берш, любительское рыболовство, социальные сети, река Кама.

DOI: 10.7868/S3034514626010025

В последние годы в связи с глобальным потеплением ареалы многих видов изменяются. Примеры касаются самых разнообразных групп организмов (Лазарева, 2020; Antão et al., 2022). Так, за последние 50–100 лет для комплексов видов насекомых, птиц и млекопитающих Нижнего Поволжья выявлено существенное изменение границ ареалов (Шляхтин и др., 2013). При этом средняя скорость, с которой южные и более теплолюбивые виды осваивают более северные, а также расположенные на большей высоте над уровнем моря местообитания, составляет соответственно 11.8 км и 9.0 м за десятилетие (Rubenstein et al., 2023). Рыбы не являются исключением. Описаны примеры структурных преобразований как для пресноводных, так и для морских экосистем, происходящих в результате изменений ареалов рыб (Nagelkerken et al., 2023; Nuon et al., 2024).

Наша работа посвящена бершу *Sander volgensis* бассейна р. Кама. Ареал этого вида уже, чем у близкородственного ему судака *S. lucioperca*. Берш распространён в бассейне рек Волга (от низовьев до оз. Белое), Урал (вверх до г. Чапаев), Кубань (среднее и нижнее течение), Дон (до верховьев), Днепр (от устья до г. Кременчуг) и Днестр, отмечен в дельте рек Дунай, Буг и Тиса (Москул, 2003; Лысенко, Беретарь, 2009; Судак волжский ..., 2025¹; Froese, Pauly, 2025). Ареал берша в пределах р. Кама описан от устья реки до нижнего бьефа плотины Воткинской ГЭС. Считалось, что в этом районе он редок, а в Воткинском водохранилище не встречается (Шепель и др., 2001; Зиновьев, Шепель, 2013). При этом в последние годы информация, опу-

¹ Судак волжский, берш — *Stizostedion volgensis* (Gmelin, 1788) (<https://ecosystema.ru/08nature/fish/052.htm>. Version 03/2025).

бликованная рыбаоловами-любителями в сети Интернет, указывала на появление берша в Воткинском водохранилище. Цель нашей работы — проанализировать доступные сведения о расширении на север ареала берша в бассейне р. Кама, оценить информацию о случаях поимки берша в Воткинском водохранилище в последние годы и подтвердить сведения из открытых источников собственными наблюдениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сведения из тематических форумов пользователей сети Интернет, что является одним из современных способов анализа распространения видов, известного как “citizen science”² (гражданская наука, наука граждан, научное волонтерство). Метод используют для решения большого числа задач, связанных с поиском редких и инвазивных видов, с отслеживанием миграций, выявлением изменений в численности и ареале определённых видов (Chandler et al., 2017; McKinley et al., 2017). Пре-

² Citizen science // National Geographic (<https://education.nationalgeographic.org/resource/citizen-science-article/>. Version 03/2025).

имуществом метода является обширный охват территорий и акваторий, в которых наблюдения проводят социально-активные представители тематических сообществ, что значительно облегчает решение описанных выше задач (Северов, 2017; De Sherbinin et al., 2021).

Мы проанализировали данные о поимке берша, опубликованные с 2015 г. рыбаоловами-любителями Пермского края в тематических группах социальной сети VK (<https://vk.com/bandarpk>, https://vk.com/fishing_perm, <https://vk.com/club62592753>, <https://vk.com/berfishing59>, <https://vk.com/club109022998>, <https://vk.com/fishing.ural>), в которых по состоянию на март 2025 г. в общей сложности было зарегистрировано 132566 пользователей. Принимали во внимание только такие публикации о поимке вида, в которых присутствовала фотография, по которой могла быть установлена видовая принадлежность отловленной рыбы (рис. 1).

Кроме того, мы обследовали 1 экз. берша, пойманного рыбаоловом-любителем на крючковую снасть в центральной части Воткинского водохранилища в декабре 2024 г. У отловленной рыбы определили длину и массу тела, возраст по чешуе, пол и стадию зрелости гонад. Видо-



Рис. 1. Берш *Sander volgensis* (а) и судак *S. lucioperca* (б), отловленные рыбаоловом-любителем в Воткинском водохранилище в феврале 2024 г. Использовано фото из открытого источника — страницы VK-сообщества рыбаоловов-любителей Пермского края (<https://vk.com/bandarpk>).

вую принадлежность этой особи установили по характерным для берша признакам: окраске тела, отсутствию клыков и присутствию чешуи на предкрышке.

Для оценки возможного влияния потепления климата на распространение берша использовали данные о температуре воздуха в г. Пермь с Интернет-портала “Погода и климат” (<http://www.pogodaiklimat.ru>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В общей сложности в тематических VK-сообществах обнаружено 40 публикаций о поимках рыболовами-любителями берша в р. Кама выше плотины Воткинской ГЭС. Установлено, что вид стали отмечать в любительских уловах в Воткинском водохранилище с 2019-го г., причём встречаемость его в уловах в последние годы растёт. Наиболее часто поимки берша регистрировали в последние два года (рис. 2). География поимок также изменялась: первые места вылова берша зарегистрированы в нижней, более южной, части водохранилища. В 2023–2025 гг. вид отмечали по всей акватории водоёма, включая его верхнюю, более северную часть (рис. 3).

Изученный экземпляр был половозрелым самцом с гонадами III стадии зрелости, длина рыбы от вершины рыла до конца чешуйного покрова составила 318 мм, полная масса тела 484 г, возраст 4+.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашей работы свидетельствуют о расширении ареала берша на север и соответ-

ствуют тенденциям, связанным с изменениями в распространении представителей пресноводной и морской ихтиофаун. Одним из примеров этого является сокращение уловов рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса в водоёмах Вологодской области, где они в прошлом составляли основу рыбодобычи, но теперь уступают место рыбам бореального равнинного и южного фаунистических комплексов (Коновалов, 2016). Также в качестве примера можно привести снижение численности снетка *Osmerus eperlanus* в Рыбинском водохранилище, нишу которого заняла тюлька *Clupeonella cultriventris* — представитель понто-каспийского фаунистического комплекса, вселившаяся в водоём в начале 1990-х гг. (Герасимов, Иванова, 2015). Основным фактором, влияющим на смену доминирующего вида рыб в пелагиали Рыбинского водохранилища, является прогрев водной толщи (Герасимов и др., 2023). Примеры влияния потепления климата на состав рыбного населения отмечены не только для пресноводных, но и для морских ихтиофаун Арктики, Северной Америки, Азии, Ближнего Востока (Tsang et al., 2021; Yang et al., 2023; Gholamhosseini et al., 2024; Orlov, Volvenko, 2024).

Пространственно-временная динамика случаев поимки берша может указывать на то, что этот вид довольно быстро колонизирует Воткинское водохранилище. Низкая встречаемость вида в уловах на протяжении четырёх лет после первой поимки, а также последующий резкий её рост в любительских уловах могут указывать на благоприятные условия для нереста и выживания молоди берша до половозрелого состояния в Воткинском водохранилище в 2019–2023 гг.,

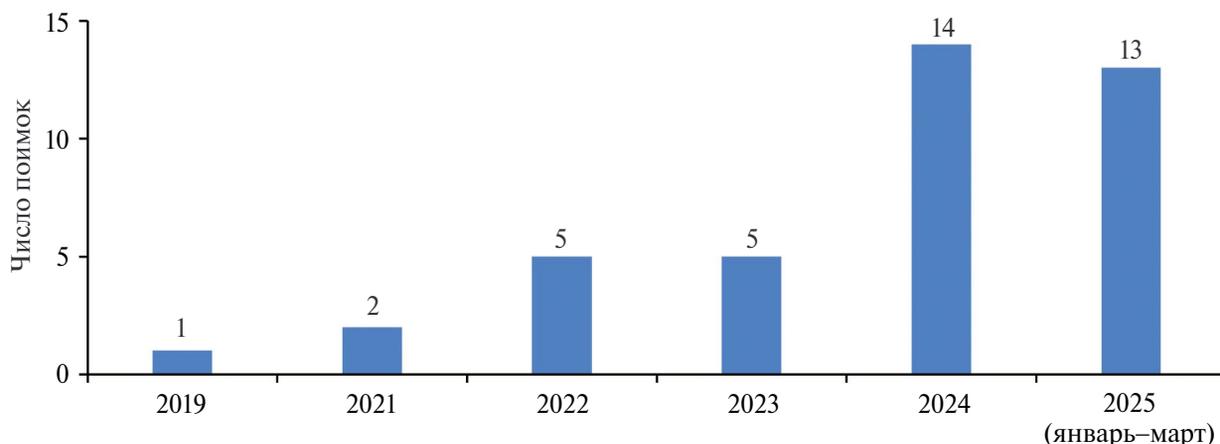


Рис. 2. Число поимок берша *Sander volgensis* в Воткинском водохранилище по материалам общедоступных публикаций рыболовов-любителей в тематических VK-сообществах Пермского края с 2019 г. по январь–март 2025 г.

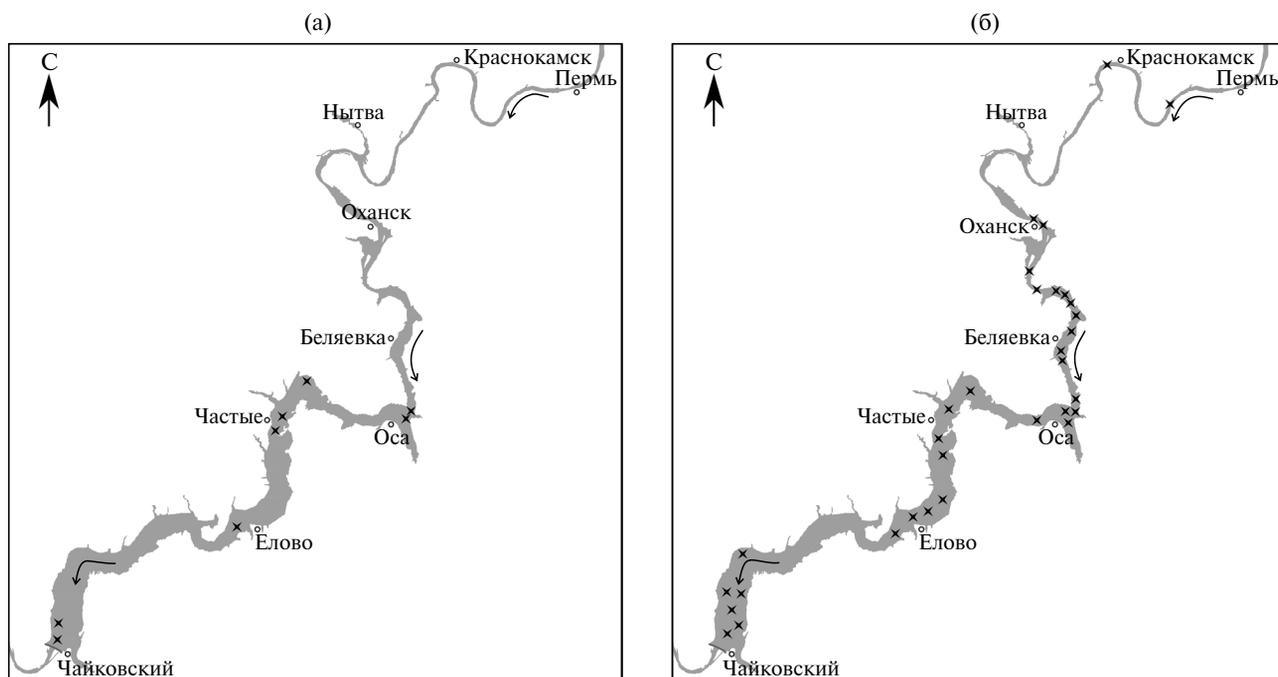


Рис. 3. Места поимок берша *Sander volgensis* (×) в Воткинском водохранилище по материалам общедоступных публикаций рыболовов-любителей в тематических VK-сообществах Пермского края: а — в 2019–2022 гг., б — с января 2023 г. по март 2025 г.; (с) — направление течения.

что обеспечило его распространение по всей акватории водохранилища в 2024–2025 гг. Это отлично от истории интродукции родственного вида — судака обыкновенного. В частности, в бассейне р. Амур судак был акклиматизирован в 1970-е гг. (Сакович, 1985; Свирский, Барабанщиков, 2009; Шаповалов, 2018). Постепенно расселяясь из оз. Ханка, в которое судак был вселён, вид регулярно отмечался в уловах в пределах русла рек Уссури и Амур, однако вплоть до 2010-х гг. численность его была низкой. Затем судак распространился до нижнего течения и эстуарной части Амура, где условия для нереста и нагула вида были более благоприятны, что привело к росту его численности и темпов роста в этом районе в конце 2010-х гг. (Семенченко, Островская, 2020).

В пользу быстрого расселения берша в пределах Воткинского водохранилища может свидетельствовать то, что среднегодовые значения температуры воздуха в Пермском крае за последние 15 лет выросли. Так, в 2020–2024 гг. в Перми среднегодовая температура воздуха составила 4.0°C, что выше, чем в 2015–2019 (3.2°C) и 2010–2014 (2.9°C) гг. Положительное влияние температуры на численность другого представителя рода *Sander* — судака светлопёрого *S. vitreus* — описано для рыб, обитающих

в Лаврентийских (Великих) озёрах Северной Америки, большинство из которых являются олиготрофными. Ихтиофауна этих водоёмов представлена 139 видами, в состав которых входят как холодноводные, в частности лососёвые (Salmoninae) и сиговые (Coregoninae), так и более теплолюбивые, например, окунёвые (Percidae) и карповые (Cyprinidae) (Kovalenko et al., 2018). Ввиду того, что температурный оптимум для светлопёрого судака приурочен к 18–22°C, этот вид наиболее многочислен в эвтрофном оз. Эри, тогда как в остальных озёрах преимущественно населяет мелководные заливы (Peat et al., 2015). Поэтому потепление климата положительно сказывается на эффективности нереста и выживаемости молоди светлопёрого судака в условиях Лаврентийских озёр, что выражается в высокой численности поколений лет с ранней весной и тёплым летом (Fielder et al., 2007; Farmer et al., 2015). Аналогичная закономерность была установлена для судака водохранилища Ржимов в Чехии (Peterka et al., 2003; Specziár, 2005; Vlablil et al., 2019). Авторы показали, что высокая численность сеголеток отмечалась в годы со стабильной повышенной температурой и высокой численностью веслоногих (Copepoda) и ветвистоусых (Cladocera) рачков, которыми питаются личинки судака и берша.

Полагаем, что схожие процессы протекают в Воткинском водохранилище, в котором с потеплением климата могла возрасти эффективность нереста и раннего нагула берша, а также численность тюльки — важного кормового объекта окупёвых рыб водохранилищ Волжско-Камского бассейна (Степанов, Кияшко, 2008; Калайда, Шарафутдинов, 2023; Казаринов и др., 2024). Авторы, изучавшие динамику изменения климата и численности различных групп гидробионтов Рыбинского водохранилища (Лазарева, Соколова, 2016), показали, что с ростом температуры увеличиваются численность и размеры организмов зоопланктона, а также численность тюльки. При этом в урожайные для тюльки годы роль её в питании хищников, в частности судака, кратно возрастала (Иванова и др., 2020). Можно предположить, принимая во внимание текущие климатические тенденции, что берш способен довольно быстро занять свою нишу в экосистеме Воткинского водохранилища и вступить в конкурентные отношения с судаком, что, например, было отмечено после расселения берша в р. Кубань (Пашков, 2012).

ВЫВОДЫ

Результаты исследования показали, что берша стали отмечать в любительских уловах в Воткинском водохранилище с 2019 г., причём встречаемость его в уловах в последние годы растёт. Наиболее часто поимки берша регистрировали в последние два года, то есть в 2024 и 2025 гг. Пространственно-временная динамика случаев поимки берша может указывать на то, что процесс колонизации Воткинского водохранилища этим видом протекает довольно быстро, что объяснимо климатическим фактором. Отмечаемый в последние годы более интенсивный прогрев вод может приводить к улучшению условий нереста и нагула берша, что, на наш взгляд, является ключевой причиной роста его встречаемости в Воткинском водохранилище. Учитывая наблюдаемые климатические тенденции, в ближайшие годы можно прогнозировать дальнейшее расширение ареала вида в бассейне р. Кама на север — в верхний бьеф Камской ГЭС и далее в пределах Камского водохранилища.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят рыболовов-любителей Арсения Калугина и Антона Мехоношина за оказанную помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при частичной поддержке гранта Российского научного фонда № 22-24-20069 (<https://rscf.ru/project/22-24-20069/>) и при финансовой поддержке Правительства Пермского края в рамках научного проекта № 22-24-20069.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работа основана на анализе общедоступных сведений. Единственная изученная особь берша предоставлена для исследования рыболовом-любителем в умерщвлённом виде. Одобрение комиссии по биоэтике на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н. 2015. Корюшка // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 169–183.
- Герасимов Ю.В., Комарова А.С., Тарлева А.Ф. и др. 2023. Динамика численности и распределение сетка — формы европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (Osmeridae) — и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище в период их совместного обитания // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 5. С. 554–566. <https://doi.org/10.31857/S0042875223040082>
- Зиновьев Е.А., Шенель А.И. 2013. Позвоночные Урала. Пермь: Изд-во ПГНИУ, 184 с.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н., Базаров М.И. 2020. Взаимоотношения хищник–жертва на примере судака *Sander lucioperca* и тюльки *Clupeonella cultriventris* Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 572–583. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040074>
- Казаринов С.Н., Мерзлякова Л.В., Мерзляков И.Н., Михеев П.Б. 2024. Изменение трофических взаимоотношений в пресноводных экосистемах в результате расселения чужеродных видов на примере роли тюльки *Clupeonella cultriventris* в питании судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 204–207.
- Калайда М.Л., Шарафутдинов Р.Г. 2023. Особенности изменений водных биоресурсов Куйбышевского водохранилища в современных климатических и гидро-

- логических условиях // Изв. вузов. Проблемы энергетики. Т. 25. № 3. С. 150–167.
<https://doi.org/10.30724/1998-9903-2023-25-3-150-167>
- Коновалов А.Ф. 2016. Многолетние изменения структуры фаунистических комплексов рыб и круглоротых в водоёмах Вологодской области // Тр. ВНИРО. Т. 161. С. 115–126.
- Лазарева В.И. 2020. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы // Биология внутр. вод. № 3. С. 260–275.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220030110>
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2016. Обеспеченность пищей планктофагов в Рыбинском водохранилище в условиях потепления климата: динамика и продуктивность зоопланктона // Тр. ИБВВ РАН. № 74 (77). С. 77–92.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2016-10012>
- Лысенко А.А., Беретарь И.М. 2009. Аклиматизация берша в рыбоводных хозяйствах Краснодарского края // Ветеринария Кубани. № 3. С. 24–25.
- Москул Н.Г. 2003. Морфобиологическая характеристика берша *Stizostedion volgensis* (Gmelin) и его роль в экосистеме водоемов бассейна Кубани (на примере Краснодарского водохранилища): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д.: АЗНИИРХ, 23 с.
- Пашков А.Н. 2012. Особенности питания берша (*Sander volgensis*, Perciformes, Pisces) в бассейне реки Кубань // Изв. КубГУ. Естественные науки. № 1. С. 55–60.
- Сакович И.Г. 1985. О случае поимки судака *Stizostedion lucioperca* (L.) в Амуре // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 5. С. 863.
- Свирский В.Г., Барабанищikov Е.И. 2009. Биологические инвазии как элемент антропогенного давления на сообщество гидробионтов озера Ханка // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 2. № 2. С. 29–36.
- Северов Ю.А. 2017. О дополнительных возможностях оценки показателей уловов рыболовов-любителей // Рыб. хоз-во. № 1. С. 44–46.
- Семенченко Н.Н., Островская Е.В. 2020. Рост и биологическая характеристика обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) р. Амур // Изв. ТИНРО. Т. 200. Вып. 3. С. 571–585.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-571-585>
- Степанов М.В., Кияшко В.И. 2008. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordman)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 86–89.
- Шановалов М.Е. 2018. Результаты интродукции судака *Sander lucioperca* в озеро Ханка // Изв. ТИНРО. Т. 192. С. 47–63.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-47-63>
- Шепель А.И., Зиновьев В.А., Юшков Р.А. и др. 2001. Животные Прикамья. Кн. 2. Позвоночные. Пермь: Книжный мир, 168 с.
- Шляхтин Г.В., Аникин В.В., Мосолова Е.Ю. 2013. Изменение климата и биоразнообразия животного мира севера Нижнего Поволжья // Вестн. ТГУ. Сер. Естеств. и тех. науки. Т. 18. № 3. С. 922–927.
- Antão L.H., Weigel B., Strona G. et al. 2022. Climate change reshuffles northern species within their niches // Nat. Clim. Change. V. 12. № 6. P. 587–592.
<https://doi.org/10.1038/s41558-022-01381-x>
- Blabolil P., Čech M., Jůza T., Peterka J. 2019. Variability of pikeperch *Sander lucioperca* (L. 1758) cohorts in early life history // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. № 420. Article 43.
<https://doi.org/10.1051/kmae/2019036>
- Chandler M., See L., Copas K. et al. 2017. Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring // Biol. Conserv. V. 213. Pt. B. P. 280–294.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.004>
- De Sherbinin A., Bowser A., Chuang T.-R. et al. 2021. The critical importance of citizen science data // Front. Clim. V. 3. Article 650760.
<https://doi.org/10.3389/fclim.2021.650760>
- Farmer T.M., Marschall E.A., Dabrowski K., Ludsin S.A. 2015. Short winters threaten temperate fish populations // Nat. Commun. V. 6. Article 7724.
<https://doi.org/10.1038/ncomms8724>
- Fielder D.G., Schaeffer J.S., Thomas M.V. 2007. Environmental and ecological conditions surrounding the production of large year classes of walleye (*Sander vitreus*) in Saginaw Bay, Lake Huron // J. Great Lakes Res. V. 33. Suppl. 1. P. 118–132.
[https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[118:EAECST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[118:EAECST]2.0.CO;2)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2025. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 03/2025).
- Gholamhosseini A., Yousefi M., Esmaeili H.R. 2024. Predicting climate change impacts on the distribution of endemic fish *Cyprinion muscatense* in the Arabian Peninsula // Ecol. Evol. V. 14. № 7. Article e11720.
<https://doi.org/10.1002/ece3.11720>
- Kovalenko K.E., Johnson L.B., Riseng C.M. et al. 2018. Great Lakes coastal fish habitat classification and assessment // J. Great Lakes Res. V. 44. № 5. P. 1100–1109.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2018.07.007>
- McKinley D.C., Miller-Rushing A.J., Ballard H.L. et al. 2017. Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection // Biol. Conserv. V. 208. P. 15–28.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.015>
- Nagelkerken I., Allan B.J.M., Booth D.J. et al. 2023. The effects of climate change on the ecology of fishes // PLOS Clim. V. 2. № 8. Article e0000258.
<https://doi.org/10.1371/journal.pclm.0000258>
- Nuon V., Chea R., Lek S. et al. 2024. Climate change drives contrasting shifts in fish species distribution in the Mekong Basin // Ecol. Indic. V. 160. Article 111857.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111857>

- Orlov A.M., Volvenko I.V. 2024. Ongoing borealization of Siberian Arctic marine ichthyofauna: further evidence // Prog. Oceanogr. V. 225. Article 103288. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2024.103288>
- Peat T.B., Hayden T.A., Gutowsky L.F.G. et al. 2015. Seasonal thermal ecology of adult walleye (*Sander vitreus*) in Lake Huron and Lake Erie // J. Therm. Biol. V. 53. P. 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.08.009>
- Peterka J., Matěna J., Lipka J. 2003. The diet and growth of larval and juvenile pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)): a comparative study of fishponds and a reservoir // Aquacult. Int. V. 11. № 4. P. 337–348. <https://doi.org/10.1023/A:1025791208123>
- Rubenstein M.A., Weiskopf S.R., Bertrand R. et al. 2023. Climate change and the global redistribution of biodiversity: substantial variation in empirical support for expected range shifts // Environ. Evid. V. 12. Article 7. <https://doi.org/10.1186/s13750-023-00296-0>
- Specziár A. 2005. First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis* in Lake Balaton // Hydrobiologia. V. 549. P. 115–130. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-5766-x>
- Tsang Y., Infante D.M., Wang L. et al. 2021. Conserving stream fishes with changing climate: assessing fish responses to changes in habitat over a large region // Sci. Total Environ. V. 755. Pt. 2. Article 142503. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142503>
- Yang W., Hu W., Chen B. et al. 2023. Impact of climate change on potential habitat distribution of Sciaenidae in the coastal waters of China // Acta Oceanol. Sin. V. 42. № 4. P. 59–71. <https://doi.org/10.1007/s13131-022-2053-x>

NORTHWARD EXPANSION OF VOLGA PIKEPERCH *SANDER VOLGENSIS* (PERCIDAE) IN THE KAMA RIVER BASIN

P. B. Mikheev^{1, 2, *}, S. N. Kazarinov², and F. Taddese^{3, 4}

¹Perm State National Research University, Perm, Russia

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

³Botswana University of Agriculture and Natural Resources, Gaborone, Botswana

⁴School of Fisheries and Wildlife, College of Agricultural and Environmental Sciences, Bahir Dar University, Bahir Dar, Ethiopia

*E-mail: pmikheev@yandex.ru

An expansion of the range of Volga pikeperch *Sander volgensis* from south to north has been recorded in the Kama River basin. Until the 2010s, the northern boundary of species distribution within the Kama River was the dam of the Votkinsk Hydroelectric Power Plant. From 2019, the species began to be regularly recorded further north, in the lower part of the Votkinsk Reservoir; in 2024, Volga pikeperch spread to the upper part of the reservoir. The most likely reason for the northward expansion of the range of Volga pikeperch is climate change.

Keywords: range expansion, Volga pikeperch, recreational fishing, Kama River basin.

УДК 597.556.331.7.591.9

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЗАМЕЧАНИЯ О БИОЛОГИИ ГРЕБЕНЧАТОГО ЛИКОДА *LYCODES PALEARIS* (ZOARCIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2026 г. Ю. К. Курбанов^{1,2}, А. А. Баланов³, *

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

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

³Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН — ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

Поступила в редакцию 20.03.2025 г.

После доработки 16.04.2025 г.

Принята к публикации 21.04.2025 г.

Впервые представлены сведения о распределении и некоторых особенностях биологии гребенчатого ликода *Lycodes palearis* в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период. Этот вид зарегистрирован на глубинах 35–295 м при температуре воды у дна от –0.6 до 7.3°C. Его скопления максимальной плотности отмечены в западной и центральной частях Олюторского залива в батиметрическом диапазоне 101–200 м. Абсолютная длина рыб в уловах варьировала в пределах 12–48 см. Самцы *L. palearis* достигают более крупных размеров, чем самки. Максимальная продолжительность жизни особей вида оценивается в 8 лет. Предположительно самцы массово созревают при достижении абсолютной длины тела 36–40 см, самки — более 30 см, размножается вид в осенне-зимний период.

Ключевые слова: Lycodinae, плотность, размеры, масса, возраст, размножение, западная часть Берингова моря.

DOI: 10.7868/S3034514626010036

В ихтиофауне прикамчатских вод Берингова моря бельдюговые (Zoarcidae) входят в тройку наиболее богатых видами семейств (Фёдоров, 1973; Борец, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Токранов, 2010; Парин и др., 2014). Несмотря на то, что эта группа рыб имеет существенное значение в структуре донных сообществ (Борец, 1997; Чучукало, 2006), биология большинства из них изучена недостаточно (Андрияшев, 1954; Глубоков, Орлов, 2000; Баланов и др., 2006).

На шельфе заливов юго-западной части Берингова моря среди всех видов семейства Zoarcidae самым массовым является гребенчатый ликод *Lycodes palearis* (рис. 1). Его доля по биомассе может составлять 67.0, а по чис-

ленности — 89.7% (Фадеев, 2005). Кроме того *L. palearis* — один из наиболее распространённых представителей рода *Lycodes* в северной части Тихого океана. У американских берегов его ареал простирается от побережья Орегона до Берингова пролива, включая Алеутские о-ва, а в азиатских водах он достоверно известен в западной части Берингова моря вплоть до Карагинского залива (Фёдоров, 1973; Toyoshima, 1985; Allen, Smith, 1988; Борец, 1997; Anderson, Fedorov, 2004; Balushkin et al., 2011). Также этот вид регулярно отмечали в прилегающих районах Арктики — в Чукотском море и западной части моря Бофорта (Андрияшев, 1939, 1954; Quast, Hall, 1972; Mecklenburg et al., 2002, 2007, 2016; Орлов и др., 2020; Nazarkin, Orlov, 2024).



Рис. 1. Самец гребенчатого ликода *Lycodes palearis* TL 42.0 см из юго-западной части Берингова моря.

Имеются сведения о поимке нескольких особей, предположительно относящихся к этому виду, у Новосибирских о-вов и в море Лаптевых (Чернова, 2015; Смирнова и др., 2019). В то же время указания о присутствии *L. palearis* в североохотоморском районе (Toyoshima, 1985; Борец, 1990; Фёдоров и др., 2003; Balushkin et al., 2011; Mecklenburg et al., 2016) требуют проверки. Связано это с тем, что исследования последних лет не подтверждают его обитание в Охотском море (Савельев и др., 2019; Saveliev, Metelyov, 2021; собственные сведения второго автора). Информация о присутствии *L. palearis* вдоль тихоокеанского побережья Камчатки (Токранов, Полутов, 1984; Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014) также нуждается в подтверждении достоверными поимками и верно идентифицированными особями из коллекционных материалов.

Несмотря на столь широкое распространение, в литературе представлены данные о распределении и биологии *L. palearis* в основном в зал. Аляска, а также в восточных частях Берингова и Чукотского морей (Шунтов, 1963; Allen, Smith, 1988; Yang et al., 2006; Mecklenburg et al., 2007; Lauth, Acuna, 2009; Антоненко и др., 2012; Goddard et al., 2014; Markowitz et al., 2023). Однако для азиатской части его ареала аналогичные сведения известны лишь по водам Анадырского залива (Антоненко и др., 2012).

В ходе проведения донных траловых съёмок в юго-западной части Берингова моря были собраны материалы, которые позволяют впервые представить сведения о распределении, термических условиях обитания и некоторых особенностях биологии *L. palearis* в этой акватории. Это и является целью нашей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом служили результаты 10 донных траловых съёмок, выполненных в юго-западной части Берингова моря в июле–ноябре 2001–2020 гг. (рис. 2). Проанализированы результаты

748 тралений на глубинах 10–509 м (табл. 1). Средняя скорость судов во время работ составила 3 узла. Разбор уловов выполняли по общепринятой методике (Борец, 1997).

Результаты анализа распределения и термических условий обитания *L. palearis* показаны по гидрологическим периодам: лето (июль–сентябрь) и осень (октябрь–ноябрь) (Лучин и др., 1999). Плотность рыб рассчитывали по методу площадей (Аксютин, 1968) с некоторыми дополнениями (Волвенко, 1998, 1999), затем осредняли значения этого показателя по глубинам. Для всех съёмок к рассматриваемому виду был принят коэффициент уловистости 0.3 (Борец, 1997). Распределение *L. palearis* нанесено на карту с использованием программы ArcView GIS 3.3.

Частоту встречаемости вида (в %) определяли как отношение числа тралений, в уловах которых он был отмечен, к общему числу траловых станций. Распределение в зависимости от температуры придонного слоя воды анализировали исходя из средних значений плотности (экз/км²). Среднюю массу рыб по батиметрическим и термическим диапазонам рассчитывали как отношение суммарной массы особей к их общему числу, отмеченному в уловах.

Характеристика размерного состава *L. palearis* дана согласно результатам измерений абсолютной длины (TL) 555 экз. Из них 220 экз. (128 и 92 экз. в 2003 и 2019 гг. соответственно) подвергли биологическому анализу, в ходе которого определяли массу тела (общую и без внутренностей с точностью до 1 г) и гонад (до 0.1 г), пол и стадию зрелости половых продуктов. Размеры ооцитов измеряли в полевых условиях с точностью до 0.1 мм. Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) у 126 экз. рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей. Возраст определяли у 92 экз. по отолитам, используя методику их поперечного разлома в районе центральной ложбины с последующим обжигом (Токранов, Орлов, 2002; Баланов и др., 2006). Связь между массой тела *L. palearis*

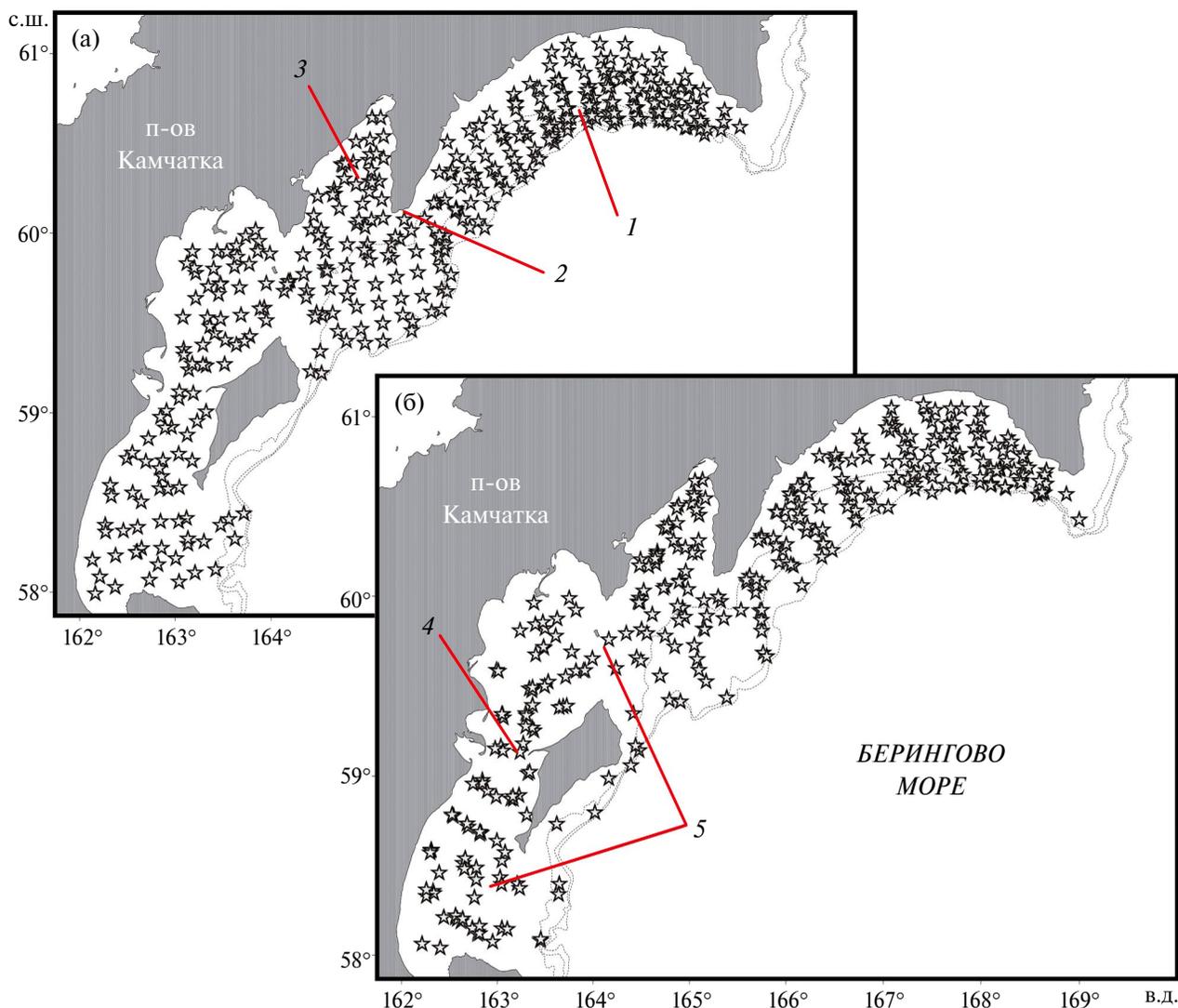


Рис. 2. Схема траловых станций (★) в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг.: а – июль–сентябрь, б – октябрь–ноябрь; 1 – зал. Олюторский, 2 – м. Говена, 3 – зал. Корфа, 4 – прол. Литке, 5 – зал. Карагинский. Здесь и на рис. 3: (---) – изобаты 100, 200 и 500 м.

(220 экз.) и его длиной выражали, используя степенную зависимость (Винберг, 1971): $W = aTL^b$, где W – масса, TL – длина, a – константа, b – степенной коэффициент.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Широтно-меридиональное распределение *L. palearis* в исследуемый период не имело сезонных различий. Как летом, так и осенью вид отмечался в горловине зал. Корфа, на шельфовом “плато” южнее м. Говена, а также в западной и центральной частях Олюторского залива, в котором были локализованы его основные скопления (рис. 3). Средняя частота встречаемости за весь период наблюдений составила в лет-

ние месяцы 28.6, в осенние – 17.8%, при этом в оба сезона она могла достигать довольно высоких значений (например, в августе–сентябре 2001 г. – 36.5, в октябре–ноябре 2002 г. – 33.8%). В южной и западной частях Карагинского залива *L. palearis* отсутствовал, за исключением нескольких поймок в прол. Литке. В июле–сентябре плотность распределения вида достигала 56879 экз/км² (10117.9 кг/км²), в то время как в октябре–ноябре она была существенно ниже и не превышала 19498 экз/км² (8999.3 кг/км²).

Батиметрический диапазон обитания *L. palearis* в период исследований варьировал в пределах 35–295 м. Несмотря на то, что на глубинах 101–200 м частота встречаемости и средняя плотность вида летом и осенью были

Таблица 1. Список донных траловых съёмок в юго-западной части Берингова моря, материалы которых использованы в работе

Судно	Год	Месяцы	Глубины, м	N	N_R/n	N_T
НИС “Профессор Кагановский”	2001	VIII–IX	22–341	230	84/18	71
РТ “Фортуна”	2002	X–XI	17–400	145	49/0	42
РТМС “Багратион”	2003	X–XI	38–509	47	12/216	11
	2005	X	41–137	30	1/1	1
СРТМ “Юмир”	2006	X–XI	30–163	23	6/2	6
	2008	IX	38–140	26	1/1	
НИС “Профессор Пробатов”	2012	X–XI	20–180	56	8/1	
СТР “Пограничник Кирдищев”	2014	XI	37–128	33	2/0	
НИС “Профессор Леванидов”	2019	VII	18–230	80	26/157	
НИС “Дмитрий Песков”	2020	IX–X	10–205	78	25/159	22
Всего				748	214/555	153

Примечание. НИС — научно-исследовательское судно, РТ — рыболовный траулер, РТМС — рыболовный траулер морозильный (супер), СРТМ — средний рыболовный траулер морозильный, СТР — сейнер-траулер рефрижераторный. Здесь и в табл. 2: N , N_R — число тралений соответственно общее и результативных (в уловах которых отмечен гребенчатый ликод *Lycodes palearis*). Здесь и в табл. 3: N_T — число результативных тралений с измерением температуры придонного слоя воды. Здесь и в табл. 4, 5: n — число промеренных рыб, экз.

довольно высоки, общий характер распределения тем не менее немного различался. Так, если в июле–сентябре *L. palearis* был обнаружен в уловах на глубинах < 50 м (1.9%), то в октябре–ноябре в сублиторальной зоне его не отмечали. Каких-либо значительных сезонных различий в средней массе тела рыб по батиметрическим диапазонам мы не обнаружили. Относительно мелкие особи (< 150 г) в летне-осенний период были распространены преимущественно на глубинах 50–100 м. Лишь в октябре–ноябре зафиксировано некоторое увеличение средней массы рыб в диапазоне 101–200 м (рис. 4, табл. 2).

В юго-западной части Берингова моря *L. palearis* отмечен при температуре придонного слоя воды $-0.6 \dots 7.3^\circ\text{C}$. Летом его скопления повышенной плотности (3193–3636 экз/км²) были зарегистрированы при $1.1\text{--}2.0^\circ\text{C}$. Кроме того, высокое обилие по численности (1436 экз/км²) выявлено по результатам одного траления при придонной температуре $3.6\text{--}4.0^\circ\text{C}$. В этом же улове отмечена минимальная средняя масса особей (99 г) в июле–сентябре. Характерно, что в летний период исследуемый вид обнаружен при максимально как низкой, так и высокой температуре придонных вод. Осенью *L. palearis* не отмечали при значениях $\leq 1.0^\circ\text{C}$. По мере увеличения придонной температуры воды

(до $4.1\text{--}4.5^\circ\text{C}$ и более) прослеживается постепенное снижение обилия вида и средней массы особей (табл. 3).

Длина *L. palearis* варьировала в пределах 12–48 см. В оба рассмотренных сезона доминировали особи близких модальных групп: в июле–сентябре — 31–40 см (61.2%), в октябре–ноябре — 26–40 см (88.6%). При этом общий размах размерной изменчивости у исследованного вида не различался между сезонами (рис. 5).

Каких-либо существенных сезонных различий в вертикальном распределении *L. palearis* разных размеров мы не выявили. С июля по ноябрь рыбы $TL < 20$ см отмечены на глубинах 50–150 м. Среднеразмерных особей (TL 26–40 см), за исключением сублиторальной зоны, регистрировали на всём протяжении шельфа вплоть до прилегающих участков материкового склона. Из-за отсутствия данных сложно судить о размерах рыб, обитающих глубже 250 м в летний период, однако в октябре–ноябре их длина варьировала от 32 до 46 см (табл. 4).

Наибольшие значения TL и массы *L. palearis* были свойственны самцам и составили соответственно 48 см и 490 г, у самок — 42 см и 365 г. Средние значения этих показателей за весь период исследований у самцов составили соот-

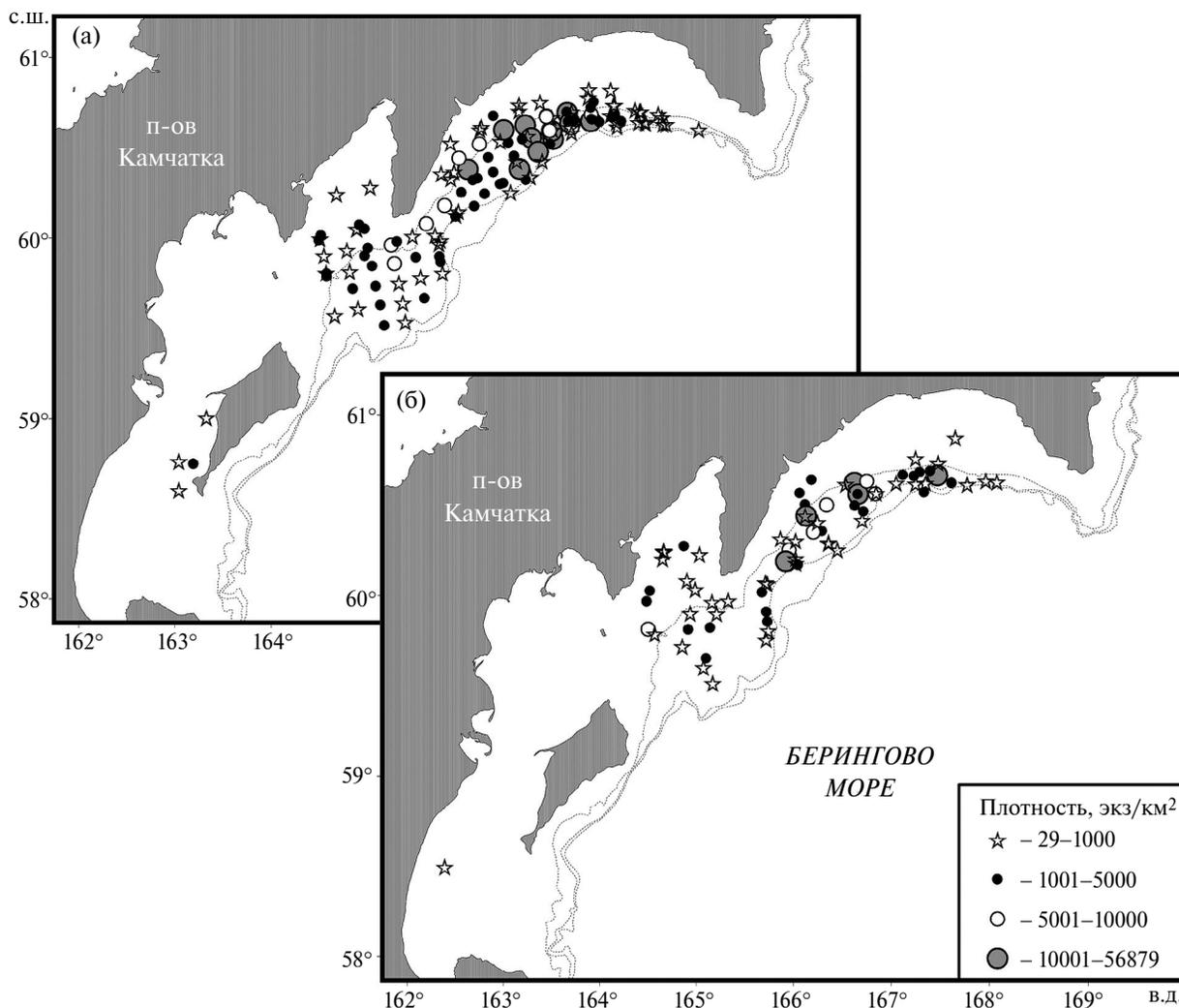


Рис. 3. Пространственное распределение гребенчатого ликода *Lycodes palearis* в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг.: а – июль–сентябрь; б – октябрь–ноябрь.

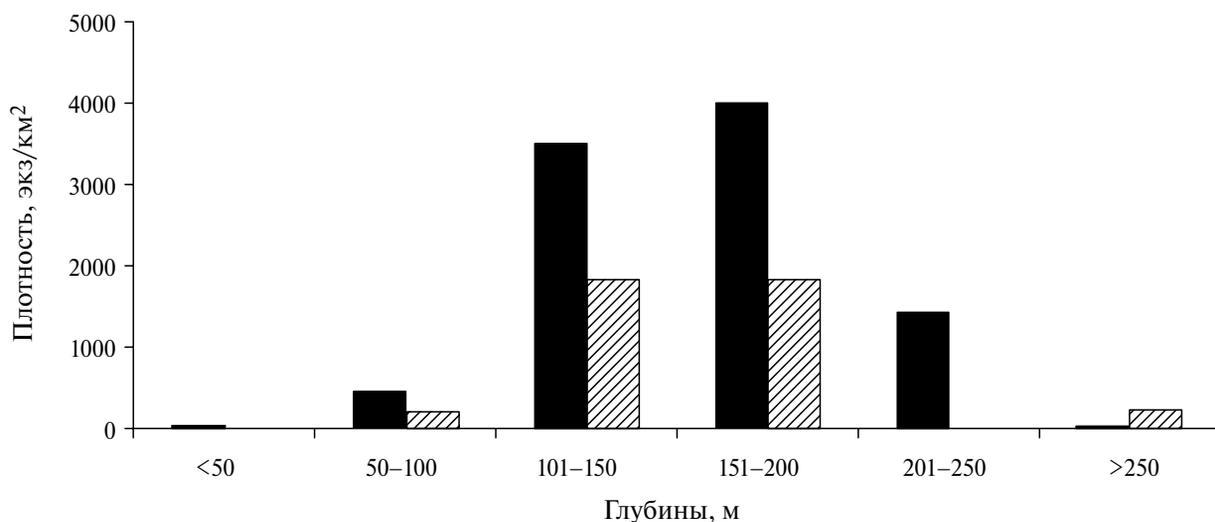


Рис. 4. Средняя плотность распределения гребенчатого ликода *Lycodes palearis* по глубинам в юго-западной части Берингова моря в июле–сентябре (■) и октябре–ноябре (▨) 2001–2020 гг.

Таблица 2. Частота встречаемости и средняя масса гребенчатого ликода *Lycodes palearis* на различных глубинах в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг.

Глубины, м	Лето (июль–сентябрь)				Осень (октябрь–ноябрь)			
	ЧВ, %	W , г	n_o	N/N_R	ЧВ, %	W , г	n_o	N/N_R
< 50	1.9	219 (210–395)	25	107/2				110/0
50–100	30.4	114 (10–320)	813	148/45	16.3	146 (20–310)	279	147/24
101–150	69.2	138 (30–330)	4023	91/63	58.8	181 (60–420)	1446	68/40
151–200	80.0	146 (120–323)	1340	25/20	71.4	194 (90–270)	256	14/10
201–250	50.0	207 (180–310)	187	10/5				3/0
> 250	6.7	190	4	15/1	40.0	202 (150–220)	33	10/4

Примечание. ЧВ — частота встречаемости, n_o — общее число пойманных особей, экз. Здесь и в табл. 3: W — средняя масса особей (в скобках указаны пределы варьирования показателя в уловах).

Таблица 3. Средняя плотность гребенчатого ликода *Lycodes palearis* на участках с различной температурой придонного слоя воды в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг.

Температура, °С	Лето (июль–сентябрь)				Осень (октябрь–ноябрь)			
	экз/км ²	кг/км ²	W , г	N_T	экз/км ²	кг/км ²	W , г	N_T
< 0	21	3.3	159	3				
0–0.5	781	94.8	123	11				
0.6–1.0	1014	127.4	125	22				
1.1–1.5	3193	368.4	110	9	746	167.3	224	6
1.6–2.0	3636	573.0	154	17	1552	165.6	116	5
2.1–2.5	1354	246.6	161	18	1519	254.9	163	8
2.6–3.0	445	72.6	165	8	1307	577.8	375	9
3.1–3.5	74	10.0	144	3	172	29.6	179	5
3.6–4.0	1436	145.3	99	1	831	126.4	168	6
4.1–4.5					622	87.6	141	4
4.6–5.0					758	95.3	128	7
> 5.0	67	9.2	137	1	398	37.8	95	10

ветственно 34.6 см и 182.2 г, у самок — 31.8 см и 133.2 г. Тем не менее, доминирующие группы в уловах среди особей обоих полов были довольно близки — 26–40 см и 50–200 г (рис. 6).

Несмотря на выявленные межполовые различия, связь между длиной (TL , см) и массой тела (W , г) и у самок, и у самцов *L. palearis* аппроксимируется степенными функциями с довольно близкими параметрами константы и степенного коэффициента — соответственно

$W = 0.0019TL^{3.1974}$ и $W = 0.0027TL^{3.1014}$. В обоих случаях коэффициент детерминации (R^2) был близок к 1.0, что отражает высокую корреляцию рассмотренных показателей (рис. 7).

У особей *L. palearis*, пойманных в июле 2019 г., максимальная продолжительность жизни составила 8 лет (рис. 8). Среди самок преобладали рыбы в возрасте 3+ ... 5+ (97.1%), среди самцов — 4+ ... 6+ (75.4%). Примечательно, что самки в возрасте старше 5+ отсутствовали.

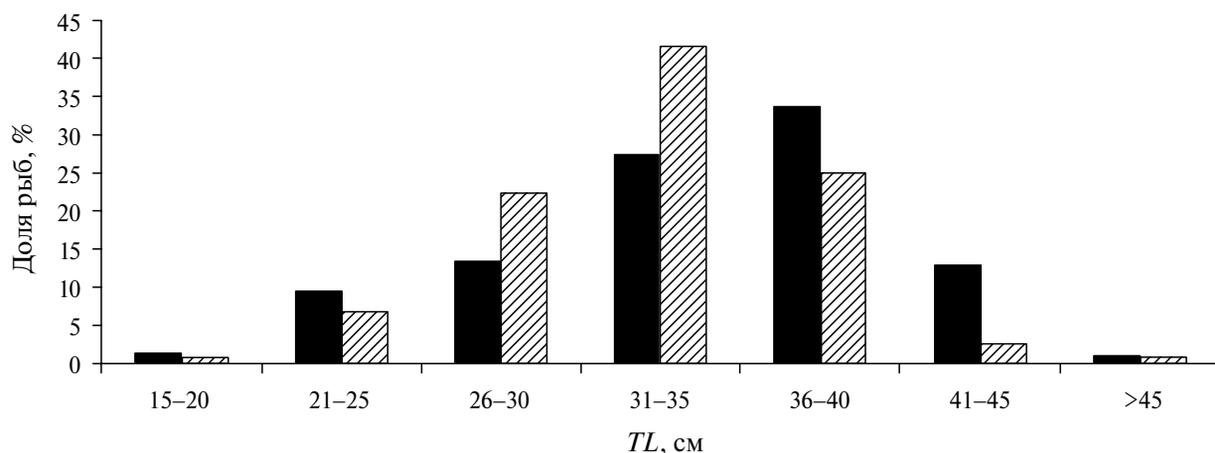


Рис. 5. Размерный состав (абсолютная длина тела — *TL*) уловов гребенчатого ликода *Lycodes paelearis* в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг.: (■) — июль–сентябрь (средняя длина 34.2 см, *n* = 335 экз.); (▨) — октябрь–ноябрь (32.7 см, *n* = 220 экз.).

Таблица 4. Распределение особей гребенчатого ликода *Lycodes paelearis* различных размерных групп (*TL*) по глубинам в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг., %

Глубины, м	Размерная группа, см								<i>M</i>	<i>n</i>	
	< 15	15–20	21–25	26–30	31–35	36–40	41–45	> 45			
Лето (июль–сентябрь)											
< 50									100	47.0	1
50–100	1.4	6.8	11.0	15.1	32.9	30.1	2.7			31.7	73
101–150			10.3	13.8	28.9	33.6	12.5	0.9		34.3	232
151–200				8.0	4.0	44.0	40.0	4.0		39.4	25
201–250						50.0	50.0			40.8	4
> 250											
Осень (октябрь–ноябрь)											
< 50											
50–100		6.7		20.0	53.3	20.0				32.9	15
101–150		1.2	8.1	26.4	43.1	19.5	1.1	0.6		31.8	174
151–200					31.5	63.2	5.3			37.2	19
201–250											
> 250					16.7	50.0	25.0	8.3		38.7	12

Примечание. *M* — средняя абсолютная длина тела (*TL*), см.

Кроме того, самцы имели более высокие темпы линейного и массового роста почти во всех возрастных классах. Только в возрасте 3+ у самок значения средней длины и массы были несколько выше (табл. 5).

По данным, собранным в июле 2019 и ноябре 2003 гг., у *L. paelearis* отмечено численное преобладание самцов над самками — соответственно 1.0 : 0.6 и 1.0 : 0.7. Летом среди самцов доминировали (52.6%) особи с гонадами III стадии зрело-

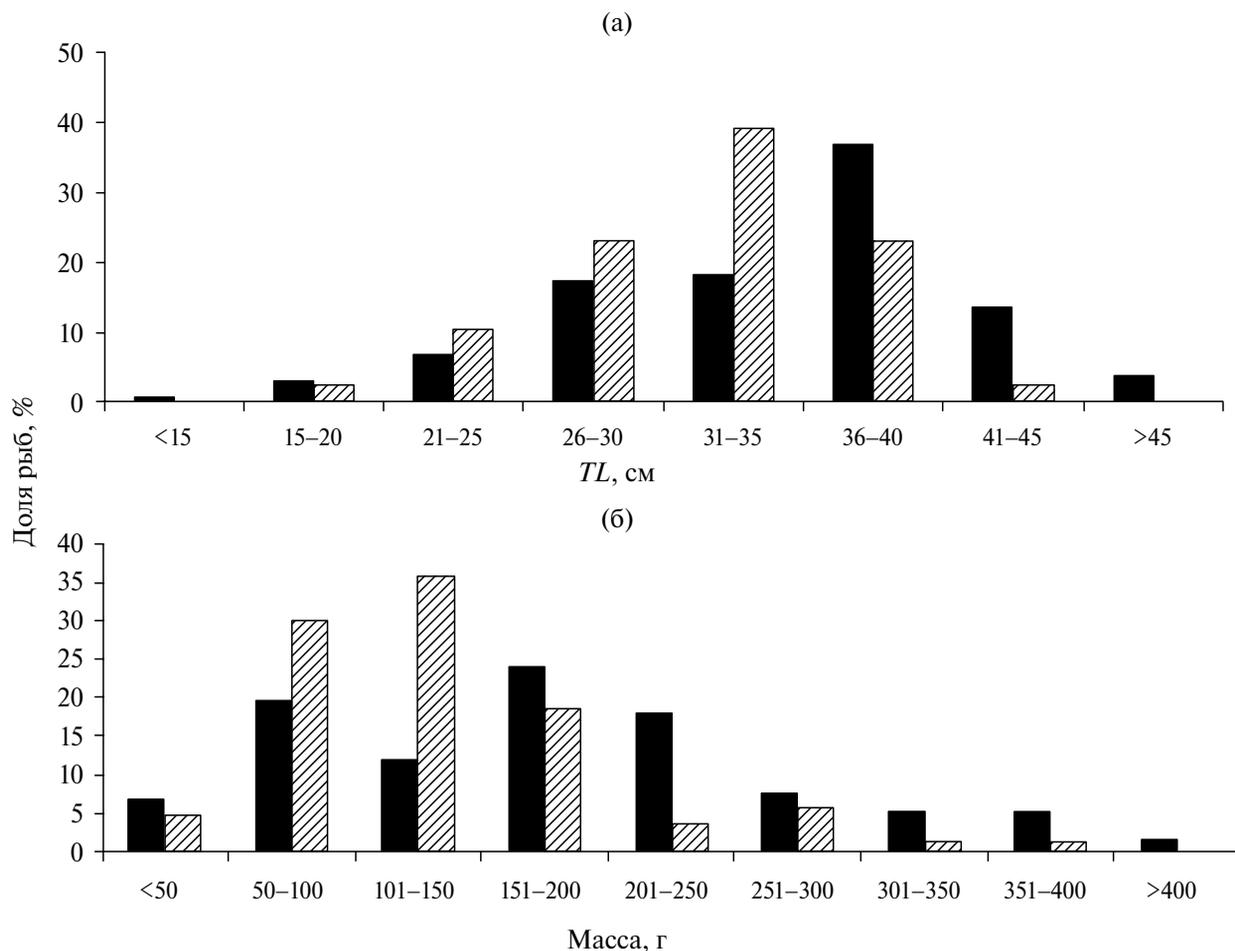


Рис. 6. Размерный (а) и массовый (б) составы гребенчатого ликода *Lycodes plearis* из уловов в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2001–2020 гг.: (■) — самцы (средняя абсолютная длина (TL) 34.6 см, средняя масса 182.2 г, $n = 133$ экз.), (▨) — самки (31.8 см, 133.2 г, $n = 87$ экз.).

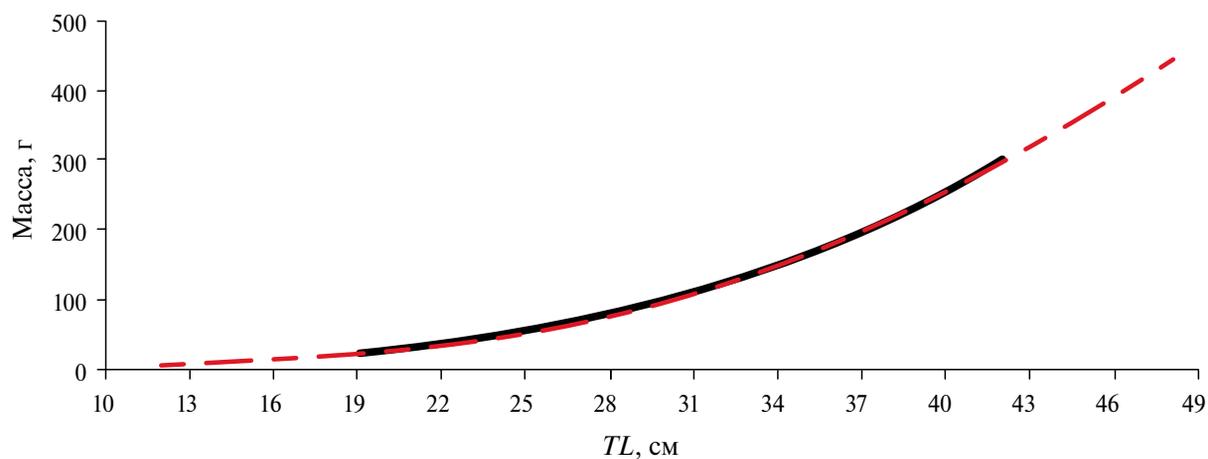


Рис. 7. Зависимость массы тела (W) от его длины (TL) для гребенчатого ликода *Lycodes plearis* из юго-западной части Берингова моря: (—) — самки, $W = 0.0019TL^{3.1974}$, $R^2 = 0.9516$, $n = 87$ экз.; (---) — самцы, $W = 0.0027TL^{3.1014}$, $R^2 = 0.9647$, $n = 133$ экз.

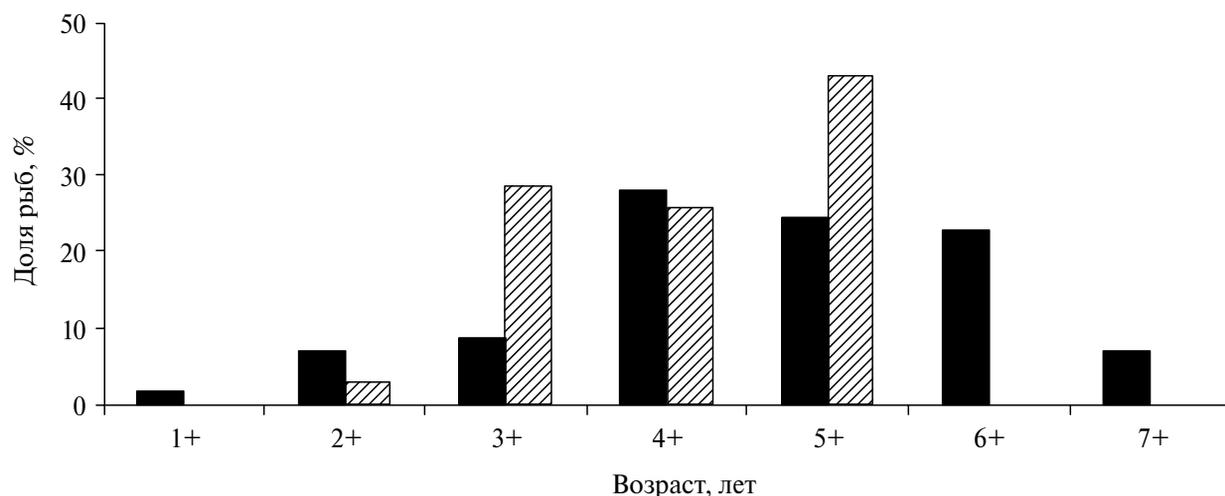


Рис. 8. Возрастной состав гребенчатого ликода *Lycodes plearis* в уловах в юго-западной части Берингова моря в июле 2019 г. Средний возраст самцов 5.6 года, $n = 57$ экз.; самок — 5.2 года, $n = 35$ экз. Обозначения см. на рис. 6.

Таблица 5. Абсолютная длина тела (TL) и масса особей гребенчатого ликода *Lycodes plearis* разного возраста из юго-западной части Берингова моря в июле 2019 г.

Возраст, лет	Самцы					Самки				
	TL , см		Масса, г		n	TL , см		Масса, г		n
	min–max	M	min–max	M		min–max	M	min–max	M	
1+	12		7		1					
2+	20–23	21.5	25–55	41.3	4	19		20		1
3+	26–29	27.4	50–90	70.0	5	25–35	29.1	55–170	95.5	10
4+	30–41	35.2	95–280	184.1	16	26–38	33.7	70–225	143.9	9
5+	32–42	38.1	120–340	224.6	14	32–42	37.3	135–365	216.3	15
6+	36–46	42.5	195–490	328.5	13					
7+	43–47	45.3	350–400	385.0	4					

Примечание. min–max — пределы варьирования показателя, M — среднее значение.

сти. Помимо этого значительную долю (47.4%) занимали и незрелые рыбы (II стадия) (рис. 9а). Сведения о ГСИ самцов *L. plearis* за этот период в нашем распоряжении отсутствуют.

У самок *L. plearis*, как и у всех бельдюговых (Anderson, 1984), половые железы оказались непарными — развит только правый яичник. В уловах среди них также преобладали (57.1%) созревающие особи (III стадия зрелости гонад) (рис. 9а). ГСИ у этих рыб варьировал от 1.5 до 3.1%, диаметр ооцитов не превышал 1.5 мм. Кроме того, в июле присутствовали самки *L. plearis* TL 32–42 см с гонадами IV стадии зрелости (22.9%), они, вероятно, размножились

бы в текущем году. У самок выявлены ооциты двух размерных групп — текущей генерации (2.0–4.0 мм) и резервного фонда (не более 1.5 мм). Первая группа была янтарно-жёлтого цвета, вторая — белого. В июле ГСИ половозрелых рыб варьировал от 2.3 до 10.0%, наибольшие значения показателя отмечены у особей TL 39 (6.5%) и 34 см (10.0%) (табл. 6).

Осенью, как и летом, доля незрелых и впервые созревающих рыб (стадии II и III) была велика (рис. 9б). Диаметр икринок таких самок варьировал в пределах 0.1–1.0 мм, а ГСИ составил соответственно 0.1–0.4 и 0.5–0.7%. У незрелых самцов *L. plearis* аналогичный па-

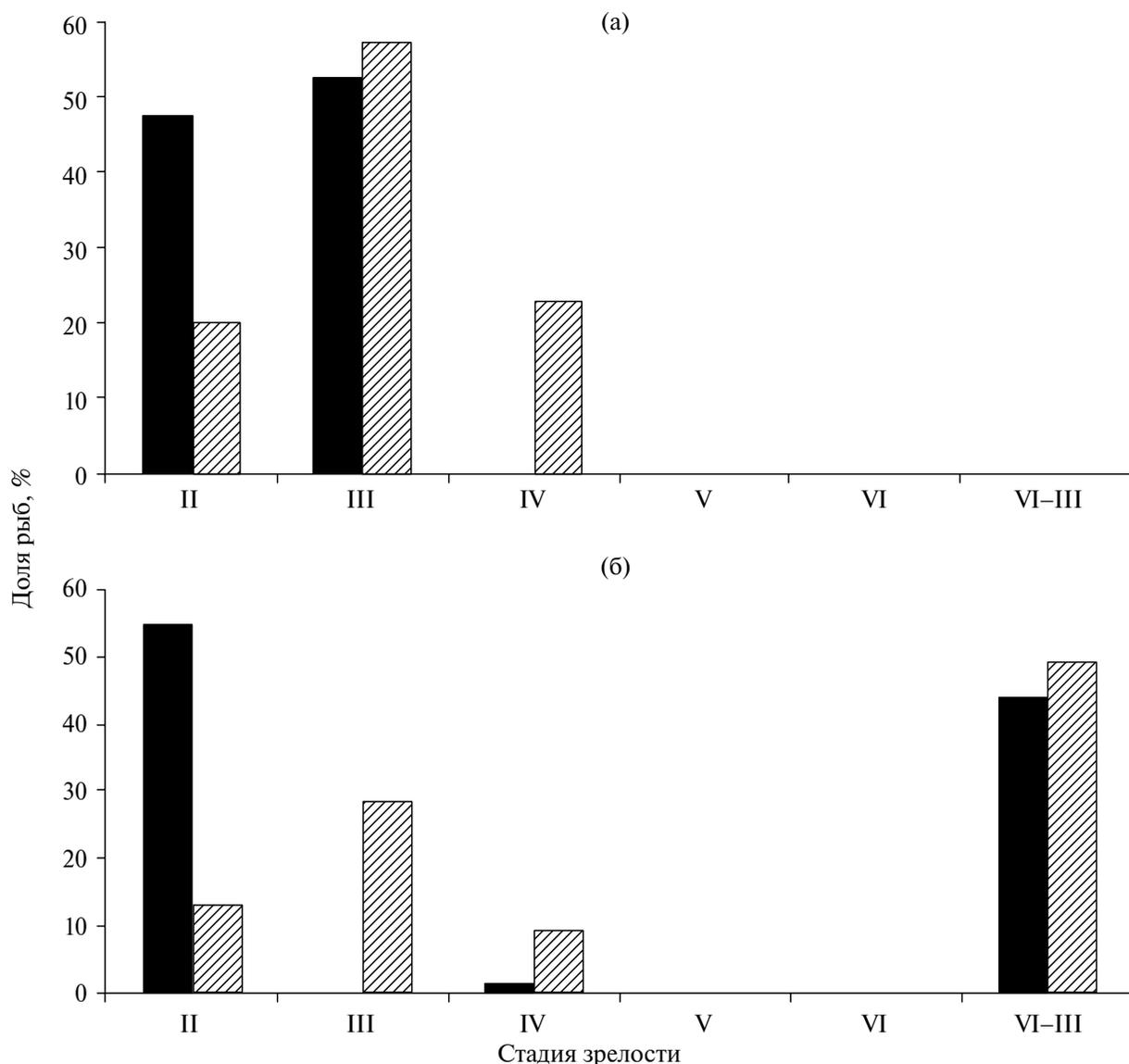


Рис. 9. Распределение особей гребенчатого ликода *Lycodes plearis* из юго-западной части Берингова моря по стадиям зрелости гонад зрелости в июле 2019 (а) и ноябре 2003 (б) гг. Обозначения см. на рис. 6.

раметр был крайне низок (< 0.05%) (табл. 6, 7). Также отмечены особи обоих полов с гонадами IV стадии зрелости (1.3 и 9.4% у самцов и самок соответственно).

Диаметр икринок у зрелых самок *TL* 31.5–40.0 см варьировал от 3.0 до 6.0 мм (наиболее часто 5.0–6.0 мм). ГСИ таких особей в ноябре был выше, чем в июле, и составил 7.0–18.1% (в среднем 13.7). У единственного выловленного преднерестового самца *TL* составила 39.1 см, ГСИ — 2.75%. Кроме того, среди исследованных ликодов осенью значительную долю занимали посленерестовые рыбы (стадия VI–III). У самок *TL* 31–40 см диаметр икринок на этой стадии варьировал в пределах 0.5–1.3 мм, ГСИ — от 0.5

до 0.7%. При этом у единственной особи *TL* 30.5 см в яичнике была отмечена резорбция части ооцитов. ГСИ посленерестовых самцов составил 0.02–0.27% (табл. 6, 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

В юго-западной части Берингова моря *L. plearis* является обычным и относительно многочисленным компонентом донной ихтиофауны (рис. 2), что подтверждает сделанные ранее выводы (Шейко, Фёдоров, 2000; Фадеев, 2005). Характерно, что встречаемость и уловы другого массового здесь вида бельдюговых — редкозубого ликода *L. raridens* — были гораздо

Таблица 6. Гонадосоматический индекс (ГСИ) и диаметр ооцитов у самок гребенчатого ликода *Lycodes palearis* различных размерных групп из юго-западной части Берингова моря в июле 2019 и ноябре 2003 гг.

Стадия зрелости гонад	Размерная группа, см	ГСИ, %*	Диаметр ооцитов, мм	n, экз.
Июль 2019 г.				
III	31–35	1.5	1.0	1
	36–40	2.6–3.1 (2.7)	1.0–1.5	4
IV	31–35	4.2–10.0 (7.1)	2.0–3.0	2
	36–40	2.3–6.5 (4.0)	2.0–3.0	4
	> 40	4.9–5.9 (5.4)	3.0–4.0	2
Ноябрь 2003 г.				
II	< 25	0.1–0.4 (0.2)	0.1–0.5	7
III	26–30	0.5–0.7 (0.6)	0.5–1.0	14
IV	31–35	7.0–13.5 (10.7)	3.0–6.0	3
	36–40	14.6–18.1 (16.4)	6.0	2
VI–III	31–35	0.5–0.7 (0.6)	0.5–1.2	22
	36–40	0.5–0.7 (0.6)	0.7–1.3	4

Примечание. Для рыб с гонадами IV стадии зрелости диаметры указаны только для ооцитов текущей генерации. Здесь и в табл. 7: * пределы варьирования показателя и (в скобках) среднее значение, n — число изученных особей.

Таблица 7. Гонадосоматический индекс (ГСИ) у самцов гребенчатого ликода *Lycodes palearis* различных размерных групп из юго-западной части Берингова моря в ноябре 2003 г.

Стадия зрелости гонад	Размерная группа, см	ГСИ, %*	n, экз.
II	< 25	0.02–0.04 (0.03)	6
	26–30	0.01–0.04 (0.03)	13
	31–35	0.01–0.04 (0.03)	13
IV	36–40	2.75	1
VI–III	36–40	0.02–0.27 (0.07)	24
	> 40	0.06–0.26 (0.13)	4

ниже (Баланов и др., 2006; Золотов и др., 2013; Курбанов, Герентьев, 2019). Кроме того, максимальные величины обилия *L. palearis* в районе исследований превышают таковые, известные для этого вида в северо-западной части Берингова моря. Так, по данным Глубокова (2006)¹, в Наваринском районе (к востоку от 177° в.д. до границы исключительной экономической зоны России) летом в 1996–2003 гг. его максимальная плотность достигала 23230 экз/милю² (6773 экз/км²), осенью — 1814 экз/милю² (529 экз/км²). Кроме того, некоторые сведения об обилии *L. palearis* у м. Наварин и в Анадырском заливе приводят Антоненко с соавторами (2012), но без указания плотностных показателей. Согласно данным упомянутых авторов, в июле–августе 2008 г. уловы *L. palearis* за 1 ч траления достигали 582 (в среднем 77) экз. По нашим расчётам, максимальное относительное обилие вида в этом районе за указанный период достигало 20480 экз/км², что почти в 2.8 раза ниже, чем значение этого показателя, которое мы получили для юго-западной части Берингова моря (56879 экз/км²) (рис. 2а).

Согласно сведениям литературы, батиметрический диапазон обитания *L. palearis* довольно значителен и варьирует от 2 до 925 м (Allen, Smith, 1988; Love et al., 2005; Mecklenburg et al., 2016). При этом подчёркивается, что основная масса рыб населяет глубины до 200 м (Шунтов, 1963; Фёдоров, 1973; Allen, Smith, 1988; Шейко, Фёдоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002, 2007; Антоненко и др., 2012). Наши данные показывают, что в летне-осенний период это правило справедливо и для исследованного района. Здесь *L. palearis* отмечен на глубинах 35–295 м при наибольшей встречаемости и плотности уловов в диапазоне 100–200 м в оба рассматриваемых сезона (табл. 2). При этом ранее было показано, что в летние месяцы *L. palearis* в западной части Берингова моря может опускаться до 451 м (Борец и др., 2001).

Заметим, что принятые в настоящее время вертикальные границы обитания *L. palearis* (2–925 м) вызывают сильные сомнения. Верхний предел распространения в 2 м появился в работе Лав с соавторами (Love et al., 2005) на основании анализа результатов мониторинговых исследований на мелководье (< 20 м) в северной части системы заливов Пьюджет-Саунд (Miller et al.,

1977²). Также в первой публикации упомянуты (с отсылкой на личное сообщение А.П. Саммерса) редкие поимки *L. palearis* на пляже о. Сан-Хуан во время отлива на глубине ~3 м. Действительно, в процитированной выше работе Миллера с соавторами исследуемый вид числится в списке рыб, отмеченных у побережья, но мы не нашли в ней указания точных мест и глубин его обнаружения. Кроме того, в обоих случаях признаки пойманных особей неизвестны, отсутствуют и их фотографии. Учитывая уникальность этих данных (никто больше не сообщал о встречаемости *L. palearis* почти на литорали), до получения более достоверных сведений верхняя граница обитания этого вида в 2 и 3 м выглядит сомнительной. Следует отметить, что в подавляющем большинстве литературных источников верхним пределом батиметрического распределения *L. palearis* указывается диапазон 25–30 м (Андряшев, 1954; Шейко, Фёдоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014).

Впервые глубина 925 м в качестве предельной для *L. palearis* была приведена в сводке Аллена и Смита (Allen, Smith, 1988) и на текущий момент никем не оспаривалась (Шейко, Фёдоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002, 2016; Love et al., 2005, 2021; Парин и др., 2014). Однако в ходе последующих работ как на материковом склоне Берингова моря (глубины до 750–1200 м), так и вдоль побережья Орегона и Британской Колумбии *L. palearis* либо не отмечали глубже 400–500 м, либо он вовсе отсутствовал в верхней батиали (Борец и др., 2001; Lauth, 2001; Weinberg et al., 2002; Hoff, Britt, 2003, 2011; Keller et al., 2006; Антоненко и др., 2012; Hoff, 2013). Документально зарегистрированная максимальная глубина обнаружения этого вида составляет 590–600 м, где был пойман 1 экз., который в настоящее время хранится в фондовой коллекции Зоологического института РАН (Balushkin et al., 2011). Исходя из вышеизложенного, вертикальным диапазоном обитания *L. palearis* до появления новых данных следует считать 25–600 м.

Температура придонного слоя воды, при которой встречается *L. palearis*, варьирует от –2.1 до 14.6°C (Шунтов, 1963; Антоненко и др., 2012; Mecklenburg et al., 2016). Термические условия обитания вида в летне-осенний период в юго-за-

¹ Вид ошибочно указан как *Lycodes fasciatus*.

² Miller B.S., Simenstad C.A., Moulton L.L. et al. 1977. Puget Sound baseline program nearshore fish survey // Final report, July 1974 – September 1975, to Washington State Department of Ecology. FRI-UW-7710. Seattle: Fish. Res. Inst. Univ. Wash., 220 p.

падной части Берингова моря вполне укладываются в указанные пределы. Наибольшее его обилие зарегистрировано в интервалах 1.1–3.0 и 3.6–5.0°C (табл. 3). Для сравнения: у м. Наварин и в Анадырском заливе летом *L. palearis* отмечали в уловах при более низкой придонной температуре — от –1.6 до 2.4°C, максимальные его концентрации были наблюдаемы при среднем значении 0.53°C (Антоненко и др., 2012). Подобные различия в пределах западноберингоморской акватории в целом вызваны особенностями геоморфологии самого моря и сезонными колебаниями океанологических условий, которые формируются под воздействием разных климатических и водообменных процессов.

Полученные результаты по батиметрическому распределению и термическим условиям свидетельствуют о том, что в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период *L. palearis* свойственно обитание преимущественно в холодном промежуточном слое (ХПС). Характерно, что присутствие вида в пределах ХПС отмечено (Антоненко и др., 2012) для Анадырского залива и у м. Наварин. По сведениям Арсеньева (1967), данная водная масса залегает на глубинах от 25–50 до 150–250 м и имеет минимальную температуру 0.5–3.5°C. При этом отмечается (Давыдов, Липецкий, 1970; Лучин и др., 1999), что ХПС в Беринговом море как самостоятельная структура формируется в тёплое время года. Однако вследствие тепляющего воздействия поступающих тихоокеанских вод и перемешивания температурные значения и глубина залегания ХПС могут меняться в широких пределах. Вполне вероятно, отчасти этим обусловлены полученные в нашей работе высокие величины плотности распределения *L. palearis* в оба сезона при температуре > 3.1–3.5°C (табл. 3).

Максимальная длина тела *L. palearis* составляет 62 см (Love et al., 2005; Mecklenburg et al., 2016). Рыб сопоставимых размеров в исследуемом районе мы не обнаружили (рис. 5, 6). Однако доминирующие размерные группы (26–40 см) довольно близки к таковым, известным из восточной части Берингова моря. По данным Лаута и Акуны (Lauth, Acuna, 2009), в этой акватории в уловах преобладали особи *TL* 25–40 см. Тем не менее, средняя длина (31.9 см) оказалась несколько ниже, чем в прикамчатских водах: 34.2 см летом и 32.7 см осенью (наши данные). Заметим, что в северных районах чаще отмечаются более мелкие особи. У м. Наварин и в Анадырском заливе в уловах доминировали

рыбы *TL* 16–25, а в восточной части Чукотского моря — *TL* 17–23 см при максимальных значениях соответственно 50 и 32 см (Антоненко и др., 2012; Goddard et al., 2014).

По нашим данным, *L. palearis* можно охарактеризовать как относительно короткоцикловый вид. Для его самцов свойственны более высокие значения линейно-массовых показателей и большая продолжительность жизни по сравнению с самками (табл. 5). Подчеркнём, что среди других дальневосточных рыб рода *Lycodes* аналогичные межполовые различия по длине и массе отмечены у ликовдов коротконовогого *L. brevipes*, Солдатова *L. soldatovi* и Ямато *L. yamatoi*, а также у *L. raridens* (Бадаев, Баланов, 2006; Баланов и др., 2006; Савельев и др., 2011; Антоненко и др., 2012).

Данных о размножении *L. palearis* в литературе почти нет. Лишь по аквариальным наблюдениям известно, что самки откладывают крупную (до 6–7 мм в диаметре) донную икру (Slipp, DeLacy, 1952). Антоненко с соавторами (2012) указывали, что в северо-западной части Берингова моря летом в уловах присутствовали рыбы либо незрелые (стадия зрелости гонад II), либо находящиеся в начале процесса созревания (стадии II–III и III). По имеющимся у нас материалам, точные сроки нереста установить довольно сложно. Тем не менее, преобладание в ноябре посленерестовых особей обоих полов с гонадами VI–III стадии зрелости, а также наличие зрелых самок с близкими к нерестовым размерами икринок (5–6 мм) (рис. 9, табл. 6, 7) (Slipp, DeLacy, 1952) указывают на то, что размножается *L. palearis* в исследованном районе, вероятно, в осенне-зимнее время. Нерест других видов рода *Lycodes* в этот период был отмечен в Охотском море и западной части Берингова моря (Баланов и др., 2004, 2006; Бадаев, Баланов, 2006). При этом ГСИ преднерестовых самок *L. palearis* меньше, чем у *L. raridens* и *L. soldatovi*. Максимальные значения ГСИ исследованного вида не превышали 13–18%, тогда как у двух последних составили соответственно 32.5 и 23.1% (Баланов и др., 2004; Бадаев, Баланов, 2006).

Наши данные позволяют предположить, что массовое созревание и участие в нересте у самцов *L. palearis* наступает при *TL* 36–40 см, тогда как у самок — при *TL* > 30 см. В пользу этого свидетельствует наличие среди обоих полов пред- и посленерестовых особей указанных размерных диапазонов (см. выше и табл. 6, 7).

Преобладание преднерестовых самок над преднерестовыми самцами (табл. 6, 7) в исследованном районе может быть вызвано особенностями распределения последних в период нереста и непосредственно нерестилищ вида. Если места размножения *L. palearis* находятся в непригодных для тралового промысла участках, то сконцентрировавшиеся на них самцы избегают вылова, вследствие чего наблюдается диспропорция в числе преднерестовых особей обоих полов в юго-западной части Берингова моря.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны всем сотрудникам дальневосточных филиалов Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, в разное время принимавших участие в донных траловых съёмках в юго-западной части Берингова моря в 2001–2020 гг. Первый автор выражает особую благодарность Д.А. Терентьеву (КамчатНИРО), В.Г. Чикилёву (ЧукотНИО), М.О. Рыбакову, М.А. Носову, А.Н. Бензику (ПИНРО), Е.В. Ведищевой (ВНИРО) и А.Б. Савину (ТИНРО) за неоценимую помощь, оказанную при сборе первичного материала по *L. palearis* в июле 2019 г. на научно-исследовательском судне “Профессор Леванидов”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксюткина З.М.* 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Андряшев А.П.* 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 187 с.
- Андряшев А.П.* 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Антоненко Д.В., Баланов А.А., Глебов И.И., Ямщиков В.В.* 2012. Распределение и некоторые черты биологии представителей рода *Lycodes* в западной части Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 525–537.
- Арсеньев В.С.* 1967. Течения и водные массы Берингова моря. М.: Наука, 135 с.
- Бадаев О.З., Баланов А.А.* 2006. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 122–135.
- Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А.* 2004. Про странственное распределение ликода *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биология моря. Т. 30. № 4. С. 279–288.
- Баланов А.А., Бадаев О.З., Напазаков В.В., Чучукало В.И.* 2006. Распределение и некоторые черты биологии редкозубого ликода *Lycodes raridens* (Zoarcidae) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 211–218.
- Борец Л.А.* 1990. Состав и обилие рыб в донных ихтиоценах шельфа северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 162–171.
- Борец Л.А.* 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Борец Л.А.* 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Борец Л.А., Савин А.Б., Бомко С.П., Пальм С.А.* 2001. Состояние донных ихтиоценов в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 2. С. 242–257.
- Винберг Г.Г.* 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.

- Волвенко И.В. 1998. Проблемы оценки обилия рыб по данным траловой съемки // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.
- Волвенко И.В. 1999. Некоторые алгоритмы обработки данных по обилию и размерно-весовому составу уловов // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 177–195.
- Глубоков А.И. 2006. Атлас количественного распределения демерсальных рыб шельфа и верхнего материкового склона северо-западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО, 121 с.
- Глубоков А.И., Орлов А.М. 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания двух видов семейства бельдюговых Zoarcidae из западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 683–692.
- Давыдов И.В., Липецкий Ф.Ф. 1970. К гидрологии Карагинского и Олюторско-Наваринского рыбопромысловых районов Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 178–193.
- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Спиринов И.Ю. 2013. Состав и современное состояние сообщества демерсальных рыб Карагинского и Олюторского заливов // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 85–103.
- Курбанов Ю.К., Терентьев Д.А. 2019. Современное состояние сообщества демерсальных рыб Карагинского и Олюторского заливов // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 6. № 2. С. 4–15.
- Лучин В.А., Меновицков В.А., Лаврентьев В.М., Хен Г.В. 1999. Гидрология вод // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 10. Берингово море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоздат. С. 77–153.
- Орлов А.М., Савин А.Б., Горбатенко К.М. и др. 2020. Биологические исследования в российских дальневосточных и арктических морях в трансарктической экспедиции ВНИРО // Тр. ВНИРО. Т. 181. С. 102–143.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-181-102-143>
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Савельев П.А., Баланов А.А., Паренский В.А. 2011. Аллометрическая изменчивость и половой диморфизм у *Lycodes yamato* Toyoshima, 1985 (Perciformes: Zoarcidae) из Японского моря // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 31–38.
- Савельев П.А., Метелёв Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. 2019. Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северо-западной части Охотского моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 405–415.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040179>
- Смирнова Е.В., Карамушко О.В., Чернова Н.В. 2019. Видовой состав, распределение и некоторые аспекты биологии рыб рода *Lycodes* (Zoarcidae) в море Лаптевых в 2014 году // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 416–427.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040222>
- Токранов А.М. 2010. Видовой состав ихтиофауны западной части Берингова моря // Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 119–148.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополового *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликоидов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А.М., Полутков В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. № 9. С. 1363–1373.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.
- Фёдоров В.В. 1973. Ихтиофауна материкового склона Берингова моря и некоторые аспекты ее происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. Т. 87. С. 3–41.
- Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Чернова Н.В. 2015. Ихтиофауна морских вод Новосибирских островов (Охранная зона заповедника “Усть-Ленский”) // Науч. тр. гос. природ. заповедника “Присурский”. Т. 30. Вып. 2. С. 271–276.
- Чуцукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбentosa в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 484 с.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П. 1963. Особенности распределения ихтиофауны в юго-восточной части Берингова моря // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 5. С. 704–715.
- Allen M.J., Smith G.B. 1988. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 66. 151 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.62517>
- Anderson M.E. 1984. Zoarcidae: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 578–582.

- Anderson M.E., Fedorov V.V.* 2004. Family Zoarcidae Swainson, 1839 — eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. V. 34. 58 p.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V.* 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100031>
- Goddard P., Lauth R.R., Armistead C.* 2014. Results of the 2012 Chukchi Sea bottom trawl survey of bottomfishes, crabs, and other demersal macrofauna // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-278. 110 p.
- Hoff G.R.* 2013. Results of the 2012 eastern Bering Sea upper continental slope survey of groundfish and invertebrate resources // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-258. 268 p.
- Hoff G.R., Britt L.L.* 2003. The 2002 eastern Bering Sea upper continental slope survey of groundfish and invertebrate resources // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-141. 261 p.
- Hoff G.R., Britt L.L.* 2011. Results of the 2010 eastern Bering Sea upper continental slope survey of groundfish and invertebrate resources // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-224. 300 p.
- Keller A.A., Fruh E.L., Bosley K.L. et al.* 2006. The 2001 U.S. West Coast upper continental slope trawl survey of groundfish resources off Washington, Oregon, and California: estimates of distribution, abundance, and length composition // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-72. 175 p.
- Lauth R.R.* 2001. The 2000 Pacific west coast upper continental slope trawl survey of groundfishes resources off Washington, Oregon, and California: estimates of distribution, abundance, and length composition // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-120. 284 p.
- Lauth R.R., Acuna E.* 2009. Results of the 2008 eastern Bering Sea continental shelf bottom trawl survey of groundfish and invertebrate resources // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-195. 229 p.
- Love M.S., Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2005. Resource inventory of marine and estuarine fishes of the West Coast and Alaska: a checklist of North Pacific and Arctic Ocean species from Baja California to the Alaska–Yukon border. Seattle: US Dept. Interior, US Geol. survey, Biol. Res. division, 276 p.
<https://doi.org/10.3133/70179564>
- Love M.S., Bizzarro J.J., Cornthwaite A.M. et al.* 2021. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico // Zootaxa. V. 5053. № 1. 285 p.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Markowitz E.H., Dawson E.J., Anderson C.B. et al.* 2023. Results of the 2022 eastern and northern Bering Sea continental shelf bottom trawl survey of groundfish and invertebrate fauna // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-469. 213 p.
<https://doi.org/10.25923/rt50-th19>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Mecklenburg C.W., Stein D.L., Sheiko B.A. et al.* 2007. Russian–American long-term census of the Arctic: benthic fishes trawled in the Chukchi Sea and Bering Strait, August 2004 // Northwest. Nat. V. 88. № 3. P. 168–187.
[https://doi.org/10.1898/1051-1733\(2007\)88\[168:RLCO TA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1898/1051-1733(2007)88[168:RLCO TA]2.0.CO;2)
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D.* 2016. Pacific Arctic marine fishes. Conservation of Arctic flora and fauna. Akureyri: CAFF International Secretariat, 406 p.
- Nazarkin M.V., Orlov A.M.* 2024. Extending the knowledge of taxonomy, biodiversity, and biogeography of Arctic ichthyofauna: a case study of the most diverse genus *Lycodes* (Zoarcidae) // Zool. Anz. V. 313. P. 355–365.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2024.11.003>
- Quast J.C., Hall E.L.* 1972. List of the fishes of Alaska and adjacent waters with a guide to some of their literature // NOAA Tech. Rept. NMFS SSRF-658. 47 p.
- Saveliev P.A., Metelyov E.A.* 2021. Species composition and distribution of eelpouts (Zoarcidae, Perciformes, Actinopterygii) in the northwestern Sea of Okhotsk in summer // Prog. Oceanogr. V. 196. Article 102605.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102605>
- Slipp J.W., DeLacy A.C.* 1952. On the distribution and habits of the wattled eelpout, *Lycodes palearis* // Copeia. V. 1952. № 3. P. 201–203.
<https://doi.org/10.2307/1439728>
- Toyoshima M.* 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.
- Weinberg K.L., Wilkins M.E., Shaw F.R., Zimmermann M.* 2002. The 2001 Pacific west coast bottom trawl survey of groundfish resources: estimates of distribution, abundance, and length and age composition // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-128. 140 p.
- Yang M.-S., Dodd K., Hibpshman R., Whitehouse A.* 2006. Food habits of groundfishes in the Gulf of Alaska in 1999 and 2001 // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-164. 199 p.

**DISTRIBUTION AND COMMENTS ON THE BIOLOGY
OF THE WATTLED EELPOUT *LYCODES PALEARIS* (ZOARCIDAE)
IN THE SOUTHWESTERN PART OF THE BERING SEA
IN THE SUMMER-AUTUMN PERIOD**

Yu. K. Kurbanov^{1,2} and A. A. Balanov^{3,*}

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

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

³*National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

**E-mail: abalanov@imb.dvo.ru*

For the first time, information on the distribution and some features of the biology of the wattled eelpout *Lycodes plearis* in the southwestern part of the Bering Sea during the summer and autumn period is presented. This species was recorded at depths of 35–295 m at the water temperature near bottom from –0.6 to 7.3°C. Its maximum density were recorded in the western and central parts of the Olyutorsky Bay in the bathymetric range of 101–200 m. The total length of individuals in the catches varied from 12 to 48 cm. Males of *L. plearis* reach larger sizes than females. The maximum life expectancy of individuals of the species is estimated at 8 years. Males presumably mature in mass when they reach the total body length of 36–40 cm, females, more than 30 cm, the species reproduces in the autumn-winter period.

Keywords: Lycodinae, density, size, weight, age, reproduction, western part of the Bering Sea.

УДК 597.58.591.9

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ПРОМЕЖУТОЧНОГО ШЛЕМОНОСЦА *Gymnocanthus intermedius* (COTTIDAE) В ВОДАХ ПРИМОРЬЯ (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2026 г. В. В. Панченко^{1, *}, А. Н. Вдовин²

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

²Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: vlad-panch@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.05.2025 г.

После доработки 27.05.2025 г.

Принята к публикации 27.05.2025 г.

По результатам траловых и водолазных исследований на глубинах 0.5–650.0 м выявлено, что летом в расположенном на юге Приморья зал. Петра Великого промежуточный шлемоносец *Gymnocanthus intermedius* обитает на глубинах от 1 до 60 м. В Северном Приморье в обследованном батиметрическом диапазоне 19–650 м вид отмечен лишь эпизодически и только на глубинах 23–30 м, на которых представлен особями абсолютной длиной свыше 17 см. В обоих районах достигает длины не менее 23 см. В зал. Петра Великого скопления промежуточного шлемоносца отмечаются в основном в юго-западной части. На интенсивно прогретых до 14–23°C глубинах менее 10 м встречается только мелкоразмерная молодь длиной до 10 см. Особи большей длины предпочитают батиметрический диапазон 10–40 м. Встречаются они при 3.3–17.2°C, концентрируясь главным образом в водах с температурой 6.1–15.0°C.

Ключевые слова: *Gymnocanthus intermedius*, распределение, плотность, глубина, размеры, температура, Японское море, Приморье, залив Петра Великого.

DOI: 10.7868/S3034514626010044

Промежуточный шлемоносец *Gymnocanthus intermedius* — представитель широко распространённого семейства рогатковых (Cottidae sensu Yabe (1985)) — низкобореальный приазиатский вид, обитающий в Японском море, южной части Охотского моря, у тихоокеанского побережья Японии и южных Курильских о-вов (Линдберг, Красюкова, 1987; Kim, Yoon, 1992; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Choi et al., 2003; Соколовский и др., 2007, 2011; Парин и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; Тупоногов, Явнов, 2015). В целом для ареала вида Парин и др. (2014) считают его редким, Тупоногов и Явнов (2015) — обычным. Обычным его называют и для российских вод Японского моря, причём для всех его районов

(Соколовский и др., 2007; Тупоногов, Кодолов, 2014), хотя очевидно, что для столь обширной акватории статус численности вида на различных участках должен различаться. Среди обитающих в российских водах Японского моря четырёх видов рода *Gymnocanthus* промежуточный шлемоносец является самым мелководным и самым малочисленным (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007). Отсутствие полного охвата глубин его обитания при научных траловых исследованиях, исключаящих мелководную зону, а также относительно малая численность вида обусловили слабую изученность его биологии.

Известно, что нерест промежуточного шлемоносца приурочен к холодному периоду года

(Новиков и др., 2002), самцы охраняют кладки икры (Панченко, Баланов, 2023). Выклюнувшиеся личинки появляются в планктоне весной (Новиков и др., 2002; Munehara et al., 2009; Yamazaki et al., 2020). По водам зал. Петра Великого описано развитие личинок (Соколовский, Соколовская, 1997), проведено исследование возраста и роста (Панченко, 2012). В частности, выявлено, что в возрасте один год (по окончании следующей после выклева весны) длина промежуточного шлемоносца у большей части рыб составляет 7–8 см, в два года — 11–13 см; массово вид созревает в возрасте 2+, однако часть особей созревает на год раньше. Целенаправленных исследований распределения промежуточного шлемоносца не проводили.

Цель нашей работы — описать распределение разноразмерных групп промежуточного шлемоносца с привязкой к районам обитания, диапазонам глубин и температурным условиям в водах Приморья в летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовали материалы донных траловых съёмок, выполненных на судах ТИПРО у материкового побережья Японского моря от устья р. Туманная до м. Золотой в июне–сентябре 2003–2017 гг. В этом районе указанные четыре месяца по гидрологическому режиму соответствуют летнему сезону (Зуенко, 1994, 2008).

По административному делению исследованная акватория омывает побережье Приморского края (Приморье). Траления на севере Приморья — на участке от м. Поворотный до м. Золотой (рис. 1а) — осуществляли донным тралом типа ДТ/ТВ с длиной верхней подборы 27.1 м (горизонтальное раскрытие 16.0 м), имевшим в кутце дель с ячейей 30 × 30 мм, покрытую мелкоячейной вставкой (10 × 10 мм). Часть глубоководных (> 150–200 м) тралений выполняли тралом этого типа и в южном районе (зал. Петра Великого) — в акватории от устья р. Туманная до м. Поворотный. Однако основным орудием лова здесь были несколько меньшие тралы с длиной верхней подборы 23.2 и 20.0 м (горизонтальное раскрытие 13.0 м). Помимо этого в данные по южному району мы включили результаты обследования в 2015–2017 гг. на боте с применением трала с горизонтальным раскрытием 6 м мелководной зоны Амурского и Уссурийского заливов, а также расположенной между ними островной зоны. Всего в Северном Приморье проведено

438 тралений, 413 из которых сопровождали измерением температуры придонного слоя воды (таблица), со средней скоростью 2.6 узла на глубинах 19–650 м. В южном районе — 1796 тралений (783 с измерением температуры) со средней скоростью 2.5 узла на глубинах 5–650 м.

Измерение абсолютной длины рыб (TL) осуществляли с точностью до 1 см, при превышении целого значения на 0.1 см и более особь относили к следующему сантиметровому классу. Так, особей TL 19.1–20.0 см включали в размерный класс 20 см (Методическое пособие ..., 2017). Для получения сравнимых результатов уловы в каждом трале пересчитывали на плотность по формуле: $P = B/S$, где P — плотность, экз/км²; B — улов, экз.; S — площадь траления, км²; коэффициенты уловистости при пересчёте не вводили. Анализ пространственного распределения рыб при траловых ловах выполняли с использованием программного пакета Surfer (www.goldensoftware.com).

Для выявления минимальных глубин обитания промежуточного шлемоносца помимо тралений использовали результаты 53 водолазных погружений, выполненных сотрудниками ННЦМБ ДВО РАН в июне–сентябре 2019–2023 гг. на глубинах от ~0.5 м до 9.0 м. Работы осуществляли в бух. Парис о-ва Русский (рис. 1) и сопровождали измерением температуры придонного слоя воды. При погружениях проводили визуальные наблюдения, часть рыб отлавливали ручным сачком для последующих исследований, в том числе для измерений абсолютной длины тела с точностью до 1 мм. В случаях, когда особей не отлавливали, их размеры определяли под водой с точностью до 1 см, используя размеченную в виде линейки ручку сачка.

Размерный состав рыб охарактеризован по результатам промеров 526 экз. промежуточного шлемоносца: 502 экз. промерили при траловых исследованиях и 24 экз. — при водолазных. Частоту встречаемости при траловых и водолазных работах рассчитывали как отношение числа тралений или погружений, в которых отмечали промежуточного шлемоносца, к их общему числу в определённом батиметрическом интервале и выражали в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В Северном Приморье (от м. Поворотный до м. Золотой) промежуточный шлемоносец

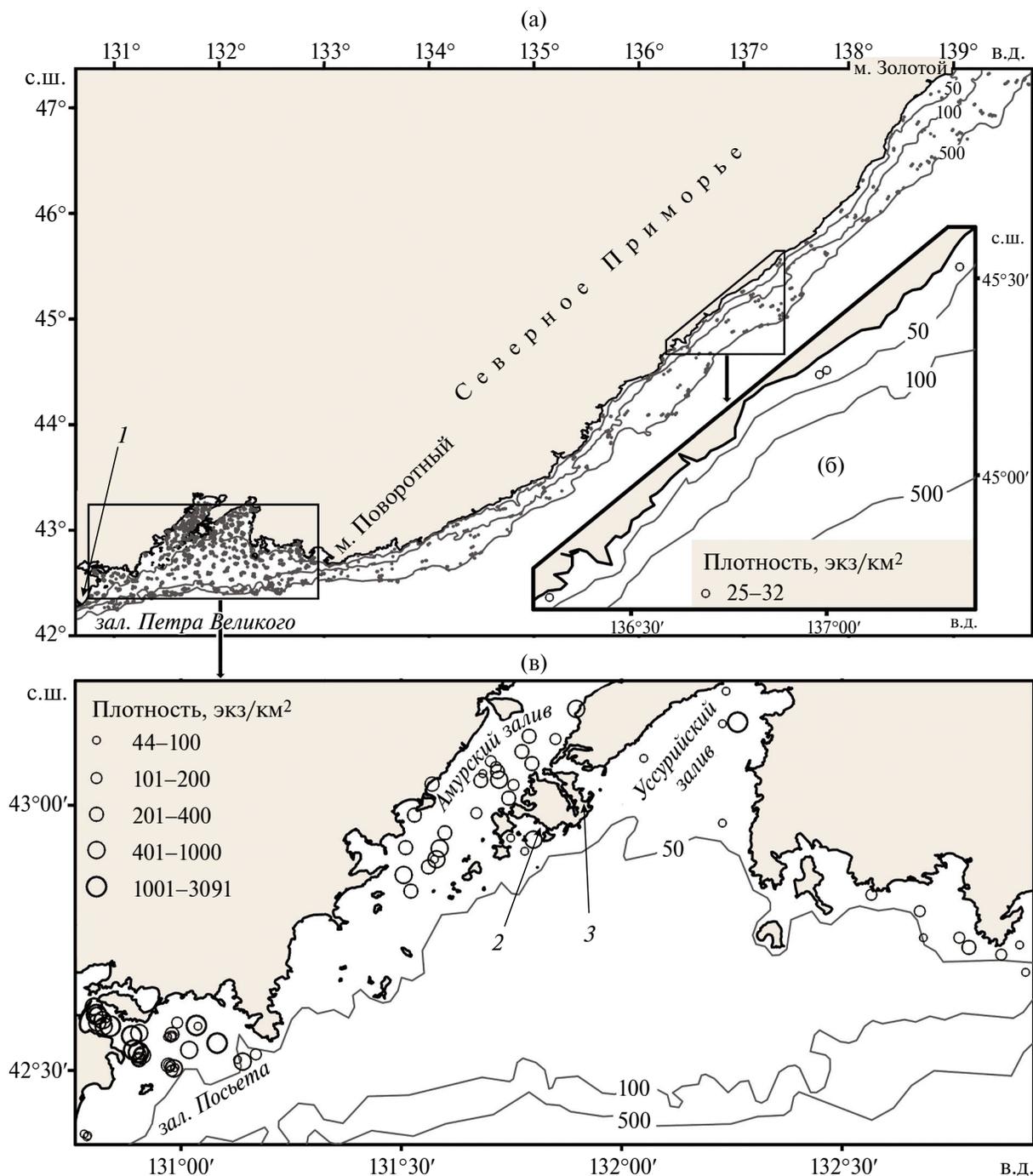


Рис. 1. Места тралений (•) в водах Приморья в летний период (а) и места тралений, в уловах которых присутствовал промежуточный шлемоносец *Gymnoscaphus intermedius* (с обозначением плотности распределения), в водах у Северного Приморья (б) и в зал. Петра Великого (в): 1 — устье р. Туманная, 2 — о. Русский, 3 — бух. Парис; (—) — изобаты.

присутствовал в уловах лишь четырёх тралений (рис. 1б) и был представлен взрослыми особями TL 18–23 см. Все поимки пришлись на узкий диапазон глубин — 23–30 м. Минимальная температура воды, при которой был обнаружен исследуемый вид в этом районе составила 3.4°C, максимальная — 13.8°C. В трёх тралениях пой-

мано лишь по 1 экз. и в одном случае — 2 экз., при этом продолжительность тралений составляла либо 20, либо 30 мин. В итоге рассчитанная плотность вида в местах его обнаружения составила 25–52 экз/км². В среднем же для глубин 21–30 м с учётом тралений без улова вида (таблица) плотность промежуточного шле-

Характеристика собранного материала по промежуточному шлемоносцу *Gymnocanthus intermedius* в водах у Северного Приморья (СП) и зал. Петра Великого (ЗПВ) летом 2003–2017 гг.

Глубины, м	СП			ЗПВ		
	N	N_t	n	N	N_t	n
<10	0	0	0	62 (53)	19 (53)	0 (24)
10–20	5	5	0	217	64	149
21–30	32	31	5	245	86	192
31–40	17	17	0	193	65	129
41–50	10	9	0	160	62	6
50–60	22	22	0	138	57	21
61–650	352	329	0	781	430	0
Всего	438	413	5	1796 (53)	783 (53)	497 (24)

Примечание. N , N_t — число тралений/водолазных погружений соответственно общее и с измерениями температуры придонного слоя воды; n — число измеренных особей, экз; в скобках приведены значения по данным водолазных погружений.

моносца в Северном Приморье составила лишь 4.6 экз/км².

Основные уловы вида были на юге исследованной акватории (в зал. Петра Великого), достигнув в некоторых случаях в заливах второго порядка нескольких десятков особей, т.е. в десятки раз больше, чем в Северном Приморье. Стабильно высокие уловы зарегистрированы в зал. Посьета. Плотность рыб здесь по результатам некоторых тралений достигала 2.6–3.1 тыс. экз/км². Помимо указанного, локализация промежуточного шлемоносца прослеживалась в центральной части Амурского залива со стороны островной зоны. Высокая плотность отмечена и в одном из уловов в кутовой части Уссурийского залива (рис. 1в).

При тралениях в зал. Петра Великого промежуточный шлемоносец отмечен на глубинах 10–60 м. Основная масса рыб предпочитала глубины 10–40 м, средняя плотность рыб была наибольшей на глубинах 10–20 (60 экз/км²) и чуть ниже — на 21–30 м (57 экз/км²), однако наиболее часто вид присутствовал в уловах с глубин 31–40 м — 13% проведённых ловов (рис. 2).

Частота встречаемости вида на наибольших для него глубинах, в диапазонах 41–50 и 51–60 м, была невысока — соответственно всего 3 и 2% (рис. 2). Невысока оказалась и средняя плотность на этих глубинах — 6.5 и 7.5 экз/км². Однако следует заметить, что дважды мористее 50-метровой изобаты всё же наблюдали довольно значительные уловы промежуточного шлемоносца. Оба раза они были локализованы

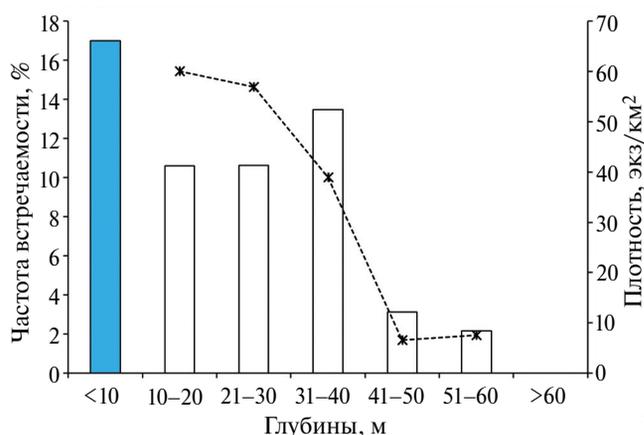


Рис. 2. Плотность и частота встречаемости промежуточного шлемоносца *Gymnocanthus intermedius* по диапазонам глубин в заливе Петра Великого в летний период: (—ж—) — плотность по данным тралений; (□), (■) — частота встречаемости по данным соответственно тралений и водолазных погружений.

в мористой части зал. Посьета, плотность вида на этих двух участках составила свыше 100 и свыше 400 экз/км² (рис. 1в).

Несмотря на то, что при обследовании траловым способом глубин 5–9 м промежуточного шлемоносца не зарегистрировано, результаты водолазных работ показали, что на глубинах <10 м представители вида присутствуют: его отмечали, начиная от 1 и заканчивая 9 м — максимальной исследованной водолазами глубины. Частота встречаемости на глубинах <10 м, по данным водолазов, оказалась выше, чем

в любом из диапазонов глубин по данным траловых работ (рис. 2), но размерный состав резко отличался даже от смежного диапазона 10–20 м (рис. 3), сведения по которому были получены траловым способом. Основная масса промежуточного шлемоносца, отмеченного летом водолазами на глубинах до 10 м, имела размеры ~3–4 см, т.е. была представлена перешедшими после весенней личиночной стадии к донному образу жизни сеголетками, тогда как в траловых уловах рыбы такого размера не зарегистрированы. Помимо указанных на глубинах до 10 м водолазы единично регистрировали особей TL до 9–10 см (рис. 4). Особей $TL > 9$ см начинали отмечать и в уловах трала. В целом до глубин 31–40 м чётко прослеживалось повышение минимальных, максимальных и средних размеров промежуточного шлемоносца. В диапазоне 31–40 м и были пойманы наиболее крупные особи TL 23 см. Глубже 40 м только минимальные размеры рыб были выше, чем на других исследованных глубинах (рис. 3). В целом же безотносительно глубин лова среди пойманных рыб доминировали особи размерной группы 16–19 см, среди которых наибольшая численность приходилась на класс 18 и (в меньшей степени) 17 см. Среди остальных рыб прослеживалась субдоминантная группа TL 12–13 см (рис. 4).

На глубинах < 10 м, на которых в зал. Петра Великого летом как при водолазных погружениях, так и при тралениях измеряли температуру придонного слоя воды (таблица), последняя варьировала в пределах 10.6–23.0°C. В исследованных с применением трала в более глубоких слоях воды её значения составляли 0.4–21.8°C. Средняя температура с глубиной уменьшалась. Такая же закономерность прослеживалась и по измерениям в Северном Приморье (рис. 5). Начиная с глубин 31–40 м средняя температура в двух районах была близка. На меньших глубинах температура в южной части Приморья (зал. Петра Великого) была выше, чем в Северном Приморье.

В диапазоне глубин 10–60 м, в котором промежуточный шлемоносец отмечен при тралениях, придонная температура варьировала от 1.3 до 21.8°C. Встречались же представители вида при 3.3–17.2°C. Судя по полученным данным, исследованный вид на глубинах своего обнаружения предпочитал температуру ~6.1–15.0°C, при которой частота встречаемости в четырёх выделенных температурных диапазонах варьировала от 7.1 до 10.2% (рис. 6а). Наиболее часто

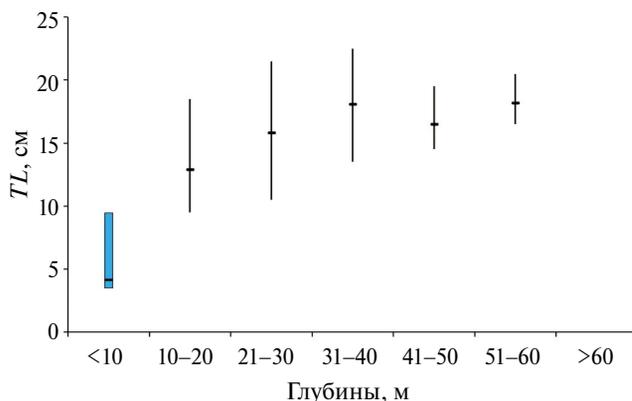


Рис. 3. Размерный состав промежуточного шлемоносца *Gymnocanthus intermedius* по диапазонам глубин в зал. Петра Великого в летний период: (•) — среднее значение, (|), (□) — пределы варьирования размеров по данным соответственно тралений и водолазных погружений. Здесь и на рис. 4: TL — абсолютная длина тела рыб.

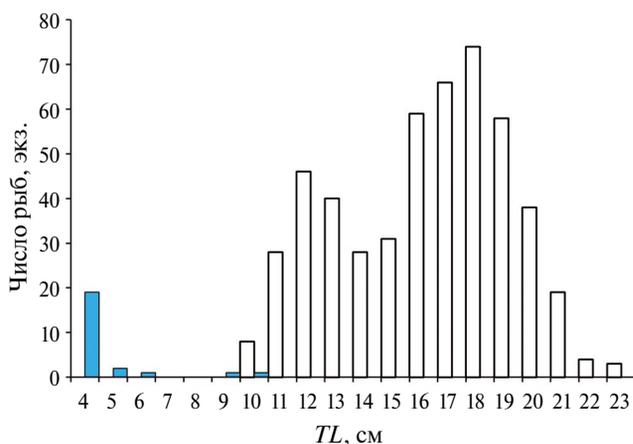


Рис. 4. Размерный состав промежуточного шлемоносца *Gymnocanthus intermedius* зал. Петра Великого в летний период: (□) — в уловах трала с глубин 10–60 м, (■) — на глубинах 1–9 м по данным водолазных погружений.

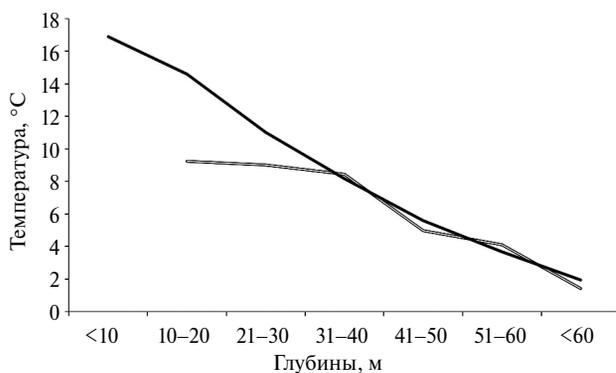


Рис. 5. Средняя летняя температура придонного слоя воды в зал. Петра Великого (—) и в водах у Северного Приморья (---).

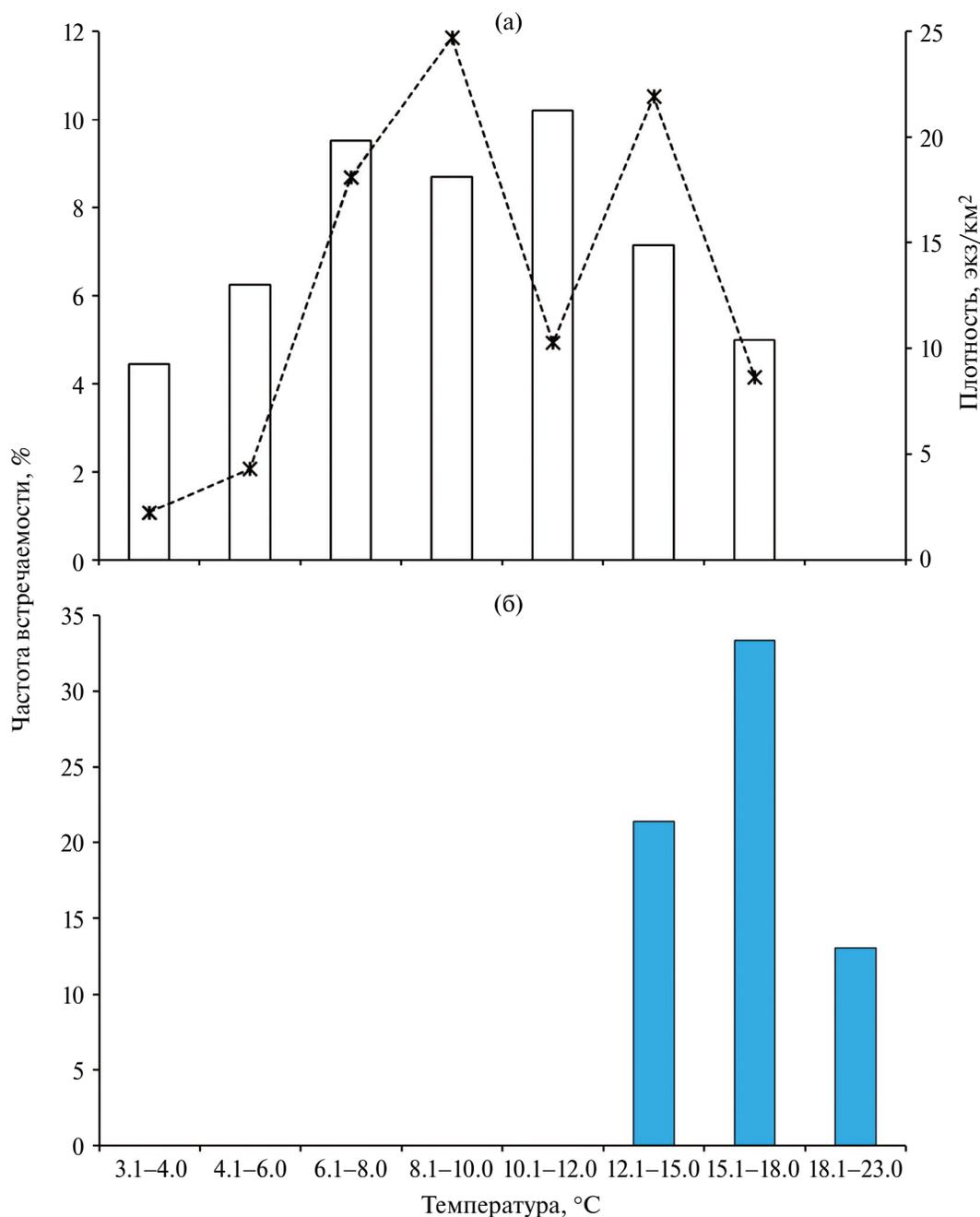


Рис. 6. Плотность (—*—) и частота встречаемости (□, ■) промежуточного шлемоносца *Gymnocanthus intermedius* в летний период в зал. Петра Великого в зависимости от температуры придонного слоя воды по данным тралений (а) и водолазных погружений (б).

представителей вида отмечали при температуре 10.1–12.0°C, однако его средняя плотность при 6.1–8.0, 12.1–15.0 и в особенности 8.1–10.0°C была гораздо выше.

В водолазных летних погружениях на глубинах <10 м промежуточный шлемоносец был представлен лишь молодью, которую отмечали при температуре от 14 до 23°C. Наиболее часто этот вид регистрировали в температурном диа-

пазоне 15.1–18.0°C — в 1/3 погружений, проведенных при этой температуре (рис. 6б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали наши исследования в водах Приморья, в летний период основная масса промежуточного шлемоносца концентрируется в южном районе (зал. Петра Великого),

в котором в большей степени предпочитает его юго-западную часть — зал. Посыета. В Северном Приморье, в акватории от м. Поворотный до м. Золотой, зарегистрированы лишь его единичные поимки на глубинах 23–30 м, тогда как в водах зал. Петра Великого на этих глубинах фиксировали значительные концентрации вида и отмечали его до гораздо больших глубин — 60 м. Между тем, температурный фон при тралениях в Северном Приморье зачастую был близок к значениям, при которых в зал. Петра Великого отмечали скопления промежуточного шлемоносца.

Конечно же, малое количество отмеченных в Северном Приморье особей промежуточного шлемоносца отчасти обусловлено отсутствием здесь исследований на глубинах <19 м. В первую очередь, это повлияло на получение информации по обитающей в Северном Приморье молодежи, так как исследования в зал. Петра Великого показали, что на глубинах <20 м в летний период обитают не только взрослые рыбы, но и концентрируется основное количество молодежи. Это должно быть характерно и для Северного Приморья, что подтверждается тем фактом, что размеры пойманных в этом районе на глубинах 23–30 м особей составляли 18–23 см, т.е. эти рыбы однозначно были половозрелыми (Панченко, 2012). Тем не менее, несмотря на отсутствие исследований мелководной зоны в Северном Приморье, можно утверждать, что плотность поселений промежуточного шлемоносца здесь ниже, чем на юге — в зал. Петра Великого. Ведь представляется логичным, что если бы в Северном Приморье глубины меньше 20 м были заселены промежуточным шлемоносцем столь же значительно, как и в зал. Петра Великого, то высокие уловы на глубинах больше 20 м наблюдали бы в обоих районах. Видимо, лучшая заселённость зал. Петра Великого промежуточным шлемоносцем обусловлена наличием здесь, в отличие от Северного Приморья, благоприятной обширной мелководной шельфовой зоны (рис. 1).

Помимо этого зал. Петра Великого, расположенный на юге Приморья, отличается от Северного Приморья и более высокой летом температурой воды в верхней части шельфа (рис. 5), в которой в основном и обитает промежуточный шлемоносец. Видимо, этот представитель шлемоносцев, как низкорореальный вид, тяготеет к южным районам умеренных вод.

В целом на шельфе Приморья в период гидрологического лета за пределами эстуарных зон располагаются три основные водные массы: поверхностная прибрежная (ПП), температура в которой варьирует в зависимости от месяца и района, достигая 16–23°C; глубинная шельфовая (ГШ) — от 3 до 6°C и верхний слой глубинных япономорских вод (ГЯ) с температурой от 0 до 1–2°C (Зуенко, 1994). Водные массы разделены термогалоциклогнами, образующими в местах пересечения со дном бентические фронты. Фронты между ПП и ГШ залегают летом на глубинах 30–40 м, между ГШ и ГЯ — на 60–80 м, однако периодически могут располагаться выше или ниже (Вдовин, Зуенко, 1997). Варьированием границы ПП с ГШ в сторону меньших глубин можно объяснить значительный размах значений температуры воды (3.4–13.8°C), при которых в узком диапазоне глубин (23–30 м) отмечали промежуточного шлемоносца в Северном Приморье. Напротив, заглублением бентического фронта между этими водными массами можно объяснить два значительных улова исследованного вида в бух. Посыета мористее 50-метровой изобаты (рис. 1в), температурного фона при которых не измеряли. Судя по предпочтению промежуточным шлемоносцем определённых глубин, как правило, до 40 м (рис. 2) и температуры >6°C (рис. 6), он тяготеет к ПП и её границе с ГШ. Учитывая же то, что глубже 60 м он не отмечен, и то, что его не регистрировали при температуре < 3.3°C, можно полагать, что ГЯ вид полностью избегает.

Известно, что до достижения определённых размеров рыбы слабо улавливаются донным тралом, при этом особи минимальных размеров могут быть представлены только случайными поимками (Вдовин, 2000). Этим можно объяснить тот факт, что в траловых уловах с глубин <10 м промежуточный шлемоносец не отмечен, тогда как по данным водолазных работ встречаемость его здесь была высока, но представлен он был на этих глубинах в основном мелкоразмерной молодью первого года жизни.

Как упоминалось выше, в зал. Петра Великого в траловых уловах в целом среди размерных групп доминировали особи 17- и 18-сантиметрового размерного класса (т.е. их *TL* составляла 16.1–18.0 см) (рис. 4), а не рыбы меньшего размера, хотя в природе наиболее высока численность мелкоразмерных особей, с ростом же в связи со смертностью

их численность уменьшается. Это также объясняется селективностью тралящих орудий лова. Дальнейшее же уменьшение в уловах числа особей промежуточного шлемоносца каждого последующего сантиметрового класса обусловлено естественной убылью рыб старших размерно-возрастных групп.

Обращает на себя внимание то, что среди промеренного класса промежуточного шлемоносца $TL \leq 15$ см число рыб в группе 12–13 см оказалось бóльшим не только по сравнению с особями меньшего размера, но и с рыбами TL 14–15 см (рис. 4), несмотря на повышающуюся с увеличением размера уловистость рыб. Если бы настоящее исследование основывалось на данных одного года, то это могло бы быть связано с проявлением урожайного поколения. Но так как мы имеем дело с данными за ряд лет, это является отражением закономерностей роста. При анализе возраста (Панченко, 2012) оказалось, что пойманные в летний период особи промежуточного шлемоносца TL 12–13 (11.1–13.0) см, которых изучили, были в возрасте 2+. В следующей размерной группе 14–15 (13.1–15.0) см отмечали рыб в возрасте 2+ и 3+. Таким образом, летом размерная группа 12–13 см представлена многочисленными особями в возрасте 2+ со средними темпами роста, а группа 14–15 см — относительно немногочисленными рыбами: быстрорастущими в возрасте 2+ и медленно растущими в возрасте 3+. Этим и объясняется снижение численности размерной группы 14–15 см по сравнению со смежными.

Вполне закономерно, что при общем промере порядка 500 экз. на наибольший из отмеченных размерных классов (23 см) в зал. Петра Великого пришлось лишь 2 экз. Следует заметить, что в Северном Приморье (акватории между мысами Поворотный и Золотой) самая крупная из отмеченных рыб также была длиной 23 см, хотя промерено здесь было всего 5 экз. Не исключено, что в этом районе промежуточный шлемоносец может достигать бóльших, чем в зал. Петра Великого, размеров.

Минимальные размеры промежуточного шлемоносца с возрастанием глубины поступательно повышаются. По изменению размерного состава (рис. 3) очевидно, что обитание на наименее прогретых глубинах (>40 м) характерно в летний период только для взрослых особей. Отсутствие же здесь в уловах особей наибольших размеров (22–23 см) может быть связано с малым числом промеров рыб из батиметрической зоны 41–60 м

(таблица), так как заселённость видом глубин > 40 м невысока (рис. 2).

В отличие от глубин >40 м до 40-метровой изобаты отмечено возрастание не только минимальных размеров промежуточного шлемоносца, но и максимальных, и средних (рис. 3). Особенно ярко это проявляется в мелководной зоне, в которой на глубинах <10 м максимальный отмеченный водолазами размер рыб составил 10 см, тогда как в траловых уловах в смежном диапазоне 10–20 м — почти в два раза больше (19 см). Таким образом, молодь предпочитает придерживаться мелководья, прогреваемого в наибольшей степени (рис. 5), с ростом же рыбы тяготеют к менее прогретым слоям воды. Не случайно мелкогабаритную молодь отмечали водолазы на глубинах < 10 м при более высокой температуре (рис. 6б), чем была поймана глубже основная масса рыб (рис. 6а).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам научных групп, принимавшим (будучи сотрудниками ТИНРО) наряду с авторами настоящей работы участие в сборе ихтиологической информации на судах этой организации: Д.В. Антоненко, М.И. Бойко, П.В. Калчугину, С.Ф. Соломатову. Также мы благодарны сотрудникам ННЦМБ ДВО РАН: А.А. Баланову и К.К. Дудке, участвовавшим наряду с одним из авторов в водолазных погружениях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджетов Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН и Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf) и одобрены решением комиссии по биоэтике ННЦМБ ДВО РАН (регистрационный № 5 от 07.05.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вдовин А.Н. 2000. Динамика уловистости рыб донным тралом в зависимости от размерного состава и плотности скоплений // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 137–148.
- Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. 1997. Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 152–176.
- Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20–39.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Методическое пособие по сбору промысловой и биологической информации. 2017. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 102 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Панченко В.В. 2012. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 234–247.
- Панченко В.В., Баланов А.А. 2023. Первое обнаружение кладок икры промежуточного шлемоносца *Gymnocanthus intermedius* (Temminck et Schlegel, 1843) (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Биология моря. Т. 49. № 2. С. 143–146. <https://doi.org/10.31857/S0134347523020067>
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1997. К идентификации личинок шлемоносных бычков (gen. *Gymnocanthus*, Cottidae) залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 571–578.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский остров, 336 с.
- Тупоногов В.Н., Явнов С.В. 2015. Атлас рыб дальневосточных морей России (окуни, терпуги, бычки, личички). Владивосток: Русский остров, 264 с.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.
- Choi Y., Kim J.-H., Park J.-Y. 2003. Marine fishes of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publ. Co. Ltd., 648 p.
- Kim I.-S., Yoon C.-H. 1992. Synopsis of the family Cottidae (Pisces: Scorpaeniformes) from Korea // Korean J. Ichthyol. V. 4. № 1. P. 54–79.
- Munehara H., Tanaka Y., Futamura T. 2009. Novel sledge net system employing propulsion vehicles for sampling demersal organisms on sandy bottoms // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 83. № 3. P. 371–377. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.004>
- 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.
- Yamazaki A., Ogino A., Munehara H. 2020. Dispersion and settlement of two sympatric sculpins of the genus *Gymnocanthus* // J. Fish Biol. V. 96. № 4. P. 1004–1013. <https://doi.org/10.1111/jfb.14291>

DISTRIBUTION AND SIZE COMPOSITION OF INTERMEDIATE STAGHORN SCULPIN *GYMNOCANTHUS INTERMEDIUS* (COTTIDAE) IN THE WATERS OF PRIMORYE (SEA OF JAPAN) IN SUMMER**V. V. Panchenko^{1,*} and A. N. Vdovin²**¹*National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*²*Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia***E-mail: vlad-panch@yandex.ru*

Trawl and diving surveys at depths of 0.5–650.0 m have revealed that intermediate staghorn sculpin *Gymnocanthus intermedius* in Peter the Great Bay, located in the south of Primorye, lives at depths from 1 to 60 m in summer. In northern Primorye, the species was only sporadically recorded in the studied bathymetric range of 19–650 m and only at depths of 23–30 m, where it is represented by individuals with a total length of over 17 cm. In both areas, it reaches a length of no less than 23 cm. In Peter the Great Bay, aggregations of intermediate staghorn sculpin are observed mainly in the southwestern part. Only small-sized juveniles up to 10 cm long are found at depths of less than 10 m, which are intensively heated to 14–23°C. Longer individuals prefer the bathymetric range of 10–40 m. They occur at 3.3–17.2°C and are concentrated mainly in waters with a temperature of 6.1–15.0°C.

Keywords: *Gymnocanthus intermedius*, distribution, density, depth, size, temperature, Sea of Japan, Primorye, Peter the Great Bay.

УДК 597.551.2(282.256.861)

СИБИРСКИЙ ЧУКУЧАН *CATOSTOMUS CATOSTOMUS ROSTRATUS* (CATOSTOMIDAE) В ОЗЁРНО-РЕЧНЫХ СИСТЕМАХ ЮЖНЫХ ОТРОГОВ ХРЕБТА ЧЕРСКОГО

© 2026 г. Е. В. Хаменкова^{1,*}, М. Б. Скопец¹, С. И. Грунин¹, В. В. Поспехов¹

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

*E-mail: tauy@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2025 г.

После доработки 12.05.2025 г.

Принята к публикации 19.05.2025 г.

Приведены результаты изучения популяций сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus*, обитающих в озёрно-речных системах притоков среднего течения р. Колыма. Представлены размерно-возрастная и половая структуры обследованных популяций. Показано, что, несмотря на бытующее мнение об исключительно речном образе жизни подвида, он является обычным и даже массовым в некоторых озёрах Колымского бассейна. На основании данных по паразитофауне обследованных популяций чукучана высказано предположение об их изолированности от основного русла среднего и нижнего течения р. Колыма. Популяции чукучана оз. Дарпир и озёрно-речной системы Уи могут оказаться реликтами, изолированными с позднего плейстоцена.

Ключевые слова: озёрные популяции сибирского чукучана, особенности биологии, изолированность, реликт, гельминтофауна, бассейн р. Колыма.

DOI: 10.7868/S3034514626010051

Чукучановые (Catostomidae) — большое семейство пресноводных рыб, включающее 14 родов и 76 видов. Почти все они (13 родов и 75 видов) широко распространены в Северной Америке, где составляют ~8% видовой разнообразия континентальной ихтиофауны (Bagley et al., 2018). В Евразии же обитают лишь два вида из двух родов рассматриваемого семейства, оба встречаются в восточной части материка. На севере Китая обитает древний монотипичный род *Мухосупринус*, а на севере Дальнего Востока вселившийся в Азию из Северной Америки представитель рода *Catostomus*, образовавший здесь подвид — сибирского чукучана *C. catostomus rostratus* (Tilesius, 1813). Не исключено, что последний может быть хорошо обособленным эндемичным видом (Черешнев, 2008; Dyldin et al., 2020).

На североамериканском континенте номинативный подвид — обыкновенный чукучан

C. catostomus catostomus (Forster, 1773) — самый распространённый представитель рода, обладающий огромным ареалом и дальше других видов заходящий на север. В США и Канаде он обитает в реках и озёрах, чаще — в глубоких озёрах (Ryder et al., 1964; Scott, Crossman, 1973; Bogutskaya, 2021).

Азиатский подвид обыкновенного чукучана — сибирский чукучан — имеет относительно небольшой ареал, включающий бассейны нескольких рек: Индигирка, Алазея, Чукочьа и Колыма (Новиков, 1966; Кириллов Ф., 1972; Черешнев, 1996, 1998, 2008; Попов, 2007; Кириллов и др., 2016). В недавнем прошлом был распространён восточнее, его останки обнаружены в позднечетвертичных отложениях Чаунской низменности (Паракецов, 1961).

В отличие от многочисленных представителей рода *Catostomus*, населяющих североамери-

канский континент, единственный азиатский подвид изучен намного хуже. Большая часть имеющихся в литературе данных по нему опубликована в обобщённых сводках по ихтиофауне различных регионов севера Дальнего Востока и в основном касается распространения и ограниченного числа биологических характеристик (Дрягин, 1933; Новиков, 1966; Кириллов Ф., 1972; Кириллов А., 2002). Этот подвид описывается как эндемичный, арктобореальный, палеарктический и неарктический, пресноводный и речной. Указывается, что в отличие от предкового американского подвида эта рыба не живёт в озёрах (Шилин, 1973; Черешнев, 2003; Кириллов и др., 2014; Чекалдин и др., 2019). Подчёркивается, что сибирский чукучан ведёт исключительно речной образ жизни, "... заселяет участки рек как с быстрым течением и каменистым дном, так и с медленным течением и илистым грунтом ..." (Чекалдин, Смирнов, 2017. С. 34).

Имеется лишь единичное указание на то, что и на северо-востоке Азии сибирский чукучан был встречен в одном из озёр в бассейне р. Колыма (Осинов и др., 2018). Вместе с тем в ходе наших экспедиций 2018–2024 гг. в южных отрогах хр. Черского было установлено, что в озёрах этой территории вид обитает почти повсеместно.

Цель работы — описать основные биологические черты сибирского чукучана из системы горных озёр в южных отрогах хр. Черского (Магаданская область/Республика Саха (Якутия)).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района работ

Обследованный район представляет собой зону понижения рельефа в южных отрогах хр. Черского на границе между Магаданской областью и Республикой Саха (Якутия), сформированную Дарпирской впадиной, Уи-Момонтайской и Малък-Сиенской ледниковыми долинами. Территория расположена между 63° и 64° с.ш. в области экстроконтинентального климата северо-восточной Азии. С запада она ограничена хребтами Охандя и Улахан-Чистай, с востока — Омүлөвским среднегорьем, с юга-востока — хребтом Чёрге (рис. 1).

Речные долины и озёра исследованного района расположены на высотах от 850 до 1100 м над уровнем моря, что смягчает климатические контрасты, делая зиму менее холодной и более

многоснежной, а лето — более коротким и менее сухим. По данным метеостанции на оз. Дарпир за 1941–1994 гг., средняя годовая температура воздуха составила -13.1°C при абсолютном минимуме -61.0°C и средней температуре января -38.4°C . Температурный максимум (35.0°C) отмечен в июле при среднем значении для этого месяца 12.6°C . Переход среднесуточной температуры через ноль наблюдается в середине мая и середине сентября (Научно-прикладной справочник ..., 1989; Андреев и др., 2020).

Формирование озёр на территории впадин произошло в позднем плейстоцене (Хворостова, 1970). Ключевую роль в этом сыграли тектонический и ледниковый факторы. Подпруживание оз. Дарпир обусловлено сеймотектонической деятельностью, участие ледниковых морен было незначительным (Важенин, 2000). Геоморфология оз. Урультун также позволяет предполагать его тектоническое происхождение с последующим подпруживанием стока моренами. Озёра Юг, Момонтай и Малък образовались благодаря ледниковым моренным запрудам в результате деградации древнего горно-долинного оледенения. Для ряда озёр Уи-Момонтайской низменности (кроме оз. Момонтай) предполагается, что они являются реликтами крупных приледниковых бассейнов, образовавшихся у края ледника в период его интенсивного таяния. Другая часть озёр имеет термокарстовую или вторично термокарстовую природу (Отчёт ..., 1967¹).

Располагаясь в пределах единого района, озёра, тем не менее, принадлежат к разным участкам бассейна р. Колыма. Озеро Малък через реки Малък-Сиен и Бёрёлөх связано с верхним её течением; остальные озёра — со средним течением (Момонтай, Урультун и система озёр р. Уи — Юг—Круглое—Валунное—Уи—Фигурное — через р. Омүлөвка и нижнее течение р. Ясачная; оз. Дарпир — через реки Рассоха и Ясачная).

Сбор и обработка материала

Рыб отлавливали учебными снастями в озёрах Дарпир, Малый Дарпир и Момонтай (20.07–14.08.2018 г.), Малък (июль 2020 г.), Уи (июнь 2021 г.), Урультун (июль–август 2021 г.), Юг (25.06.–14.08.2024 г.) и Круглое (август

¹ Отчёт о результатах работ Момонтайской поисково-геоморфологической партии масштаба 1 : 50000 и геофизического отряда за 1967 г. // Архив Магаданского филиала территориального фонда геологической информации. № 015593/1 от 15.01.1969 г.

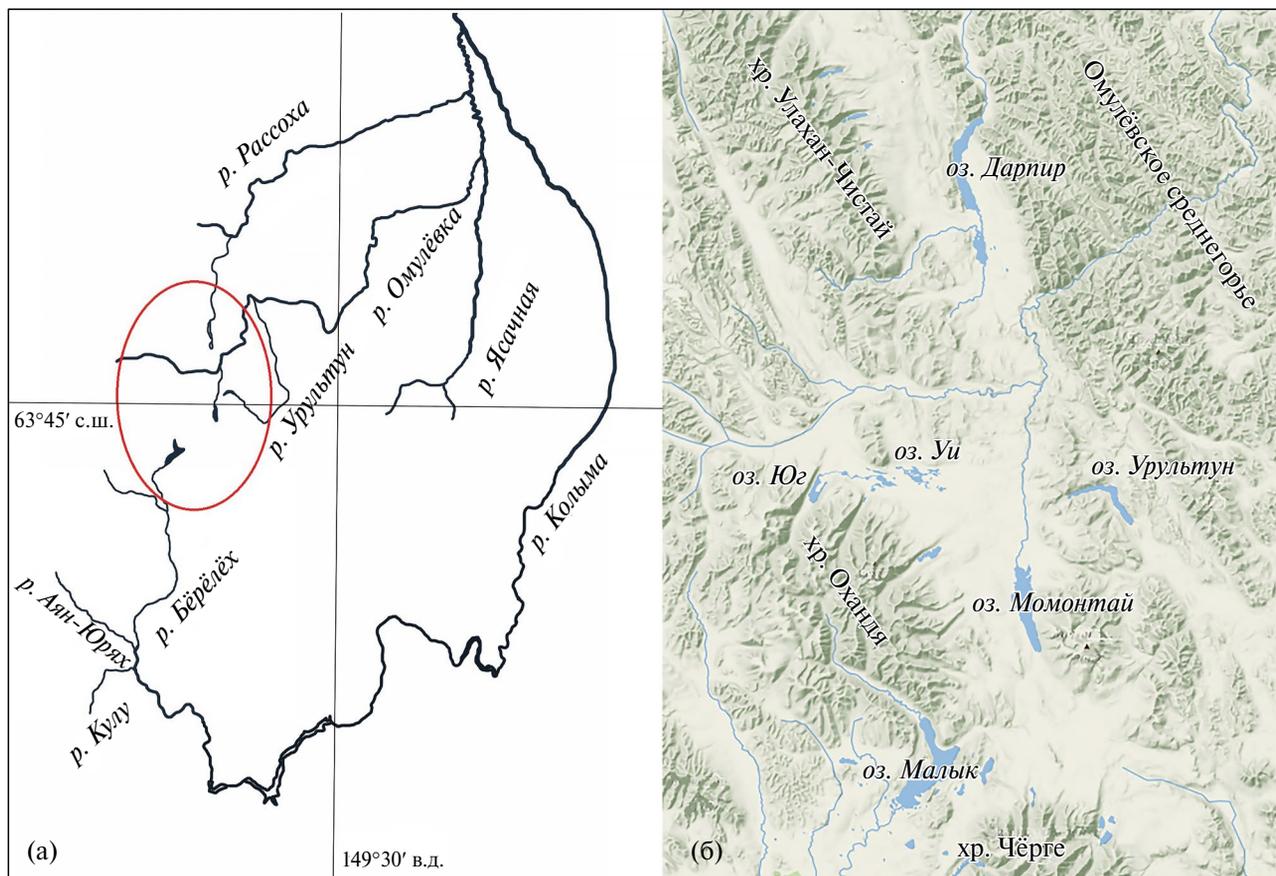


Рис. 1. Район исследований (○) в бассейне р. Колыма (а) и схема расположения обследованных озёр (б).

2024 г.). Основная задача экспедиций состояла в установлении видового состава ихтиоценов озёр и выявлении биологических характеристик отловленных рыб.

Ихтиологические материалы по чукучану удалось получить в озёрах Дарпир, Малый Дарпир и в озёрно-речной системе Юг–Круглое–Валунное–Уи. Кроме того, проводили опросы рыбаков, которые осуществляли промышленный и любительский лов в рассматриваемых озёрах с 1980-х гг. до настоящего времени.

На полный биологический анализ и определение возраста в озёрах Дарпир, Малый Дарпир (при анализе данных эти выборки были объединены в одну и далее по тексту будет использоваться единое название — оз. Дарпир) и Уи было поймано по 24 экз. чукучана, в оз. Юг — 19 экз., в оз. Круглое — 41 экз. Обработку материалов проводили в полевых и камеральных условиях по общепринятым методикам (Правдин, 1966). У всех рыб измеряли стандартную длину тела (от вершины рыла до конца чешуйного покрова) и его массу, определяли пол и стадию зрелости гонад. Возраст определяли по чешуе, взятой

выше боковой линии на уровне задней части спинного плавника. Статистическую обработку полученных результатов проводили по руководству Лакина (1990).

Провели паразитологические исследования особей из озёр Уи и Дарпир. Всех рыб подвергли полному гельминтологическому вскрытию с соблюдением всех методических приёмов для сбора полноценной коллекции паразитов, камеральное изучение паразитов проводили по стандартным методикам на временных и постоянных препаратах (Скрябин, 1928; Быховская-Павловская, 1985). Значительную часть выборки чукучана вскрыли в полевых условиях, у другой части рыб препарировали и зафиксировали в 4%-ном формалине глаза и внутренние органы для последующей обработки и изучения выявленных паразитов в лабораторных условиях.

При описании результатов паразитологических вскрытий использованы сокращения: pl. — плероцеркоид, met. — метацеркария, juv. — неполовозрелый экземпляр, l. — личиночная стадия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Опросные данные указывают, что в обследованном районе чукучан ловится в реках Дарпир-Сиен и Дарпир-Юрях, Омулёвка, Момонтай, Уи и Малык-Сиен, а также в оз. Дарпир и в системе озёр р. Уи. Наши обловы в целом подтвердили сведения, полученные от местных жителей. В 2018–2024 гг. рыбы были пойманы в озёрно-речной системе Юг–Круглое–Валунное–Уи–Фигурное и в оз. Дарпир. Есть информация о том, что в последние годы чукучан единично стал встречаться и в оз. Момонтай, но нам его поймать здесь не удалось. Чукучан не ловится в озёрах Малык и Урультун, это подтверждают и опросные сведения. Также вид отсутствовал в небольших водоёмах размером в десятки и сотни метров — как замкнутых (в них найден только речной голяк *Phoxinus phoxinus*), так и проточных (они населены сибирским хариусом *Thymallus arcticus*, речным голянком и колымским подкаменщиком *Cottus kolymensis*) (рис. 2).

Обследованные озера различались составом ихтиофауны. Обычными видами повсеместно были сибирский хариус, арктический голец *Salvelinus alpinus*, колымский подкаменщик и речной голяк. Только в озёрах Дарпир и Урультун ловились тонкохвостый налим *Lota lota leptura* и обыкновенный валёк *Prosopium cylindraceum*, только в оз. Момонтай был отловлен сибирский усатый голец *Barbatula toni* (табл. 1).

Возрастной состав выборки чукучана в существенной степени совпадает — в уловах из всех водоёмов преобладали рыбы в возрасте 5+ ... 7+. Максимальный возраст чукучана в оз. Уи составил 11+, в оз. Дарпир — 10+, в оз. Круглое — 8+ и в оз. Юг — 7+. Продолжительность жизни самок была выше по сравнению с самцами (табл. 2). Самой крупной и старшей особью в наших уловах была самка в возрасте 11+, длиной 450 мм и массой 1200 г, пойманная в оз. Уи (табл. 3, 4).

В большинстве возрастных групп самки по средней длине и массе тела обгоняли самцов. Учитывая, что продолжительность жизни самок также выше, очевидно, что средние размеры и масса самок чукучана в озёрных стадах больше по сравнению с самцами (рис. 3).

Соотношение полов сибирского чукучана было смещено в пользу самцов в оз. Дарпир (1.00 : 1.18) и в оз. Уи (1.00 : 1.40). Напротив, в выборке из оз. Юг было 16 самок и всего три

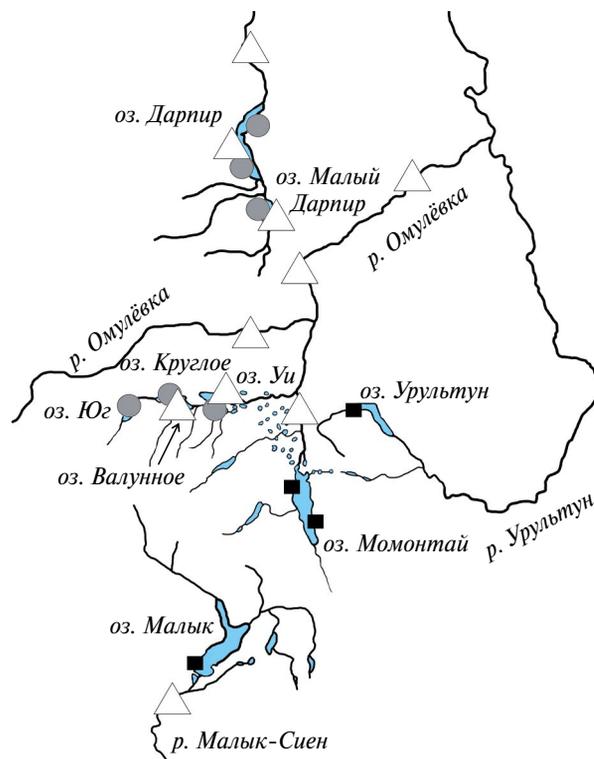


Рис. 2. Карта-схема района исследований: (△) — места регулярных поимок сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* рыбаками (опросные данные), (●) — места наших поимок вида, (■) — чукучан не был пойман (наши данные, совпадающие с опросными).

самца (5.30 : 1.00), а из оз. Круглое — 27 самок и 11 самцов (2.45 : 1.00).

Все пойманные в конце июня в оз. Уи чукучаны были зрелыми и участвовали в нересте (у обеих полов наблюдали текущие гонады). Уже отнерестившимися были рыбы, выловленные в первой декаде августа в оз. Дарпир (кроме одного незрелого самца). Их гонады были II–III стадии зрелости. Массовый нерест чукучана в оз. Юг мы зарегистрировали в середине июля. У самцов и самок гонады были IV–V и V стадий зрелости. В конце июля–начале августа здесь встречались как отнерестившиеся особи (с гонадами VI–II и II–III стадий зрелости), так и ещё несозревшие (самки с гонадами II стадии). Особи, пойманные в оз. Круглое 7–8 августа, имели преимущественно зрелые гонады II–III стадии зрелости. Здесь же было поймано несколько неполовозрелых самок с яичниками II и II–III стадий.

Паразитологические исследования выявили у чукучана озёр Дарпир и Уи девять видов гельминтов: цестоды (Cestoda) *Glaridacris catostomi*

Таблица 1. Состав ихтиофауны обследованных озёр

Вид/подвид	Малык	Момонтай	Урультун	Дарпир и Малый Дарпир	Юг	Круглое	Уи
Обыкновенный валёк			+	+			
Сибирский чукучан				+	+	+	+
Тонкохвостый налим			+	+			
Сибирский хариус	+	+	+	+	+	+	+
Арктический голец	+	+	+	+	+	+	+
Колымский подкаменщик	+	+	+	+	+	+	+
Сибирский усатый голец		+					
Речной гольян	+	+	+	+	+		+

Таблица 2. Возрастная структура выборок сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* из обследованных озёр, %

Возраст	Дарпир и Малый Дарпир			Уи			Юг			Круглое		
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола
1+												2.4*
2+												4.9*
3+										9.1		2.4
4+				7.1		4.2					7.4	4.9
5+	7.7	9.1	8.3	57.2		33.2	33.3	6.3	10.5	9.1	7.4	7.3
6+	30.8	9.1	20.8	21.4	30.0	25.0	33.3	68.7	63.2	63.6	22.2	31.7
7+	46.1	18.2	33.3	14.3	20.0	16.7	33.3	25.0	26.3	18.2	55.6	41.5
8+	7.7	9.1	8.3								7.4	4.9
9+	7.7	45.4	25.0		40.0	16.7						
10+		9.1	4.3									
11+					10.0	4.2						

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: * пол особей не определён.

Таблица 3. Стандартная длина тела разновозрастных особей сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* в выборках из обследованных озёр, мм

Возраст	Дарпир и Малый Дарпир			Уи			Юг			Круглое		
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола
1+												$\frac{104^*}{(1)}$
2+												$\frac{141^*, 156^*}{149 (2)}$
3+									$\frac{223}{(1)}$			$\frac{223}{(1)}$
4+				$\frac{285}{(1)}$		$\frac{285}{(1)}$					$\frac{280, 285}{283 (2)}$	$\frac{280, 285}{283 (2)}$
5+	$\frac{287}{(1)}$	$\frac{320}{(1)}$	$\frac{287, 320}{304 (2)}$	$\frac{274-320}{297 (8)}$	$\frac{280}{(1)}$	$\frac{274-320}{297 (8)}$		$\frac{298}{(1)}$	$\frac{280, 298}{289 (2)}$	$\frac{282}{(1)}$	$\frac{290, 294}{292 (2)}$	$\frac{282-294}{289 (3)}$
6+	$\frac{320-340}{331 \pm 4.2 (4)}$	$\frac{350}{(1)}$	$\frac{320-350}{335 \pm 4.8 (5)}$	$\frac{305-325}{317 (3)}$	$\frac{305}{(1)}$	$\frac{305-365}{333 \pm 7.9 (6)}$	$\frac{340-365}{350 (3)}$	$\frac{301-345}{327 \pm 3.9 (11)}$	$\frac{298-344}{317 \pm 6.7 (7)}$		$\frac{301-332}{318 \pm 3.9 (6)}$	$\frac{298-344}{318 \pm 4.0 (13)}$
7+	$\frac{327-365}{346 \pm 5.1 (6)}$	$\frac{357, 368}{363 (2)}$	$\frac{327-368}{350 \pm 4.7 (8)}$	$\frac{330, 330}{330 (2)}$	$\frac{349}{(1)}$	$\frac{330-370}{350 \pm 10 (4)}$	$\frac{370, 370}{370 (2)}$	$\frac{350-382}{365 \pm 6.1 (4)}$	$\frac{338, 352}{345 (2)}$		$\frac{340-382}{357 \pm 3.4 (15)}$	$\frac{338-382}{356 \pm 3.2 (17)}$
8+	$\frac{372}{(1)}$	$\frac{366}{(1)}$	$\frac{366, 372}{369 (2)}$								$\frac{386, 403}{395 (2)}$	$\frac{386, 403}{395 (2)}$
9+	$\frac{380}{(1)}$	$\frac{380-405}{389 \pm 3.8 (5)}$	$\frac{380-405}{388 \pm 3.5 (6)}$	$\frac{370-405}{390 \pm 6.9 (4)}$		$\frac{370-405}{390 \pm 6.9 (4)}$						
10+		$\frac{415}{(1)}$	$\frac{415}{(1)}$				$\frac{450}{(1)}$					
11+							$\frac{450}{(1)}$					

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой — пределы изменчивости показателя; под чертой — среднее значение и (при числе особей ≥ 4) его ошибка, в скобках — число рыб, экз.

Таблица 4. Масса разновозрастных особей сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* в выборках из обследованных озёр, г

Возраст	Дарпир и Малый Дарпир			Уи			Юг			Круглое		
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола
1+												$\frac{15.6^*}{(1)}$
2+												$\frac{38.8^*, 50.0^*}{44.4 (2)}$
3+									$\frac{177}{(1)}$			$\frac{177}{(1)}$
4+				$\frac{330}{(1)}$		$\frac{330}{(1)}$					$\frac{304, 313}{309 (2)}$	$\frac{304, 313}{309 (2)}$
5+	$\frac{320}{(1)}$	$\frac{450}{(1)}$	$\frac{320, 450}{385 (2)}$	$\frac{270-430}{345 \pm 19.8 (8)}$		$\frac{270-430}{345 \pm 19.8 (8)}$		$\frac{405}{(1)}$		$\frac{335}{(1)}$	$\frac{313, 335}{324 (2)}$	$\frac{313-335}{328 (3)}$
6+	$\frac{510-610}{563 \pm 21.6 (4)}$	$\frac{600}{(1)}$	$\frac{510-610}{570 \pm 18.6 (5)}$	$\frac{350-440}{403 \pm 22.3 (3)}$	$\frac{500-650}{577 \pm 35.4 (3)}$	$\frac{350-650}{490 \pm 41.1 (6)}$		$\frac{412}{(1)}$		$\frac{379-585}{468 \pm 26.2 (7)}$	$\frac{390-507}{464 \pm 18.4 (6)}$	$\frac{379-585}{466 \pm 16.5 (13)}$
7+	$\frac{420-660}{555 \pm 37.6 (6)}$	$\frac{630, 650}{640 (2)}$	$\frac{420-660}{576 \pm 31.1 (8)}$	$\frac{450, 480}{465 (2)}$	$\frac{600, 630}{615 (2)}$	$\frac{450-630}{540 \pm 38.2 (4)}$		$\frac{620}{(1)}$		$\frac{590, 620}{605 (2)}$	$\frac{550-810}{637 \pm 16.7 (15)}$	$\frac{550-810}{634 \pm 15.0 (17)}$
8+	$\frac{680}{(1)}$	$\frac{670}{(1)}$	$\frac{670, 680}{675 (2)}$									$\frac{775, 940}{858 (2)}$
9+	$\frac{830}{(1)}$	$\frac{750-930}{812 \pm 29.2 (5)}$	$\frac{750-930}{815 \pm 24.5 (6)}$		$\frac{650-800}{730 \pm 29.4 (4)}$	$\frac{650-800}{730 \pm 29.4 (4)}$						
10+		$\frac{940}{(1)}$	$\frac{940}{(1)}$									
11+					$\frac{1200}{(1)}$	$\frac{1200}{(1)}$						



Рис. 3. Сибирский чукучан *Catostomus catostomus rostratus* из оз. Круглое, бассейн р. Омулёвка (август 2024 г., половозрелые особи): а — самец, б — самка. Очевидны различия окраски и формы анального плавника.

Cooper, 1920, *Dibothriocephalus ditremus* (Creplin, 1825) Lühe, 1899, pl.; трематоды (Trematoda) *Ichthyocotylurus pileatus* (Rudolphi, 1802) Odening, 1969, met., *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) Braun, 1900, *Phyllodistomum* spp., juv.; скребни (Acanthocephala) *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901), *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984, *N. simansularis* Roitman, 1961 и *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949. У рыб оз. Дарпир обнаружены все девять выявленных видов паразитических червей, а у рыб из оз. Уи только один (специфичный) — *G. catostomi*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Североамериканский обыкновенный чукучан обитает и нерестится как в озёрах, так и в реках. Озёрный чукучан для нереста может выходить в реки и ручьи, затем возвращаться. Нереститься подвид может и непосредственно в озёрах, откладывая икру на грунт в их мелководной части. Наши материалы свидетельствуют о том, что сибирский чукучан, вероятно, имеет те же особенности биологии, что и обыкновенный чукучан. В литературных источниках имеются данные о разнообразии половой структуры популяций обыкновенного и сибирского чукучанов в различных регионах и районах, свидетельствующие

как о преобладании самцов (McPhail, Lindsey, 1970; Кириллов Ф., 1972; Scott, Crossman, 1973; Bruce, 1974²; Кириллов А., 2002; Чекалдин и др., 2019), так и о более высокой численности самок (Harris, 1962). Наши результаты демонстрируют оба варианта половой структуры популяций обследованных озёр. В выборках из озёр Дарпир и Уи преобладали самцы, а из озёр Юг и Круглое — самки. Есть наблюдения того, что обыкновенный чукучан нерестится не парами, а группами от двух до шести самцов на одну самку (Dion et al., 1994; McPhail, 2007). Особенности нерестового поведения сибирского чукучана в горных озёрах нуждаются в изучении.

В Северной Америке на юге ареала самцы и самки обыкновенного чукучана созревают в возрасте соответственно 4+ и 5+ (Bailey, 1969; Barton, 1980). В центральной части Британской Колумбии самцы чукучана созревают в пять—шесть, самки в шесть—семь полных лет, а на её севере — соответственно в семь и девять полных лет (McPhail, 2007). В Колыме и Индигирке сибирский чукучан впервые созревает на пятом—

² Bruce W.J. 1974. The limnology and fish populations of Jacopie Lake, West Forebay, Smallwood Reservoir, Labrador // Tech. Rep. Ser. № NEW/T-74-2. St. John's, NF: Res. Dev. Br. Fish. Serv.; Dept. Environment. 74 p.

шестом году жизни, при этом самцы становятся половозрелыми на год раньше самок (Кириллов Ф., 1972; Шилин, 1973; Чекалдин и др., 2019; Шестаков, Грунин, 2020). В наших сборах выборка из оз. Дарпир (конец июля—начало августа) включала одного незрелого самца в возрасте 5+, остальные рыбы обоих полов были половозрелыми и отнерестившимися. И самцы, и самки, пойманные в конце июня в оз. Уи (включая одного самца в возрасте 4+), были нерестующими или уже отнерестившимися. Все самцы из оз. Юг (июль—начало августа) были половозрелыми. Среди самок наблюдалась смешанная картина — присутствовали как незрелые особи (одна в возрасте 5+ и две — 6+), так и участвовавшие в нересте. Все рыбы из оз. Круглое (начало августа) были преимущественно зрелыми (уже отнерестившиеся с гонадами II—III стадии), самки достигали половой зрелости на год позже, также зарегистрированы впервые созревающие самцы в возрасте 5+. По имеющимся литературным данным, нерест чукучана в среднем течении р. Колыма проходит в конце мая, а в начале—середине июня у основной массы особей половые продукты переходят на II стадию зрелости (Чекалдин, Смирнов, 2017). Наши материалы свидетельствуют о смещении периода нереста у чукучана рассматриваемых озёр на конец июня—июль, демонстрируя сезонность в размножении, вероятно, связанную с поздним периодом освобождения озёр ото льда и достижением благоприятных для нереста температур воды.

Во многих американских популяциях обыкновенного чукучана значительная часть особей пропускает нерест (Geen et al., 1966; Dion et al., 1994). В р. Колыма сибирский чукучан чаще нерестится ежегодно, пропуск сезона размножения отдельными особями также наблюдается, его связывают, например, с антропогенным воздействием — понижением температуры в местах обитания вида в результате сброса холодных вод из водохранилищ ГЭС (Чекалдин, Смирнов, 2017). У рыб, которых мы отловили в озёрах, пропускающих нерест особей не выявлено.

Особый интерес представляют материалы по заражённости обследованных популяций чукучана паразитическими червями. Были выявлены существенные отличия в разнообразии гельминтов этих рыб от уже известных для рассматриваемого подвида сведений. По литературным данным, в пределах ареала сибирского чукучана зарегистрировано восемь видов гельминтов: цестоды *G. catostomi* и *Triaenophorus*

nodulosus; трематоды *Asymphylogora tincae*, *Allocreadium isoporum* и *A. transversale*; нематоды *Raphidascaris acus* и *Contracaecum* sp., l.; скребень *N. rutili*³ (Пугачев, 1984; Однокурцев, 2015). Наши работы позволили существенно расширить этот список. У исследованных особей из горных озёр верхнего и среднего течения Колымы найдены девять видов паразитических червей, семь из которых ранее не были известны для чукучана и для которых он является новым дефинитивным хозяином: цестода *D. ditremus*, pl.; трематоды *I. pileatus*, met., *C. metoecus*, *Phyllodistomum* spp., juv.; скребни — *P. borealis*, *N. salmonis*, *N. simansularis* и *N. tumidus*, а также известный ранее и специфичный для чукучанов в целом *G. catostomi*. Примечательно, что в оз. Дарпир выявлены все девять перечисленных видов паразитов, а в оз. Уи только один вид — *G. catostomi*. Таким образом, отмечены большие различия в гельминтофауне чукучана как озёр Дарпир и Уи, так и в сравнении с общеизвестными паразитологическими данными по северо-востоку России (Пугачев, 1984; Однокурцев, 2015). Это может свидетельствовать о том, что рассматриваемые популяции рыб не только не пересекаются между собой (изолированы друг от друга), но и не сообщаются с популяциями из других участков бассейнов среднего и нижнего течения Колымы. Подобная обособленность может быть обусловлена разными факторами, среди которых основным стоит рассматривать особенность геоморфологии и гидрогеологии разных участков изученного района. Их значение широко известно для многих видов рыб, в частности гольцов рода *Salvenilus* (Есин, 2015).

Обращает на себя внимание факт, что у рыб из оз. Уи выявлен единственный представитель паразитофауны, к тому же специфичный для чукучановых. Известно, что сокращение числа видов паразитов может наблюдаться в изолированных водоёмах. Низкое видовое разнообразие паразитофауны также характерно для реликтовых организмов, сохранившихся в данном ареале с давних времён (Догель, 1958). Этот обычный для сибирского чукучана рек Колыма и Индигирка паразит — *G. catostomi* — является единственным паразитическим организмом обыкновенного чукучана на всей территории Аляски (Moles, 2007).

³ По данным Михайловой (2015), распространение на северо-востоке Азии типового вида *N. rutili* не установлено, находки этих скребней в азиатской Субарктике, описанные в литературе, относятся к массовому виду *N. salmonis*.

Изучение разных аспектов совместной эволюции паразита и хозяина позволяет уточнять данные молекулярного анализа, получаемые при работе только с хозяином, и дополняет информацию об историческом прошлом хозяев (Galbreath, Hoberg, 2011). Выявленные особенности биологии изученных в нашей работе популяций сибирского чукучана позволяют предположить историю их формирования.

Распространение обыкновенного чукучана в Северной Америке и почти повсеместная встречаемость сибирского чукучана в реках бассейна р. Колыма указывают на широкие миграционные возможности вида. Известно, что чукучан проник в Азию в конце раннего–начале среднего плейстоцена (рубеж 774 тыс. лет назад) (Бачевская и др., 2014). Считается, что вид распространялся по арктическому побережью благодаря существованию единого Сибирско-Аляскинского речного комплекса, который позднее распался на Колымо-Чукотскую и Чукотско-Аляскинскую системы (Черешнев, 1996). Распространение чукучана в бассейне р. Колыма проходило в условиях смены периодов потеплений/похолоданий и развития горно-долинных оледенений, в том числе в рассматриваемом в нашей работе районе — хр. Охандя был одним из центров таких оледенений (Хворостова, 1970). Палинологические данные, полученные в ходе наших экспедиций специалистами лаборатории геологии кайнозоя и палеомагнетизма Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского института ДВО РАН, показали, что калиброванный возраст одного из небольших изолированных озёр, расположенного рядом с оз. Уи, составляет 16.8 тыс. лет. Калиброванный возраст оз. Водораздельное (неофициальное название), расположенного неподалёку от оз. Момонтай в северо-восточном от него направлении, составляет почти 17.0 тыс. лет (сведения любезно предоставлены сотрудниками вышеуказанной лаборатории — П.С. Минюком, Д.К. Пожидаевой и С.С. Бурнатным). Вероятно, формирование озёрно-речной сети этой территории, близкое к современному облику, проходило примерно 17.0 тыс. лет назад на краю начавшего разрушаться ледника, как это указано в отчёте фонда геологической информации (Отчёт ..., 1967¹). Свободное распространение чукучана из бассейна низовьев Колымы в горные районы могло начаться с потеплением климата в конце холодного периода позднего плейстоцена. Рассматриваемые популяции, вероятно, оказались изолированы в результате возникновения каких-либо геомор-

фологических или гидрогеологических причин. Возможными изолирующими факторами были развитие былых и современных наледей ниже по течению р. Уи в долине р. Момонтай, а также пороги р. Омулёвка, вероятно, непроходимые для этого вида рыб. Причиной изоляции чукучана в оз. Дарпир может быть образовавшаяся ниже по течению в долине р. Дарпир-Юрях протяжённая наледь (на современном этапе занимает ~9 км русла реки). Таким образом, рассматриваемые популяции могут оказаться изолированными с позднего плейстоцена реликтами.

Это предположение частично подтверждается данными генетического анализа чукучанов, отловленных в оз. Дарпир, и их сравнения с материалами, известными для особей вида из рек Индигирка и Колыма (Бачевская и др., 2014, 2019, 2022). У чукучана из оз. Дарпир обнаружены сигналы молекулярной адаптации, вероятно, свидетельствующие об изоляции этой популяции рыб. Гаплотип SN17 зафиксирован только в выборке из оз. Дарпир. Он кодирует изоформу Fch5 белка Сут b, который характеризуется наличием замены в аминокислотной последовательности исследованного полипептида в положении D214N. Изменения физико-химических свойств полипептида в этом случае имеют достоверно радикальный характер (значимость аминокислотных замен по Фишеру >3.09 , $p < 0.001$, шесть категорий значимости) (Бачевская и др., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биология эндемичного для северо-востока Азии подвида обыкновенного чукучана — сибирского чукучана — до настоящего времени мало изучена. Полученные в нашей работе данные меняют представления о биотопической приуроченности подвида и свидетельствуют, что, как и номинативный подвид, сибирский чукучан населяет не только реки, но и озёра. Показатели размерно-возрастного и полового состава особей из изученных озёрных популяций полностью укладываются в пределы изменчивости, известные для речных популяций чукучана северо-востока Азии и популяций североамериканского континента.

Рассматриваемые популяции чукучана, вероятно, изолированы в пределах озёрно-речных систем Дарпир-Юрях и Уи. Их дальнейшему изучению следует уделить особое внимание. Такие исследования позволят получить новые данные как о биологии, так и о филогеографии вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке благотворительного фонда “Полюс” и за счёт средств Института биологических проблем Севера 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) Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Протокол № 001/025 от 01.04.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., Слободин С.Б., Хаменкова Е.В. 2020. Бесплодное освоение Колымы, последний рубеж — южная часть хребта Черского // Природа. № 6. С. 32–45.
<https://doi.org/10.7868/S0032874X20060046>
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Иванова Г.Д., Агапова Г.А. 2014. Нуклеотидная изменчивость гена цитохромоксидазы 1 митохондриальной ДНК сибирского чукучана (*Catostomus catostomus rostratus*) реки Колымы // Генетика. Т. 50. № 10. С. 1216–1221.
<https://doi.org/10.7868/S0016675814100026>
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Примаков А.А., Агапова Г.А. 2019. Нуклеотидная изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* из рек Колымо-Индигирской низменности // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 109–116.
<https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-3-109-116>
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Примаков А.А., Агапова Г.А. 2022. Генетическая изменчивость сибирско-го чукучана *Catostomus catostomus rostratus* (Teleostei: Catostomidae) из водоемов Северо-Востока России // Генетика. Т. 58. № 4. С. 419–428.
<https://doi.org/10.31857/S0016675822040038>
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 121 с.
- Важенин Б.П. 2000. Принципы, методы и результаты палеосейсмогеологических исследований на Северо-Востоке России. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН, 205 с.
- Догель В.А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 9–54.
- Дрягин П.А. 1933. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производ. сил. Вып. 5. Якутская АССР. 94 с.
- Есин Е.В. 2015. Ручьевая мальма *Salvenilus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 180–195.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020083>
- Кириллов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир, 194 с.
- Кириллов А.Ф., Сивцева Л.Н., Жирков Ф.Н. и др. 2014. Рыбообразные и рыбы бассейна р. Колыма // Молодой учёный. № 2 (61). Ч. 2. С. 269–277.
- Кириллов А.Ф., Ансолихова О.Д., Жирков Ф.Н. и др. 2016. Аннотированный список рыбообразных и рыб бассейна Восточно-Сибирского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 42. С. 78–87.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.42.78-87>
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Михайлова Е.И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) Северо-Восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 22 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. 1989. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1–6. Вып. 24. Якутская АССР. Кн. 1. Л.: Гидрометеиздат, 607 с.
- Новиков А.С. 1966. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 135 с.
- Однокурцев В.А. 2015. Паразитофауна позвоночных животных Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 309 с.
- Осинов А.Г., Павлов Д.А., Волков А.А. 2018. К вопросу о происхождении озёрных гольцов *Salvelinus alpinus* complex из бассейнов Колымы и Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 313–330.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218030086>

- Паракецов К.В. 1961. Четвертичные отложения района Чаунской губы // Зап. Чукот. Краевед. музея. Вып. 2. С. 45–59.
- Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НГУ, 526 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 156 с.
- Скрябин К.И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во 1-го Мос. гос. ун-та, 45 с.
- Хворостова З.М. 1970. Геоморфология бассейна верховьев р. Колымы. Новосибирск: Наука, 199 с.
- Чекалдин Ю.Н., Смирнов А.А. 2017. Некоторые данные по экологии и биологическим показателям чукучана (*Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius, 1814)) верхнего и среднего течения реки Колыма // Рыб. хоз-во. № 1. С. 33–37.
- Чекалдин Ю.Н., Смирнов А.А., Чебыкин С.И. 2019. Особенности эмбрионального и малькового развития чукучана (*Catostomus catostomus rostratus*) реки Колыма (Магаданская область). Опыт искусственной инкубации его икры // Вестн. КамчатГТУ. № 50. С. 109–117.
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2019-50-109-117>
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 198 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Черешнев И.А. 2003. *Catostomus catostomus* (Forster, 1773) — обыкновенный чукучан // Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука. С. 344–346.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Шестаков А.В., Грунин С.И. 2020. Обзор ихтиофауны реки Буюнда (бассейн р. Колыма) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 4. С. 90–96.
<https://doi.org/10.34078/1814-0998-2020-4-90-96>
- Шилин Ю.А. 1973. Размножение чукучана — *Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius) в р. Колыме // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 131–133.
- Barton V.A. 1980. Spawning migrations, age and growth, and summer feeding of white and longnose suckers in an irrigation reservoir // Can. Field Nat. V. 94. № 3. P. 300–304.
<https://doi.org/10.5962/p.347098>
- Bagley J.C., Mayden R.L., Harris P.M. 2018. Phylogeny and divergence times of suckers (Cypriniformes: Catostomidae) inferred from Bayesian total-evidence analyses of molecules, morphology and fossils // PeerJ. V. 6. Article e5168.
<https://doi.org/10.7717/peerj.5168>
- Bailey M.M. 1969. Age, growth and maturity of the longnose sucker *Catostomus catostomus* of western Lake Superior // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 5. P. 1289–1299.
<https://doi.org/10.1139/f69-114>
- Bogutskaya N. 2021. *Catostomus catostomus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2021. e.T62192A159616602.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T62192A159616602.en>
- Dion R., Richardson M., Roy L., Whoriskey F.G. 1994. Spawning patterns and interspecific matings of sympatric white (*Catostomus commersonii*) and longnose (*C. catostomus*) suckers from Gouin reservoir system, Quebec // Can. J. Zool. V. 72. № 2. P. 195–200.
- Dyldin Y.V., Hanel L., Fricke R. et al. 2020. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 45. P. 47–116.
<https://doi.org/10.5134/251251>
- Galbreath K.E., Hoberg E.P. 2011. Return to Beringia: Parasites reveal cryptic biogeography history of North American pikas // Proc. R. Soc. B. V. 279. № 1727. P. 371–378.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0482>
- Geen G.H., Northcote T.G., Hartman G.F., Lindsey C.C. 1966. Life histories of two species of catostomid fishes in Sixteen mile Lake, British Columbia, with particular reference to inlet stream spawning // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. № 11. P. 1761–1788.
<https://doi.org/10.1139/f66-161>
- Harris R.H.D. 1962. Growth and reproduction of the longnose sucker, *Catostomus catostomus* (Forster), in Great Slave Lake // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. № 1. P. 113–126.
<https://doi.org/10.1139/f62-006>
- McPhail J.D. 2007. The freshwater fishes of British Columbia. Edmonton: Univ. Alberta Press, lxxiv + 620 p.
- McPhail J.D., Lindsey C.C. 1970. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Board Can. № 173. 381 p.
- Moles A. 2007. Parasites of the fishes of Alaska and surrounding waters // Alaska Fish. Res. Bull. V. 12. № 2. P. 197–226.
- Ryder R.A., Scott W.B., Crossman E.J. 1964. Fishes of northern Ontario, north of the Albany River. Toronto: Univ. Toronto Press, 48 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.52232>
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. № 184. 966 p.

**SIBERIAN SUCKER *CATOSTOMUS CATOSTOMUS ROSTRATUS*
(CATOSTOMIDAE) IN THE LAKE–RIVER SYSTEMS OF THE SOUTHERN
SPURS OF THE CHERSKY RANGE**

E. V. Khamenkova^{1,*}, M. B. Skopets¹, S. I. Grunin¹, and V. V. Pospekhov¹

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

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

The results of a study of Siberian sucker *Catostomus catostomus rostratus* populations, which inhabit lake–river systems of the upper and middle reaches of the Kolyma River tributaries, are presented. The size, age, and sex structures of the studied populations are presented. It is shown that, despite the prevailing belief that this subspecies is exclusively riverine, it is common and even abundant in some lakes of the Kolyma Basin. The data on the parasite fauna of the studied Siberian sucker populations suggest that their isolation from the main channel of the middle and lower reaches of the Kolyma River. The Siberian sucker populations from Lake Darpir and the Ui lake–river system may be relicts isolated since the Late Pleistocene.

Keywords: lake populations of Siberian sucker, biological features, isolation, relict, helminth fauna, Kolyma River basin.

УДК 597.553.2.591.3/.5

ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК АНАДЫРСКОЙ НЕЛЬМЫ *STENODUS NELMA* (SALMONIDAE) В 2000–2022 гг.

© 2026 г. А. В. Шестаков¹, *

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

*E-mail: a.v.shestakov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.06.2025 г.

После доработки 01.07.2025 г.

Принята к публикации 02.07.2025 г.

Представлены результаты исследования межгодовой изменчивости возрастного состава, размеров тела и темпа роста нерестовой части популяции анадырской нельмы *Stenodus nelma* в 2000–2022 гг. Длина и масса тела особей всех возрастных групп в 2000-х гг. значительно уменьшились по сравнению с 1972–1997 гг., а возрастной состав сместился в сторону увеличения доли младших рыб. Подтверждено, что одним из важнейших механизмов поддержания высоких продукционных показателей пресноводных рыб рек северо-востока России является утилизация в речных экосистемах аллохтонной органики, привносимой из океана тихоокеанскими лососями (род *Oncorhynchus*). Аномально высокие температуры в северных широтных диапазонах Земли, наблюдавшиеся в последние десять лет, оказали положительное влияние на рост молоди нельмы. В период исследований отмечены устойчивое снижение численности нерестовой части стада нельмы, его омоложение, сокращение возрастного ряда рыб и преобладание среди них впервые созревающих особей.

Ключевые слова: нельма, длина тела, масса тела, возраст, темп роста, нерестовое стадо, промысел, река Анадырь.

DOI: 10.7868/S3034514626010068

Нельма *Stenodus nelma* — крупнейший представитель подсемейства сиговых (Coregoninae), ведущая исключительно хищный образ жизни. В бассейне р. Анадырь нельма представлена полупроходной формой. Первые годы жизни она проводит в низовьях реки и в зал. Онемен Анадырского лимана (солёность воды до 10‰), в которых зимует и нагуливается. Основные нерестилища вида расположены в среднем течении р. Анадырь на удалении 500–600 км от её устья. Пассивная миграция молоди в низовья Анадыря проходит во время весеннего паводка (Черешнев и др., 2000, 2001).

Анадырская нельма — ценная промысловая рыба, которая в середине прошлого столетия была довольно многочисленной. Вылов её достигал 97 т в год. С начала 1980-х гг. в результате

существенной промысловой нагрузки запасы нельмы в значительной степени сократились (Штундюк, Жарников, 1986; Черешнев и др., 2000). В 2000-х гг. из-за интенсивного неконтролируемого вылова местным населением продолжилось дальнейшее ухудшение состояния анадырской популяции нельмы (Шестаков, Грунин, 2011, 2015). Поэтому “Правилами рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна” (Приказ ..., 2014¹) был запрещён вылов нельмы в рамках любительско-

¹ Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 21.10.2013 г. № 385 (редакция, действовавшая с 01.01.2019 г.) “Об утверждении правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна” (Зарегистрирован в Министерстве юстиции РФ 23.01.2014 г., регистрационный № 31100). (<https://docs.cntd.ru/document/499054717>. Version 06/2025).

го рыболовства, а для промышленников установлен дифференцированный запрет на вылов зрелых рыб во время сезонных миграций. Однако в 2015–2021 гг. опять наметилась устойчивая тенденция к снижению численности, а также к омоложению нерестовой части стада (собственные данные). Наконец, в 2022 г. нельма была занесена в Красную книгу Чукотского автономного округа (Красная книга ..., 2022).

Интегральной характеристикой условий обитания рыб может служить изменчивость размеров тела и темпа роста, которая определяется сочетанием множества внешних (абиотических и биотических) и внутренних факторов различной природы (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001).

В связи с этим необходимо продолжение исследований динамики биологических показателей нельмы, что имеет большое значение для принятия комплексных мер по восстановлению её численности.

Цель работы — проанализировать изменения размерно-возрастной структуры и межгодового роста анадырской нельмы в 2000–2022 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июле–сентябре 2000–2022 гг. в среднем течении р. Анадырь. Рыб отлавливали ставными сетями и крючковыми орудиями лова (спиннинг) в районе основных нерестилищ нельмы. Всего на биологический анализ взято 350 экз.

Обработку материала проводили в полевых и камеральных условиях, используя стандартные методики (Правдин, 1966; Лакин, 1990). У всех рыб определяли длину тела по Смитту (*FL*), массу тела, пол и возраст по чешуе, взятой выше боковой линии на уровне задней части спинного плавника. Обработка чешуй кроме определения возраста включала измерения наибольшего радиуса чешуи и годовых зон, за окончание которых принимали область сближенных склеритов. Измерения проводили в программе AmScore TourView 3.1 по изображениям, полученным с применением стереоскопического микроскопа OMAX XTL-3400 и цифровой камеры A35100U (“OMAX”, Южная Корея) при 20-кратном увеличении. Оценки возраста пойманных рыб, представленные в данной работе за 2001–2009 гг., могут несколько отличаться от опубликованных ранее результатов (Шестаков, 2005; Шестаков, Грунин, 2011). В предыдущих исследованиях

возраст некоторых особей был завышен на 1 или 2 года из-за несовершенной методики получения качественного цифрового изображения чешуи для подсчёта по ним годовых зон роста рыб.

Для выявления темпа роста молоди нельмы рассчитывали средние значения годовых приростов особей в возрасте 4+ ... 7+ методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Lea, 1910 — цит. по: Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Влияние климатических факторов на рост нельмы оценивали с применением индекса глобальной температурной аномалии в северных широтных диапазонах (90.0°–23.6° с.ш.) Земли (GLB.Ts + dSST), который рассчитывают по данным всех доступных метеорологических станций как отклонение от среднего значения за 1951–1980 гг. (Smith et al., 2008; Annual mean temperature change for Three Latitude Bands²).

Материалы по численности подходов анадырской кеты *Oncorhynchus keta* (для определения корреляционных связей с годовыми приростами молоди нельмы) предоставила Е.В. Голубь — сотрудник лаборатории проходных и пресноводных рыб Отдела научных исследований биоресурсов внутренних водоёмов и вод, привлекающих к Чукотскому АО, Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ЧукотНИО).

Статистическую обработку проводили в программе Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная структура. В сборах нельмы 2000–2022 гг. отмечены самки и самцы в возрасте соответственно 4+ ... 11+ и 4+ ... 10+ (табл. 1). Основу уловов составили особи в возрасте 5+ ... 8+. В 2000–2009 гг. среди половозрелых самцов доминировали рыбы в возрасте 7+ (30.4%), среди самок — в возрасте 9+ ... 11+ (16.4%), тогда как в 2010–2022 гг. среди самцов преобладали особи в возрасте 6+ ... 7+ (70.0%), среди самок — 8+ ... 9+ (39.2%). В начале 2000-х гг. средний возраст нерестовой части стада (половозрелых рыб) составил у самок 10.1+ и 7.3+ у самцов. Затем он значительно понизился (особенно в сборах после 2015 г.) у самок до 8.5+, у самцов — до 6.5+.

² Annual mean temperature change for hemispheres. GISS Surface Temperature Analysis (v4) (https://data.giss.nasa.gov/gistemp/graphs_v4/. Version 03/2024).

Таблица 1. Возрастная структура уловов анадырской нельмы *Stenodus nelma* в 2000–2022 гг., %

Годы	Пол	Возраст, лет								Число рыб, экз.
		4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	
2000–2009	Самки	16.5	27.8	12.7	19.0	7.6	2.5	5.1	8.8	79
	Самцы	4.9	24.5	19.6	30.4	14.7	3.9	2.0		102
2010–2022	Самки	10.2	26.5	6.1	8.2	20.4	18.4	6.1	4.1	49
	Самцы	2.5	15.8	37.5	32.5	9.2	2.5			120

Примечание. Полу жирным шрифтом выделена доля половозрелых особей.

Длина и масса тела. В 2000–2022 гг. в уловах длина тела самок варьировала от 41.0 до 85.0 см, масса — от 0.58 до 6.13 кг, самцов — в пределах соответственно 43.0–76.0 см и 0.69–4.84 кг (табл. 2). До возраста 7+ особи разного пола почти не различались по длине и массе тела. В следующих возрастных группах самки были крупнее самцов. В 2010–2022 гг. средние размеры нельмы были больше, чем в начале 2000-х гг. При этом в интервале возрастов 5+ ... 8+ средняя длина тела самок увеличилась на 4.6 см, масса — на 0.63 кг, самцов — соответственно на 3.5 см и 0.39 кг.

Расчисленные приросты длины тела молоди нельмы (возраст 1+ ... 5+) в 2000–2019 гг. в среднем составили соответственно 15.7 ± 0.3 , 10.8 ± 0.2 , 9.3 ± 0.2 , 8.3 ± 0.2 и 7.4 ± 0.2 см. Межгодовая динамика линейных приростов нельмы различалась в разные периоды жизни рыб. В первый год жизни минимальная длина тела наблюдалась в 2000–2004 гг., максимальная — в 2010–2014 гг. (табл. 3). Во второй и пятый годы жизни линейные приросты постепенно увеличивались до середины 2010-х гг., минимальный прирост отмечен в начале 2000-х гг. На третьем и четвертом годах жизни темпы роста рыб существенно не менялись до 2014 г. (в среднем 9.0 и 8.1 см), затем отмечено значимое увеличение соответственно до 10.1 и 8.9 см.

ОБСУЖДЕНИЕ

По современным данным, в конце 2010-х гг. единичные особи нельмы впервые вступали в период размножения в возрасте 5+ (самцы) и 7+ (самки) лет, а в начале 2000-х гг. — на год позже. При этом и в конце 2010-х, и в начале 2000-х гг. нельма созревала при достижении ею примерно одинаковой длины и массы тела — самцами соответственно 57.5–58.0 см и 1.78–1.81 кг, самками — 68.5–69.5 см и 3.00–3.25 кг.

Доля впервые созревающих рыб в нерестовом стаде в 2010–2022 гг. составила >75%, тогда как в 1972–1976 гг. (период начавшегося снижения численности нельмы) не превышала 20%.

В 2000-х гг. продолжился тренд на снижение биологических показателей анадырской нельмы, который прослеживается с 1980-х гг. (Черешнев и др., 2001; Шестаков, Грунин, 2011). По сравнению с 1979–1987 гг. (период глубокой депрессии анадырского стада нельмы) средняя длина рыб старше 4+ в 2000–2009 гг. уменьшилась на 4.7 см, масса — на 0.54 кг (табл. 4). Кроме того, в последние 20 лет заметно изменилась и размерная структура уловов нельмы в районе основных нерестилищ среднего течения р. Анадырь. Так, в 2000–2022 гг. среди половозрелых самок отсутствовали особи, длина и масса которых превышали 85.0 см и 6.5 кг, у самцов — 80.0 см и 5.0 кг. В то же время в 1972–1997 гг. доля крупных самок на нерестилищах составляла 23.1%, а крупных самцов — 8.6% (рисунок).

Такие значительные изменения в размерно-возрастном составе производителей нельмы могут быть отчасти объяснены интенсивным неконтролируемым выловом местным населением крупных особей на путях миграции, особенно в период проведения специализированного промысла других сиговых рыб и тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*).

Результаты исследований межгодовой динамики размеров и массы тела нельмы в 2000–2022 гг. показывают, что к концу 2010-х гг. у обоих полов прослеживался тренд увеличения средней длины и массы рыб всех возрастных групп, наиболее выраженный в интервале возрастов 5+ ... 8+ (табл. 2). Кроме того, увеличение размеров сопровождалось, как правило, снижением возраста достижения половой зрелости нельмы (табл. 1).

Таблица 2. Длина и масса анадырской нельмы *Stenodus nelma* в 2000–2022 гг.

Возраст, лет	Пол	2000–2009 гг.			2010–2022 гг.		
		<i>FL</i> , см	Масса, кг	Число рыб, экз.	<i>FL</i> , см	Масса, кг	Число рыб, экз.
4+	Самки	$\frac{45.6 \pm 1.4}{41.0-49.0}$	$\frac{0.82 \pm 0.08}{0.58-1.09}$	13	$\frac{49.6 \pm 0.7}{48.3-50.5}$	$\frac{1.11 \pm 0.07}{1.01-1.20}$	5
	Самцы	$\frac{46.4 \pm 3.0}{43.0-51.0}$	$\frac{0.86 \pm 0.21}{0.69-1.17}$	5	$\frac{49.3 \pm 3.1}{47.5-52.5}$	$\frac{1.14 \pm 0.28}{0.94-1.41}$	3
5+	Самки	$\frac{53.7 \pm 1.0}{47.5-58.0}$	$\frac{1.38 \pm 0.08}{1.05-1.88}$	22	$\frac{56.7 \pm 1.9}{50.0-63.0}$	$\frac{1.67 \pm 0.19}{1.13-2.24}$	13
	Самцы	$\frac{53.3 \pm 1.1}{46.5-60.0}$	$\frac{1.39 \pm 0.10}{0.95-1.94}$	25	$\frac{57.3 \pm 1.2}{50.0-61.0}$	$\frac{1.77 \pm 0.14}{1.07-2.12}$	19
6+	Самки	$\frac{59.7 \pm 1.8}{54.0-63.5}$	$\frac{2.02 \pm 0.25}{1.39-2.50}$	10	$\frac{60.8 \pm 4.4}{56.5-64.0}$	$\frac{2.12 \pm 0.43}{1.68-2.37}$	3
	Самцы	$\frac{58.3 \pm 0.8}{53.0-60.5}$	$\frac{1.86 \pm 0.09}{1.35-2.14}$	20	$\frac{62.7 \pm 0.5}{58.0-66.0}$	$\frac{2.35 \pm 0.08}{1.75-2.97}$	45
7+	Самки	$\frac{63.6 \pm 1.2}{59.5-67.5}$	$\frac{2.43 \pm 0.13}{2.03-2.83}$	15	$\frac{70.5 \pm 1.3}{69.5-72.5}$	$\frac{3.52 \pm 0.44}{2.99-4.07}$	4
	Самцы	$\frac{63.1 \pm 0.7}{60.0-66.5}$	$\frac{2.46 \pm 0.11}{2.04-3.36}$	31	$\frac{66.2 \pm 0.6}{61.0-70.5}$	$\frac{2.80 \pm 0.07}{2.24-3.31}$	39
8+	Самки	$\frac{68.0 \pm 0.6}{67.0-69.0}$	$\frac{3.22 \pm 0.10}{3.03-3.40}$	6	$\frac{73.5 \pm 1.1}{71.5-76.0}$	$\frac{4.10 \pm 0.30}{3.46-4.96}$	10
	Самцы	$\frac{66.9 \pm 0.6}{64.5-68.5}$	$\frac{2.93 \pm 0.09}{2.54-3.19}$	15	$\frac{69.2 \pm 1.8}{66.0-75.0}$	$\frac{3.27 \pm 0.32}{2.70-4.31}$	11
9+	Самки	$\frac{73.7}{73.0, 74.5}$	$\frac{4.38}{3.93, 4.83}$	2	$\frac{75.9 \pm 1.6}{72.0-80.0}$	$\frac{4.70 \pm 0.31}{4.07-5.54}$	9
	Самцы	$\frac{68.9 \pm 1.0}{67.5-70.0}$	$\frac{3.26 \pm 0.16}{2.85-3.61}$	4	$\frac{72.5 \pm 2.8}{70.6-75.5}$	$\frac{3.71 \pm 0.40}{3.33-4.03}$	3
10+	Самки	$\frac{76.1 \pm 1.5}{74.0-77.5}$	$\frac{4.64 \pm 0.42}{4.24-5.21}$	4	$\frac{80.7 \pm 3.8}{78.5-84.5}$	$\frac{5.54 \pm 0.38}{5.33-5.92}$	3
	Самцы	$\frac{75.2}{74.5, 76.0}$	$\frac{4.44}{4.03, 4.84}$	2			
11+	Самки*	$\frac{78.0 \pm 1.3}{76.0-81.0}$	$\frac{5.27 \pm 0.31}{4.82-6.13}$	7	$\frac{79.5}{74.0, 85.0}$	$\frac{5.53}{5.05, 6.00}$	2

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: над чертой — среднее значение и 95%-ный доверительный интервал, под чертой — пределы варьирования показателя; здесь и в табл. 4: *FL* — длина тела по Смитту. * Самцы в возрасте 11+ отсутствовали.

Судя по расчисленным приростам длины тела, от 2000 к 2019 г. темп роста неполовозрелой нельмы постепенно повышался. Наибольшее увеличение линейных приростов наблюдалось на 3-м и 4-м годах жизни с 2015 по 2019 гг. Таким образом, увеличение размеров анадырской нельмы во второй половине 2010-х гг. связано

с заметным повышением темпа роста рыб после второго года жизни.

Известно, что межгодичная изменчивость длины и массы анадырских пресноводных рыб в определённой степени обусловлена чередованием обильных и малочисленных поколений кеты (Шестаков, 2010, 2017; Шестаков, Грунин,

Таблица 3. Расчисленные годовые приросты длины тела анадырской нельмы *Stenodus nelma* в возрасте 1+ ... 5+, численность подходов анадырской кеты *Oncorhynchus keta* и климатический индекс глобальной температурной аномалии в северных широтах Земли (GLB.Ts + dSST) в 2000–2019 гг.

Показатель	2000–2004	2005–2009	2010–2014	2015–2019
Средний прирост по годовым зонам, см:				
1-я зона	$\frac{14.5 \pm 0.3}{12.1-17.4 (50)}$	$\frac{15.8 \pm 0.5}{11.9-19.0 (42)}$	$\frac{16.4 \pm 0.8}{12.9-19.1 (19)}$	$\frac{16.2 \pm 0.4}{11.8-18.8 (49)}$
2-я зона	$\frac{10.3 \pm 0.3}{7.7-13.9 (53)}$	$\frac{10.6 \pm 0.4}{7.5-14.3 (48)}$	$\frac{11.2 \pm 0.6}{9.1-13.2 (20)}$	$\frac{11.2 \pm 0.4}{8.6-14.4 (53)}$
3-я зона	$\frac{8.9 \pm 0.4}{6.0-11.7 (44)}$	$\frac{9.0 \pm 0.3}{6.6-11.3 (62)}$	$\frac{9.0 \pm 0.6}{7.5-11.6 (21)}$	$\frac{10.1 \pm 0.3}{8.1-12.9 (54)}$
4-я зона	$\frac{7.8 \pm 0.4}{6.2-10.2 (36)}$	$\frac{8.2 \pm 0.3}{5.6-10.9 (56)}$	$\frac{8.2 \pm 0.4}{5.9-10.4 (35)}$	$\frac{8.9 \pm 0.3}{7.2-11.3 (42)}$
5-я зона	$\frac{6.7 \pm 0.3}{5.2-8.8 (27)}$	$\frac{7.5 \pm 0.3}{5.2-10.0 (47)}$	$\frac{7.7 \pm 0.3}{5.5-10.1 (33)}$	$\frac{7.8 \pm 0.3}{6.2-10.0 (40)}$
Средняя численность кеты, млн экз.	$\frac{1.94}{0.91-2.52}$	$\frac{3.75}{3.15-5.18}$	$\frac{3.16}{2.63-4.35}$	$\frac{3.19}{2.68-4.04}$
GLB.Ts + dSST (90.0°–23.6° с.ш.), °C	$\frac{0.78}{0.7-0.84}$	$\frac{0.96}{0.78-1.12}$	$\frac{1.01}{0.95-1.08}$	$\frac{1.38}{1.25-1.54}$

Примечание. В скобках — число измерений.

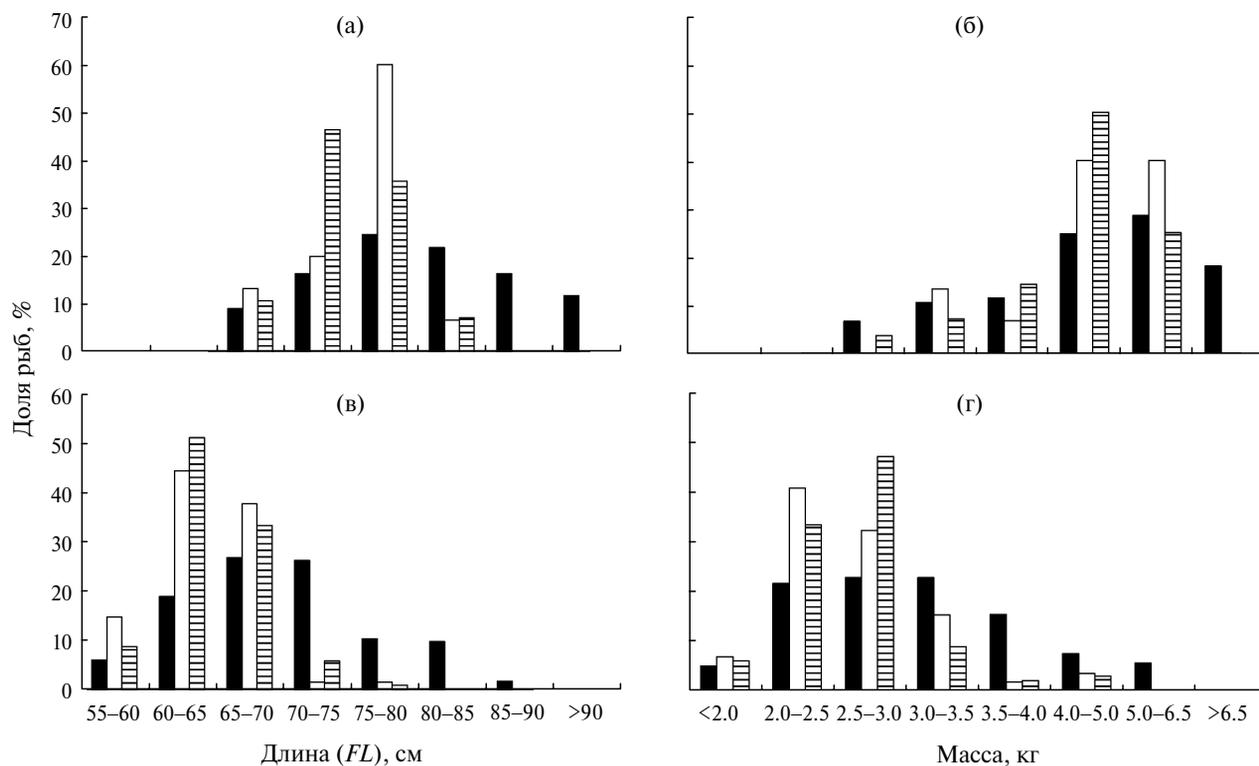
Таблица 4. Длина и масса нельмы *Stenodus nelma* среднего течения р. Анадырь за разные периоды наблюдений

Показатель	Период, годы				
	1972–1976	1979–1987	1990–1997	2000–2009	2010–2022
FL, см	$\frac{68.1}{40.2-98.3}$	$\frac{64.6}{39.0-95.0}$	$\frac{66.1}{38.0-100.0}$	$\frac{59.9}{41.0-81.0}$	$\frac{64.4}{47.5-85.0}$
Масса, кг	$\frac{3.31}{0.54-12.06}$	$\frac{2.75}{0.71-7.55}$	$\frac{3.08}{1.05-11.41}$	$\frac{2.21}{0.58-6.13}$	$\frac{2.71}{0.94-6.00}$
Число рыб, экз.	170	185	385	181	169

Примечание. Данные за 1972–1997 гг. по: Черешнев и др., 2001.

2012; Шестаков, Хохлов, 2012). Как правило, в годы со значительной численностью лосося темп роста неполовозрелых особей жилых рыб достоверно выше. Гибель лососей после нереста, разложение их трупов и включение органического вещества в речную экосистему является одним из важнейших механизмов поддержания высоких продукционных показателей пресноводных рыб лососёвых рек северо-востока России (Леванидов, 1981; Богатов, 1994; Кузищин и др., 2012).

В 2000-х гг. также отмечена в основном положительная связь между величиной годовых линейных приростов тела неполовозрелой нельмы и численностью подходов кеты (табл. 3). Так, после 2004 г., когда подходы лосося резко возросли, годовые приросты нельмы заметно увеличились, особенно за первый и пятый годы жизни — соответственно на 9.4 и 13.0%. Однако представленная выше зависимость не объясняет, почему в 2015–2019 гг. произошло значимое увеличение темпа роста в 3-й и 4-й годы жизни, хотя численность кеты немного снизилась.



Распределение по длине (а, в) и массе (б, г) тела анадырской нельмы *Stenodus nelma* в уловах 1972–2022 гг.: (■) — 1972–1997 (по: Черешнев и др., 2001, с изменениями), (□) — 2000–2009, (▨) — 2010–2022; (а, б) — самки, (в, г) — самцы.

Влияние на рост нельмы климатических факторов, которые во многом определяют гидрохимические и температурные характеристики среды обитания рыб, не вызывает сомнений. В последнее десятилетие на Земле наблюдается самая сильная тенденция к потеплению, особенно в Арктическом регионе, в котором непосредственно расположен Анадырский бассейн (Morice et al., 2021; Rantanen et al., 2022; Annual mean temperature change ...²).

Для оценки влияния наблюдаемых температурных аномалий на рост рыб проведено сравнение расчисленных средних приростов длины молоди нельмы и изменчивости индекса $GLB.Ts + dSST$ ($90.0^{\circ} - 23.6^{\circ}$ с.ш.), который является универсальным показателем общего изменения климата относительно среднелетнего тренда. Самый высокий темп роста неполовозрелых нельм отмечен в 2010–2019 гг., когда в северных широтных диапазонах Земли было примерно на $1.20^{\circ}C$ теплее, чем в среднем в конце XIX века (табл. 3). Коэффициенты корреляции Пирсона между расчисленными приростами длины тела неполовозрелой нельмы и индексом $GLB.Ts + dSST$ в северных широтах Земли в 2000–2019 гг. были следующими: для

1-й годовой зоны — 0.29 (доверительная вероятность 0.22), для 2-й — 0.31 (0.18), 3-й — 0.64 (<0.01), 4-й — 0.51 (<0.05), 5-й — 0.54 (<0.01). Таким образом, начиная с 3-й годовой зоны прослеживается умеренно положительная связь.

Это может свидетельствовать о том, что существенное ускорение темпа глобального потепления за последние десять лет оказало некоторое благоприятное влияние на рост анадырской нельмы. Один из возможных механизмов этого воздействия может заключаться в формировании лучших кормовых условий для рыб из-за более продолжительного вегетационного сезона в тёплые годы. Кроме того, увеличение температурного фона прямо или косвенно приводит к повышению успешности роста молоди лососей (Максименков, 2007; Заволокин и др., 2012) и сегов (Черешнев и др., 2001; Шестаков, 2017), являющихся излюбленной пищей нельмы, которая на 3-м году жизни (по достижении длины ~ 25 см) полностью переходит на хищничество.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2010–2022 гг. у анадырской нельмы отмечено существенное омоложение возрастного

состава нерестовой части популяции. Основу производителей (>75%) составили впервые созревающие рыбы. Также заметно сократилась доля крупных особей (>80.0 см) и продолжилась тенденция уменьшения средних размеров одно-возрастных рыб.

Длина и масса тела самок и самцов нельмы всех возрастных групп в 2010–2022 гг. немного увеличились по сравнению с предыдущим периодом, а возрастной состав сместился в сторону уменьшения доли старших рыб. В рассматриваемый период темп роста неполовозрелой нельмы повышался. Наибольшее увеличение приростов длины тела отмечено в 2015–2019 гг. на третьем и четвёртом годах жизни.

Анализ межгодовых приростов длины тела показал, что некоторая вариабельность темпа роста нельмы связана с численностью подходов стада кеты. Это подтверждает заключение о том, что одним из важнейших механизмов поддержания высоких продукционных показателей пресноводных рыб рек северо-востока России является утилизация в речных экосистемах аллохтонной органики, привносимой из океана лососями.

Аномально высокие температуры в северных широтных диапазонах Земли, наблюдавшиеся в последние десять лет периода исследований, оказали положительное влияние на рост анадырской нельмы. Вероятно, увеличение температурного фона приводит к формированию лучших кормовых условий для рыб из-за более продолжительного вегетационного сезона. Кроме того, в 2015–2022 гг. наблюдалось снижение возраста достижения половой зрелости нельмы, что, возможно, также является определённой реакцией на увеличение температурной аномалии.

На основании результатов проведённых в 2000–2022 гг. исследований биологических показателей рыб можно сделать вывод об устойчивом снижении численности стада анадырской нельмы. Наибольшее негативное влияние на популяционную структуру нельмы в современный период оказывает интенсивный неконтролируемый вылов местным населением производителей на путях миграции. В целях минимизации случаев браконьерства требуется совершенствование охранных мероприятий со стороны контролирующих органов. Для восстановления численности данного вида необходимо проведение мероприятий по искусственному воспроизводству.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарен С.И. Грунину (ИБПС ДВО РАН) за помощь в сборе материала и Е.В. Голубь (ЧукотНИО) за предоставленные данные по численности подходов анадырской кеты.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Научные исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН № 122041900012-6. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

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 (заключение № 1/2025 от 01.04.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 210 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 313 с.
- Заволокин А.В., Кулик В.В., Глебов И.И. и др. 2012. Динамика размеров, возраста и внутригодовых темпов роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в 1962–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 215–233.
- Красная книга Чукотского автономного округа. 2022. Т. 1. Животные. Н. Новгород: Тексотел, 224 с.
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Стэнфорд Д.А., Моррис М.Р. 2012. Особенности процессов рассеивания и деструкции трупов тихоокеанских лососей в речной системе. К вопросу о значении биогенов морского происхождения для функционирования экосистем лососевых рек Камчатки // Матер. XIII Междунар.

- науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 136–140.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 3–21.
- Максименков В.В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и прибрежье Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 278 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Юсупов Р.Р. и др. 2000. Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) бассейна реки Анадырь (Северо-Восток России) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 537–550.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. 2001. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 336 с.
- Шестаков А.В. 2005. Материалы по биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) среднего течения реки Анадырь // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 552–556.
- Шестаков А.В. 2010. Особенности роста камчатского хариуса *Thymallus arcticus mertensi* (Thymallidae) среднего течения р. Анадырь // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 63–69.
- Шестаков А.В. 2017. Биология обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum* (Coregonidae) реки Анадырь // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 182–189. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020217>
- Шестаков А.В., Грунин С.И. 2011. Современное состояние популяции нельмы среднего течения р. Анадырь // Вопр. рыболовства. Т. 12. № 4. С. 702–714.
- Шестаков А.В., Грунин С.И. 2012. Влияние величины подходов кеты на рост промысловых жилых рыб р. Анадырь (Чукотка) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 77–84.
- Шестаков А.В., Грунин С.И. 2015. Хозяйственное использование ресурсов жилых видов рыб среднего течения р. Анадырь (Чукотка) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 75–83.
- Шестаков А.В., Хохлов Ю.Н. 2012. Новые данные по биологии сига-востряка *Coregonus anaulorum* (Coregonidae) бассейна р. Анадырь // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 148–157.
- Штундюк Ю.В., Жарников С.И. 1986. Структура популяции нельмы реки Анадырь и состояние ее запасов // Тез. докл. XI Всесоюз. симп. “Биологические проблемы Севера”. Вып. 4. Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР. С. 69–70.
- Morice C.P., Kennedy J.J., Rayner N.A. et al. 2021. An updated assessment of near-surface temperature change from 1850: the HadCRUT5 data set // J. Geophys. Res.-Atmos. V. 126. № 3. Article e2019JD032361. <https://doi.org/10.1029/2019JD032361>
- Rantanen M., Karpechko A.Y., Lipponen A. et al. 2022. The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979 // Commun. Earth Environ. V. 3. Article 168. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00498-3>
- Smith T.M., Reynolds R.W., Peterson T.C., Lawrimore J. 2008. Improvements to NOAA’s historical merged land–ocean surface temperature analysis (1880–2006) // J. Climate. V 21. № 10. P. 2283–2296. <https://doi.org/10.1175/2007JCLI2100.1>

**CHANGES IN BIOLOGICAL CHARACTERISTICS
OF THE ANADYR NELMA *STENODUS NELMA* (SALMONIDAE)
IN 2000–2022**

A. V. Shestakov^{1, *}

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

**E-mail: a.v.shestakov@mail.ru*

Interannual variability in the age composition, body size, and growth rate of the spawning stock of the Anadyr nelma *Stenodus nelma* from 2000 to 2022 has been studied. The obtained data have been compared with the results of previous studies. The length and body weight of individuals in all age groups significantly decreased in the 2000s compared to 1972–1997, while the age composition shifted toward a higher proportion of younger individuals. One of the most important mechanisms maintaining high production rates of freshwater fish in the rivers of Russian Northeast is allochthonous organic matter introduced from the ocean by salmon (*Oncorhynchus*) and utilized in the river ecosystem. The abnormally high temperatures observed in northern latitudes over the past decade positively affect the growth of immature nelma. During the research period, a steady decline in the abundance of nelma spawning stock along with its juvenation, a reduction in the age range, and a predominance of first-time spawners, have been revealed.

Keywords: nelma, body length, body weight, age, growth rate, spawning stock, fishery, Anadyr River.

УДК 597.553.2.574.3.57.017.64

РОСТ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE) ОЗЁРНО-РЕЧНЫХ СИСТЕМ КРАЙНЕГО СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2026 г. Э. И. Бознак^{1, *}, В. И. Пономарев¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН — ИБ Коми НЦ УрО РАН,
Сыктывкар, Россия

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 04.04.2025 г.

После доработки 09.06.2025 г.

Принята к публикации 10.06.2025 г.

Приведены результаты сравнительного изучения группового роста сига *Coregonus lavaretus* популяций, населяющих озёра и реки восточноевропейских тундр, и полупроходного сига бассейна р. Печора. Показано, что обитающие в пресноводных системах особи по скорости роста, как правило, не уступают полупроходной форме сига. Максимально быстрый линейный и массовый рост отмечен у рыб, использующих для нагула небольшие пойменные водоёмы бассейна р. Нерута и мелководные озёра (оз. Лангутаты) или обитающих в озёрах с хорошо выраженной литоральной зоной (оз. Тэдинто). Чёткой связи темпа роста сига с основными климатическими показателями и средней биомассой бентоса не выявлено. Показано, что сиг водоёмов высоких широт в экстремальных климатических условиях и при низкой пищевой конкуренции способен достигать высокой скорости линейного и массового роста.

Ключевые слова: обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, линейно-массовый рост, озёра и реки, Большеземельская тундра, губы Печорского моря, дельта реки Печора.

DOI: 10.7868/S3034514626010077

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) — полиморфный циркумполярный вид, населяющий речные и озёрно-речные системы от Северной Атлантики до Аляски и Канады. В России он встречается в большинстве крупных и средних рек, многих озёрно-речных системах и эстуариях Северного Ледовитого океана (Атлас ..., 2003). На крайнем европейском северо-востоке России он образует сложную систему полупроходных (нагуливающих в опреснённых участках морей и солонатоводных озёрах) и пресноводных (речных, озёрно-речных и озёрных) популяций и субпопуляций (Сидоров, Решетников, 2014). В тундровой зоне сиг обитает в реках и озёрах, относящихся как к бассейну р. Печора, так и водосборам рек, напрямую впадающих в Баренцево и Карское моря (Друккер, 1927; Пробатов, 1934; Световидов, 1936; Сидо-

ров, 1974; Шубин, Сидоров, 1996; Богданов и др., 2004; Ponomarev, Loskutova, 2006). По данным Сидорова (1978), в восточной части Большеземельской тундры этот вид встречается в 90% озёр площадью более 1 км², являясь при этом важным промысловым объектом. В то же время в бассейне р. Море-Ю (центральная часть этой тундры) он отмечен только в одном из семи обследованных озёр (Пономарев, 2023).

Широкое распространение и довольно высокая пластичность обыкновенного сига позволяют рассматривать его в качестве удобного модельного объекта при исследовании механизмов адаптации рыб к различным условиям обитания. Одним из важнейших компонентов адаптивного потенциала животных является рост организма, представляющий собой результат его взаимо-

действия со всем комплексом факторов среды обитания (Мина, Клевезаль, 1976).

Рост сига, обитающего в арктической и субарктической зонах европейского северо-востока России, изучен явно неполно. Имеется лишь ограниченная информация о росте полупроходного сига р. Печора (Протопопов, 1983; Козьмин, 2016) и её отдельных притоков (Кучина, 1962; Соловкина, 1962; Туманов и др., 2013), а также сига, обитающего в ряде крупных озёрных систем Большеземельской тундры (Сидоров, 1974; Дворянкин, Тимофеев, 2007; Сидоров, Решетников, 2014) и некоторых пресных и солоноватоводных озёрах, расположенных на этой территории (Пономарев, 1996). При этом рост сига, населяющего водоёмы п-ова Канин и бассейны рек, самостоятельно впадающих в Баренцево и Карское моря, остаётся совершенно неисследованным.

Цель работы — проанализировать групповой линейный и массовый рост сига, обитающего в разнотипных водных системах крайнего северо-востока европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовали материалы, собранные с 1992 по 2024 гг. в ходе исследования рыбного населения озёр и рек Большеземельской и Малоземельской тундр, а также губ Печорского моря (рис. 1). Большая часть материалов (за исключением сборов из Коровинской губы) собрана в период нагула сига (лето—осень). В большинстве случаев рыб отлавливали с использованием порядков ставных жаберных сетей ячеей от 10–15 до 65–70 мм, за исключением оз. Ватъярты (применяли сети ячейёй 25–60 мм) и протоки Кудрин шар (ячейя 20–55 мм). Для ряда тундровых озёр на основе сетных уловов относительную численность сига оценивали по величине улова на единицу рыболовного усилия в час (экз/усилие в ч), т.е. среднему числу особей, попавших за 1 ч в ставную сеть длиной 30 м. Общий объём использованных в работе сборов сига составил 634 экз. (табл. 1).

У выловленных рыб измеряли массу (с точностью до 1 г) и длину тела по Смитту (*FL*)

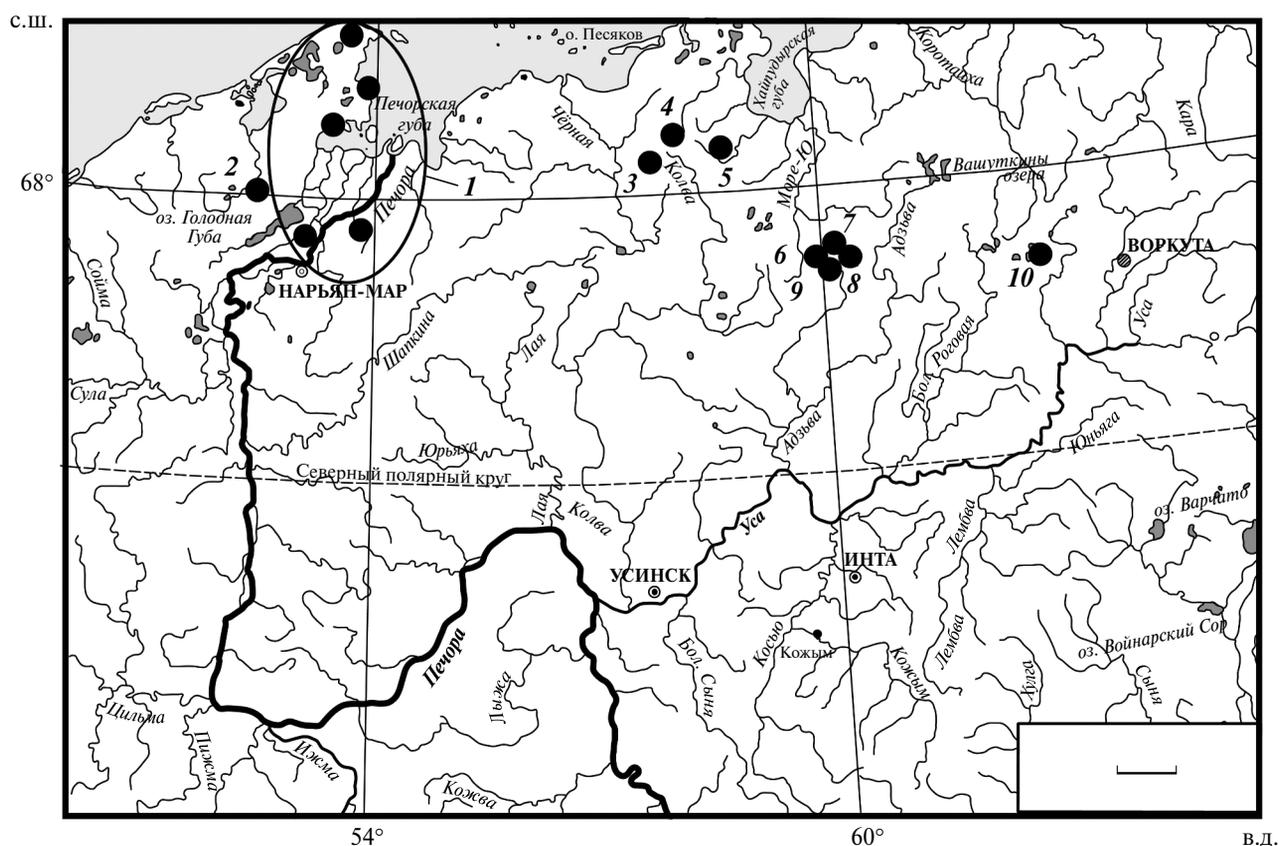


Рис. 1. Карта-схема района исследования: (●) — места сбора материала; водоёмы (здесь и на рис. 2, 3): 1 — Дельта р. Печора и губы Печорского моря, 2 — р. Нерута и пойменные озёра, 3 — оз. Тэдинто, 4 — оз. Большое Наульто, 5 — оз. Худяхаты, 6 — оз. Лангутаты, 7 — оз. Большие Сиднейты, 8 — оз. Ватъярты, 9 — оз. Хоседаты, 10 — оз. Большой Харбей. Масштаб: 40 км.

Таблица 1. Характеристика водоёмов, периоды исследований и число изученных особей сига *Coregonus lavaretus*

Номер выборки	Водный объект	Бассейн*	Период исследования	Число рыб, экз.
Полупроходные группировки				
1	Печорская губа	Баренцево море	04–07.07.1999	80
	Коровинская губа	То же	23.11.2009	40
	Оз. Кузнецкое	Р. Кузнецкая, Баренцево море	06–07.08.2003	34
	Р. Печора (прот. Кудрин шар)	Баренцево море	28.06–02.07.1997	20
	Р. Ортина и пойменные озёра	Р. Печора	28.06.1999	31
Жилые (пресноводные) группировки				
2	Р. Нерута и пойменные озёра	Баренцево море	09–12.07.2000	21
3	Оз. Тэдинто	Р. Тэдиньяха (1), р. Чёрная	05–07.09.2024	26
4	Оз. Большое Наульто	Р. Науляха, Баренцево море	04–09.08.1992	27
5	Оз. Худяхаты	Р. Худяхатывис (1), р. Седьяха	06–09.09.2023	37
6	Оз. Лангутаты	Р. Лангутатывис (4), р. Печора	08–09.2018, 2019	67
7	Оз. Большие Сиднейты	Р. Сябую (1), р. Море-Ю	07–09.09.2022	62
8	Оз. Ватьярты	Р. Адзьва (2), р. Печора	17–28.08.2001	67
9	Оз. Хоседаты	Р. Хоседаю (2), р. Печора	16–18.07.2000	51
10	Оз. Большой Харбей	Р. Сейда (2), р. Печора	07–08.1998, 1999	71

Примечание. * В скобках указан порядок притока по отношению к реке, впадающей в море.

(с точностью до 1 мм), определяли пол и стадию зрелости половых продуктов по шкале Сакун и Буцкой (1963). Пробы чешуи отбирали из первого–второго чешуйного ряда над боковой линией, под спинным плавником (Правдин, 1966; Сидоров, Решетников, 2014). Определение возраста и измерения чешуи осуществлял один оператор в проходящем свете под биноклем (увеличение 2×8). Обратные расчисления роста рыб выполняли по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). За границу годового кольца принимали внешний край зоны выклинивающихся склеритов (Решетников, 1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Для оценки скорости группового роста, используя результаты обратных расчислений для каждой особи, рассчитывали среднюю абсолютную (Сметанин, 2003) и удельную скорость линейного роста по формуле Шмальгаузена–Броди (Мина, Клевезаль, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ мест и сроков отловов позволил отнести выборки сига к разным экологическим группам. Выборки, отобранные на разных участках дельты р. Печора и Печорской и Коровинской губ Печорского моря, характеризуют полупроходную форму печорского сига, воспроизводящегося на вышерасположенных участках русла р. Печора и в её притоках. Наши материалы не позволили разделить сига на отдельные группировки, использующие для нереста разные участки Печорского бассейна, поэтому для анализа эти данные объединены в общую выборку.

Небольшая выборка, собранная в летний период в русле и пойменных водоёмах среднего течения р. Нерута, с большой вероятностью относится к самостоятельной группировке полупроходного сига, нагуливающегося как в пресных водоёмах этой озёрно-речной системы, так и в Колоколковой губе Баренцева моря.

Выборки из озёр Большеземельской тундры, по-видимому, представлены озёрными и озёрно-речными группировками.

Доля сига в составе сетных уловов сильно варьировала как на разных участках нагула полупроходной формы (3.0–62.0% всех выловленных рыб), так и в исследованных озёрно-речных системах, где сформировались жилые группировки этого вида рыб (1.5–73.0%). В озёрах в период нагула существенно различалась и относительная численность сига (0.02–0.40 экз/усилие в ч). В сетных уловах сиг обычно был представлен особями четырёх–семи возрастных групп. Длина тела рыб достигала 540 мм, масса — 2480 г, максимальный возраст составил 12+. Однако в сборах преобладали экземпляры в возрасте 4+ ... 6+, ~250–300 мм длиной и массой 200–400 г. Выборки сига из разных водоёмов заметно различались и по возрастной структуре, и по размерам одновозрастных рыб.

В сборах полупроходного сига максимальный возраст не превышал 10+. При этом старшие возрастные группы (9+ и 10+) были представлены единичными особями (соответственно 3 и 1 экз.). В уловах из р. Нерута максимальный возраст сига не превышал 5+ (1 экз.). В озёрных системах значительно чаще регистрировали старшевозрастных особей. Максимальный возраст отловленных рыб здесь достигал 12+, а суммарная доля рыб в возрасте 9+ ... 12+ часто превышала 10% (табл. 2). Различались и размеры одновозрастных особей. Полупроходной сиг, нагуливающийся в дельтовой части р. Печора и разных участках Печорского моря, в большинстве случаев незначительно опережал по длине тела рыб из озёрно-речных систем Большеземельской тундры (в возрасте 4+ и 5+ соответственно на 3–11 и 3–18% длины тела). Лишь в оз. Большое Наульто озёрный сиг (в возрасте 4+) заметно уступал по размерам полупроходным рыбам.

Однако в ряде случаев пресноводный сиг достигал значительно более крупных размеров. Так, рыбы в возрасте 5+, отловленные в озёрах Тэдинто и Лангутаты, превосходили одновозрастного печорского полупроходного сига по длине на 19–20%, по массе тела — на 87–108%. Крупные размеры характерны и для пяти-шестилетнего сига из русла и пойменных водоёмов р. Нерута (табл. 2). Очевидно, что причиной наблюдаемых различий могли быть как несовпадение сроков сбора материала и, соответственно, разная величина прироста

в последний год жизни, так и межгодовые изменения характера роста рыб. Тем не менее, полученные результаты демонстрируют способность пресноводной формы сига озёрно-речных систем Большеземельской тундры к быстрому линейному и массовому росту.

Неоднородность роста сига, обитающего в разных водоёмах, хорошо прослеживалась и при анализе результатов обратных расчётов, позволяющих нивелировать различия, вызванные разной продолжительностью периодов роста рыб в последний год жизни. Кривые, отражающие рост сига в большей части исследованных тундровых водоёмов, относящихся к разным речным бассейнам, образовали на графике довольно плотную группу. Внутри неё различие расчисленных длин к концу шестого года жизни не превышало 46 мм (18%) (рис. 2). Это обстоятельство, а также возможное влияние межгодовой вариации скорости роста (выборки из разных озёр собраны в разные годы) позволили использовать обобщённые данные по этой группе водоёмов при сравнении роста полупроходного и пресноводного сегов.

Однако сиг из оз. Тэдинто, а с шестого года жизни и рыбы из оз. Лангутаты заметно опережали по этому показателю особей из других исследованных озёр Большеземельской тундры. К концу восьмого года жизни такое различие достигало 25–35% длины тела. Быстрый линейный рост отмечен и у сига пойменно-речной системы р. Нерута (рис. 2).

Несмотря на различия расчётных значений длины тела на момент закладки первого годового кольца, быстрорастущие рыбы из оз. Тэдинто и пойменно-речной системы р. Нерута опережали рыб из других водоёмов по средней абсолютной скорости роста (со второго по четвёртый год жизни) на 31–96%. Отметим, что расчёты, проведённые для большего отрезка времени (со второго по шестой год жизни), продемонстрировали и хороший рост сига, отловленного в оз. Лангутаты. По величине этого показателя он, уступая рыбам из оз. Тэдинто и р. Нерута, заметно превосходил сегов из других исследованных озёр (табл. 3)

Удельная скорость линейного роста у сига во всех исследованных водоёмах закономерно снижалась по мере увеличения размеров тела. В большинстве выборок сига из тундровых водоёмов такое замедление роста имело сходный

Таблица 2. Длина и масса разновозрастных особей сига *Coregonus lavaretus* исследованных водоёмов

Водный объект	Возраст, лет											
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
	Длина тела по Смитту (FL), мм											
Губы Печорского моря и дельта р. Печора	187–209 197 (5)	247–328 276 ± 7 (14)	269–340 298 ± 2 (51)	289–375 332 ± 3 (56)	284–404 354 ± 4 (40)	321–396 358 ± 4 (27)	355–398 376 (9)	360–447 405 (3)	397 (1)			
Р. Неруга и пойменные озёра			315–358 332 ± 2 (20)	374 (1)								
Оз. Лангутагы				375–430 394 ± 6 (10)	350–452 411 ± 6 (22)	373–456 416 ± 7 (14)	392–471 429 (9)	445–487 470 (8)	388–540 475 (4)			
Оз. Хоседаты		212, 242 227 (2)	228–332 279 (4)	237–333 277 ± 6 (19)	340–386 358 (3)	305–401 371 ± 8 (12)	324–399 376 (4)	447 (1)	405, 424 415 (2)	373–408 396 (3)	363 (1)	
Оз. Тэди́нто			340–401 377 (4)	353–422 397 (7)	425, 439 432 (2)	462 (1)	465, 490 478 (2)	466–494 480 (3)	483–522 492 (5)	514 (1)		
Оз. Большое Наульго		197, 224 211 (2)	200–248 215 ± 3 (23)		343 (1)	315 (1)						
Оз. Худяхаты			229–296 266 (6)	266–320 292 ± 6 (10)	266–361 323 ± 7 (12)	340 (1)	315–390 351 (5)	402 (1)	432 (1)	401 (1)		
Оз. Большие Сиднейты	180–194 187 (4)	208–240 231 (5)	240–313 279 (6)	269–340 298 ± 6 (13)	288–342 319 ± 4 (11)	302–342 325 (5)	312–352 338 (6)	313–377 343 (7)	343–410 383 (5)			
Оз. Ватьярты		193–255 225 ± 5 (13)	270–300 287 (3)	250–375 316 ± 6 (24)	310–430 358 (4)	360 (1)		400–435 413 (3)	425–458 439 (3)			
Оз. Большой Харбей			233–295 270 ± 2 (32)	262–320 291 ± 3 (26)	269–350 301 ± 8 (12)	334 (1)						

Таблица 2. Окончание

Водный объект	Возраст, лет											
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Губы Печорского моря и дельта р. Печора	63–93 79 (5)	161–437 234 ± 20 (14)	189–511 296 ± 9 (51)	252–816 463 ± 17 (55)	295–1067 601 ± 22 (40)	433–851 611 ± 23 (27)	596–1023 733 (9)	632–1183 915 (3)	1142 (1)			
	Р. Неруга и пойменные озёра			476–810 613 ± 20 (20)	923 (1)							
Оз. Лангутаты				788–1416 965 ± 59 (11)	640–1496 1103 ± 52 (22)	817–1486 1151 ± 67 (14)	910–1766 1287 (9)	1331–1885 1581 (8)	905–2480 1721 (4)			
	Оз. Хоседаты	97, 168 133 (2)		130–517 315 (4)	184–503 291 ± 22 (19)	565–774 648 (3)	359–1052 766 ± 62 (11)	546–1092 826 (4)	1698 (1)	985, 1033 1009 (2)	764–987 907 (3)	670 (1)
Оз. Тэдинто				554–1165 767 (4)	547–1126 867 (8)	1096, 1105 1101 (2)	1589 (1)	1328, 1662 1495 (2)	1465–2033 1669 (3)	1503–1729 1600 (5)	1982 (1)	
	Оз. Большое Наульто	74, 114 94 (2)		77–170 109 ± 5 (23)		402 (1)	380 (1)					
Оз. Худяхаты				109–268 196 (6)	179–371 271 ± 20 (10)	197–547 379 ± 25 (12)	483 (1)	330–759 530 (5)	776 (1)	1062 (1)	720 (1)	
	Оз. Большие Сиднейты	57–72 65 (4)	95–156 136 (5)	156–418 280 (6)	213–490 334 ± 25 (13)	320–510 434 ± 17 (11)	378–447 418 (5)	454–616 539 (6)	433–725 552 (7)	558–950 788 (5)		
Оз. Ватъярты		81–185 128 ± 9 (13)		229–312 279 (3)	158–884 395 ± 30 (24)	387–720 464 ± 20 (16)	398–1144 628 (4)	591 (1)		782–997 863 (3)	1010–1345 1179 (3)	
	Оз. Большой Харбей			144–286 232 ± 8 (28)	234–381 294 ± 9 (24)	174–485 323 ± 28 (12)	485 (1)					

Примечание. Над чертой — пределы варьирования показателя; под чертой — среднее значение и его ошибка (значения ошибки приведены при объёме выборки ≥ 10 экз.). Здесь и в табл. 3: в скобках — число рыб, экз.

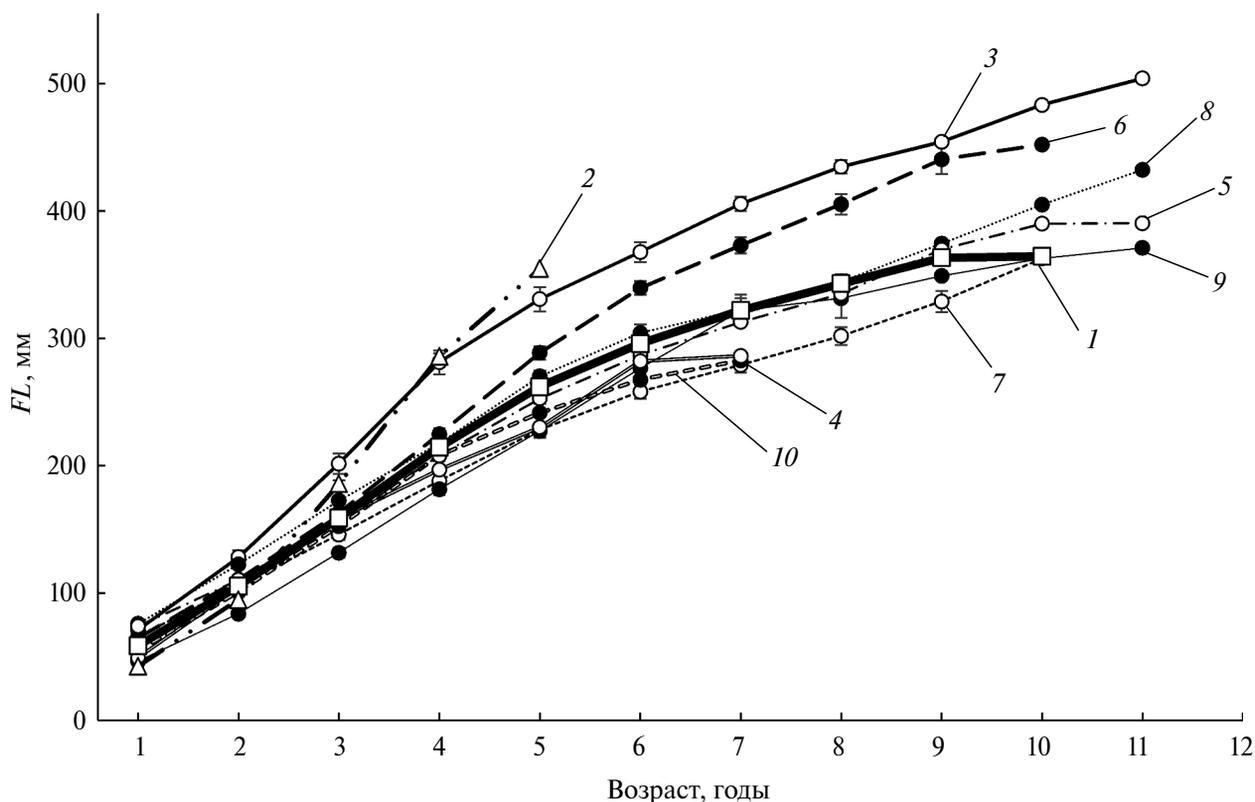


Рис. 2. Линейный рост сига *Coregonus lavaretus* исследованных водоёмов (расчисленные длины тела по Смитту (FL)); (□) — ошибка среднего значения.

Таблица 3. Расчётная длина тела по Смитту (FL) к концу первого года жизни и абсолютная скорость роста сига *Coregonus lavaretus* в исследованных водоёмах

Водный объект	FL , мм	Скорость роста, мм/год	
		со 2-го по 4-й год жизни	со 2-го по 6-й год жизни
Дельта р. Печора и губы Печорского моря	59 ± 1 (206)	52 ± 1 (187)	49 ± 1 (80)
Р. Нерута и пойменные озёра	42 ± 1 (21)	81 ± 1 (21)	
Оз. Тэдинто	71 ± 3 (26)	70 ± 2 (26)	60 ± 1 (14)
Оз. Лангутаты	65 ± 2 (67)	53 ± 1 (67)	55 ± 1 (57)
Оз. Хоседаты	46 ± 1 (51)	45 ± 1 (49)	46 ± 2 (26)
Оз. Большой Харбей	54 ± 1 (60)	51 ± 1 (60)	43 ± 2 (12)
Оз. Большое Наульто	50 ± 2 (27)	50 ± 1 (25)	45 (2)
Оз. Ватъярты	76 ± 1 (67)	48 ± 1 (54)	46 ± 1 (27)
Оз. Худяхаты	74 ± 2 (37)	45 ± 1 (37)	43 ± 1 (21)
Оз. Большие Сиднейты	66 ± 2 (62)	41 ± 1 (53)	40 ± 1 (34)

Примечание. Приведены средние значения и их ошибки.

характер и в целом происходило быстрее, чем у полупроходного сига. При этом для выборок, отличавшихся высокой абсолютной скоростью роста (р. Нерута, оз. Тэдинто и оз. Лангутаты), были характерны и высокие значения удельной скорости роста, а снижались они заметно медленнее (рис. 3).

Линейный рост сига по данным обратных расчислений в большинстве исследованных водоёмов (за исключением выборки из р. Нерута) хорошо описывался уравнением Берталанфи. Параметры данной модели, рассчитанные для выборок из разных тундровых озёр, существенно варьировали (табл. 4). Очевидно, что причи-

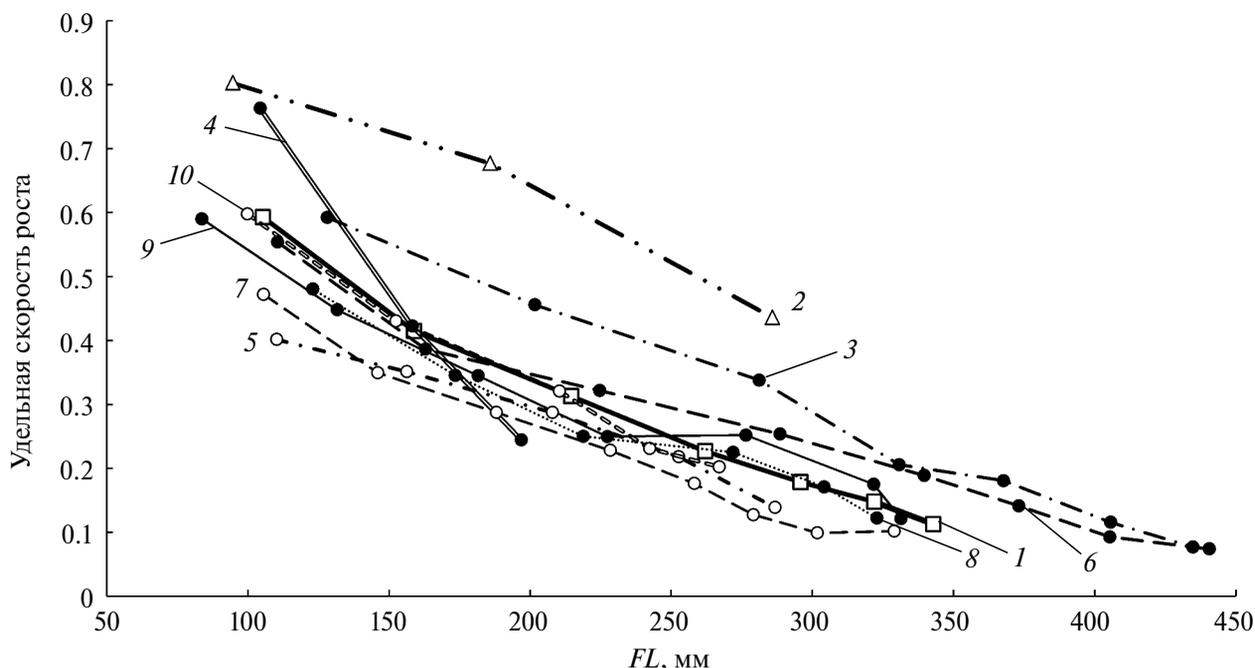


Рис. 3. Изменение удельной скорости линейного роста сига *Coregonus lavaretus* исследованных водоёмов в зависимости от длины тела по Смитту (FL).

Таблица 4. Параметры уравнения роста Берталанфи, описывающего линейный рост сига *Coregonus lavaretus* исследованных водоёмов

Водный объект	n	L_{∞} , мм	k	t_0	R^2
Дельта р. Печора и губы Печорского моря	206	506 ± 40	0.15 ± 0.02	0.29 ± 0.01	0.996
Оз. Ватъярты	67	609 ± 49	0.11 ± 0.02	-0.21 ± 0.18	0.996
Оз. Хоседаты	51	441 ± 35	0.18 ± 0.03	0.64 ± 0.23	0.981
Оз. Большой Харбей	60	405 ± 60	0.19 ± 0.05	0.32 ± 0.20	0.992
Оз. Большие Сиднейты	62	608 ± 68	0.09 ± 0.02	-0.30 ± 0.17	0.997
Оз. Худяхаты	37	658 ± 66	0.09 ± 0.01	-0.18 ± 0.10	0.994
Оз. Наульто	27	316 ± 27	0.27 ± 0.05	-0.35 ± 0.19	0.837
Обобщённые данные по вышеприведённым озёрам	304	559 ± 33	0.11 ± 0.01	0.04 ± 0.12	0.998
Оз. Лангутаты	67	734 ± 99	0.10 ± 0.02	0.30 ± 0.19	0.994
Оз. Тэдинто	26	624 ± 34	0.16 ± 0.02	0.35 ± 0.09	0.937

Примечание. n — число рыб, экз.; L_{∞} — асимптотическая длина тела по Смитту (FL), k — константа скорости роста; t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; R^2 — достоверность аппроксимации.

ной различий помимо условий нагула в разных озёрах могла быть и межгодовая вариация скорости роста. Расчёты, выполненные для обобщённых материалов из шести озёр, показали, что для жилой формы сига при близких значениях теоретической предельной длины тела (L_∞) в целом характерна более низкая скорость роста (скорость достижения асимптотической длины).

Отметим, что выборки быстрорастущего сига из озёр Тэдинто и Лангутаты, характеризовались и довольно высокими значениями L_∞ . Иными словами, в отдельных случаях сиг способен полнее реализовывать свой ростовой потенциал. Как правило, особи из выборок, для которых была отмечена высокая скорость линейного роста (р. Нерута, озёра Тэдинто и Лангутаты), опережали одновозрастных рыб из других водоёмов и по массе тела (табл. 2). Наблюдаемые различия могли быть вызваны как межгодовыми изменениями скорости роста, так и тем, что отлов рыб в ряде водоёмов проводили в разные сезоны года. Тем не менее, сравнение выборок, отобранных в близкие сроки (конец июня—середина июля 1999–2000 гг.), показало, что у пресноводного сига озёрно-речной системы р. Нерута по мере увеличения тела в длину масса нарастала быстрее, чем у полупроходного сига Печорской губы и особей оз. Хоседаты (рис. 4).

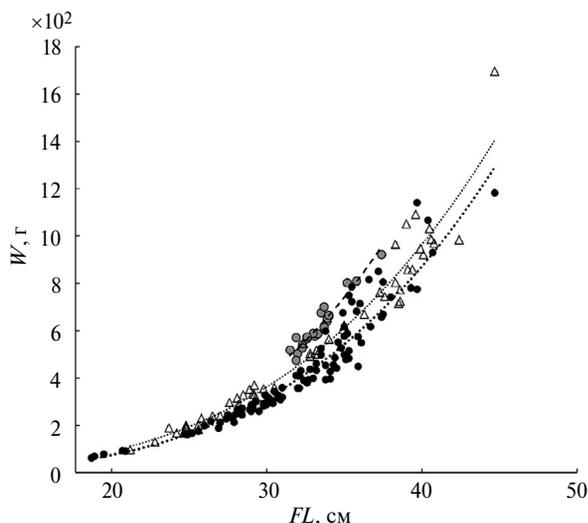


Рис. 4. Зависимость массы тела (W) сига *Coregonus lavaretus* от его длины по Смитту (FL) в середине периода нагула (июль): (Δ) — оз. Хоседаты, $W = 0.004FL^{3.40}$, $R^2 = 0.95$; (\bullet) — дельта р. Печора и губы Печорского моря, $W = 0.002FL^{3.54}$, $R^2 = 0.91$; (\bullet) — р. Нерута, $W = 0.0009FL^{3.82}$, $R^2 = 0.93$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты демонстрируют довольно быстрый рост сига, обитающего в тундровых озёрно-речных системах и в сопредельных акваториях. По темпу роста отловленные здесь рыбы почти не уступали речному сигу, населяющему уральские притоки р. Печора (Бознак, Пономарев, 2023).

При дальнейшем анализе полученных данных (собранных из разных водоёмов в разные годы) необходимо учитывать, что на его результаты могут повлиять межгодовая вариация скорости роста, вызванная изменениями условий нагула (Решетников, 1980), и присутствие в разновозрастных выборках разного количества особей, различающихся по индивидуальной скорости роста и относящихся к разным поколениям.

В целом озёрная форма сига тундровых озёр, как правило, уступает по скорости роста полупроходным рыбам, нагуливающимся в дельте р. Печора и губах Печорского моря. Однако в некоторых случаях у пресноводного сига может отмечаться и чрезвычайно быстрое увеличение размеров тела. Так, самый быстрый рост мы отметили у рыб, отловленных в небольших придаточных водоёмах р. Нерута (бассейн Колоколковой губы Баренцева моря) и оз. Тэдинто (бассейн р. Чёрная), лишь незначительно уступали им по этому показателю рыбы, отловленные в неглубоком оз. Лангутаты (бассейн р. Уса). Не менее быстрый линейный рост был ранее описан у рыб, отловленных в мелководном оз. Проточное, относящемся к бассейну р. Малая Уса (Полярный Урал) (Бознак, Пономарев, 2023). Отметим, что эти водоёмы относятся к разным речным бассейнам и расположены на значительном удалении друг от друга.

С другой стороны, заметно может различаться и рост сига, отловленного в близкорасположенных озёрах. Так для сига оз. Лангутаты характерен довольно быстрый темп роста, тогда как для рыб, обитающих в оз. Большие Сиднейты (расстояние между озёрами <20 км), — замедленный. Различие между рыбами из этих озёр по длине тела, расчисленной на момент закладки шестого годового кольца, может достигать 80 мм (30% длины тела). Сходная ситуация наблюдается и в относительно близко расположенных озёрах Тэдинто и Худяхаты. Отметим, что материалы в каждой паре озёр были собраны в близкие сроки (начало сентября), но с разницей в два–три года.

Известно, что на характере роста рыб могут сказываться географическое положение водоёма (и, следовательно, климатические условия) (Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980; Дгебуадзе, 2001), состояние кормовой базы, степень эвтрофикации и продуктивность водоёма (Thomas, Eckmann, 2007; Hayden et al., 2013; Lorenz et al., 2019), интенсивность промысловой нагрузки и плотность популяции (Healey, 1980; Mayr, 2001; Nusslé et al., 2008).

Исследованные нами водоёмы расположены преимущественно в тундровой зоне. Средне-голетняя температура воздуха, определяющая продолжительность вегетационного периода, варьирует в данном районе от -3.7°C (в нижнем течении р. Печора) до -6.2°C (в районе оз. Большой Харбей), продолжительность бесснежного периода здесь составляет 136–146 сут (<https://ucc.gispsu.ru>). При этом не наблюдается статистически значимой ($p < 0.05$) корреляции по Спирмену между этими параметрами и длиной рыб к моменту закладки первого годового кольца, а также средней абсолютной скоростью и удельной скоростью линейного роста сига, рассчитанных для разных периодов до наступления половозрелости (второй–четвёртый годы жизни) и после массового созревания сига (второй–шестой годы жизни).

Имеющаяся информация о средних значениях биомассы бентоса даёт весьма приблизительное представление о продуктивности исследованных водоёмов. В целом озёра Большеземельской тундры являются довольно высококормными. При этом бентос в таких озёрных системах характеризуется высокой мозаичностью распределения, а его количественные характеристики сильно различаются между участками даже одного биотопа. Так, в литоральной зоне оз. Большой Харбей (при средней биомассе бентоса 4.0 г/м^2) на разных типах грунтов значения этого показателя варьируют от 0.2 до 18.6 г/м^2 , в сублиторали — 0.07 – 11.7 , в профундали — 0.5 – 4.9 , в придаточных водоёмах — 4.8 – 17.7 г/м^2 (Батурина и др., 2014). В системе Вашуткиных озёр биомасса бентоса на отдельных биотопах крупных водоёмов может достигать 60.0 (при средних значениях 1.3 – 30.0 г/м^2), в малых озёрах — 103.0 (Зверева, 1966), а в оз. Ватъярты превышать 80.0 г/м^2 (собственные данные). Указанные значения близки к таковым, наблюдавшимся в восточной части Печорской губы Баренцева моря (Дгебуадзе П. и др., 2021), в которой нагуливаются полупроходные сиговые рыбы (Новоселов, Студенов, 2014).

В качестве факторов, определяющих высокую продуктивность ряда озёр Большеземельской тундры, рассматривают высокую проточность и сильное ветровое перемешивание воды, препятствующие установлению температурной, газовой и гидрохимической стратификации водных масс (Болотов и др., 2014). Важным интразональным фактором может являться приток в водоёмы минерализованных подземных вод (Зверева, 1970). В итоге даже близко расположенные водоёмы могут сильно различаться по степени развития бентоса (Зверева, 1966), что хорошо согласуется с отмеченными в нашей работе значительными различиями темпа роста сегов, обитающих в разных тундровых озёрах.

Следует отметить, что температурный оптимум для роста большинства сиговых рыб расположен в диапазоне 14 – 18°C (Jobling, 1981; Edsall, 1999; Григорьев, Седова, 2008; Сборник ..., 2012). Близкими значениями характеризуются и температуры, избираемые этими рыбами в ходе экспериментов (Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 2013). При низких температурах воды (3 – 6°C) длина тела у сига увеличивается крайне медленно, а вблизи 0°C , несмотря на потребление пищи, рост прекращается (Siikavuorio et al., 2010), однако при субоптимальных температурах (10°C) отмечали интенсивный рост в условиях круглосуточного освещения и избытка пищи (Siikavuorio et al., 2012). Эффективность усвоения пищи при низкой температуре достигается путём реализации температурных и нутритивных адаптаций ферментных систем пищеварительного тракта (Пономарев, 1991, 1995). В результате даже при незначительном повышении температуры воды активность этих ферментов нелинейно увеличивается и влечёт за собой соответствующие изменения интенсивности усвоения доступной пищи. То есть, в условиях относительно быстро прогреваемых небольших придаточных пойменных водоёмов или мелководных озёр, связанных с реками, а также в водоёмах с хорошо развитой и обширной литоралью сиг полнее реализует свой потенциал роста. По нашим наблюдениям, именно в таких водоёмах (пойменные озёра р. Нерута, озёра Лангутаты и Тэдинто) у сига наблюдалось быстрое увеличение длины и массы тела.

На росте сига исследованных водоёмов может сказываться и разная интенсивность внутривидовой и межвидовой конкуренции в питании. Так, в озёрах Лангутаты и Тэдинто, сборы из которых были представлены быстрорастущими особями,

относительная численность сига по данным осенних (конец августа—начало сентября) сетных уловов не превышала 0.03 экз/усилие в ч, что значительно ниже, чем в оз. Ватъярты (0.22), оз. Худяхаты (0.27) и оз. Большие Сиднейты (0.40). При этом межвидовая конкуренция в питании сига и других рыб-бентофагов во всех исследованных озёрах, по-видимому, невысока. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) в уловах из этих водоёмов составляет не более 7% (до 0.08 экз/усилие в ч). Лишь в озёрах Тэдинто и Большие Сиднейты в уловах заметную роль (соответственно 22 и 17%) играл ёрш *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), способный конкурировать с молодью сига за кормовые ресурсы (Ророва et al., 1998). Другие обитающие здесь виды рыб по типу питания относятся к эврифагам (пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) или хищникам (щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате наших исследований существенно расширена информация о росте сига водных объектов восточноевропейских тундр, дельты р. Печора и заливов Печорского моря. Установлено, что сиг водоёмов субарктической зоны при наличии довольно богатой кормовой базы и (или) низкой пищевой конкуренции даже в суровых климатических условиях способен демонстрировать быстрый рост. При этом рыбы, обитающие в пресноводных системах, по скорости роста часто не уступают полупроходной форме сига, использующей для нагула солоноватоводные озёра и различные участки Печорского моря. В мелководных озёрах и водоёмах с выраженной и обширной литоралью сиг полнее реализует свой ростовой потенциал, заметно опережая по длине и массе тела не только особей из глубоководных озёр, но и полупроходного сига. В условиях протекающего ухудшения состояния популяций большинства видов сиговых рыб (Захаров и др., 2008; Новоселов, Студенов, 2014; Сидоров, Решетников, 2014) группировки, характеризующиеся быстрым ростом особей, можно рассматривать в качестве перспективных донорских популяций сига при планировании и реализации работ, направленных на искусственное воспроизводство и товарное выращивание вида в условиях северных водоёмов. Полученные в работе результаты указывают

на необходимость дальнейших исследований (прежде всего популяционно-генетических, поведенческих и физиологических), направленных на изучение механизмов адаптации этого вида рыб к разнообразным (в том числе экстремальным) условиям обитания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по теме “Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бо-реальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды” № 125013101229-9.

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) Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (заключение № 4/2025 от 02.04.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Щанов В.М. 2014. Структура и распределение зообентоса озёр Харбейской системы // Журн. СФУ. Сер. Биология. Т. 7. № 4. С. 332–356.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л. и др. 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 167 с.
- Бознак Э.И., Пономарев В.И. 2023. Рост сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) уральских притоков реки Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 1. С. 39–49.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223010022>
- Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Аксенова О.В. и др. 2014. Моллюски в зообентосе реликтовых озёр с аномально высокой биологической продуктивностью на вос-

- токе Европейской Субарктики // Биология внутр. вод. № 1. С. 65–75.
<https://doi.org/10.7868/S0320965214010045>
- Голованов В.К. 2013. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 286–314.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>
- Григорьев С.С., Седова Н.А. 2008. Индустриальное рыбобоводство. Ч. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ, 186 с.
- Дворянкин Г.А., Тимофеев В.И. 2007. Ихтиофауна Вашуткиных озёр и перспективы её рационального использования // Матер. отчет. сессии Север. филиала ПИНРО по итогам науч.-исслед. работ 2003–2004 гг. Архангельск: Изд-во СевПИНРО. С. 95–103.
- Дгебуадзе П.Ю., Басин А.Б., Чикина М.В. и др. 2021. Трансформация донных сообществ Печорской губы и возможное вымирание популяции *Portlandia aestivaliorum* в типовом местообитании // Океанология. Т. 61. № 6. С. 969–976.
<https://doi.org/10.31857/S0030157421060058>
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 313 с.
- Друккер Г.Ф. 1927. Рыбный промысел Большеземельской тундры // Тр. Ин-та по изучению Севера. Вып. 38. С. 5–21.
- Захаров А.Б., Пономарев В.И., Таскаев А.И. 2008. Рыбные ресурсы крупных речных систем европейской части Арктики России и перспективы развития рыбного хозяйства // Север: арктический вектор социально-экологических исследований. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 329–349.
- Зверева О.С. 1966. Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озёр // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озёр Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 112–136.
- Зверева О.С. 1970. Проблемы зональности и интразональности в лимнологии Крайнего Севера // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. С. 244–248.
- Козьмин А.К. 2016. Биология и состояние запасов сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) (отряд — Лососеобразные, семейство — Сиговые) в реке Печоре // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 2 (10). С. 27–38.
- Кучина Е.С. 1962. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 176–211.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. 2014. Динамика современного состояния сиговых рыб в бассейне р. Печора // Тр. ВНИРО. Т. 151. С. 141–150.
- Пономарев В.И. 1991. Влияние температуры на общую амилолитическую активность слизистой кишечника у некоторых видов рыб бассейна р. Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 31. № 2. С. 292–299.
- Пономарев В.И. 1995. Влияние температуры на активность протеолитических ферментов желудочно-кишечного тракта у рыб Севера // Экология. № 1. С. 86–89.
- Пономарев В.И. 1996. Некоторые популяционные характеристики рыб разнотипных озёр северной части Большеземельской тундры // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга природных экосистем в условиях Севера. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 139–151.
- Пономарев В.И. 2023. Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря) // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 6 (64). С. 37–46.
<https://doi.org/10.19110/1994-5655-2023-6-37-46>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М.: Изд-во ВНИРО, 164 с.
- Протопопов Н.К. 1983. Морфологическая характеристика и структура популяций сига-пыжьяна реки Печоры // Биология и промысел рыб в разнотипных водоёмах Северо-Запада. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 103–127.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучения половых циклов рыб. М.: Рыб. хоз-во, 36 с.
- Сборник методических рекомендаций по индустриальному выращиванию сиговых рыб для целей воспроизводства и товарной аквакультуры. 2012. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 288 с.
- Световидов А.Н. 1936. Сиг рек Кары и Сибири (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 4. № 2. С. 389–424.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П. 1978. Рыбы // Флора и фауна водоёмов Европейского Севера. Л.: Наука. С. 78–83.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоёмов европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Сметанин М.М. 2003. Статистические методы в экологии рыб. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 176 с.

- Соловкина Л.Н.* 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 88–135.
- Туманов М.Д., Воробьев Д.С., Мартынов В.Г.* 2013. Сиговые рыбы нижнего течения реки Усы в условиях техногенного загрязнения. Томск: Изд-во ТГУ, 204 с.
- Чугунова Н.И.* 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шубин Ю.П., Сидоров Г.П.* 1996. Рыбохозяйственная характеристика некоторых озёр северной части Большеземельской тундры // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 152–160.
- Cherry D.S., Cairns J. Jr.* 1982. Biological monitoring. Pt. V. Preference and avoidance studies // Water Res. V. 16. № 3. P. 263–301.
[https://doi.org/10.1016/0043-1354\(82\)90189-0](https://doi.org/10.1016/0043-1354(82)90189-0)
- Edsall T.A.* 1999. The growth–temperature relation of juvenile lake whitefish // Trans. Am. Fish. Soc. V. 128. № 5. P. 962–964.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1999\)128<0962:TGTROJ>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1999)128<0962:TGTROJ>2.0.CO;2)
- Hayden B., Harrod C., Kahilainen K.K.* 2013. The effects of winter ice cover on the trophic ecology of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in subarctic lakes // Ecol. Freshw. Fish. V. 22. № 2. P. 192–201.
<https://doi.org/10.1111/eff.12014>
- Healey M.C.* 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 2. P. 255–267.
<https://doi.org/10.1139/f80-033>
- Jobling M.* 1981. Temperature tolerance and the final preferendum — rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish Biol. V. 19. № 4. P. 439–455.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05847.x>
- Lorenz P., Trommer G., Stibor H.* 2019. Impacts of increasing nitrogen: phosphorus ratios on zooplankton community composition and whitefish (*Coregonus macrophthalmus*) growth in a pre-alpine lake // Freshwater Biol. V. 64. № 6. P. 1210–1225.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13296>
- Mayr C.* 2001. The influence of population density on growth of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in four prealpine lakes // Limnologica. V. 31. № 1. P. 53–60.
[https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(01\)80049-9](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(01)80049-9)
- Nusslé S., Bornand C.N., Wedekind C.* 2008. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate // Evol. Appl. V. 2. № 2. P. 200–208.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00054.x>
- Ponomarev V., Loskutova O.* 2006. Diversity of zoobenthos and fish communities of lakes in the Kara Sea basin // Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. V. 29. № 4. P. 1715–1718.
<https://doi.org/10.1080/03680770.2006.11902980>
- Popova O.A., Reshetnikov Y.S., Kiyashko V.I. et al.* 1998. Ruffe from the former USSR: variability within the largest part of its natural range // J. Great Lakes Res. V. 24. № 2. P. 263–284.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(98\)70818-4](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(98)70818-4)
- Siikavuopio S.I., Knudsen R., Amundsen P.-A.* 2010. Growth and mortality of Arctic charr and European whitefish reared at low temperatures // Hydrobiologia. V. 650. P. 255–263.
<https://doi.org/10.1007/s10750-010-0192-0>
- Siikavuopio S.I., Knudsen R., Amundsen P.-A., Sæther B.S.* 2012. Growth performance of European whitefish [*Coregonus lavaretus* (L.)] under a constant light and temperature regime // Aquac. Res. V. 43. № 11. P. 1592–1598.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.02963.x>
- Thomas G., Eckmann R.* 2007. The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth — The Lake Constance example revisited // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 64. № 3. P. 402–410.
<https://doi.org/10.1139/f07-019>

GROWTH OF THE EUROPEAN WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE) IN LAKE-RIVER SYSTEMS OF THE EXTREME NORTHEAST OF EUROPEAN RUSSIA**E. I. Boznak^{1,*} and V. I. Ponomarev¹**¹*Institute of Biology, Komy Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syvtyvkar, Russia***E-mail: boznak@ib.komisc.ru*

The paper presents the results of a comparative analysis of the group growth in residential populations of the European whitefish *Coregonus lavaretus* inhabiting lakes and rivers of the East European tundras, and semi-anadromous whitefish feeding in the Pechora River basin and associated brackish water bodies. Populations in freshwater systems demonstrate growth rates comparable to those of semi-anadromous whitefish. The maximum linear and weight growth rates were observed in fish feeding in small floodplain water bodies of the Neruta River basin and shallow lakes (e.g., Lake Langutaty), or inhabiting lakes with a well-pronounced littoral zone (e.g., Lake Tedinto). For lake-dwelling whitefish, a significant negative correlation (Spearman's $\rho = -0.90$; $p = 0.017$) was identified between relative abundance and mean absolute growth rate during the period preceding the age of mass sexual maturation. No clear relationship was found between the whitefish growth rates and primary climatic parameters or average benthos biomass. It is shown that whitefish of high-latitude water bodies is able to achieve a high rate of linear and weight growth in extreme climatic conditions and with low food competition.

Keywords: European whitefish *Coregonus lavaretus*, lakes and rivers, Bolshezemelskaya tundra, Pechora Sea bays, Pechora River delta, linear and weight growth.

УДК 597.552.3.575.22

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТИХООКЕАНСКОЙ ЗУБАСТОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS DENTEX* (OSMERIDAE) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ ДНК

© 2026 г. А. В. Семенова^{1, 2, *}, Г. В. Фукс³, В. С. Шерстков³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

³Северный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск, Россия

*E-mail: seman2000@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.02.2025 г.

После доработки 07.05.2025 г.

Принята к публикации 20.05.2025 г.

Представлены результаты исследования генетического разнообразия тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* бассейнов Белого, юго-восточной части Баренцева и Карского морей по девяти микросателлитным локусам. Степень генетической дифференциации *O. dentex* на рассмотренной части ареала вида статистически существенно значима. Наиболее выраженная генетическая дивергенция выявлена между выборками из внутренних районов Белого моря как между собой, так и по сравнению с остальными выборками вида. Современная популяционно-генетическая структура *O. dentex* европейского северо-востока России представлена системой генетически обособленных популяций почти в каждой исследованной локальности и в общем виде соответствует модели подразделённой популяции.

Ключевые слова: популяционно-генетическая структура, микросателлиты, тихоокеанская зубастая корюшка *Osmerus dentex*, Белое море, Баренцево море, Карское море.

DOI: 10.7868/S3034514626010085

Тихоокеанская зубастая корюшка *Osmerus dentex* Steindachner and Kner, 1870 (Nellbring, 1989) — проходная рыба семейства корюшковых (Osmeridae), широко распространена в эстуариях и прибрежных водах арктического побережья морей от Белого до Берингова и по азиатскому побережью Тихого океана от Берингова пролива до Кореи и Северной Японии (Клюканов, 1975; Черешнев и др., 2002; Kottelat, Freyhof, 2007). На европейской части ареала *O. dentex* наиболее многочисленна в юго-восточной части Баренцева моря, отмечена здесь во всех районах и проливах, является одним из основных видов промысла (Семущин и др., 2011; Безбородов, Фукс, 2023).

Водные гидробионты, обитающие в арктической зоне, и прежде всего рыбы, представляют собой уникальный источник природных ресурсов, особенно для нашей страны, имеющей наибольшую протяжённость арктического шельфа (Макоедов, Кожемяко, 2007; Арктическое пространство ..., 2016; Корельский, 2016). На фоне глобальных климатических изменений и масштабных антропогенных воздействий изучение, сохранение и рациональное использование биоразнообразия является приоритетным направлением современных научных исследований. Особое значение исследования генетического разнообразия природных популяций Арктики как основы для сохранения природных

генофондов приобретают в настоящее время, когда происходят значительные изменения климата, которые в арктической зоне сказываются на биоте в больших масштабах, чем в природных зонах низких широт (Алтухов, 2004; Чернов, 2004; Цатуров, Клепиков, 2012).

Osmerus dentex Европейской Арктики обитает на краю своего естественного ареала в условиях жёсткого воздействия факторов внешней среды. В границах своего распространения вид характеризуется высокой морфоэкологической изменчивостью. На основе темпов роста и созревания, меристических и пластических признаков, местообитаний выделяют несколько локальных групп или даже географических рас: кандалакшскую, онежскую, двинскую, чёшскую, обскую и другие. (Кирпичников, 1935; Амстиславский, 1965; Алтухов, Ерастова, 1974). Ранее исследователи отдельно выделяли беломорскую корюшку *O. eperlanus dentex natio dvinensis*, распространённую от Белого моря на восток до р. Печора и юго-западного побережья арх. Новая Земля (Берг, 1948). Эти популяции представляют собой уникальные единицы биоразнообразия, значительная изменчивость и экологическая пластичность которых обеспечивает им устойчивое существование в пространстве и во времени в суровых условиях Арктики. *Osmerus dentex* Арктического региона в полной мере можно определить как один из наиболее перспективных видов в качестве модельного для изучения генетической структуры, лежащей в основе фенотипического разнообразия и экологической адаптации рыб. Кроме того, лучшее понимание структуры популяции рассматриваемого вида добавит ключевые научные знания для обеспечения устойчивого рыболовства этого ценного промыслового вида.

Исследованиям генетической изменчивости *O. dentex* Белого моря и Тихого океана посвящён ряд статей (Сендек и др., 2005; Ковпак и др., 2011; Скурихина и др., 2015; Skurikhina et al., 2018; Семенова и др., 2019а, 2019б, 2023; Semenova et al., 2021). В этих публикациях приведены оценки генетического разнообразия и дифференциации отдельных популяций по аллозимам, микросателлитным локусам ядерной ДНК и некоторым фрагментам митохондриальной ДНК (мтДНК). Результаты исследований *O. dentex* тихоокеанского ареала позволили получить данные о современном состоянии генофонда, пространственной дифференциации вида, а также возможных механизмах и закономер-

ностях микроэволюционных процессов в связи с историко-геологическими событиями и под воздействием современных факторов окружающей среды. Информация о популяционно-генетической структуре *O. dentex*, обитающей вдоль арктического побережья России, почти отсутствует. Для разработки программы мониторинга и стратегии сохранения вида необходимы генетические данные из максимально возможного числа популяций в пределах видового ареала (Алтухов, 2004; Животовский, 2013).

Цель нашего исследования — изучить популяционно-генетическую структуру и дифференциацию *O. dentex* по микросателлитным (STR) локусам ядерной ДНК на европейском северо-востоке России — в бассейнах Белого, юго-восточной части Баренцева и Карского морей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал, районы сбора проб

Материал собран ставными ловушками в бассейнах Белого, Баренцева и Карского морей в 2022 и 2024 гг. в рамках исследований Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Обозначения выборок и их географическая локализация представлены в табл. 1 и на рис. 1. К сравнительному анализу привлекли ранее опубликованные (Семенова и др., 2019б; Semenova et al., 2021) данные по изменчивости *O. dentex* из нескольких локальностей Белого и бассейна Карского морей.

Методика генетического анализа

Методики выделения и параметры амплификации ДНК, анализа продуктов полимеразной цепной реакции при изучении STR-локусов приведены в работе Семеновой с соавторами (2019а), в которой также опубликованы основные характеристики исследованных маркеров.

Статистический анализ

В программе Micro-Checker 2.2.3 данные тестировали на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004). Популяционно-генетическая статистика (число аллелей (A); аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки (A_R); наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности (H_E , H_O), оценки различий аллельных и генотипических частот по критерию χ^2 получена с использованием программ

Таблица 1. Данные об исследованных выборках тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex*

№	Выборка	Локальность	Период сбора проб (месяц, год)	Географическое положение	Координаты		Объём выборки, экз.
					с.ш.	в.д.	
1	KRN*	Никольская губа**	06.2016	Белое море, Кандалакшский залив	66°33'49"	32°57'16"	21
2	KRS*	Прол. Великая Салма	07.2015	То же	66°33'14"	33°06'48"	44
3	ONG	Губа Нюхча	05.2024	Белое море, Онежский залив	63°59'02"	36°17'46"	48
4	DVI*	Р. Северная Двина	12.2018	Белое море, Двинской залив, губа Сухое море	64°50'21"	40°22'38"	48
5	MEZ*	Устье р. Мезень	12.2016	Белое море, Мезенский залив	66°04'03"	44°06'00"	42
6	SHN	Р. Шойна	03.2022	Белое море, Воронка, п-ов Канин	67°54'27"	44°17'04"	40
7	CHP	Р. Пеша	02.2022	Баренцево море, Чёшская губа	66°54'30"	47°32'43"	40
8	KRT	Р. Коротаиха	03.2022	Баренцево море, Хайпудырская губа	68°53'12"	60°59'00"	53
9	KAR	Р. Кара	03.2022	Карское море, Карская губа	69°16'18"	64°58'37"	22
10	TAZ*	Тазовская губа	09.2018	Карское море, Обская губа	69°05'02"	76°16'01"	32

Примечание. * Данные здесь и в табл. 2 приведены по: Семенова и др., 2019б; Semenova et al., 2021. ** Неофициальное название крупного залива на юге Ругозерской губы.

GDA 1.0 (Lewis, Zaykin, 2001), GENEPOP 4.7 (Rousset, 2008), FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001). Уровни общей и попарной дифференциации популяций оценивали на основании индексов F_{ST} — показателя различий в аллельных частотах (Weir, Cockerham, 1984) и R_{ST} , который учитывает различия в размерах микросателлитных аллелей (Slatkin, 1995). Для попарных сравнений различий A_R и H_E между выборками применяли U -критерий Манна-Уитни (Лакин, 1990). Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с использованием процедуры Бонферрони (Rice, 1989). Значимость F_{ST} оценивали в программном пакете Arlequin 3.11 с использованием 10000 пермутаций (Excoffier et al., 2005). Также в этой программе исследовали внутривидовую, межвидовую и межгрупповую изменчивость *O. dentex* с применением иерархического анализа молекулярной дисперсии (AMOVA).

В программе MSA 4.05 (Dieringer, Schlötterer, 2003) рассчитывали генетические дистанции Нея (D_N) (Nei et al., 1983), а также бутстреп-матрицы этих дистанций (100 псевдореplik),

по которым методом “ближайшего соседа” (neighbour-joining — NJ) (Saitou, Nei, 1987) построили дерево в программе PHYLIP 3.6 (Felsenstein, 2005). Графическое изображение дендрограммы получили в программе TreeView 1.6.6. (Page, 1996). Визуализацию матриц попарных F_{ST} и D_N проводили в программе STATISTICA 6.0 (“StatSoft”, США) методом главных компонент.

Для определения относительного вклада дрейфа генов (F_{ST}) и мутаций (R_{ST}) проверяли гипотезу об отсутствии вклада пошагового мутационного процесса в формирование генетической дифференциации *O. dentex*, т.е. $F_{ST} = R_{ST}$, с использованием аллельного пермутационного теста (1000 пермутаций) в программе SPAGeDi 1.2 (Hardy, Vekemans, 2002).

Значимость корреляции генетических ($F_{ST}/(1 - F_{ST})$) и географических (по кратчайшему водному пути, км) расстояний между группировками проверяли с применением теста Мантела в программе IBD 1.52 (Bohonak, 2002). Также определяли коэффициент корреляции r

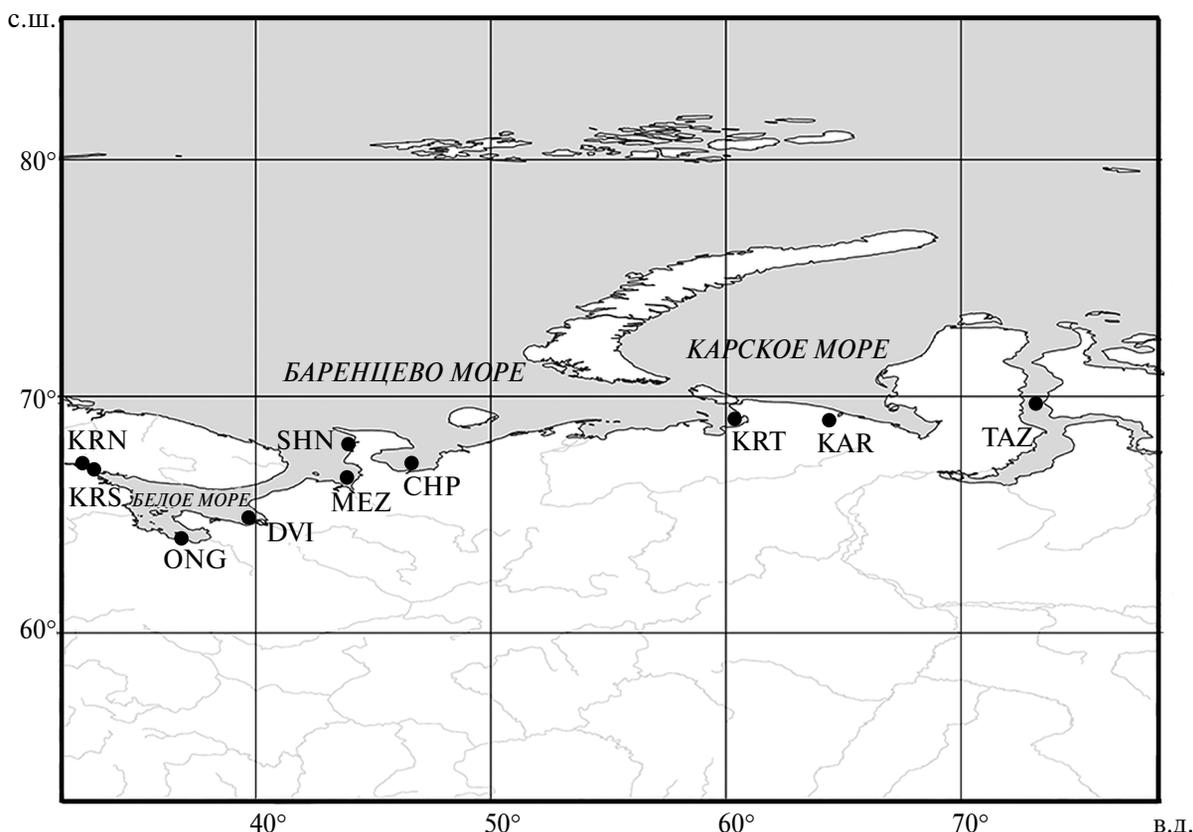


Рис. 1. Места сбора (●) выборок тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в исследованных областях Белого, Баренцева и Карского морей. Выборки: KRN — Никольская губа, KRS — прол. Великая Салма, ONG — губа Ньюча, DVI — р. Северная Двина, MEZ — р. Мезень, SHN — р. Шойна, CHP — р. Пеша, KRT — р. Коротайха, KAR — р. Кара, TAZ — Тазовская губа.

для выявления связи между географическими расстояниями и дистанциями Нея (D_A) в программе STATISTICA 6.0.

Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса (Rannala, Mountain, 1997) в программе STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). Использовали модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, с 10^5 первоначальными (впоследствии обрезанными) и 10^6 МСМС (цепь Маркова по методу Монте-Карло) итерациями, для K (число кластеров) от 1 до 10, по 10 повторов для каждой величины K . Для оценки наиболее вероятного числа кластеров применяли метод ΔK (Evanno et al., 2005) с использованием интернет-ресурса STRUCTURE HARVESTER (Earl, vonHoldt, 2012). Визуализацию разбиений по кластерам проводили в сервисе CLUMPAK (Korelman et al., 2015). Поскольку STRUCTURE выявляет только основную структуру данных (Evanno et al., 2005), последующий анализ,

проведённый для первоначально идентифицированных кластеров, может потенциально продемонстрировать более сложную генетическую структуру внутри этих кластеров. Для выявления более детальной дифференциации использовали процедуру иерархического анализа STRUCTURE, как описано в работах (Vähä et al., 2007; Olafsson et al., 2014).

Для оценки возможного влияния демографических изменений (снижения эффективной численности, так называемое “горлышко бутылки”) на генетическое разнообразие в популяциях *O. dentex* использовали программу BOTTLENECK 1.2.02 со стандартными параметрами. (Piry et al., 1999). Тестировали гипотезу об избытке гетерозиготности, поскольку в популяции, недавно прошедшей через фазу низкой численности, гетерозиготность, ожидаемая при равновесии Харди–Вайнберга (H_E), превышает гетерозиготность, ожидаемую в популяции, которая достигла равновесия мутации и дрейфа

(Luikart et al., 1998). 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). Указанные авторы отмечают, что среднее значение $M < 0.68$ свидетельствует с высокой долей вероятности о недавнем “горлышке бутылки” в популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные по изменчивости в выборках *O. dentex* по каждому исследованному локусу представлены в табл. 2. При проведении генетического анализа возможных ошибок генотипирования не обнаружено. Присутствие нуль-аллелей вероятно в выборке р. Шойна в локусе *MGPL-Omo9*. При этом наличие этих аллелей не приводит к значительному нарушению равновесного распределения генотипов, поскольку наблюдаемые распределения в этой, а также во всех остальных выборках соответствовали теоретическим распределениям Харди–Вайнберга.

Сравнительный анализ генетической изменчивости показал, что средние оценки ожидаемой гетерозиготности (H_E) и аллельного разнообразия (A_R) в отдельных локальностях бассейнов Белого, Баренцева и Карского морей варьировали соответственно от 0.403 и 3.2 (прол. Великая Салма) до 0.557 и 4.5 (Тазовская губа) (табл. 3). При попарном сравнении выборок не выявлено различий по показателям аллельного разнообразия, однако по оценкам ожидаемой гетерозиготности обнаружены статистически значимые различия ($p = 0.024$) между выборками из прол. Великая Салма и Тазовской губы.

Тестирование в программе BOTTLENECK не выявило прохождения *O. dentex* фазы низкой численности в недавнем прошлом ($0.987 < p < 0.999$). Также возможность этого события не подтверждена по оценке M , которая варьировала от 0.73 в выборках из прол. Великая Салма, Никольской губы и р. Коротайха до 0.86 в выборках из р. Пеша и Тазовской губы.

Генетическая гетерогенность *O. dentex* хорошо выражена. Выявлены существенные различия между выборками по всей совокупности локусов ($\chi^2 < 286.96$, $df = 18$, $p < 0.001$) и по каждому локусу отдельно ($\chi^2 < 31.88$, $df = 2$, $p < 0.001$). Попарные сравнения выборок по частотам аллелей и генотипов в 43 из 45 сравнений показывают значимые различия ($p < 0.001$) между парами исследо-

ванных локальностей. Не различаются ($p > 0.05$) только выборки особей Кандалакшского залива из прол. Великая Салма и Никольской губы, а также выборки из рек Коротайха и Кара.

Сравнение выборок с использованием индекса общей генетической дифференциации (F_{ST}) выявило статистически значимые различия: $F_{ST} = 0.082$ с 95%-ным доверительным бутстреп-интервалом ($CI_{95\%}$) 0.048–0.119. Индивидуальные локуспецифичные индексы изменялись от 0.021 (*MGPL-Omo9*) до 0.220 (*MGPL-Omo15*) и достигали значимого уровня по каждому локусу ($CI_{95\%}$ положительный во всех случаях). Генетическая дифференциация *O. dentex* по R_{ST} была также значима: $R_{ST} = 0.096$, $CI_{95\%}$ 0.039–0.103. Значения F_{ST} и R_{ST} не различались ($p = 0.36$), поэтому дальнейшее обсуждение генетической структуры проведено только по F_{ST} .

Межвыборочные значения F_{ST} варьировали от 0.001 до 0.192 и не различались только между выборками из Кандалакшского залива и в паре р. Коротайха–р. Кара как без проведения коррекции Бонферрони, так и после неё (табл. 4). В целом можно отметить более низкие значения попарных F_{ST} при сравнении выборок *O. dentex* в пределах бассейнов Баренцева и Карского морей по сравнению с оценками дифференциации рыб внутренних районов Белого моря.

В целом наибольшие значения F_{ST} в большинстве пар сравнения демонстрируют выборки из наиболее удалённых между собой локальностей — Кандалакшского залива Белого моря и Тазовской губы Карского моря. Сходные закономерности наблюдаются при попарном сравнении выборок по генетическим дистанциям Нея. Наименьшие значения D_A показаны между выборками, различия между которыми статистически незначимы по частотам аллелей/генотипов и по F_{ST} (табл. 4).

Результаты анализа с помощью метода главных компонент на основе матриц попарных сравнений индексов F_{ST} и D_A (табл. 4) представлены на рис. 2. Расположение выборок *O. dentex* на диаграммах во многом сходно. По первой главной компоненте выборки из трёх внутренних заливов Белого моря отдалены от всех остальных. Выборки из р. Мезень и р. Шойна локализованы в пространстве ближе к выборкам из Баренцева моря, чем к беломорским. Вторая главная компонента отделяет выборки Тазовской губы и в меньшей степени р. Шойна от выборок из бассейнов Баренцева и Карского

Таблица 2. Оценки генетической изменчивости девяти микросателлитных локусов в выборках тихоокеанской зубастой корюшки *Osmeterus dentex*

Лocus	Оцен-ка	Выборка										
		KRN*	KRS*	ONG	DVI*	MEZ*	SHN	CHP	KRT	KAR	TAZ*	
MGPL-Ото1	n	21	44	48	46	42	40	40	53	22	31	
	A/A _R	4/4.0	5/4.2	7/4.4	9/7.4	5/4.0	5/4.7	7/6.2	4/3.6	4/3.9	7/6.3	
	H _F /H _O	0.565/0.714	0.627/0.642	0.547/0.708	0.630/0.608	0.602/0.707	0.648/0.625	0.665/0.650	0.443/0.433	0.459/0.454	0.617/0.645	
MGPL-Ото2	n	21	43	48	45	42	35	33	53	22	22	
	A/A _R	2/2.0	2/2.0	3/2.6	6/4.6	6/4.7	4/3.5	3/3.0	4/3.6	3/3.0	3/3.0	
	H _F /H _O	0.284/0.238	0.225/0.209	0.138/0.145	0.246/0.222	0.449/0.523	0.236/0.257	0.318/0.363	0.272/0.283	0.172/0.181	0.478/0.500	
MGPL-Ото3	n	21	42	48	45	42	38	37	53	22	32	
	A/A _R	4/4.0	5/3.5	6/4.8	6/4.5	5/4.5	5/4.0	6/5.1	4/3.9	3/3.0	5/4.5	
	H _F /H _O	0.391/0.476	0.369/0.380	0.532/0.541	0.247/0.222	0.469/0.523	0.530/0.684	0.635/0.702	0.548/0.547	0.524/0.636	0.564/0.531	
MGPL-Ото4	n	21	42	48	45	42	40	40	53	22	31	
	A/A _R	6/6.0	5/4.6	6/5.6	6/5.9	4/3.9	3/2.9	4/3.7	7/5.9	7/6.9	6/5.8	
	H _F /H _O	0.627/0.666	0.538/0.531	0.742/0.770	0.656/0.711	0.557/0.651	0.352/0.325	0.537/0.550	0.719/0.660	0.737/0.772	0.734/0.709	
MGPL-Ото5	n	21	42	48	47	36	40	40	53	22	31	
	A/A _R	5/5.0	5/4.8	6/5.0	8/6.8	7/6.9	7/6.3	7/6.5	7/6.9	8/7.9	7/6.8	
	H _F /H _O	0.586/0.476	0.543/0.476	0.651/0.750	0.717/0.745	0.791/0.916	0.763/0.775	0.778/0.725	0.830/0.849	0.794/0.818	0.801/0.838	
MGPL-Ото9	n	21	42	48	45	42	40	39	53	22	31	
	A/A _R	2/2.0	3/2.5	3/2.9	3/2.8	5/4.8	5/4.2	4/3.5	4/3.9	4/3.9	4/3.9	
	H _F /H _O	0.470/0.523	0.448/0.452	0.407/0.479	0.477/0.289	0.440/0.381	0.462/0.275	0.598/0.487	0.632/0.547	0.557/0.454	0.481/0.355	
MGPL-Ото15	n	21	42	47	47	42	40	40	53	22	31	
	A/A _R	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0	2/2.0	3/2.5	3/2.5	2/1.9	2/2.0	3/3.0	
	H _F /H _O	0.371/0.285	0.441/0.404	0.505/0.595	0.312/0.382	0.402/0.500	0.243/0.225	0.421/0.425	0.217/0.169	0.383/0.409	0.658/0.774	
MGPL-Ото16	n	21	41	48	43	42	40	40	53	22	32	
	A/A _R	3/3.0	5/3.5	5/4.1	6/4.7	5/4.6	5/4.4	6/5.0	4/3.6	3/3.0	5/4.5	
	H _F /H _O	0.354/0.428	0.389/0.414	0.529/0.604	0.276/0.232	0.487/0.595	0.536/0.625	0.622/0.725	0.525/0.528	0.540/0.590	0.585/0.468	
Тра119	n	21	42	48	48	41	40	40	53	22	32	
	A/A _R	2/2.0	2/1.7	2/1.9	3/2.7	3/2.8	2/1.9	2/2.0	2/1.9	2/2.0	3/2.5	
	H _F /H _O	0.047/0.047	0.047/0.047	0.080/0.083	0.272/0.270	0.341/0.365	0.096/0.050	0.414/0.325	0.156/0.169	0.088/0.090	0.091/0.093	

Примечание. Статистически значимые после коррекции Бонферрони отклонения от равновесия Харди-Вайнберга не обнаружены. Здесь и в табл. 3: n — число особей, экз.; A — число аллелей; A_R — аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки; H_F — ожидаемая гетерозиготность, H_O — наблюдаемая гетерозиготность. Здесь и в табл. 3, 4: обозначения и характеристики выборки см. в табл. 1.

Таблица 3. Средние оценки генетической изменчивости в выборках тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* бассейнов Белого, Баренцева и Карского морей

Оценка	Выборка									
	KRN	KRS	ONG	DVI	MEZ	SHN	CHP	KRT	KAR	TAZ
n	21	42	47.9	45.6	41.1	39.2	38.7	53	22	30.3
A	3.3	3.7	4.4	5.4	4.6	4.2	4.6	4.2	4.0	4.7
A_R	3.3	3.2	3.7	4.4	4.2	3.8	4.2	4.0	4.0	4.5
H_E	0.411	0.403	0.459	0.426	0.504	0.427	0.554	0.482	0.473	0.557
H_O	0.428	0.400	0.519	0.409	0.586	0.424	0.550	0.465	0.489	0.546

Таблица 4. Генетическая дифференциация по микросателлитным локусам между выборками тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* при их попарном сравнении по индексам F_{ST} (под диагональю) и дистанциям Нея (D_j) (над диагональю)

Выборка	KRN	KRS	ONG	DVI	MEZ	SHN	CHP	KRT	KAR	TAZ
KRN		0.013	0.028	0.083	0.079	0.109	0.090	0.071	0.082	0.095
KRS	0.001		0.031	0.059	0.078	0.102	0.102	0.072	0.080	0.085
ONG	0.038	0.036		0.063	0.049	0.059	0.051	0.030	0.036	0.064
DVI	0.136	0.138	0.078		0.054	0.065	0.092	0.058	0.068	0.076
MEZ	0.106	0.099	0.052	0.054		0.059	0.036	0.034	0.061	0.084
SHN	0.192	0.185	0.122	0.088	0.041		0.044	0.018	0.016	0.050
CHP	0.113	0.111	0.072	0.087	0.016	0.034		0.026	0.048	0.059
KRT	0.138	0.127	0.080	0.088	0.036	0.042	0.021		0.015	0.047
KAR	0.124	0.116	0.070	0.092	0.036	0.026	0.016	0.001	0.051	0.049
TAZ	0.148	0.151	0.108	0.155	0.079	0.074	0.060	0.072	0.051	

Примечание. Полуширным шрифтом выделены значения F_{ST} , при которых различия между выборками статистически незначимы; дистанции Нея рассчитаны по: Nei et al., 1983.

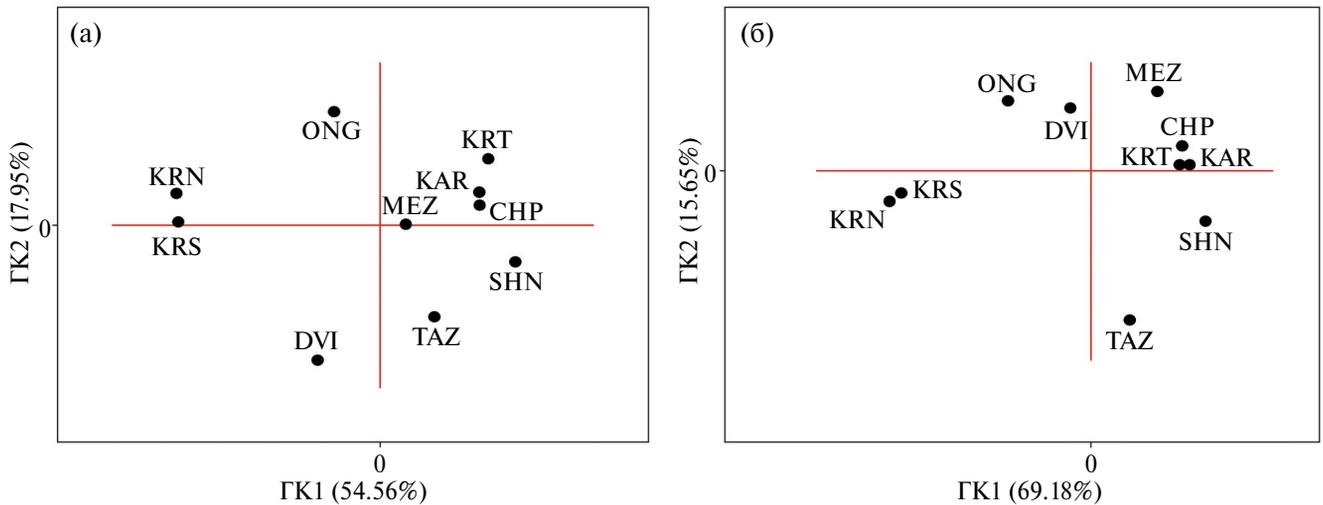


Рис. 2. Диаграмма выборок тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в пространстве главных компонент (ГК) на основе матрицы попарных дистанций Нея (D_A) (по: Nei et al., 1983) (а) и индексов генетической дифференциации (F_{ST}) (б) по микросателлитным локусам. Для ГК в скобках приведена доля в общей изменчивости. Здесь и на рис. 3–4: обозначения, характеристики и места сбора выборок см. в табл. 1 и на рис. 1.

морей. Среди *O. dentex* внутренних районов Белого моря вторая главная компонента дифференцирует выборки из Двинского залива от остальных беломорских (по D_A) или представителей Двинского и Онежского заливов от выборок из Кандалакшского залива (по F_{ST}).

Представление результатов дифференциации на основании попарных D_A в виде бескорневого NJ-дерева в целом демонстрирует соответствие генетических различий выборок их географической удалённости (коэффициент корреляции генетических (D_A) и географических расстояний статистически значим, $r = 0.342$, $p = 0.021$) (рис. 3). Выборки по методу “ближайшего соседа” присоединяются последовательно от самых удалённых выборок из Кандалакшского залива в направлении от юго-запада на северо-восток вдоль побережья. Исключение составляет выборка из р. Пеша, объединённая с выборкой из Тазовской губы, однако эта кластеризация не имеет высокого уровня бутстреп-поддержки. На филограмме надёжно отделены друг от друга выборки из внутренних районов Белого моря, уровень бутстреп-поддержки узлов составляет от 95 до 100%. Выборка из р. Мезень занимает промежуточное положение между группой выборок из внутренних районов Белого моря, с одной стороны, и выборками из р. Шойна и бассейнов Баренцева и Карского морей — с другой. Взаимное расположение выборок из рек бассейна юго-восточной части Баренцева моря и из бассейна Карского моря не имеет

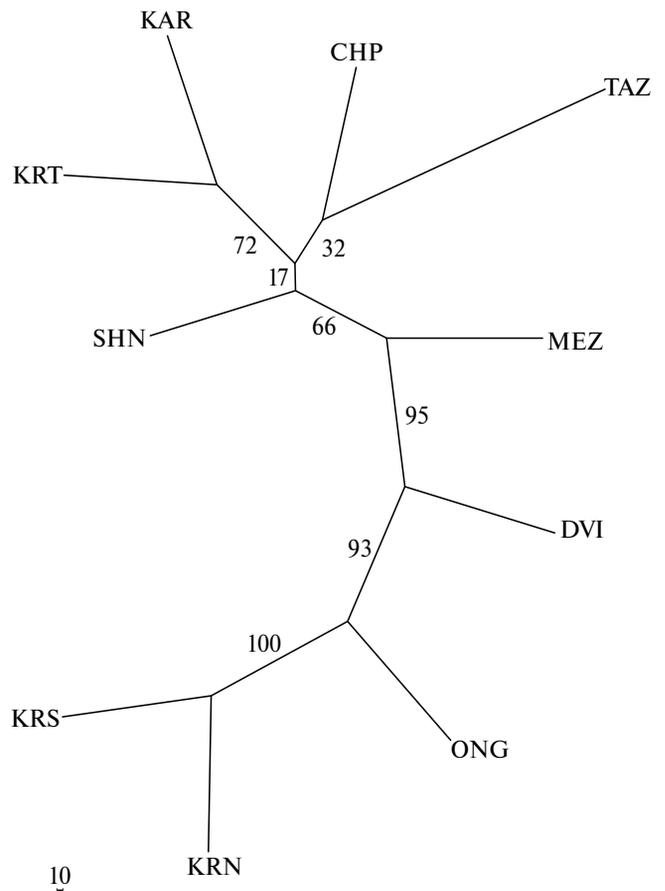


Рис. 3. Дендрограмма, построенная с применением метода “ближайшего соседа” (NJ) по генетическим дистанциям Нея (D_A) (по: Nei et al., 1983). Оценки бутстреп-поддержки указаны на ветвях. Шкала: генетические дистанции.

высокой бутстреп-поддержки, за исключением объединения пары р. Коротайха–р. Кара (72%).

Статистически значимая корреляция между генетическими и географическими расстояниями на исследуемом ареале показана также с использованием индекса: $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ (Тест Мантелла, $r = 0.410$, $p = 0.025$).

Результат кластеризации в программе STRUCTURE демонстрирует наиболее вероятное число кластеров (K) по оценкам $\Delta K - 2$ (рис. 4). К первому кластеру относятся выборки из Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов Белого моря, ко второму — все остальные. Дальнейшую оценку генетической неод-

нородности провели в пределах выявленных кластеров. Второй раунд анализа показал, что в состав первого кластера входят три генетически обособленные группы — Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов, во втором кластере обнаружена дифференциация выборки из Тазовской губы Карского моря от всех остальных. Третий и четвёртый раунды анализа, проведённые для выборок из р. Мезень, р. Шойна (Белое море), бассейна Баренцева моря и р. Кара (Карское море), последовательно выявили обособленность каждой из них, за исключением пары выборок из рек Коротайха и Кара. Таким образом, структура *O. dentex* исследованного ареала представлена восемью кластерами:

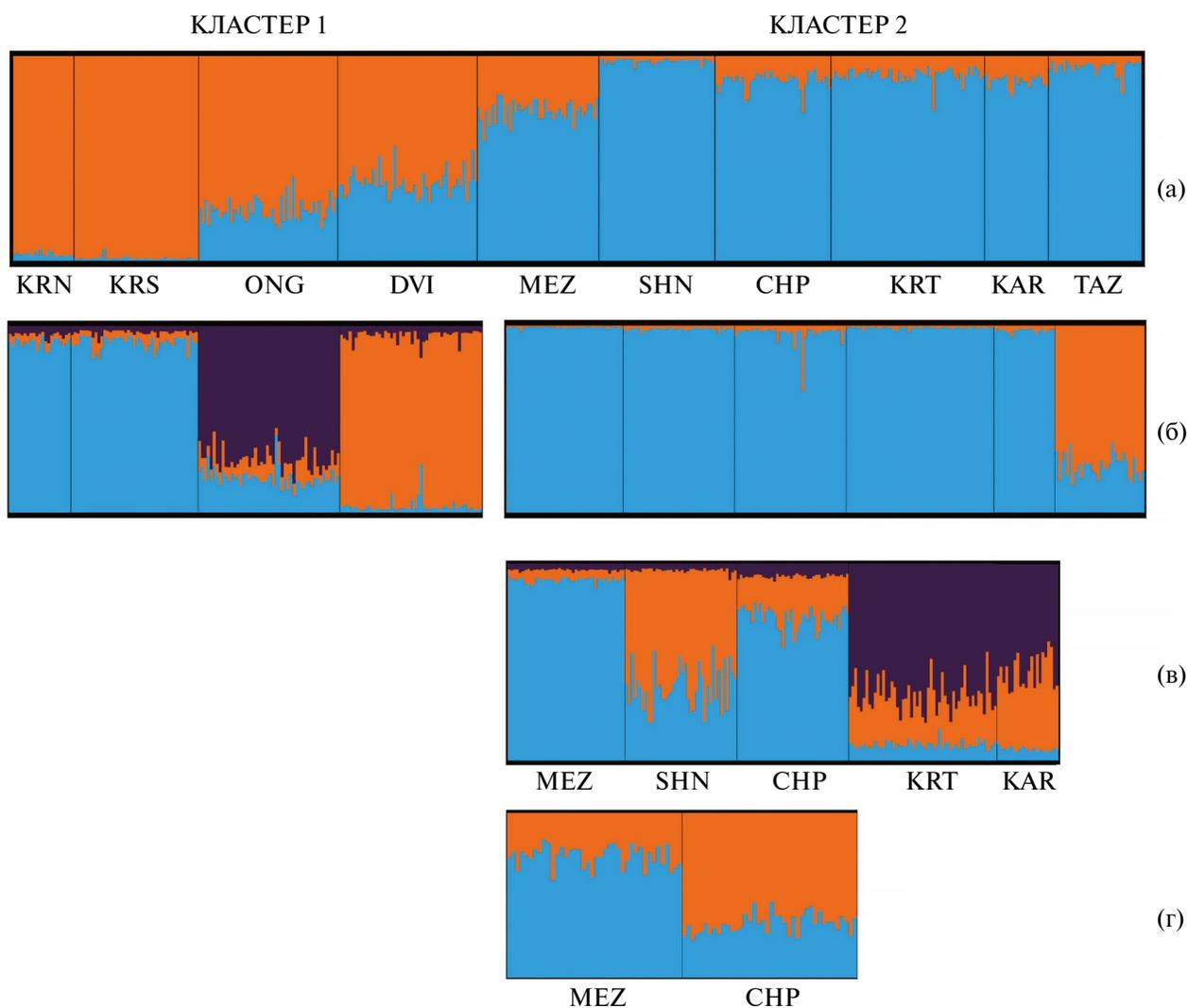


Рис. 4. Результаты кластерного анализа выборок тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в программе STRUCTURE. Разные цвета соответствуют разным кластерам и отображают вероятность принадлежности к ним особей: а — первый раунд кластеризации, число кластеров (K) равно 2; б — второй раунд кластеризации, $K = 3$ в пределах первого кластера и $K = 2$ в пределах второго кластера; в — третий раунд кластеризации, $K = 3$; г — четвёртый раунд кластеризации, $K = 2$.

1) Кандалакшский залив; 2) р. Нюхча, Онежский залив; 3) р. Северная Двина, Двинский залив; 4) р. Мезень, Мезенский залив; 5) р. Шойна, п-ов Канин; 6) р. Пеша, бассейн Баренцева моря; 7) р. Коротайха, бассейн Баренцева моря и р. Кара, бассейн Карского моря; 8) Тазовская губа Карского моря.

Иерархический анализ AMOVA проводили в нескольких вариантах с учётом данных различий частот аллелей, NJ-кластеризации, факторного анализа методом главных компонент и анализа методом Байеса (табл. 5). Анализ изменчивости всей совокупности выборок, предполагающий отсутствие чёткой иерархии среди *O. dentex* (первый вариант), показал, что доля внутривнутрипопуляционной генетической дисперсии составляет 91.8%, а межпопуляционной 8.2%. При выполнении дальнейших расчётов предполагали наличие иерархии. Во втором варианте AMOVA учитывали наличие двух основных групп исследованного вида согласно основному анализу STRUCTURE — группу выборок из внутренних районов Белого моря и группу выборок из бассейнов Баренцева и Карского морей, в состав которой включали выборки из р. Мезень и р. Шойна. Третий вариант проводили, предполагая наличие семи региональных групп согласно основным ветвям NJ-кластеризации по D_A . Первые четыре группы представлены выборками *O. dentex* из каждого залива Белого моря — Кандалакшского, Онежского, Двинского и Мезенского. Пятая — выборкой из р. Шойна, шестая — выборками из рек Коротайха и Кара и седьмая — выборками

из Тазовской губы и р. Пеша. В четвёртом варианте учитывали кластеризацию иерархического анализа STRUCTURE, генетические различия в аллельных частотах и F_{ST} , при которых отдельно обособлена выборка из Тазовской губы, т.е. наличие восьми региональных групп.

В итоге основная доля генетического разнообразия *O. dentex* была заключена внутри выборок и составляла 89.57–91.46% в зависимости от варианта анализа. Значения F_{ST} варьировали от 0.058 до 0.104. Среди всех рассчитанных вариантов иерархии наиболее предпочтительным выглядит четвёртый — с выделением восьми групп, так как согласно ему различия среди выборок внутри групп минимальны и статистически незначимы ($p = 0.818$), а большая часть изменчивости сосредоточена внутри популяции и среди групп. Во всех остальных случаях полученные значения F -статистик были существенно значимы ($p < 0.01–0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе генетической изменчивости микросателлитных локусов *O. dentex* на исследованном ареале прослеживается тенденция увеличения оценок аллельного разнообразия и гетерозиготности в направлении с юго-запада на северо-восток. Наименьшие значения этих показателей отмечены в выборках из внутренних районов Белого моря — Кандалакшском залива, а наибольшие — из Тазовской губы Карского моря (табл. 3). Сравнительные показатели генетического разнообразия по данным анализа ми-

Таблица 5. Результаты иерархического анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) у тихоокеанской зубастой корюшки *Osmerus dentex* Белого, Баренцева и Карского морей

Вариант	Группы (G): выборки (1–10)	Компонент дисперсии, %			F_{CT}	F_{SC}	F_{ST}
		среди групп	среди выборок внутри групп	внутри выборок			
I	G1: 1–10		8.20	91.80			0.082**
II	G1: 1–4; G2: 5–10	5.11	5.32	89.57	0.051*	0.056**	0.104**
III	G1: 1, 2; G2: 3; G3: 4; G4: 5; G5: 6; G6: 8, 9; G7: 7, 10	5.85	2.70	91.45	0.085*	0.028**	0.058**
IV	G1: 1, 2; G2: 3; G3: 4; G4: 5; G5: 6; G6: 7; G7: 8, 9; G8: 10	8.97	–0.43	91.46	0.086**	–0.0048	0.089**

Примечание. Нумерацию выборок см. в таблице 1; F_{CT} , F_{SC} , F_{ST} — индексы генетической дифференциации (F -статистики) соответственно среди групп, среди выборок внутри групп и среди особой внутри выборок; F -статистика значима при p : * < 0.01 , ** < 0.001 .

кросателлитных локусов *O. dentex* европейского северо-востока России в среднем меньше, чем в бассейне Тихого океана. При использовании одинакового набора STR-локусов средние оценки аллельного разнообразия представителей вида из Белого, Баренцева и Карского морей варьируют в пределах 3.2–4.5, а ожидаемой гетерозиготности — от 0.403 до 0.557 (табл. 3). В Беринговом, Охотском и Японском морях A_R составляет 6.4–6.7, H_E — 0.539–0.553 (Семенова и др., 2019а, 2023). Снижение молекулярного разнообразия *O. dentex* Арктического региона по сравнению с тихоокеанским показано и на основе изменчивости мтДНК (Скурихина и др., 2015; Skurikhina et al., 2018). Причинами наблюдаемых закономерностей предполагают уменьшение эффективной численности популяции вида в процессе послеледниковой колонизации им арктических морей, которая осуществлялась из бассейна Тихого океана на восток вдоль арктического побережья, а также демографические процессы, связанные с обитанием на краю видового ареала (Андрияшев, 1939; Гладенков, Гладенков, 2004; Семенова и др., 2019б; Skurikhina et al., 2018).

Однако свидетельств о прохождении популяциями *O. dentex* фазы низкой численности, по нашим данным, нет, поскольку не выявлено ни “горлышка бутылки” (по данным программы BOTTLENECK), ни снижения оценки M . Анализ по микросателлитным маркерам менее чувствителен к событиям уменьшения численности по сравнению с данными мтДНК и может показать вероятность этого события только в недавнем прошлом (Avice, 1994; Williamson-Natesan, 2005).

Снижение генетического разнообразия по ядерным и митохондриальным маркерам по сравнению с популяциями Тихого океана отмечено и у арктических популяций тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, которая имеет сходную с *O. dentex* филогенетическую историю (Laakkonen et al., 2013; Semenova et al., 2015). При этом пространственная картина распределения генетического разнообразия у *C. pallasii* прямо противоположна наблюдаемой у *O. dentex* — выборки из внутренних районов Белого моря характеризуются более высокими показателями генетической изменчивости по сравнению с *C. pallasii* юго-восточной части Баренцева моря и Карского моря. Было сделано предположение о том, что большее генетическое разнообразие *C. pallasii* внутренних районов Белого моря обу-

словлено, прежде всего, гибридизацией с атлантической сельдью *C. harengus*, а также большим разнообразием экологических ниш в Белом море и более мягкими климатическими условиями по сравнению с юго-восточной частью Баренцева моря и с Карским морем (Laakkonen et al., 2013; Semenova et al., 2015; Семенова, 2020). Пространственные паттерны распределения генетического разнообразия *O. dentex*, в свою очередь, можно объяснить широкими адаптивными возможностями холодолюбивого вида к обитанию в суровых арктических условиях (Кожевников, 1949; Голованов, 2013), а также потерей генетической изменчивости в процессе расселения из основного рефугиума, который располагался в Японском море и в южной части Охотского моря (Skurikhina et al., 2018; Семенова и др., 2023). Наиболее удалённая от центра расселения популяция Кандалакшского залива характеризуется наименьшими показателями генетической изменчивости. Известно, что в естественных популяциях молекулярное разнообразие формируют четыре основные эволюционные силы (мутации, миграция, дрейф генов и отбор), результат действия которых во многом определяется эффективной численностью популяций (Kimura, 1983; Charlesworth, 2009; Allendorf et al., 2024). Впадающие в Кандалакшский залив реки, в которых нерестится *O. dentex* исследованных группировок, небольшие, как и численность популяций, что может играть роль в потере части генетического потенциала. Далее на восток в крупных реках — Северной Двине, Мезени, Печоре — обитают более многочисленные группировки (Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов и др., 2015).

Современная популяционно-генетическая структура *O. dentex* на европейском северо-востоке представляет собой систему генетически дифференцированных популяций почти в каждой исследованной локальности. Несмотря на значимую корреляцию генетических и географических расстояний, интерпретировать популяционную структуру рассматриваемого вида на ареале как соответствующую модели “изоляции расстоянием” (Wright, 1943) следует с осторожностью. Установлено, что тест Мантела часто даёт ложноположительные результаты, которые возникают из-за ограниченного распространения особей, исторических демографических процессов и могут быть результатом искажений, вызванных пространственной автокорреляцией (Meirmans, 2012). Выявление факторов, вызывающих наличие “изоляции

расстоянием”, требует исследования выборок большего пространственного и временного масштабов.

Генетическая подразделённость *O. dentex* соответствует наблюдениям, сделанным почти век назад, о том, что даже в небольших заливах Белого моря и Чёшской губы обитают отдельные, отличные друг от друга по темпу роста и ряду морфологических признаков, стада, перераспределение которых между заливами сильно ограничено (Кирпичников, 1935). Исследователи (Кирпичников, 1935; Балагурова, 1955; Новиков, 1964; Новоселов, Студенов, 1999; Шерстков, 2003, 2023) полагают, что популяции *O. dentex* Белого моря относятся к полупроходным, слабо мигрирующим, не выходящим далеко в море за пределы губ и заливов. Слабая миграционная активность вида согласуется с нашими данными о генетической обособленности популяций, особенно в пределах внутренней части Белого моря.

Кроме того, значительную роль в формировании структурированности популяций анадромных рыб может играть хоминг, или “инстинкт дома” (Hendry et al., 2004; Keefer, Caudill, 2014; Салменкова, 2016). Однако в настоящее время отсутствует достоверная информация наличия у *O. dentex* строгого хоминга. Морфологическое и генетическое единство особей вида из близлежащих речных систем на тихоокеанском ареале может свидетельствовать о том, что “инстинкт дома” не является определяющим при формировании нерестовых скоплений (Шукина, 1999; Василец, 2000; Василец и др., 2000; Бугаев и др., 2014; Бугаев, Амельченко, 2019; Семенова и др., 2019а, 2023). Результаты мечения *O. dentex* р. Амур выявили наличие хоминга, однако объём исследованного материала был немногочислен (Вилкина, 2022). Исследования близкородственных анадромных видов корюшковых рыб Тихого океана — азиатской корюшки *O. mordax* и тихоокеанского талеихта *Thaleichthys pacificus* — показали высокий уровень стрейнга в изученных популяциях (Magnin, Beaulieu, 1965 — цит. по Bradbury et al., 2008а; Fréchet et al., 1983; Най, McCarter, 2000¹). В большинстве проведённых исследований было отмечено, что филопатрия корюшковых не ограничивается локальным масштабом на уровне нерестовых рек, а последующее возвращение взрослых

особей может осуществляться в прибрежную зону (эстуарий, залив), которая является общей для многих нерестовых водотоков (Baby et al., 1991; Bernatchez, Martin, 1996; McLean et al., 1999; McLean, Taylor, 2001; Beacham et al., 2005; Bradbury et al., 2006, 2008а, 2008b; Kovach et al., 2013; Flannery et al., 2013). Поскольку обонятельный импринтинг личинок и мальков рыб признан в качестве основного механизма хоминга (Dittman, Quinn, 1996; Hino et al., 2009; Ueda, 2012), то одной из наиболее вероятных причин “неточного” возврата на нерест может быть короткое время пребывания в пресной воде проходных корюшковых рыб по сравнению с другими видами с аналогичными жизненными стратегиями, например многими лососёвыми (Salmonidae). Так как эмбриональное развитие прикрепленной к субстрату икры *O. dentex* проходит в реках и ручьях, а после вылупления личинки сразу скатываются из рек и их развитие продолжается в прибрежных участках моря, то период импринтинга “родной” реки оказывается очень непродолжительным (Шадрин, 1988; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002).

Вклад хоминга в определение структуры изученных в нашей работе популяций определить трудно, поскольку большинство выборок собраны из довольно удалённых друг от друга локальностей, что не позволяет исключить влияние ограничения миграций. Между географически близкими (~8 км) выборками Кандалакшского залива генетических различий не обнаружено, распределение генотипов в объединённой выборке соответствует теоретическому распределению Харди–Вайнберга, что может косвенно свидетельствовать об отсутствии строгой филопатрии *O. dentex*. Кроме того, генетически едины выборки их рек Коротайха и Кара, разделённых ~300 км водного пути, что также не позволяет говорить о наличии значительного хоминга у исследованного вида. Выяснение роли хоминга в формировании популяционно-генетической структуры *O. dentex* на арктическом ареале будет предметом дополнительных исследований с привлечением множественных выборок как на локальной, так и на широкомасштабной пространственной шкале.

Помимо ограниченных миграций взрослых рыб и вероятной филопатрии, по крайней мере, в пределах заливов, очевидно, большую роль в формировании структуры популяции *O. dentex* играет отсутствие расселения рыб на ранних стадиях развития (Iles, Sinclair, 1982; Baby et al., 1991;

¹ Hay D., McCarter P.B. 2000. Status of the eulachon *Thaleichthys pacificus* in Canada // Canadian Stock Assessment Secretariat Res. Doc. № 200-145. 92 p.

Bernatchez, Martin, 1996; Семенова и др., 2019а, 2019б, 2023; Semenova et al., 2021). На степень расселения личинок от устьевых пространств, главным образом оказывают воздействие комплексные гидрографические факторы среды, прежде всего, направление и сила течений и ветров, физические барьеры, особенности рельефа (O'Donnell, 1993; Bradbury et al., 2006, 2008а, 2008б).

Масштабных исследований распространения личинок *O. dentex* в Белом море не проводили, однако для беломорской сельди *S. p. marisalbi* было показано ограничение расселения личинок от нерестилищ (Евсеев, Мишин, 2011; Кобылянский и др., 2014). Удержание личинок *O. dentex* на мелководье может быть обусловлено специфическими гидрологическими особенностями Белого моря — прибрежными структурными фронтальными зонами с повышенными градиентами гидрофизических параметров. Эти зоны являются квазистационарными, имеют различные причины возникновения и обычно выражены только в весенне-летний период (Pantuulin, 2003; Пантюлин, 2012), время их существования как раз совпадает со временем пребывания личинок *O. dentex* в морских водах (Парухина, 2009, 2016). Наиболее очевидной ролью фронтальных зон является барьерная функция, то есть удержание личинок рыб в пределах водной зоны, ограниченной фронтом (Sabatés, Olivar, 1996; Grioche, Koubbi, 1997).

Следует отметить большее генетическое сходство *O. dentex* р. Мезень (Мезенский залив) и р. Шойна (Воронка, п-ов Канин) с популяциями бассейнов Баренцева и Карского морей, чем с выборками из Белого моря. Мезенский залив и Воронка формально относятся к Белому морю (Гидрометеорология ..., 1991), однако несоответствие географической границы Белого моря с гидрографической и фаунистической отмечали многие исследователи (Дерюгин, 1928; Бабков, Голиков, 1984; Наумов, Федяков, 1991). Подобная картина пространственной дифференциации, при которой популяции Мезенского залива и Горла Белого моря более сходны с выборками из бассейна юго-восточной части Баренцева моря, чем из внутренних заливов Белого моря, и даже относятся к разным подвидам, была показана у *S. pallasii* (Андряшев, Чернова, 1994; Семенова и др., 2009; Laakkonen et al., 2013; Безбородов, 2022). Изолирующую роль гидродинамического режима Горла Белого моря, как барьера для обмена фаунами Белого

и Баренцева морей отмечал ещё Дерюгин (1928), в дальнейшем это было подтверждено эколого-фаунистическими исследованиями моллюсков (Mollusca) и рыб на ранних стадиях развития (Наумов, Федяков, 1991; Евсеев и др., 2006; Наумов, 2006; Бурькина, Бурькин, 2016).

По сравнению с выборками из внутренних районов Белого моря уровень потока генов между популяциями исследованного вида Мезенского залива, п-ова Канин, бассейна юго-восточной части Баренцева моря и р. Кара (Карское море) значительно выше (табл. 4). *O. dentex* в этих районах можно отнести ближе к проходной форме, поскольку она нагуливается на всём пространстве губ и заливов, часто выходит за их пределы и встречается в открытых частях у побережья Новой Земли, о-ва Вайгач и в прол. Югорский Шар (Друккер, 1927; Пробатов, 1934; Кирпичников, 1935; Семушин, Новосёлов, 2009; Семушин и др., 2011; Сидоров, Решетников, 2014). Исследований, подтверждающих расселение личинок и молоди *O. dentex* за пределы опреснённой зоны заливов или перераспределение между заливами, в доступной литературе обнаружить не удалось, но в немногочисленных публикациях отмечены её личинки в ихтиопланктоне только в пределах прибрежных зон (Алексеева, 1949; Пономарева, 1949; Парухина, 2011а, 2011б; Мишин и др., 2017; Большакова, Большаков, 2018). Однако можно предположить, что система циркуляции вод Баренцева моря, в основном прибрежных, играет значительную роль в распределении молоди рыб. Основным путями дрейфа личинок в юго-восточной части Баренцева моря могут служить прибрежные струи стокового течения Тимонова, выносящего воды из Белого моря. Эти воды захватываются системой вдоль береговых течений Баренцева моря в восточном направлении, распространяются вплоть до крайней юго-восточной части моря и далее через проливы Югорский Шар и Карские ворота сообщаются с Карским морем (Ганцюра, 1958; Воды Баренцева моря ..., 2016).

Несмотря на различную географическую локализацию, вероятное репродуктивное единство выявлено для *O. dentex* из р. Кортаиха (Хайпудырская губа Баренцева моря) и р. Кара (Карская губа Карского моря). Эти реки ограничивают Югорский полуостров соответственно с запада и востока. Вероятнее всего, поток мигрантов осуществляется через прол. Югорский Шар, через который реализуется водообмен Баренцева и Карского морей (Степанов, 1985; Воды Барен-

цева моря ..., 2016). Кроме того, и в других реках, выпадающих в прол. Югорский Шар, изученный вид также, вероятно, размножается, поскольку в проливе были обнаружены личинки, мальки и взрослые особи (Друккер, 1927; Пономарева, 1949). Для выяснения репродуктивных взаимоотношений группировок *O. dentex* в этом районе требуется продолжение исследований и сбор дополнительного материала. Стоит отметить, что единство юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части карскоморской пелагиали также было показано на основе пелагических альгоценозов (Макаревич и др., 2022).

Генетическая обособленность выборки *O. dentex* Тазовской губы (Карское море) выражена сильнее и предполагает значительно меньший обмен генами с исследованными группировками Баренцева и Карского морей. По литературным данным, *O. dentex* бассейна р. Обь характеризуется рядом морфологических отличий как от беломорской, так и от карской и тихоокеанской группировок, представляет собой локальное стадо, обитающее изолированно от остальных представителей вида бассейна Карского моря, и населяет только южную и центральную часть Обской губы и северную часть Тазовской губы (Амстиславский, 1965). Далее на север, в северной части Обской губы и открытой части Карского моря *O. dentex* почти не встречается из-за неподходящих гидрологических условий — высокой солёности, значительных колебаний температуры и стремительных приливно-отливных течений. Изоляции обской группировки изученного вида может способствовать наличие фронтальной зоны на севере Обской губы, где взаимодействуют сильно опреснённые воды губы и солёные воды открытой части Карского моря (Артамонова и др., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, выявлен значительный уровень генетической дифференциации между популяциями *O. dentex* европейского северо-востока России. Почти в каждом заливе Белого моря, юго-восточной части Баренцева и Карского морей существует генетически отличающаяся популяция исследованного вида, генетическая дифференциация между которыми обусловлена комплексом факторов: слабой миграционной активностью взрослых особей, ограничением распространения вида на ранних этапах онтогенеза от мест нереста и вероятной филопатрией. Наиболее выраженная генетическая структури-

рованность показана между *O. dentex* внутренних районов Белого моря и выборками из р. Мезень, бассейнов юго-восточной части Баренцева и Карского моря. Также значительна генетическая дифференциация выборки из Тазовской губы Карского моря. Выявлено несоответствие фаунистической и географической границ Белого моря — рыбы Мезенского залива Белого моря генетически более близки выборкам из бассейна юго-восточной части Баренцева моря, чем из внутренних заливов Белого моря. Генетическое разнообразие в исследованных популяциях уменьшается в направлении с северо-востока на юго-запад. Следует отметить, что выполненное исследование следует рассматривать как промежуточное, которое позволило обнаружить закономерности популяционно-генетической структуры *O. dentex* на довольно широкой пространственной шкале. Весьма важным является продолжение генетического мониторинга этого вида на всём арктическом ареале как основы для понимания процессов адаптации, оценки устойчивости вида в меняющихся условиях существования и выявления роли современных факторов, определяющих её популяционную структуру.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300102-9.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Материал для исследования собран в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (ред. 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/regs/index.htm>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева С.П. 1949. Икринки и мальки рыб из Печорского залива // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 175–188.
- Алтухов Ю.П. 2004. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Информ. вестн. ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 40–59.

- Алтухов К.А., Ерастова В.М. 1974. Биологическая характеристика корюшки *Osmerus eperlanus* L. Карельского берега Белого моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 14. № 1. С. 83–94.
- Амстиславский А.З. 1965. Азиатская корюшка Обской губы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 20 с.
- Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 187 с.
- Андрияшев А.П., Чернова Н.В. 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // *Вопр. ихтиологии*. Т. 34. № 4. С. 435–456.
- Арктическое пространство России в XXI веке: факторы развития, организация управления. 2016. СПб.: Наука, 1040 с.
- Артамонова К.В., Лапин С.А., Лукьянова О.Н. и др. 2013. Особенности гидрохимического режима Обской губы в период открытой воды // *Океанология*. Т. 53. № 3. С. 357–366.
<https://doi.org/10.7868/S0030157413030027>
- Бабков А.И., Голиков А.Н. 1984. Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 103 с.
- Балагурова М.В. 1955. Нерестовая миграция беломорской корюшки и ее использование промыслом // *Тр. Карело-Фин. фил. АН СССР*. Вып. 3. С. 123–128.
- Безбородов А.С. 2022. Чёско-печорская сельдь — невостребованный ресурс Арктики // *Вопр. рыболовства*. Т. 23. № 2. С. 155–164.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-2-155-164>
- Безбородов А.С., Фукс Г.В. 2023. Динамика прибрежного вылова некоторых промысловых рыб от Чёской до Байдаракской губ за период 2013–2022 г. // *Матер. I Междунар. науч.-практ. конф. “Рыбохозяйственный комплекс России: проблемы и перспективы развития”*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 46–51.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Большакова Я.Ю., Большаков Д.В. 2018. Ихтиофауна заливов восточного побережья архипелага Новая Земля // *Океанология*. Т. 58. № 2. С. 246–250.
<https://doi.org/10.7868/S0030157418020089>
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н. 2019. Основные закономерности формирования пространственной структуры промысловых скоплений корюшки азиатской зубастой *Osmerus mordax* Западной Камчатки в весенне-летний период // *Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. № 55. С. 59–71.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.55.59-71>
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н., Липнягов С.В. 2014. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура // *Изв. ТИНРО*. Т. 178. С. 3–24.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-178-3-24>
- Бурыкина Е.А., Бурыкин Ю.Б. 2016. Ихтиопланктон Двинского залива Белого моря // *Сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. “Научные преобразования в эпоху глобализации”*. Ч. 4. Уфа: АЭТЕРНА. С. 45–49.
- Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 24 с.
- Василец П.М., Трофимов И.К., Раевский Р.В. 2000. Морфологическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* в водах Камчатки // *Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. № 5. С. 101–105.
- Вилкина О.В. 2022. Биологическая характеристика и динамика численности азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* (Osmeridae) реки Амур // *Вопр. рыболовства*. Т. 23. № 4. С. 113–133.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-4-113-133>
- Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. 2016. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 260 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. 1991. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеиздат, 240 с.
- Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. 2004. Начало формирования межokeанических связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 12. № 2. С. 72–89.
- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-плюс, 300 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования // *Исследования морей СССР*. Вып. 7–8. 511 с.
- Друккер Г.Ф. 1927. Рыбный промысел Большеземельской тундры // *Тр. Ин-та по изучению Севера*. Вып. 38. С. 5–21.
- Евсеев С.А., Мишин А.В. 2011. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51. № 6. С. 809–821.
- Евсеев С.А., Андрианов Д.П., Мишин А.В., Наумов А.П. 2006. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 5. С. 672–685.
- Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 5. С. 371–376.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030144>
- Кирпичников В.С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // *Тр. ВНИРО*. Т. 2. С. 103–194.

- Клюканов В.А. 1975. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* (Osmeridae) и их расселение // Зоол. журн. Т. 54. № 4. С. 590–596.
- Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Мишин А.В. и др. 2014. Мелкомасштабное распределение личинок сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) и структура вод в районах нереста в Белом море // Океанология. Т. 54. № 6. С. 805–815.
<https://doi.org/10.7868/S0030157414060045>
- Ковпак Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др. 2011. Генетическое разнообразие и родственные взаимоотношения корюшек рода *Osmerus* российских вод // Генетика. Т. 47. № 8. С. 1081–1096.
- Кожевников Г.П. 1949. Сроки и характер нерестовой миграции невской корюшки // Изв. ВНИОРХ. Т. 29. С. 165–171.
- Корельский В.Ф. 2016. Биоресурсы Арктики: реалии и перспективы? // Вестн. РАЕН. № 2. С. 88–96.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Водопьянова В.В., Ишулова Т.Г. 2022. Фитопланктонные сообщества юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря как индикаторы географического статуса регионов // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 5. С. 323–335.
<https://doi.org/10.31857/S0044459622050050>
- Макоедов А.Н., Кожемяко О.Н. 2007. Основы рыбохозяйственной политики России. М.: Нац. рыб. ресурсы, 477 с.
- Мишин А.В., Большаков Д.В., Большакова Я.Ю. 2017. Видовой состав и распределение ихтиопланктона в Карском море в июле–августе 2016 г. // Матер. II Всерос. науч. конф. молодых ученых “Комплексные исследования Мирового океана”. М.: Изд-во ИО РАН. С. 379–381.
- Наумов А.Д. 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 367 с.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. 1991. Особенности гидрологического режима северной части Белого моря // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 233. С. 13–26.
- Новиков П.И. 1964. Рыбы водоемов Архангельской области и их промысловое значение. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 143 с.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. 1999. Биологические параметры беломорской корюшки на местах зимнего нагула в авандельте реки Северной Двины // Матер. II (XXV) Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 85–88.
- Новоселов А.П., Студенов И.И., Лукин А.А. 2015. Современное состояние водных биологических ресурсов р. Северной Двины // Вестн. САФУ. Сер. Естеств. науки. № 4. С. 90–99.
<https://doi.org/10.17238/issn2227-6572.2015.4.90>
- Пантюлин А.Н. 2012. Структура и динамика водного тела Белого моря. Динамика, структура и водные массы // Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Науч. мир. С. 309–379.
- Парухина Л.В. 2009. О летнем ихтиопланктоне Двинского залива Белого моря // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 407–411.
- Парухина Л.В. 2011а. К характеристике ихтиопланктонного сообщества Байдарацкой губы Карского моря // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов”. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 148–150.
- Парухина Л.В. 2011б. Некоторые результаты изучения ихтиопланктона Чешской губы Баренцева моря // Тез. докл. IV Междунар. науч.-практ. конф. “Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки”. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. С. 80–81.
- Парухина Л.В. 2016. Численность и некоторые черты биологии личинок азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* в Онежском заливе Белого моря // Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Т. 1. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 239–241.
- Пономарева Л.А. 1949. Икринки и мальки рыб из Карского моря // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 189–205.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М.: Изд-во ВНИРО, 164 с.
- Салменкова Е.А. 2016. Механизмы хоминга лососевых рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 136. № 6. С. 593–607.
- Семенова А.В. 2020. Интрогрессивная гибридизация в зоне вторичного контакта атлантической *Clupea harengus* и тихоокеанской *C. pallasii* сельди (Clupeidae): экологические основы, географическая структура и временная изменчивость гибридной зоны // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 460–477.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220030212>
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Новиков Г.Г. 2009. Анализ аллозимной изменчивости у сельдей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 354–371.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Бугаев А.В. и др. 2019а. Анализ изменчивости микросателлитных локусов в популяциях азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* Восточной и Западной Камчатки // Генетика. Т. 55. № 1. С. 70–80.
<https://doi.org/10.1134/S0016675819010041>

- Семенова А.В., Строганов А.Н., Пономарева Е.В., Афанасьев К.И. 2019б. Микросателлитная изменчивость азиатской корюшки *Osmerus dentex* Белого моря // Генетика. Т. 55. № 6. С. 723–727.
<https://doi.org/10.1134/S001667581906016X>
- Семенова А.В., Пономарева Е.В., Вилкина О.В. 2023. Генетическая изменчивость азиатской корюшки *Osmerus dentex* (Osmeridae) Японского и Охотского морей по данным анализа микросателлитных локусов и митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 4. С. 427–441.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223040240>
- Семушин А.В., Новосёлов А.П. 2009. Видовой состав ихтиофауны Байдарацкой губы Карского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 304–317.
- Семушин А.В., Шерстков В.С., Рухлова В.А. 2011. Видовой состав рыб траловых уловов в юго-восточной части Баренцева моря в 1980–2008 годах // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 749–769.
- Сендек Д.С., Студенов И.И., Шерстков В.С. и др. 2005. Генетическая дифференциация корюшковых рыб рода *Osmerus* (Osmeridae, Salmoniformes) на Европейском Севере России // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 148–157.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. 2015. Генетическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 51. № 12. С. 1410–1422.
<https://doi.org/10.7868/S0016675815120115>
- Степанов С.И. 1985. Особенности циркуляции в вод Карского моря в навигационный период // Тр. ААНИИ. Т. 389. С. 59–61.
- Танцюра А.И. 1958. Господствующие поверхностные течения Баренцева моря // Науч.-тех. бюл. ПИНРО. № 1 (5). С. 41–44.
- Цатуров Ю.С., Клепиков А.В. 2012. Современное изменение климата Арктики: результаты нового оценочного доклада Арктического Совета // Арктика: экология и экономика. № 4 (8). С. 76–81.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Чернов Ю.И. 2004. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики // Вестн. РФФИ. № 1. С. 5–35.
- Шадрин А.М. 1988. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. I. Зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. № 1. С. 76–87.
- Шерстков В.С. 2003. Современное состояние промысла и исследований биологии корюшки в Белом море и на юго-востоке Баренцева моря // Тез. докл. Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера”. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 97–98.
- Шерстков В.С. 2023. Современные данные по биологии азиатской корюшки *Osmerus dentex* (Osmeridae) эстуарной зоны реки Нюхча Онежского залива Белого моря // Тр. ЗИН РАН. Т. 337. № 1. С. 123–127.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.1.123>
- Щукина Г.Ф. 1999. Биологические основы внутривидовой дифференциации азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* в водах Сахалина // Сб. науч. тр. СахНИРО. Т. 2. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. С. 74–84.
- Allendorf F.W., Hössjer O., Ryman N. 2024. What does effective population size tell us about loss of allelic variation? // Evol. Appl. V. 17. № 6. Article e13733.
<https://doi.org/10.1111/eva.13733>
- Avise J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. N.Y.: Springer, 511 p.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2381-9>
- Baby M.C., Bernatchez L., Dodson J.J. 1991. Genetic structure and relationships among anadromous and landlocked populations of rainbow smelt, *Osmerus mordax*, Mitchell, as revealed by mtDNA restriction analysis // J. Fish Biol. V. 39. Suppl. A. P. 61–68.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05068.x>
- Beacham T.D., Hay D.E., Le K.D. 2005. Population structure and stock identification of eulachon (*Thaleichthys pacificus*), an anadromous smelt, in the Pacific Northwest // Mar. Biotechnol. V. 7. № 4. P. 363–372.
<https://doi.org/10.1007/s10126-004-4075-0>
- Bernatchez L., Martin S. 1996. Mitochondrial DNA diversity in anadromous rainbow smelt, *Osmerus mordax* Mitchell: a genetic assessment of the member-vagrant hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 2. P. 424–433.
<https://doi.org/10.1139/f95-180>
- Bohonak A.J. 2002. IBD (Isolation By Distance): a program for analyses of isolation by distance // J. Hered. V. 93. № 2. P. 153–154.
<https://doi.org/10.1093/jhered/93.2.153>
- Bradbury I.R., Coulson M.W., Campana S.E., Bentzen P. 2006. Morphological and genetic differentiation in anadromous smelt *Osmerus mordax* (Mitchill): disentangling the effects of geography and morphology on gene flow // J. Fish Biol. V. 69. № sc. P. 95–114.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01263.x>
- Bradbury I.R., Campana S.E., Bentzen P. 2008a. Estimating contemporary early life-history dispersal in an estuarine fish: integrating molecular and otolith elemental approaches // Mol. Ecol. V. 17. № 6. С. 1438–1450.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03694.x>

- Bradbury I.R., Campana S.E., Bentzen P.* 2008b. Low genetic connectivity in an estuarine fish with pelagic larvae // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 65. № 2. P. 147–158. <https://doi.org/10.1139/f07-154>
- Charlesworth B.* 2009. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation // *Nat. Rev. Genet.* V. 10. № 3. P. 195–205. <https://doi.org/10.1038/nrg2526>
- Dieringer D., Schlötterer C.* 2003. Microsatellite analyser (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets // *Mol. Ecol. Notes.* V. 3. № 1. P. 167–169. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00351.x>
- Dittman A.H., Quinn T.P.* 1996. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis // *J. Exp. Biol.* V. 199. № 1. P. 83–91. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.83>
- Earl D.A., vonHoldt B.M.* 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *Conserv. Genet. Resour.* V. 4. № 2. P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J.* 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* V. 14. № 8. P. 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- 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>
- Felsenstein J.* 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Seattle: Dep. Genome Sci. Univ. Washington (<https://phylipweb.github.io/phylip/index.html>. Version 02/2025).
- Flannery B.G., Spangler R.E., Norcross B.L. et al.* 2013. Microsatellite analysis of population structure in Alaska eulachon with application to mixed-stock analysis // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 142. № 4. P. 1036–1048. <https://doi.org/10.1080/00028487.2013.790841>
- Fréchet A., Dodson J.J., Powles H.* 1983. Use of variation in biological characters for the classification of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) groups // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 40. № 6. P. 718–727. <https://doi.org/10.1139/f83-094>
- 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>
- 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 02/2025).
- Grioche A., Koubbi P.* 1997. A preliminary study of the influence of a coastal frontal structure on ichthyoplankton assemblages in the English Channel // *ICES J. Mar. Sci.* V. 54. № 1. P. 93–104. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0162>
- Hardy O.J., Vekemans X.* 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels // *Mol. Ecol. Notes.* V. 2. № 4. P. 618–620. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>
- Hendry A.P., Castric V., Kinnison M.T., Quinn T.P.* 2004. The evolution of philopatry and dispersal: homing versus straying in salmonids // *Evolution illuminated: salmon and their relatives.* N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 52–91. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195143850.003.0003>
- Hino H., Miles N.G., Bandoh H., Ueda H.* 2009. Molecular biological research on olfactory chemoreception in fishes // *J. Fish Biol.* V. 75. № 5. P. 945–959. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02341.x>
- Iles T.D., Sinclair M.* 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance // *Science.* V. 215. № 4533. P. 627–633. <https://doi.org/10.1126/science.215.4533.627>
- 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>
- Kimura M.* 1983. Rare variant alleles in the light of the neutral theory // *Mol. Biol. Evol.* V. 1. № 1. P. 84–93. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040305>
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al.* 2015. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across *K* // *Mol. Ecol. Resour.* V. 15. № 5. P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Kottelat M., Freyhof J.* 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kovach A.I., Breton T.S., Enterline C., Berlinsky D.L.* 2013. Identifying the spatial scale of population structure in anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) // *Fish. Res.* V. 141. P. 95–106. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.008>
- Laakkonen H.M., Lajus D.L., Strelkov P., Väinölä R.* 2013. Phylogeography of amphi-boreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // *BMC Evol. Biol.* V. 13. Article 67. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-67>
- Lewis P.O., Zaykin D.* 2001. GDA (Genetic data analysis): computer program for the analysis of allelic data (<http://plewis.github.io/software/>. Version 02/2025).
- Luikart G., Allendorf F.W., Cornuet J.-M., Sherwin W.B.* 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks // *J. Hered.* V. 89. № 3. P. 238–247. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.3.238>

- McLean J., Taylor E. 2001. Resolution of population structure in a species with high gene flow: microsatellite variation in the eulachon (Osmeridae: *Thaleichthys pacificus*) // *Mar. Biol.* V. 139. № 3. P. 411–420. <https://doi.org/10.1007/s002270100483>
- McLean J.E., Hay D.E., Taylor E.B. 1999. Marine population structure in an anadromous fish: life-history influences patterns of mitochondrial DNA variation in the eulachon, *Thaleichthys pacificus* // *Mol. Ecol.* V. 8. № 1. P. S143–S158. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00818.x>
- Meirmans P.G. 2012. The trouble with isolation by distance // *Mol. Ecol.* V. 21. № 12. P. 2839–2846. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05578.x>
- Nei M., Tajima F., Tateno Y. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data // *J. Mol. Evol.* V. 19. № 2. P. 153–170. <https://doi.org/10.1007/BF02300753>
- Nellbring S. 1989. The ecology of smelts (genus *Osmerus*): a literature review // *Nord. J. Freshw. Res.* V. 65. P. 116–145.
- O'Donnell J. 1993. Surface fronts in estuaries: a review // *Estuaries.* V. 16. № 1. P. 12–39. <https://doi.org/10.2307/1352761>
- Olafsson K., Pampoulie C., Hjorleifsdottir S. et al. 2014. Present-day genetic structure of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Icelandic rivers and ice-cap retreat models // *Plos One.* V. 9. № 2. Article e86809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086809>
- Page R.D.M. 1996. TREEVIEW: an application to display phylogenetic trees on personal computers // *Bioinformatics.* V. 12. № 4. P. 357–358. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/12.4.357>
- Pantulin A.N. 2003. Hydrological system of the White Sea // *Oceanology.* V. 43. Suppl. 1. P. S1–S14.
- Piry S., Luikart G., Conuet J.-M. 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reduction 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>
- Pritchard J., 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>
- Rannala B., Mountain J.L. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 94. № 17. P. 9197–9201. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9197>
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests // *Evolution.* V. 43. № 1. P. 223–225. <https://doi.org/10.2307/2409177>
- Rousset F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop 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>
- Sabatés A., Olivar M.P. 1996. Variation of larval fish distributions associated with variability in the location of a shelf-slope front // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 135. P. 11–20. <https://doi.org/10.3354/meps135011>
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* V. 4. № 4. P. 406–425. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A. 2015. Population structure and variability of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas revealed by microsatellite DNA analyses // *Polar Biol.* V. 38. № 7. P. 951–965. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1653-8>
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Ponomareva E.V. et al. 2021. Large-scale genetic structure and diversity of Arctic rainbow smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 throughout its distributional range based on microsatellites // *Polar Biol.* V. 44. № 5. P. 927–940. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02848-x>
- Skurikhina L.A., Oleinik A.G., Kukhlevsky A.D. et al. 2018. Phylogeography and demographic history of the Pacific smelt *Osmerus dentex* inferred from mitochondrial DNA variation // *Polar Biol.* V. 41. № 5. P. 877–896. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2250-4>
- Slatkin M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // *Genetics.* V. 139. № 1. P. 457–462. <https://doi.org/10.1093/genetics/139.1.457>
- Ueda H. 2012. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // *J. Fish Biol.* V. 81. № 2. P. 543–558. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03354.x>
- Vähä J.-P., Erkinaro J., Niemelä E., Primmer C.R. 2007. Life-history and habitat features influence the within-river genetic structure of Atlantic salmon // *Mol. Ecol.* V. 16. № 13. P. 2638–2654. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03329.x>
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes.* V. 4. № 3. P. 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Weir B.S., Cockerham C.C. 1984. Estimating F- Statistics for the analysis of population structure // *Evolution.* V. 38. № 6. P. 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Williamson-Natesan E.G. 2005. Comparison of methods for detecting bottlenecks from microsatellite loci // *Conserv. Genet.* V. 6. № 4. P. 551–562. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9009-5>
- Wright S. 1943. Isolation by distance // *Genetics.* V. 28. № 2. P. 114–138. <https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>

**GENETIC VARIABILITY OF THE ASIAN RAINBOW SMELT
OSMERUS DENTEX (OSMERIDAE) IN THE EUROPEAN NORTHEAST
RUSSIA BASED ON DNA MICROSATELLITE LOCI ANALYSIS**

A. V. Semenova^{1,2,*}, G. V. Fuks³, and V. S. Sherstkov³

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

³*Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Arkhangelsk, Russia*

*E-mail: seman2000@yandex.ru

The genetic diversity of Asian rainbow smelt *Osmerus dentex* from the White Sea, southeastern Barents Sea, and Kara Sea basins has been assessed for nine microsatellite loci. The degree of genetic differentiation of *O. dentex* is statistically significant in the considered part of the species range. The most pronounced genetic divergence was found between samples from the inner regions of the White Sea, both within the group and in comparison with other samples. In the European north-east of Russia, the modern population genetic structure of *O. dentex* is represented by a system of genetically distinct populations in almost every locality studied and corresponds generally to the model of a subdivided population.

Keywords: population genetic structure, microsatellites, Asian rainbow smelt *Osmerus dentex*, White Sea, Barents Sea, Kara Sea.

УДК 597.556.35.591.134

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В ИССЛЕДОВАНИИ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ ЧЁРНОГО ПАЛТУСА *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES* (PLEURONECTIDAE) ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2026 г. О. З. Бадаев¹,*, В. В. Кулик¹

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: badayev@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.05.2025 г.

После доработки 10.07.2025 г.

Принята к публикации 16.07.2025 г.

Анализ внутривидовой структуры чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Охотского моря на основе морфоэкологических характеристик позволяет выделить четыре различающиеся группировки. С применением размерно-возрастных ключей, полученных методом чтения возраста по окрашенным срезам отолигов, показано, что валидным является использование уравнений Бергаланфи, отдельных не только по полу рыб, но и по районам моря. В связи с низким уровнем запаса чёрного палтуса в Охотском море уже сейчас требуется дифференцированный подход к эксплуатации этого ресурса как минимум в западной и восточной частях моря.

Ключевые слова: *Reinhardtius hippoglossoides*, чёрный палтус, уравнение Бергаланфи, популяция, возраст, рост, Охотское море.

DOI: 10.7868/S3034514626010092

Широкобореальный, вторично-глубоководный тихоокеанский подвид чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* (Jordan et Snyder, 1901) распространён в северной части Тихого океана (Линдберг, Фёдоров, 1993; Ким Сен Ток, Шепелева, 2001; Фёдоров и др., 2003; Evseenko, 2003) и в прилегающих морях Северного Ледовитого океана (Циновский, 1981; Чернова, 2017) в диапазоне глубин от 10 до 2000 м (Шейко, Фёдоров, 2000). Молодь обитает на шельфе, половозрелые особи — в основном на материковом склоне до глубины 1200 м.

Биологии и промыслу чёрного палтуса Охотского моря посвящено большое число работ (Шунтов, 1966; Фадеев, 1971, 1987; Новиков, 1974; Ватулина, 1993; Николенко, 1998а, 1998б; Тупоногов, 2003; Бадаев и др., 2024), также рассматривались вопросы, посвящённые его внутривидовой дифференциации (Дьяков, 1981,

1984, 1985, 1991, 2009; Николенко, Катугин, 1998). Исследования популяционной структуры чёрного палтуса актуальны и для Атлантики (Lindegren et al., 2025).

Промысловый запас чёрного палтуса в Охотском море переловлен из-за завышенного ориентира управления промыслом (10% общей биомассы), который был установлен в результате занижения возраста вида (Кулик и др., 2022). Некорректное определение возраста является основной причиной негативного воздействия на состояние запаса палтуса, но влияние естественных причин, которые могли усилить перелов, также допускается (Бадаев и др., 2023).

Смещение доминирующих групп в размерном составе чёрного палтуса “позволяют говорить о валидности оценок возраста с 4 до 11 лет” (Вдовин, Асеева, 2025. С. 51) по размерно-возрастному ключу, сформированному

по результатам определения возраста по чешуе (далее — ключ по чешуе). Численность чёрного палтуса в Охотском море с 2001 по 2021 гг., рассчитанную в статистической когортной модели “Синтез” (Ильин и др., 2014) на основе ключа по чешуе по возрастам от 3 до 17 лет, мы представили ранее в приложении к статье (Кулик и др., 2022). Тогда доля рыб в возрасте 4–11 лет в общей численности составляла в среднем 72%, варьируя от 60 до 83%. Следовательно, значительная часть рыб оказывается в области невалидных оценок по ключу по чешуе. До сих пор оценку состояния запаса чёрного палтуса и его эксплуатации проводят без использования информации о возрастном составе уловов в модели прибавочной продукции в пространстве состояний JABBA (Winker et al., 2018). Вопреки утверждению о том, что первостепенное значение имеет возраст полового созревания, так как его используют для расчётов доли изъятия (Малкин, 1995; Вдовин, Асеева, 2025), возраст полового созревания чёрного палтуса в Охотском и Беринговом морях не использовали при определении оптимальной доли его промыслового изъятия (Кулик и др., 2022). Более того, такой показатель рекомендуют только в упрощённых вариантах расчётов общего допустимого улова при неполном информационном обеспечении (Бабаян, 2000), чего нельзя сказать об информационном обеспечении прогнозов состояния запасов чёрного палтуса в Охотском море, которое относили к I (максимальному) уровню¹.

Модель JABBA не использует информацию о возрасте полового созревания, а промысловая смертность (F), позволяющая в долгосрочной перспективе достичь максимального устойчивого улова (MSY), в этой модели зависит от параметра формы кривой прибавочной продукции (m) и темпа популяционного роста (r). Оба эти параметра не являются точными априори, но их апостериорные распределения вычисляют с учётом априорных распределений. При $m = 2$ обобщённая модель JABBA сводится к симметричной форме кривой прибавочной продукции, когда биомасса (B), способная удерживать MSY,

равна половине приёмной ёмкости (K), тогда $F_{MSY} = r/2$. Изначально априорное распределение m задавали равным ~ 2 (то есть $B_{MSY}/K = 0.5$) с коэффициентом вариации 0.5, а r в 95%-ном интервале — от 0.10 до 0.25, что соответствует рыбам между средней продуктивностью запаса (r между 0.16 и 0.50 год⁻¹, возраст полового созревания 2–4 года, продолжительность жизни 4–10 лет) и низкой (r между 0.05 и 0.15 год⁻¹, возраст полового созревания 5–10 лет, продолжительность жизни 11–30 лет) (Musick, 1999). В итоге 95% апостериорного распределения r найдено в интервале от 0.062 до 0.122 с медианой около 0.088 при медиане m около 2.375, что незначительно отличается от 2 из-за широкого 95%-ного доверительного интервала — от 1.617 до 3.227 (Кулик и др., 2022). Таким образом, апостериорные оценки r чёрного палтуса Охотского моря полностью укладываются в диапазон для рыб с низкой продуктивностью запаса. Дополнительно в этом можно было бы убедиться по коэффициенту Броуди (k) для уравнения Бергаланфи (Bertalanffy, 1938), который должен находиться в таком случае в диапазоне от 0.05 до 0.15 год⁻¹ (Musick, 1999).

Согласно размерно-возрастному ключу, полученному по чешуе чёрного палтуса, оценка уравнения его роста в Охотском море проведена по степенной формуле (Вдовин, Асеева, 2025), в которой нет параметра k . Параметр k регулярно исследуют у чёрного палтуса Берингова моря внутри размерно-возрастной когортной модели SS3 (Methot, Wetzel, 2013), использующей максимум доступной информации по восточной части моря: в ней для самок k равен 0.11, но для самцов — 0.18 (Bryan et al., 2024). Для самцов из западной части Берингова моря k , наоборот, ниже, чем для самок (0.04 против 0.05) (Кузнецова и др., 2018). Следовательно, даже в пределах одного моря скорость линейного роста чёрного палтуса может сильно различаться. В Охотском море самцы и самки различаются, в том числе, по предельным размерам и по участкам моря. Например, предельная длина самок в восточной части моря составляет 122 см, а в западной — 112 см; самцы достигают длины соответственно 92 и 85 см (Фадеев, 1971; Новиков, 1974). Учитывая изложенные выше гипотезы о различиях группировок чёрного палтуса в различных районах Охотского моря, а не только известные различия по полу, необходимо проверить статистическую значимость всех этих различий в уравнениях роста. В современных пакетах прикладных программ (ППП) для настройки

¹ Приказ Федерального агентства по рыболовству от 06.02.2015 г. № 104 “О предоставлении материалов, обосновывающих общие допустимые уловы водных биологических ресурсов во внутренних водах Российской Федерации, а также в территориальном море Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях, а также внесения в них изменений” (<https://docs.cntd.ru/document/557526160>. Version 05/2025).

моделей роста имеется всего три уравнения: одна формула Бергаланфи (Bertalanffy, 1938) и две сигмоидные — Гомперца и логистическая (Ricker, 1979). Минимум по 100 научных статей в год выходит именно с использованием уравнения Бергаланфи (Pardo et al., 2013). Однако выбор в пользу оптимальной модели все же следует делать не только из-за удобства и популярности, но и на основе статистических показателей схожести наблюдений и результатов применения модели, например, по остаточной дисперсии (среднеквадратичной ошибке — MSE), но не по коэффициенту детерминации (R^2) (Cailliet et al., 2006).

Размерную структуру промысловых целевых уловов чёрного палтуса в Охотском и Беринговом морях почти не исследуют на протяжении десятилетий. Их целевую добычу ведут донными ярусами в основном в Охотском море, но научные наблюдения на промысле проводят попутно и на других целевых видах промысла — макрурасах *Coryphaenoides* spp. и треске *Gadus macrocephalus*. Макрурасы обитают глубже, а треска — на меньших глубинах, чем чёрный палтус промыслового размера, поэтому мы не можем подготовить надёжную матрицу численности рыб в промысловых уловах. Однако уже существуют модели, совмещающие модели прибавочной продукции с уравнениями роста, отдельными по полу, с гипотезами о селективности. Среди них набирает популярность модель JABBA-Select (Winker et al., 2020), которая является логичным усовершенствованием уже применяющейся для чёрного палтуса модели JABBA.

Модель JABBA-Select может быть настроена с использованием идентичной информации для JABBA, но с указанием параметров максимального возраста, крутизны кривой связи численности потомков от родителей, средней естественной смертности и их коэффициентов вариации. Параметры уравнения роста Бергаланфи и зависимости массы от длины задаются отдельно по полу (при необходимости). Длины тела, при которых созревают 50 и 95% рыб задаются общими, но длины тела 50 и 95% рыб из промысловых уловов задаются отдельно для каждого орудия лова, так как они заметно различаются по селективности.

В связи с накоплением к настоящему времени биологической информации по чёрному палтусу Охотского моря мы можем актуализировать все необходимые параметры для моделирования динамики нерестового и промыслового запасов

вида в условиях отсутствия регулярных промеров на целевом промысле. Это нужно сделать для использования модели JABBA-Select, но выходит за рамки нашей работы.

Цель работы — на основе морфоэкологических характеристик определить внутривидовую структуру и найти оптимальную модель роста чёрного палтуса, выявив значимость различий параметров уравнения роста по частям Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для оценки параметров уравнений роста мы использовали дополненный (541 шт. окрашенных метиленовым синим срезов через бугорок левых отоликов) к ранее представленному (Бадаев и др., 2023) материал по определению возраста чёрного палтуса Охотского моря. В расчётах использовали общую длину тела рыб (TL , см).

Уравнение роста Бергаланфи (1938) выражается формулой (1):

$$L(t) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0)e^{-kt}, \quad (1)$$

где $L(t)$ — функция математического ожидания длины от времени, например возраста рыб t в годах; L_{∞} — теоретическая средняя асимптотическая длина, L_0 — длина после вылупления, k — коэффициент Брудди, год⁻¹.

Фиксация L_0 на уровне длины тела известной при вылуплении или равной нулю может значительно исказить параметр k , поэтому не рекомендуется упрощать оценку модели (1) с трёх параметров до двух, несмотря на известное преимущество упрощённых моделей по информационным критериям (Pardo et al., 2013). Байесов подход позволяет использовать информативные априорные распределения, а не точные значения для параметров, имеющих смысл. Методика и ППП для настройки моделей роста с учётом априорных знаний об L_0 и L_{∞} (Smart, Grammer, 2021) с момента публикации к моменту подготовки нашей статьи уже была процитирована 47 раз при оценке параметров уравнений роста различных видов рыб.

Бивертон и Холт (Beverton, 1954; Beverton, Holt, 1957) предупреждали читателей, что уравнение (2) для настройки проще оригинального (1), но в нём пропадает параметр со смыслом (L_0) и появляется другой искусственный параметр t_0 :

$$L(t) = L_{\infty} \left(1 - e^{-k(t-t_0)} \right), \quad (2)$$

где t_0 — виртуальный возраст, при котором рыба могла бы быть нулевой длины.

Несмотря на большую популярность уравнения (2), рекомендуется проводить настройку уравнения (1) или рассчитывать L_0 по формуле (3) (Cailliet et al., 2006):

$$L_0 = L_{\infty} \left(1 - e^{kt_0} \right). \quad (3)$$

Расчёт L_0 позволит сразу обнаружить проблему в настройке, например, при отрицательном значении L_0 или слишком высокой длине тела при вылуплении. Фактически L_0 при шаге в один год может являться средней длиной сеголеток, так как возраст чёрного палтуса определяется по отолитам, извлечённым из рыб чаще во второй половине года, а не в его начале.

Среди множества рекомендаций по выбору модели роста следует отметить, что ранее опубликованные параметры удобно было бы сравнивать с новыми (Cailliet et al., 2006). Уравнения (1) и (2) — самые распространённые при изучении рыб и рыбообразных (Smart et al., 2016), но в ППП, использующих данные уравнения для моделирования динамики численности, чаще требуются параметры именно из уравнения (2), в котором есть t_0 . Недостающий в уравнении (1) параметр t_0 легко вычисляется по формуле (4):

$$t_0 = \ln \left(1 - \frac{L_0}{L_{\infty}} \right) / k. \quad (4)$$

Уравнения роста Гомперца (5) и логистическое (6) также имеют различные виды, но они менее популярны в ихтиологических исследованиях (Smart et al., 2016). Ещё реже используется степенная зависимость длины от возраста (7), которая с практической точки зрения бесполезна, но для чёрного палтуса Охотского моря по ключу по чешуе она установлена (Вдовин, Асеева, 2025):

$$L_t = L_0 \exp \left(\ln \left(\frac{L_{\infty}}{L_0} \right) \left(1 - \exp(-gt) \right) \right) = L_{\infty} \exp \left(-\exp(-k(t-t_0)) \right), \quad (5)$$

$$L_t = L_{\infty} L_0 \exp(gt) / (L_{\infty} + L_0 \exp(gt-1)) = L_{\infty} / \left(1 + \exp(-k(t-t_0)) \right), \quad (6)$$

$$L_t = at^b, \quad (7)$$

где g , a и b — коэффициенты.

Оптимальную модель среди популярных уравнений роста (2, 5, 6) и непопулярной (7) мы выбирали по MSE. Значимость различий моделей роста по частям моря проверяли по соотношению правдоподобий и тесту χ^2 в моделях без априорных распределений по классической методике (Kimura, 1980).

Дополнительно настраивали уравнения роста с Байесовым подходом с использованием предельных известных размеров самцов и самок отдельно по районам для априорных распределений L_{∞} , так как этот параметр имеет максимальное влияние на многие другие биологические показатели (Andersen, 2019; Thorson et al., 2023), а игнорировать известные предельные длины неразумно. Априорные распределения для L_0 взяли для личинок длиной 1.3 ± 0.3 см и сеголеток длиной от 7.0 ± 3.0 до 14.0 ± 4.0 см. Оптимальную модель выбирали по информационному критерию LOOIC после перекрёстной проверки по типу складного ножа (Smart, Grammer, 2021). Он аналогичен информационному критерию Акаике (Akaike, 1973) в выявлении лучшей модели при наименьшем значении информационного критерия, но вычисляется не от правдоподобия, а от теоретической ожидаемой логарифмической точечной предсказательной плотности ELPD (Vehtari et al., 2017) по формулам (8, 9):

$$ELPD = \sum_{i=1}^n \int p_t(\tilde{y}_i) \log p(\tilde{y}_i | y) d\tilde{y}_i, \quad (8)$$

$$LOOIC = -2 \times ELPD, \quad (9)$$

где $p_t(\tilde{y}_i)$ — распределение, имитирующее истинный процесс генерации наблюдений \tilde{y}_i , y — наблюдения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наименьшая MSE и максимальный R^2 найдены для уравнения Берталанфи (табл. 1) с помощью идентичных данных по определению возраста по чешуе самок чёрного палтуса Охотского моря, которые были изначально использованы для создания размерно-возрастного ключа при расчёте численности рыб в уловах для модели “Синтез” (Кулик и др., 2022).

Таблица 1. Характеристики и параметры полученных на основании определения возраста по чешуе уравнений роста самок чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Охотского моря

Уравнение роста	MSE	R^2	L_∞	k	t_0
(2) Берталанфи	48.13	0.942	117.86 ± 0.268	0.11 ± 0.001	0.449 ± 0.006
(5) Гомперца	54.42	0.935	101.32 ± 0.130	0.22 ± 0.001	4.253 ± 0.008
(6) Логистическое	61.10	0.927	95.90 ± 0.098	0.34 ± 0.001	5.798 ± 0.010
(7) Степенное	58.62	0.931			

Примечание. MSE – среднеквадратичная ошибка, R^2 – коэффициент детерминации; t_0 – условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; для L_∞ , k и t_0 приведены средние значения и стандартные ошибки. Здесь и в табл. 4: L_∞ – теоретическая асимптотическая длина, k – коэффициент Бруди, год⁻¹.

Асимптотическая средняя длина (L_∞) также располагается на уровне средней из максимальных измеренных у рыб из восточной (122 см) и западной (112 см) частей моря, коэффициент Бруди найден равным таковому для рыб из восточной части Берингова моря (Вгуан et al., 2024).

Таким образом, утверждение о превосходстве степенной зависимости длины от возраста (Вдовин, Асеева, 2025) на оригинальных данных без усреднения и игнорирования полового диморфизма здесь не подтверждается. В качестве примера некорректности определения возраста чёрного палтуса, который лёг, в том числе, в основу заключения статьи, указанные авторы приводят данные о длине и возрасте конкретной особи из работы Бадаева с соавторами (2023). Однако при этом они проявили невнимательность, работая с литературным источником, так как в соответствующем абзаце говорится о том, что на срезах бугорков отолитов других долгоживущих камбал видно значительное число годовых меток. В качестве примера Вдовин и Асеева (2025) приводят рисунок — фотографию среза бугорка отолита не чёрного палтуса, а четырёхбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* длиной 56 см и возрастом 23–25 лет. Здесь же приводят ссылку на работу Золотова (2007),

который указывает, что максимальный возраст этого вида камбал 33 года.

Стоит отметить, что для самцов чёрного палтуса по чешуе не удалось получить устойчивые оценки трёх параметрических уравнений роста. Более того, отсутствие необходимого количества определений возраста по чешуе рыб из западной части Охотского моря не даёт возможности оценить значимость различий параметров по районам моря. Однако и для самок в целом параметр t_0 оказался нереалистичным по чешуе, так как приводит L_0 в отрицательную область значений (–5.82 см) по уравнению (3), а для рыб из восточной части Берингова моря $L_0 = 15.64$ см при стандартном отклонении (SD) 0.141 см (Вгуан et al., 2024).

Определения возраста чёрного палтуса современным методом по срезам отолитов (Бадаев и др., 2023) достаточны для проведения отдельных оценок уравнений роста не только по полу рыб, но ещё и по районам Охотского моря, однако пока только по двум: западной (преимущественно у восточного побережья о-ва Сахалин) и восточной (в основном у Западной Камчатки) частям Охотского моря. Без разделения по районам моря и без априорных распределений наименьшую MSE мы снова

Таблица 2. Среднеквадратичные ошибки (MSE) полученных на основании определения возраста по срезам отолитов уравнений роста чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Охотского моря

Уравнение роста	Самки	Самцы
(2) Берталанфи	22.03	14.61
(5) Гомперца	26.75	15.55
(6) Логистическое	32.56	17.71
(7) Степенное	24.03	19.39

нашли для уравнения роста Берталанфи (табл. 2). Найденные параметры показаны для лучших уравнений на рис. 1.

Тестирование различий параметров уравнения роста Берталанфи по районам моря показало, что оно статистически значимо для самок ($\chi^2 = 42.62, p < 0.001$), но незначительно для самцов ($\chi^2 = 5.75, p = 0.124$), что заметно и на рис. 2.

Поиск оптимальной среди трёх параметрических моделей роста с различными априорными распределениями по L_0 и L_∞ показал, что минимальный LOOIC во всех случаях соответствовал уравнению Берталанфи, а априорное $L_0 = 14.0$ ($SD = 4.0$) см лучше остальных приближает кривую к наблюдениям (табл. 3).

Использование априорных распределений по предельным длинам в зависимости от района моря и пола рыб позволяет более чётко определить различия в апостериорных распределениях параметров (табл. 4), хотя визуально можно в области реальных измерений выделить лишь значительные различия между опубликованной степенной зависимостью возраста от длины и полученными здесь (рис. 3).

Из-за разной интерпретации данных, полученных с применением генетических методов (электрофорез белка), исследователи выделяют от одной до четырёх популяций чёрного палтуса в Охотском море (Дьяков, 1981, 1984, 1985, 1991, 2009; Дьяков и др., 1981; Николенко, 1998а, 1998б; Николенко, Катугин, 1998). Кроме анализа генетико-биохимического полиморфизма авторы приводили региональные морфологические отличия и особенности распределения вида на основе сложившихся на то время представлений о гидрологическом режиме водоёма, а также экологии и биологии палтуса. Тогда же были обособлены основные нерестилища в районе материкового склона у Юго-Западной Камчатки (ЮЗК), Северо-Западной Камчатки (СЗК), северо-восточнее Сахалина (СВС) на северо-западном склоне впадины Дерюгина (ВД) и на северном склоне моря. Мощность нереста возле банки Кашеварова несопоставима с той, которая характерна для основных нерестилищ, очевидно, этот район является частью ВД.

Распределение уловов чёрного палтуса с текущими половыми продуктами в северо-восточной части моря (Николенко, 1998а) указывает на наличие двух скоплений (центров нереста) — одно

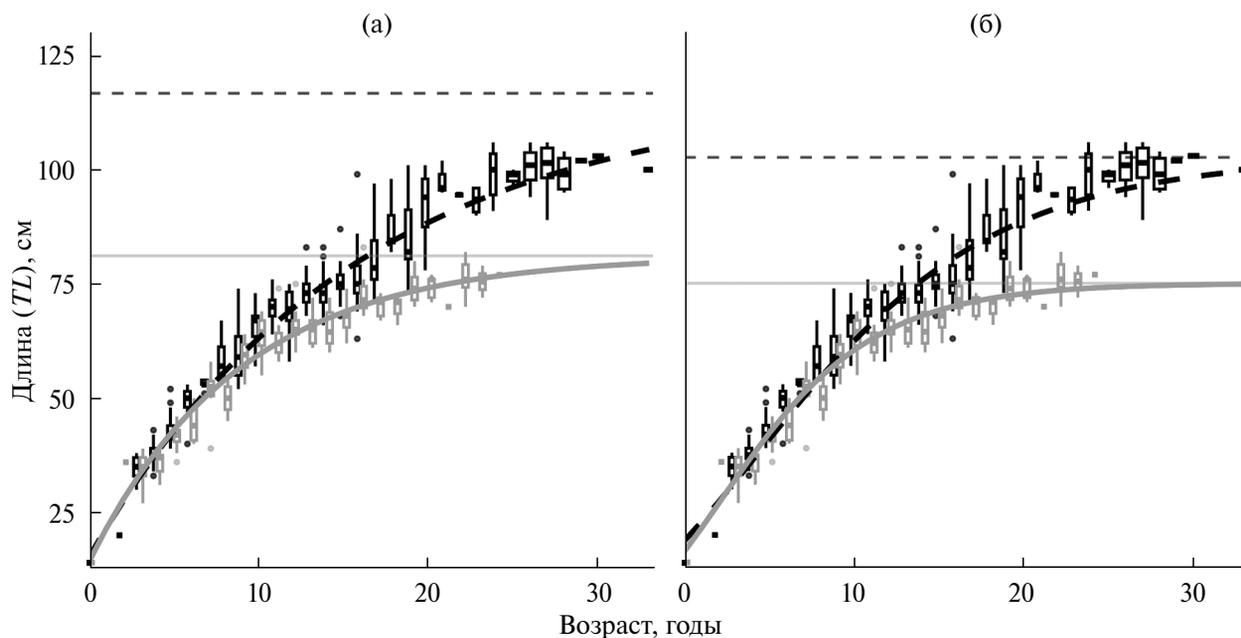


Рис. 1. Построенные по уравнениям Берталанфи (а) и Гомперца (б) кривые роста самок (— —) и самцов (—) чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Охотского моря. Параметры уравнений Берталанфи: самки — $L_\infty = 116.7, k = 0.064, t_0 = -2.160$; самцы — $L_\infty = 81.2, k = 0.113, t_0 = -1.688$; Гомперца: самки — $L_\infty = 102.7, k = 0.123, t_0 = 4.326$; самцы — $L_\infty = 75.1, k = 0.195, t_0 = 2.168$. (— —), (—) — L_∞ соответственно самок и самцов. Здесь и на рис. 2: обозначения параметров см. в табл. 1; нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют 1-му и 3-му квартилям (25-му и 75-му процентиллям), линия внутри них — медиана; усы простираются вверх и вниз не далее, чем на 1.5 межквартильного интервала (расстояние между 1-м и 3-м квартилями); (●) — аномальные данные (за пределами усов).

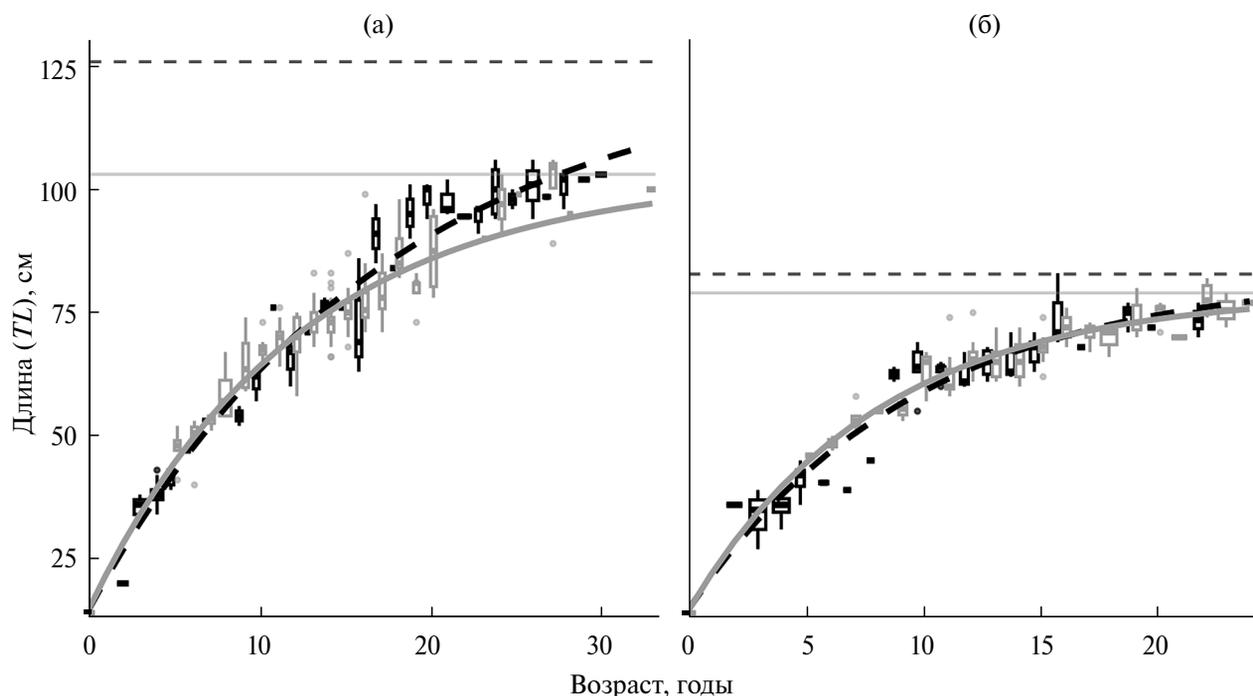


Рис. 2. Построенные по уравнениям Бергаланфи кривые роста самок (а) и самцов (б) чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* из восточного (— —) и западного (—) районов Охотского моря. Параметры уравнений: самки восточного района — $L_{\infty} = 125.9$, $k = 0.057$, $t_0 = -2.163$; западного — $L_{\infty} = 103.1$, $k = 0.082$, $t_0 = -1.887$; самцы восточного района — $L_{\infty} = 82.8$, $k = 0.105$, $t_0 = -1.835$; западного — $L_{\infty} = 79.0$, $k = 0.125$, $t_0 = -1.600$. (— —), (—) — L_{∞} рыб соответственно из восточного и западного районов.

Таблица 3. Информационный критерий LOOIC в различных моделях при различных априорных распределениях стартовой длины чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* из разных районов Охотского моря

Пол	Район	Уравнение роста	$L_0 = 1.3$ ($SD = 0.3$) см	$L_0 = 7.0$ ($SD = 3.0$) см	$L_0 = 14.0$ ($SD = 4.0$) см
Самцы	Восточный	(1) Бергаланфи	519.6	463.2	461.0
		То же	650.1	467.7	465.1
		»	728.9	475.8	472.7
	Западный	(1) Бергаланфи	509.3	496.0	488.9
		То же	593.1	507.2	492.6
		»	662.2	512.6	494.4
Самки	Восточный	(1) Бергаланфи	600.6	556.0	554.3
		То же	811.6	557.2	556.2
		»	973.9	569.1	566.6
	Западный	(1) Бергаланфи	1663.1	1595.3	1587.4
		То же	1961.6	1599.7	1589.8
		»	2173.4	1603.1	1593.7

Примечание. Здесь и в табл. 4: L_0 — средняя длина после вылупления, SD — стандартное отклонение.

Таблица 4. Статистика параметров уравнений роста Бергаланфи (1), полученных на основании определения возраста по современной методике и априорном распределении $L_0 = 14.0$ ($SD = 4.0$) см, для чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* из разных районов Охотского моря

Пол	Район	Параметр	M	SD	Me	2.5–97.5%	
Самцы	Восточный	L_∞	91.75	1.01	91.76	89.74–93.75	
		То же	k	0.08	0.00	0.08	0.07–0.09
		»	L_0	17.39	1.45	17.39	14.49–20.19
		»	σ	4.44	0.37	4.42	3.79–5.24
	Западный	L_∞	84.36	0.99	84.34	82.45–86.29	
		То же	k	0.10	0.01	0.10	0.08–0.11
		»	L_0	20.20	3.11	20.31	13.99–26.22
		»	σ	3.99	0.31	3.97	3.44–4.66
Самки	Восточный	L_∞	122.16	0.98	122.14	120.25–124.09	
		То же	k	0.06	0.00	0.06	0.06–0.07
		»	L_0	13.63	1.41	13.66	10.79–16.34
		»	σ	5.07	0.38	5.04	4.38–5.89
	Западный	L_∞	111.95	1.00	111.96	109.98–113.82	
		То же	k	0.06	0.00	0.06	0.06–0.07
		»	L_0	23.04	2.00	23.11	18.96–26.71
		»	σ	4.65	0.20	4.64	4.28–5.08

Примечание. M — среднее значение, Me — медиана, σ — остаточная ошибка.

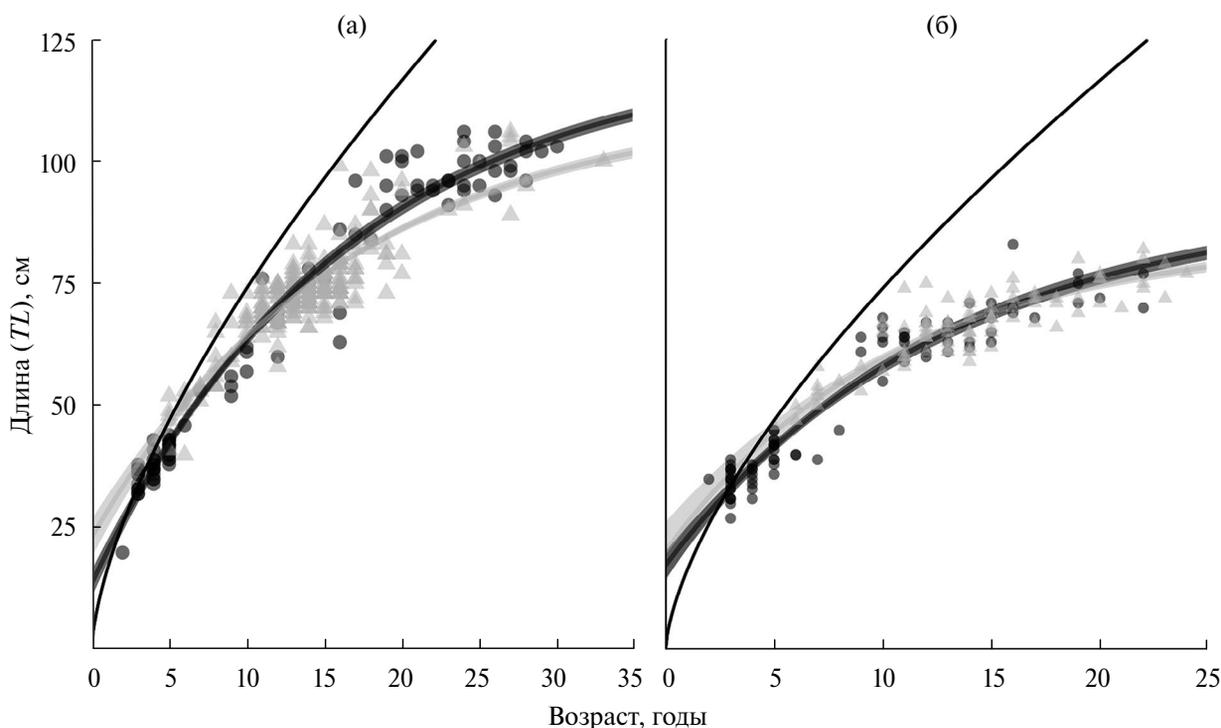


Рис. 3. Построенные после финальной настройки модели Бергаланфи кривые роста самок (а) и самцов (б) чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* из восточного (●, —) и западного (▲, —) районов Охотского моря. (—) — степенные кривые роста, полученные на основании определения возраста по чешуе (по: Вдовин, Асеева, 2025).

занимает южный и юго-западный склон впадины ТИНРО, а также северную часть жёлоба Лебеда (ВТ), а второе — северо-восточный склон впадины ТИНРО и отходящий от неё жёлоб Шелихова (СЗК) (рис. 4).

Устойчивый значимый нерест в центральной части зал. Шелихова маловероятен в виду относительно небольших глубин. С другой стороны, в его пользу говорят упоминания о частых поимках в августе особей со зрелыми гонадами даже в южной части Пенжинской губы (Полутов, Трипольская, 1954); наличие устойчивого круговорота воды, в котором успешно развиваются икринки и личинки; присутствие овулировавших яйцеклеток на первой стадии развития в Беринговом море в Пацифике и в зал. Святого Лаврентия (Канада) в Атлантике над глубинами ~300 м (Булатов, 1983; Domínguez-Petit et al., 2013); существование локальных популяций в заливах, кратно уступающих по размерам зал. Шелихова, например зал. Камберлинг-Саунд в западной части Лабрадорского моря, где чёрный палтус в зимнее время в основном обнаруживается по-

до льдом (Hussey et al., 2017). Задевиные грунты зал. Шелихова не дают возможность провести учётные съёмки донными травами.

Летом 1989 г. на рыболовном траулере морозильном (супертраулере) “Дарвин” донными тралениями обследовано всё Охотское море и прилегающие тихоокеанские воды в пределах глубин 300–2000 м (Дудник, Долганов, 1992). Даже с дискретностью в 111.12 км (60 миль) между станциями выявлены разрывы между скоплениями в районах центров нереста чёрного палтуса, причём в нагульный период. Дальнейшие исследования подтвердили и дополнили эти данные (Николенко, 1998а; Тупоногов, 2003; Дьяков, 2009).

Прежде чем дать краткую функциональную характеристику четырёх центров нереста (рис. 4), приведём известные или не вызывающие сомнения логические положения, относящиеся к каждому из них.

1. Глубина, на которой осуществляется икрометание у чёрного палтуса, определяется глубинами обнаружения зрелых самцов, которые первыми приходят на нерестилища, занимают более глубокие горизонты и остаются здесь до окончания нереста. Это характерно для многих камбал (Фадеев, 1971; Blood et al., 2007), в том числе чёрного палтуса (Albert et al., 2001; Siwicke, Coutré, 2020; Yan et al., 2023). Небольшие гонады самцов становятся текучими раньше, чем у самок, которые подходят на нерест по готовности и, выметав единственную порцию икры, отходят на нагул (Domínguez-Petit et al., 2013). Продолжительность жизни и общая численность в нерестовом стаде самцов меньше, чем самок, поэтому для создания необходимой концентрации сперматозоидов, а значит, успешного нереста, в процессе эволюции выработалась такая стратегия (Смирнов, 2006; Powell et al., 2022).

2. Судя по глубине, икрометание протекает в трансформированной глубинной тихоокеанской водной массе (ГТВ) на границе с промежуточной охотоморской (Морошкин, 1966). Глубинная циркуляция вод Охотского моря изучена слабо (Шунтов, 2001), однако известно, что течения уже на глубинах 200–500 м значительно медленнее, чем в вышележащих слоях, а глубже скорость падает ещё больше (Морошкин, 1966; Файман и др., 2021).

3. Нерест и раннее развитие многих рыб, в том числе камбаловых (Pleuronectidae), приурочены к циркуляционным системам, в преде-

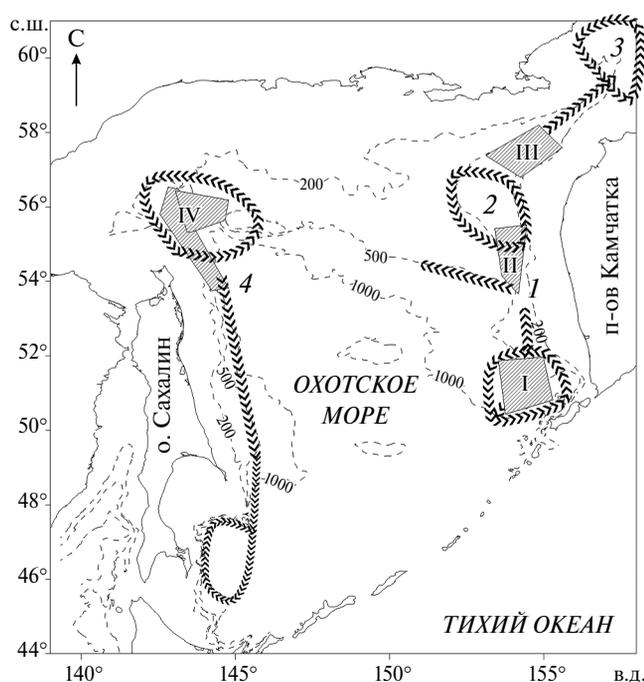


Рис. 4. Схема расположения центров нереста (▨) и основных путей пассивных миграций икры и личинок (▬▬▬) чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море: I — жёлоб Лебеда, 2 — впадина ТИНРО, 3 — зал. Шелихова, 4 — впадина Дерюгина, (-----) — изобаты; центры нереста: I — Юго-Западная Камчатка, II — северная часть жёлоба Лебеда, III — Северо-Западная Камчатка, IV — впадина Дерюгина.

лах которых благополучно развиваются икринки и личинки. За пределами этих систем рыбы либо гибнут на ранних стадиях онтогенеза, либо развиваются в стерильной зоне выселения.

4. Аквариальные наблюдения показали, что у самок чёрного палтуса присутствуют две группы ооцитов одновременно (Kennedy et al., 2011): в одной развиваются ооциты предстоящего сезона нереста, во второй — следующего года (то есть вителлогенез длится больше года) (Rideout et al., 2012). Эта стратегия обеспечивает ежегодный нерест. Таким образом, собранный материал в “преднерестовом”, а не в текущем состоянии гонад (как половозрелых особей, так и рекрутов), как допускал Николенко (1998а), может неверно указывать на близость к нерестилищам.

5. Домингес-Питт с коллегами (Domínguez-Petit et al., 2013), наблюдая за развитием икры чёрного палтуса, показали, что массовое вылупление при температурах 2, 4 и 6°C осуществляется соответственно через 46, 30 и 24 сут. У эмбриона низкие метаболические потребности, поэтому он легко переносит низкое содержание кислорода, присущее ГТВ. Не оказывает существенного влияния на биохимический состав икры температура инкубации. Удельная плотность икринок подтвердила их глубоководное распространение. Сдвиги глубины, на которой развиваются яйцеклетки, происходят за счёт изменения плотности последней и перивителлинового пространства. Личинки также развиваются в ГТВ, поднимаясь на более мелкие глубины лишь на поздних стадиях (Булатов, 1983; Смирнов, 2006; Sohn et al., 2010; Ouellet et al., 2011) к весеннему массовому появлению науплий ракообразных (Crustacea). Желточный мешок при 4–5°C полностью резорбируется через 50–60 сут (Domínguez-Petit et al., 2013), а всего личинки могут дрейфовать до 4 мес. (Vihtakari et al., 2021). Меньшая продолжительность пелагической стадии чёрного палтуса, проходящей в основном в стабильных условиях трансформированных ГТВ с медленным течением в большинстве районов, предполагает разнос икринок и личинок в Охотском море на меньшие расстояния, чем предполагалось ранее (Николенко, 1998а, 1998б; Дьяков, 2009; Кулик и др., 2020).

6. Рыбы, отходящие с шельфа на материковый склон и вступающие в нерестовый запас в конкретном году, могут различаться по возрасту больше чем на 5–7 лет (Смирнов, 2006). Очевидно, что это связано с достижением определённой длины рыб.

7. Вероятно, наряду с возвратом значительной части особей к местам своего воспроизводства вследствие хоминга у чёрного палтуса (Николенко, 1998а; Treble et al., 2008; Дьяков, 2009) имеют место смешение части особей на разных стадиях онтогенеза из различных популяций и зависимый нерест (Николенко, 1998а; Смирнов, 2006; Дьяков, 2009; Gundersen et al., 2013; Чернова, 2017).

Нерестилище ЮЗК занимают особи чёрного палтуса, средние размеры и глубина обитания которых больше, чем в других районах Охотского моря (Николенко, 1998а). Батиметрическое распределение и относительно низкая численность палтуса в районе Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов (Мухаметов, 2014; Мазникова, 2018) указывают на маловероятность значимого дрейфа икринок и личинок (Николенко 1998а, 1998б; Дьяков, 2009) через мелководные проливы северных Курильских о-вов и тем более миграций через них половозрелых особей в Охотское море. Очевидно, что у ЮЗК существует свой независимый нерест вида. Здесь ГТВ, поступающие, прежде всего, через прол. Крузенштерна, теплее, чем в других частях Охотского моря (Морошкин, 1966). Соответственно икринки и ранние личинки развиваются быстрее и за это время вряд ли в массе своей успевают достичь не только СВС, но даже северного шельфа. Скорее всего, развитие протекает в круговороте между о-вом Атласова и ЮЗК и икринки с личинками могут достигать ВТ и прилегающие районы.

Одним из значимых считается нерестилище ВТ. В его пределах на глубине циркулирует циклоническое течение (Файман, 2018), где, очевидно, и развивается основная масса икринок и личинок на ранних стадиях. На поздних стадиях часть личинок может рассеиваться в окружающие районы.

Если условия для нереста в СЗК относительно мягкие из-за обогревающего действия ГТВ, то развитие основной массы икринок и личинок проходит в циклонической и антициклонической (в центральной и южной частях в зимний период (Файман, 2018)) циркуляционных системах зал. Шелихова с пониженной температурой. По-видимому, особи чёрного палтуса на ранних стадиях онтогенеза при таком температурном режиме продолжительное время развиваются и удерживаются внутри залива с летне-осеннего нереста до весны. Очевидно, что эти суровые условия определяют фенотипическую схожесть

молоди палтуса из этого района с таковой нерестилища ВД (Николенко, 1998а), как и молоди с нерестилища ЮЗК с молодью, происходящей с расположенных у Юго-Восточной Камчатки нерестилищ (Дьяков, 2009). Предположение, что осевшая молодь западнокамчатского происхождения из западной части моря совершает энергозатратные миграции через холодные шельфовые воды обратно в северо-восточную часть, труднообъяснимо.

С одной стороны, нерестилище ВД подвержено отепляющему эффекту ГТВ впадины Дерюгина, но, с другой, по сравнению с нерестилищами ЮЗК и ВТ здесь большее влияние оказывает промежуточная охотоморская водная масса, образованная под воздействием холодных плотных шельфовых вод (Морошкин, 1966; Badaev, Figurkin, 2015). Основная часть молоди оседает и развивается на шельфе недалеко от мест нереста и глубинной циркуляционной системы (Тупоногов, 2003). Относительно низкие температуры ГТВ в этом районе (Морошкин, 1966) и высокая скорость (по сравнению с глубинными течениями в других районах моря) второй ветви Восточно-Сахалинского течения в зимний период (Файман, 2018) предполагают, что транспорт части икринок и личинок в западной части моря на юг осуществляется на большее расстояние, чем из ЮЗК и ВТ на север. Очевидно, что эти факторы позволяют молоди оседать на удалённой на значительное расстояние от мест нереста континентальной отмели (и развиваться до половозрелого состояния на свале глубин) в водах у Юго-Восточного Сахалина (Ким Сен Ток, Бирюков, 1998) и даже достигать охотоморского шельфа о-вов Хоккайдо и Итуруп (Николенко, 1998а). Южнокурильский шельф с тихоокеанской стороны мало пригоден для обитания молоди чёрного палтуса из-за сильного прогрева летом. Вероятнее всего, взрослый палтус, пойманный с тихоокеанской стороны южных Курильских о-вов, а также о-вов Хоккайдо и Хонсю, имеет происхождение из СВС и попадает сюда, по-видимому, через проливы Фриза и Екатерины. Вероятен незначительный перенос сюда молоди из района северных Курильских о-вов (Мазникова, 2018). Даже если имеются условия для нереста южнее 49° с.ш. в водах у Восточного Сахалина (Полтев, Лученков, 2023), вынос икринок и личинок будет осуществляться в стерильные районы.

Несмотря на противоречивые и нечёткие представления о сроках нереста чёрного пал-

туса, можно прийти к пониманию того, что нерест на СЗК и ВД начинается раньше (первые текущие особи здесь отмечаются уже в июне) и заканчивается в октябре—ноябре, на ВТ нерест проходит в сентябре—декабре, на ЮЗК — в августе—январе (Ким Сен Ток, Бирюков, 1998; Николенко, 1998а; Дьяков, 2009). Темпорально-пространственные расхождения основных четырёх центров нереста, указанные в нашем исследовании, и особенности распределения молоди и половозрелых рыб по локальным районам, близким к этим центрам в Охотском море (Дудник, Долганов, 1992; Тупоногов, 2003), также указывают на вероятное существование четырёх группировок чёрного палтуса в Охотском море.

В нашем исследовании показаны достоверные различия в размерно-возрастной структуре самок палтуса из восточной и западной частей моря. Известны морфометрические различия из этих (Николенко, 1998а) и других частей моря (Дьяков, 2009). При анализе размерно-возрастных характеристик указанные выше авторы полагали, что рост палтуса первые 5–8 лет составляет 7–15 см в год, а у более взрослых особей не больше 3–4 см/год. Проведённые позже исследования путём прямых аквариальных наблюдений, мечения, повторных поимок показали, что рост неполовозрелых особей может достигать 6 см в год. В Северной Атлантике в среднем половозрелые самцы растут со скоростью 1.92 ± 1.16 см/год, самки — 3.87 ± 1.64 см/год, без разделения по полам рост особей TL до 31 см составляет 3.60 ± 1.10 см/год, а после 45 см — 0.60 ± 0.80 см/год (Treble et al., 2008; Albert et al., 2009; Rideout et al., 2012; Albert, 2016). Кольцо на отолитах камбал, которое считали добавочным перед первым годовым, из-за сложившегося представления о том, что рост в первый год у всех рыб должен быть значительным, очевидно, является первым годовым. Большие энергетические затраты, связанные с процессом метаморфоза, значительно замедляют рост личинок камбаловых на этой стадии вплоть до оседания (Ханайченко, Гиригосов, 2021), в том числе поэтому рост чёрного палтуса в начальный период должен быть сопоставим с данными этих авторов. Мы не располагали точными размерными характеристиками сеголеток, поэтому на полученной нами кривой роста (рис. 3) их длина имеет высокие значения, однако для промысловой части найденные нами параметры наилучшим образом соответствуют определениям по возрасту

с помощью современной методики. В любом случае представленные на рис. 2 параметры, полученные без Байесова подхода, также можно будет проверить на снижение ошибки моделирования биомассы запасов в JABBA-Select в последующей работе, чего нельзя сказать про выявленную степенную зависимость длины от возраста, найденного по чешуе Вдовиным и Асеевой (2025).

Различия гидрологических условий в исследованных центрах нереста, размерно-возрастная структура чёрного палтуса, а также толерантность вида к климатическим изменениям на протяжении всего периода обитания в Охотском море позволяют предполагать, что успешность размножения по центрам нереста асинхронна и зависит от складывающихся гидрологических условий, которые способствуют выживанию потомства. Не исключено, что в холодные периоды раннего голоцена (Василенко и др., 2011) нерестилище ЮЗК было более мощным центром нереста, чем в настоящее время, а нерест у Юго-Восточного Сахалина мог быть успешным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несоответствие выделения исследователями единой суперпопуляции чёрного палтуса наличию морфологических различий особей из разных частей Охотского моря требует разрешения. Мы достоверно определили различия параметров уравнения роста Бергаланфи самок чёрного палтуса из восточной и западной частей Охотского моря. Всего в Охотском море мы предполагаем существование четырёх популяций. Негативное влияние промысла обязывает особенно осторожно подходить к его регулированию. Для рационального ведения промысла следует использовать соответствующие уравнения роста отдельно по частям моря. Для обоснования степени внутривидовой дифференциации, кроме качественного анализа правильно подобранных генетических методов, необходимо знать степень миграций и дрейфа генов выявленных группировок. С этой целью надлежит определить пассивные миграции чёрного палтуса на ранних стадиях развития и степень хоминговых миграций производителей в Охотском море. Кроме этого, следует дополнить данные по размерно-возрастной структуре, созреванию и росту чёрного палтуса, учитывая половой диморфизм из всех четырёх центров нереста.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность М.В. Мокроусову (ДВГИ ДВО РАН) за помощь в подготовке срезов отолитов, С.Л. Овсянниковой и Е.Н. Андреевой (ТИНРО) в определении возраста рыб.

ВКЛАД АВТОРОВ

О.З. Бадаев — автор идеи, текст, подготовка препаратов и чтение возраста по окрашенным срезам отолитов чёрного палтуса, рис. 4. В.В. Кулик — автор идеи, математические расчёты, текст, выполнение рисунков 1–3 и всех таблиц.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Рыб для биологического анализа отбирали уже умершими из промысловых уловов. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению. М.: Изд-во ВНИРО, 192 с.
- Бадаев О.З., Черниченко И.С., Овсянникова С.Л. 2023. Сравнительный анализ оценок возраста чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* северо-западной части Тихого океана на основе различных методических подходов // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 2. С. 342–356.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-342-356>
- Бадаев О.З., Матросова И.В., Жадько Е.А., Колтун А.В. 2024. Динамика биологических характеристик чёрного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) из Охотского моря в 1963–2023 гг. // Науч. тр. Дальрыбвтуза. Т. 70. № 4. С. 83–93.
<https://doi.org/10.48612/dalrybvtuz/2024-70-08>
- Булатов О.А. 1983. Распределение икры и личинок чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) в восточной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 1. С. 162–164.

- Василенко Ю.П., Горбаренко С.А., Цзоу Ц. 2011. Ледяной покров Охотского моря в позднеплейстоценовом оледенении и голоцене // Вестн. ДВО РАН. № 2 (156). С. 70–77.
- Ватулина Л.П. 1993. Черный палтус // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море. Вып. 2. СПб.: Гидрометеиздат. С. 115–121.
- Вдовин А.Н., Асеева Н.Л. 2025. Межгодовая динамика размерного состава чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море как маркер валидности оценок его возраста // Вопр. рыболовства. Т. 26. № 1. С. 51–58.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2025-26-1-51-58>
- Дудник В.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 83–98.
- Дьяков Ю.П. 1981. К морфометрической характеристике тихоокеанского чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 1 (126). С. 157–160.
- Дьяков Ю.П. 1984. Распределение и популяционная структура тихоокеанского чёрного палтуса // Биология моря. Т. 10. № 5. С. 57–60.
- Дьяков Ю.П. 1985. Популяционная структура чёрного палтуса северной части Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 22 с.
- Дьяков Ю.П. 1991. Популяционная структура тихоокеанского чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 3. С. 404–414.
- Дьяков Ю.П. 2009. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Дьяков Ю.П., Коваль Е.З., Богданов Л.В. 1981. Внутривидовой биохимический полиморфизм и популяционная структура черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) (Pleuronectidae) в Беринговом и Охотском морях // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 809–815.
- Золотов А.О. 2007. О предельном возрасте камбал (Pleuronectidae) Охотского и Берингова морей и тихоокеанского побережья Камчатки // Матер. VIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 253–255.
- Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2014. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточно-камчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Тр. ВНИРО. Т. 151. С. 62–74.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 1998. Распределение и некоторые черты биологии черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* (Pleuronectidae) и длинопорого шипошека *Sebastobolus macrochir* (Scorpaenidae) у восточного побережья Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 151–154.
- Ким Сен Ток, Шепелова О.Н. 2001. Структура шельфовых ихтиоценов северо-восточного Сахалина и залива Терпения // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 6. С. 750–760.
- Кузнецова Е.Н., Антонов Н.П., Мазникова О.А., Трофимова А.О. 2018. Современная характеристика роста чёрного палтуса северо-западной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 171. С. 80–94.
- Кулик В.В., Пранц С.В., Будянский М.В. и др. 2020. Связь запасов чёрного палтуса в Охотском море с факторами внешней среды // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 1. С. 58–81.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-58-81>
- Кулик В.В., Глебов И.И., Асеева Н.Л., Новиков Р.Н. 2022. Оценка состояния запаса чёрного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 202. № 2. С. 466–497.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-466-497>
- Линдберг Г.У., Фёдоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.
- Мазникова О.А. 2018. Биология и промысел чёрного палтуса западной части Берингова моря и тихоокеанских вод Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Малкин Е.М. 1995. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 537–540.
- Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 67 с.
- Мухаметов И.Н. 2014. Палтусы прикурильских вод: биология, состояние запасов, перспективы промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Николенко Л.П. 1998а. Биология и промысел черного палтуса Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 23 с.
- Николенко Л.П. 1998б. Распределение икры, личинок и пелагической молоди чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море // Биология моря. Т. 24. № 1. С. 16–20.
- Николенко Л.П., Катугин О.Н. 1998. Генетическая дифференциация чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море и сопредельных водах // Изв. ТИНРО. Т. 124. Ч. 1. С. 251–270.
- Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 308 с.

- Полтев Ю.Н., Лученков А.В. 2023. Биологическая характеристика чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) в водах к северо-востоку от мыса Елизаветы (остров Сахалин, Охотское море) в летний период // Тр. СахНИРО. Т. 19. Ч. 1. С. 104–114.
- Полутов И.А., Трипольская В.Н. 1954. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 295–308.
- Смирнов О.В. 2006. Чёрный палтус норвежско-баренцевоморской популяции. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 113 с.
- Тупоногов В.Н. 2003. Особенности летне-осеннего распределения и состояние ресурсов палтусов в Охотском море и у Курильских островов в 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 133. С. 145–160.
- Фадеев Н.С. 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат, 100 с.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат, 175 с.
- Файман П.А. 2018. Атлас течений Охотского моря. Владивосток: Б.и., 133 с. Деп. в ВИНТИ РАН 27.07.2018 г. № 87-В2018.
- Файман П.А., Пранц С.В., Будянский М.В., Улейский М.Ю. 2021. Моделирование распространения тихоокеанских вод в Охотском море // Изв. РАН. Физика атмосферы и океана. Т. 57. № 3. С. 372–384. <https://doi.org/10.31857/S0002351521030044>
- 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.
- Ханайченко А.Н., Гиразосов В.Е. 2021. Черноморский калкан и его ближайший родственник, тюрбо. Ч. 1. Севастополь: Изд-во ИнБЮМ, 252 с. <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-6-6>
- Циновский В.Д. 1981. Рыбы, пойманные на дрейфующей станции “Северный полюс-22” зимой 1978–79 и 1979–80 гг. // Рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 110–112.
- Чернова Н.В. 2017. О поимках чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) на кромке шельфа морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 144–153. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020060>
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holosephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П. 1966. Некоторые данные по биологии чёрного палтуса Охотского моря // Тр. ВНИРО. Т. 60. С. 271–279.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.
- Akaike H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle // Proc. 2nd Int. Symp. Inf. Theory. Budapest: Akadémiai Kiadó. P. 267–281.
- Albert O.T. 2016. Growth and formation of annual zones in whole otoliths of Greenland halibut, a slow-growing deep-water fish // Mar. Freshw. Res. V. 67. № 7. P. 937–942. <https://doi.org/10.1071/MF15089>
- Albert O.T., Nilssen E.M., Nedreaas K.H., Gundersen A.C. 2001. Distribution and abundance of juvenile Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in relation to survey coverage and the physical environment // ICES J. Mar. Sci. V. 58. № 5. P. 1053–1062. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1094>
- Albert O.T., Kvalsund M., Vollen T., Salberg A.-B. 2009. Towards accurate age determination of Greenland halibut // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 40. P. 81–95. <https://doi.org/10.2960/J.v40.m659>
- Andersen K.H. 2019. Fish ecology, evolution, and exploitation: a new theoretical synthesis, Princeton: Princeton Univ. Press, 280 p. <https://doi.org/10.1515/9780691189260>
- Badaev O.Z., Figurkin A.L. 2015. The habitat area of *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae) // Proc. 30th Int. Symp. Okhotsk Sea and Sea Ice. Mombetsu: OSCORA. P. 234–239.
- Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. № 2. P. 181–213.
- Beverton R.J.H. 1954. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations // U.S. Fish. Lab. Misc. Contrib. V. 2. 181 p.
- Beverton R.J.H., Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London: H.M. Stationery Office, 533 p.
- Blood D.M., Matarese A.C., Busby M.S. 2007. Spawning, egg development, and early life history dynamics of arrowtooth flounder (*Atheresthes stomias*) in the Gulf of Alaska // NOAA Prof. Pap. NMFS. № 7. 28 p.
- Bryan M.D., Rovellini A., Siddon E. et al. 2024. Assessment of the Greenland turbot stock in the Bering Sea and Aleutian Islands. Anchorage: NPFMC, 192 p.
- Cailliet G.M., Smith W.D., Mollet H.F., Goldman K.J. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting // Environ. Biol. Fish. V. 77. № 3. P. 211–228. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9105-5>
- Domínguez-Petit R., Ouellet P., Lambert Y. 2013. Reproductive strategy, egg characteristics and embryonic development of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) // ICES J. Mar. Sci. V. 70. № 2. P. 342–351. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss180>

- Evseenko S.A.* 2003. An annotated catalogue of pleuronectiform fishes (order Pleuronectiformes) of the seas of Russia and adjacent countries // *J. Ichthyol.* V. 43. Suppl. 1. P. S57–S74.
- Gundersen A.C., Kennedy J., Woll A. et al.* 2013. Identifying potential Greenland halibut spawning areas and nursery grounds off East and South-western Greenland and its management implications // *J. Sea Res.* V. 75. P. 110–117.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.05.016>
- Hussey N.E., Hedges K.J., Barkley A.N. et al.* 2017. Movements of a deep-water fish: establishing marine fisheries management boundaries in coastal Arctic waters // *Ecol. Appl.* V. 27. № 3. P. 687–704.
<https://doi.org/10.1002/eap.1485>
- Kennedy J., Gundersen A.C., Hoines Å.S., Kjesbu O.S.* 2011. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) spawn annually but successive cohorts of oocytes develop over 2 years, complicating correct assessment of maturity // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 68. № 2. P. 201–209.
<https://doi.org/10.1139/F10-149>
- Kimura D.K.* 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve // *Fish. Bull.* V. 77. № 4. P. 765–776.
- Lindegren M., Thorlacius M., Thorson J.T. et al.* 2025. Population structure of Greenland halibut across the North Atlantic inferred from large-scale monitoring and spatial modeling // *ICES J. Mar. Sci.* V. 82. № 5. Article fsaf068.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaf068>
- Methot R.D. Jr., Wetzel C.R.* 2013. Stock synthesis: a biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management // *Fish. Res.* V. 142. P. 86–99.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.10.012>
- Musick J.A.* 1999. Criteria to define extinction risk in marine fishes: the American Fisheries Society initiative // *Fisheries.* V. 24. № 12. P. 6–14.
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1999\)024<0006:CTD>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1999)024<0006:CTD>2.0.CO;2)
- Ouellet P., Bui A.O.V., Bernier B.* 2011. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum, 1792) early stage distribution in the Gulf of St. Lawrence // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* V. 43. P. 121–129.
<https://doi.org/10.2960/J.v43.m677>
- Pardo S.A., Cooper A.B., Dulvy N.K.* 2013. Avoiding fishy growth curves // *Methods Ecol. Evol.* V. 4. № 4. P. 353–360.
<https://doi.org/10.1111/2041-210x.12020>
- Powell A., Clarke M.E., Haltuch M.A. et al.* 2022. First autonomous underwater vehicle observations of a potential petrale sole (*Eopsetta jordani*) spawning aggregation off the US West Coast // *Front. Mar. Sci.* V. 9. Article 834839.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.834839>
- Ricker W.E.* 1979. Growth rates and models // *Fish Physiol.* V. 8. P. 677–743.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60034-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60034-5)
- Rideout R.M., Morgan M.J., Lambert Y. et al.* 2012. Oocyte development and vitellogenin production in Northwest Atlantic Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* V. 44. P. 15–29.
<https://doi.org/10.2960/J.v44.m679>
- Siwicke K.A., Coutré K.* 2020. Periodic movements of Greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides* in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // *Fish. Res.* V. 229. Article 105612.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105612>
- Smart J.J., Grammer G.L.* 2021. Modernising fish and shark growth curves with Bayesian length-at-age models // *PLOS ONE.* V. 16. P. e0246734.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246734>
- Smart J.J., Chin A., Tobin A.J., Simpfendorfer C.A.* 2016. Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future // *Fish Fish.* V. 17. № 4. P. 955–971.
<https://doi.org/10.1111/faf.12154>
- Sohn D., Ciannelli L., Duffy-Anderson J.T.* 2010. Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // *Fish. Oceanogr.* V. 19. № 5. P. 339–353.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00549.x>
- Thorson J.T., Maureaud A.A., Frelat R. et al.* 2023. Identifying direct and indirect associations among traits by merging phylogenetic comparative methods and structural equation models // *Methods Ecol. Evol.* V. 14. № 5. P. 1259–1275.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.14076>
- Treble M.A., Campana S.E., Wastle R.J. et al.* 2008. Growth analysis and age validation of a deepwater Arctic fish, the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 65. № 6. P. 1047–1059.
<https://doi.org/10.1139/F08-030>
- Vehtari A., Gelman A., Gabry J.* 2017. Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC // *Stat. Comput.* V. 27. № 5. P. 1413–1432.
<https://doi.org/10.1007/s11222-016-9696-4>
- Vihtakari M., Hordoir R., Treble M. et al.* 2021. Pan-Arctic suitable habitat model for Greenland halibut // *ICES J. Mar. Sci.* V. 78. № 4. P. 1340–1356.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab007>
- Winker H., Carvalho F., Kapur M.* 2018. JABBA: just another Bayesian biomass assessment // *Fish. Res.* V. 204. P. 275–288.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.03.010>
- Winker H., Carvalho F., Thorson J.T.* 2020. JABBA-Select: incorporating life history and fisheries' selectivity into surplus production models // *Fish. Res.* V. 222. Article 105355.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105355>
- Yan Y., Cantoni E., Field C. et al.* 2023. Spatiotemporal modelling of Greenland halibut maturation across the Northwest Atlantic // *ICES J. Mar. Sci.* V. 80. № 6. P. 1787–1801.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsad112>

**MORPHOECOLOGICAL APPROACH TO THE STUDY
OF INTRASPECIFIC STRUCTURE OF GREENLAND
AND HALIBUT *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES* (PLEURONECTIDAE)
IN THE SEA OF OKHOTSK**

O. Z. Badaev^{1,*} and V. V. Kulik¹

¹Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia

**E-mail: badaev@yandex.ru*

Four distinct morphoecological groups were distinguished when analyzing the intraspecific structure of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the Sea of Okhotsk. Using age-size keys derived from stained otolith sections, it was confirmed that the von Bertalanffy growth equations, separately parameterized by both sex and sea region, were valid. Due to the low stock of Greenland halibut in the Sea of Okhotsk, a differentiated approach to exploiting this resource is already required, at least in the western and eastern parts of the sea.

Keywords: Reinhardtius hippoglossoides, Greenland halibut, Bertalanffy equation, population, age, growth, Sea of Okhotsk.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.331.7.591.4/.9

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЧЕШУЕГОЛОВЫХ МАСЛЮКОВ (PHOLIDAE) В ВОДАХ РОССИИ

© 2026 г. М. О. Ростовцева¹, *, Б. А. Шейко², А. А. Баланов³

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

²Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

³Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН — ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: rostovtseva.mo@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.05.2025 г.

После доработки 09.06.2025 г.

Принята к публикации 19.06.2025 г.

На основании результатов анализа морфологических признаков чешуеголовых маслюков выявлено, что в водах России обитает единственный вид этой группы — *Pholis crassispina*, а *Ph. nebulosa* отсутствует. Приведены значения важных диагностических признаков для обоих видов. Уточнён ареал *Ph. crassispina* в водах России.

Ключевые слова: *Pholis crassispina*, *Pholis nebulosa*, чешуеголовые маслюки, морфометрия, морфология, состав, распространение.

DOI: 10.7868/S3034514626010105

В семействе маслюковых (Pholidae) чешуя на голове есть только у трёх видов: *Pholis nebulosa* (Temminck et Schlegel, 1845), *Ph. crassispina* (Temminck et Schlegel, 1845) и *Ph. fangi* (Wang et Wang, 1935) (Yatsu, 1981). Вплоть до настоящего времени считалось, что в водах России из них обитают два — *Ph. nebulosa* и *Ph. crassispina*. Причём первый из них указывали как обычный и широко распространённый, а *Ph. crassispina* как редкий и малочисленный либо указывали только *Ph. nebulosa* (Линдберг, Красюкова, 1975; Новиков и др., 2002; Fedorov, 2004; Соколовский и др., 2007, 2011; Парин и др., 2014). Основным источником, в котором приведён материал и сообщается о признаках *Ph. nebulosa*, является работа Линдберга и Красюковой (1975).

При изучении ихтиопланктона в бух. Житкова (зал. Петра Великого, Японское море) были массово обнаружены личинки только одного вида чешуеголовых маслюков — *Ph. crassispina*. Это обстоятельство побудило нас пересмотреть

весь доступный материал по чешуеголовым маслюкам из вод России, включая данные ЗИН РАН из работы Линдберга и Красюковой (1975). Наше исследование посвящено определению видового состава, проверке диагностических признаков и уточнению ареалов чешуеголовых маслюков в водах России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучили 157 экз. чешуеголовых маслюков из коллекции ЗИН РАН (ZIN), г. Санкт-Петербург. Из всей выборки точные координаты оказались известными только для 1 экз. (ZIN 54520). Для иллюстрации распределения остальных особей экспертно определили примерные координаты лова (исходя из данных их отлова в определённых заливах, бухтах, у мысов и так далее).

Ph. crassispina. Японское море: ZIN 1611 — 1 экз. SL 111 мм, зал. Посыета, 42°33' с.ш.,

130°55' в.д.; ZIN 6602, 8659, 12429, 12430, 13087, 20473–20475 — 15 экз. *SL* 85–167 мм, г. Владивосток, 43°05' с.ш., 131°52' в.д.; ZIN 10645 — 1 экз. *SL* 142 мм, долина р. Партизанская (Сучан), 42°49' с.ш., 132°59' в.д.; ZIN 11602, 12427, 12428 — 7 экз. *SL* 61–148 мм, зал. Чосонман (Восточно-Корейский), 39°29' с.ш., 128°13' в.д.; ZIN 12426, 12605 — 30 экз. *SL* 85–180 мм, г. Пусан, 35°03' с.ш., 129°12' в.д.; ZIN 12431, 34248 — 2 экз. *SL* 69 и 152 мм, бух. Назимова, 42°52' с.ш., 132°24' в.д.; ZIN 18840, 57063 — 19 экз. *SL* 52–119 мм, Славянский залив, 42°53' с.ш., 131°25' в.д.; ZIN 18839 — 2 экз. *SL* 83 и 157 мм, зал. Ольги, 43°41' с.ш., 135°16' в.д.; ZIN 18841 — 1 экз. *SL* 171 мм, бух. Разбойник, 42°54' с.ш., 132°22' в.д.; ZIN 18842 — 1 экз. *SL* 134 мм, зал. Находка, 42°47' с.ш., 132°59' в.д.; ZIN 18843 — 1 экз. *SL* 120 мм, п-ов Де-Фриза, 43°16' с.ш., 132°00' в.д.; ZIN 18844, 18955, 18956, 45839 — 6 экз. *SL* 86–127 мм, зал. Петра Великого, 42°44' с.ш., 131°58' в.д.; ZIN 20476 — 1 экз. *SL* 115 мм, Амурский залив, 43°04' с.ш., 131°48' в.д.; ZIN 22176 — 6 экз. *SL* 74–168 мм, бух. Патрокл, 43°04' с.ш., 131°57' в.д.; ZIN 25987, 26010–26012 — 9 экз. *SL* 119–186 мм, бух. Преображения, 42°54' с.ш., 133°53' в.д.; ZIN 25988 — 1 экз. *SL* 113 мм, о. Петрова, 42°52' с.ш., 133°48' в.д.; ZIN 30709 — 5 экз. *SL* 68–164 мм, бух. Тихая Заводь, 42°51' с.ш., 132°34' в.д.; ZIN 18952 — 13 экз. *SL* 61–126 мм, зал. Стрелок, 42°55' с.ш., 132°26' в.д.; ZIN 18953 — 5 экз. *SL* 69–74 мм, Уссурийский залив, 43°10' с.ш., 132°10' в.д.; ZIN 35151 — 5 экз. *SL* 30–102 мм, бух. Нарва (Сидими), 42°58' с.ш., 131°30' в.д.; ZIN 57064 — 1 экз. *SL* 114 мм, бух. Корсакова, 50°02' с.ш., 142°09' в.д. Охотское море, южные Курильские о-ва: ZIN 41650–41652 — 5 экз. *SL* 95–140 мм, о. Кунашир, зал. Измены, 43°43' с.ш., 145°31' в.д.; ZIN 54520 — 1 экз. *SL* 117 мм, 06.09.2008 г., о. Кунашир, 43°57' с.ш., 145°35' в.д.

Ph. nebulosa. Японское море: ZIN 13088 — 3 экз. *SL* 111–168 мм, г. Пусан, 35°03' с.ш., 129°12' в.д. Восточно-Китайское море: ZIN 11204, 11603, 22865 — 14 экз. *SL* 59–184 мм, г. Нагасаки, 32°45' с.ш., 129°46' в.д. Тихий океан: ZIN 8853 — 1 экз. *SL* 162 мм, г. Йокогама, 35°26' с.ш., 139°45' в.д.; ZIN 9566 — 1 экз. *SL* 107 мм, пос. Мисаки, 34°20' с.ш., 135°08' в.д.

Дополнительно изучили ранее отловленных мальковым неводом и хранящихся в коллекции музея ННЦМБ ДВО РАН (MIMB), г. Владивосток чешуеголовых маслюков.

Ph. crassispina. Японское море, зал. Петра Великого: MIMB 51172 — 22 экз. *SL* 83.3–165.5 мм, бух. Средняя, 42°39' с.ш., 131°13' в.д.; MIMB 51173 — 25 экз. *SL* 69.2–137.9 мм, бух. Парис, 43°01' с.ш., 131°55' в.д.; MIMB 51174 — 13 экз. *SL* 41.3–121.6 мм, пос. Авангард, 42°54' с.ш., 132°44' в.д.

При изучении рыб для измерений и подсчетов признаков использовали схемы Макушка (1958) и Яцу (Yatsu, 1981). По рентгенограммам, полученным на цифровом рентген-аппарате Faxitron MX-20 ("Faxitron", США), подсчитывали следующие меристические признаки: число лучей в анальном, спинном, грудном (*P*) и хвостовом плавниках; число туловищных и хвостовых позвонков, а также их общее число. В хвостовом плавнике отдельно подсчитывали верхние и нижние краевые и основные лучи. Грудные плавники предварительно окрашивали ализариновым красным в растворе 1.5%-ного гидроксида калия (Якубовски, 1970). Лучи считали только в левом грудном плавнике под микроскопом Olympus SZH ("Olympus", Япония).

Пластические признаки измеряли на фиксированном материале штангенциркулем с точностью до 0.1 мм под микроскопом Olympus SZH в соответствии с методикой Яцу (Yatsu, 1981). Определяли следующие параметры: абсолютную длину — от симфиза верхней челюсти до вершины самого длинного луча хвостового плавника, стандартную длину (*SL*) — от симфиза верхней челюсти до конца гипуралий (сгиб хвостового плавника), длину головы (*c*) — от симфиза верхней челюсти до заднего края лопасти жаберной крышки, длину грудного плавника (*IP*) — от основания самого длинного луча до его вершины, высоту основания грудного плавника (*hP*) — расстояние между основаниями крайних верхнего и нижнего лучей, длину хвостового плавника (*IC*) — от конца гипуралий (сгиб хвостового плавника) до вершины самого длинного луча. Измеряли только левый грудной плавник. Подсчитывали также отношения длин левого грудного и хвостового плавников к длине головы (соответственно *IP* в % *c* и *IC* в % *c*), а также отношение высоты основания левого грудного плавника к длине самого плавника (*hP* в % *IP*).

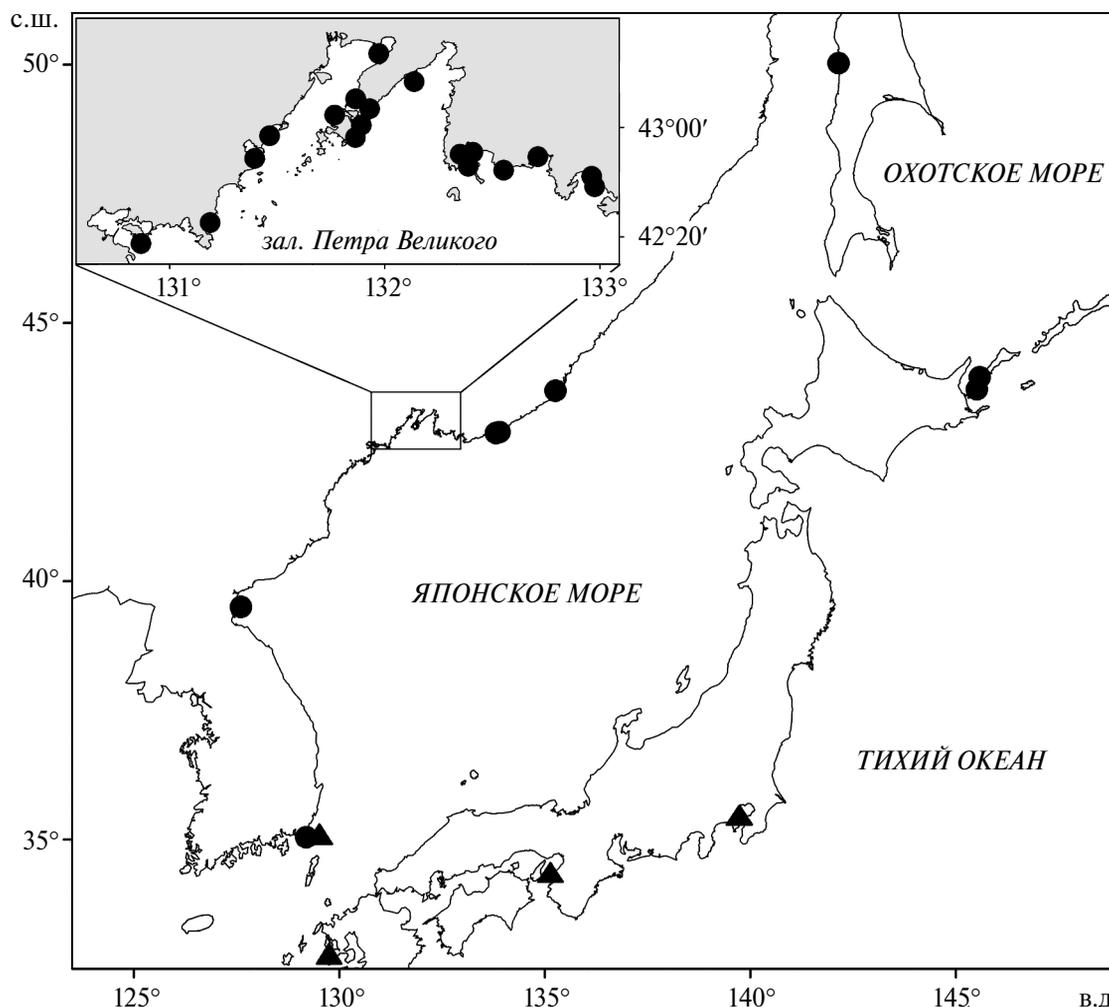
РЕЗУЛЬТАТЫ

Признаки исследованных экземпляров *Ph. crassispina* из коллекций ZIN и MIMB полностью совпадают с признаками этого вида

Пластические и меристические признаки исследованных чешуеголовых маслюков (род *Pholis*) по собственным и литературным данным

Признак	<i>Ph. crassispina</i>						<i>Ph. nebulosa</i>					
	Наши данные			Yatsu, 1981			Наши данные			Yatsu, 1981		
	lim	$M \pm m$	<i>n</i>	lim	$M \pm m$	<i>n</i>	lim	$M \pm m$	<i>n</i>	lim	$M \pm m$	<i>n</i>
<i>TL</i> , мм	32–196	119.1 ± 2.7	198	69.6–202.1		37	65–197	125.8 ± 10.6	19	116.0–290.2		37
<i>SL</i> , мм	30–186	111.7 ± 2.6	198				59–184	116.8 ± 10.1	19			
<i>IP</i> в % <i>c</i>	34.5–46.5	39.4 ± 0.2	107	30.3–46.0	37.8 ± 3.4	37	47.7–61.3	51.4 ± 1.8	7	39.6–53.9	48.0 ± 3.2	37
<i>hP</i> в % <i>IP</i>	34.9–48.7	42.3 ± 0.9	20				41.9–55.3	47.6 ± 0.9	18			
<i>IC</i> в % <i>c</i>	44.3–66.7	53.5 ± 0.5	107	45.0–57.3	51.4 ± 2.7	37	55.6–72.3	60.6 ± 2.1	7	51.8–69.5	61.8 ± 4.7	37
Меристические признаки												
<i>D</i>	76–81	78.5 ± 0.1	60	73–81		38	76–81	78.4 ± 0.7	7	76–83		42
<i>A</i>	35–39	36.9 ± 0.1	60	34–41		38	36–40	38.0 ± 0.5	7	35–42		42
<i>P</i>	11–13	12.0 ± 0.1	198	11–13	12.5 ± 0.5	37	13–15	14.1 ± 0.2	18	13–15	14.4 ± 0.6	37
<i>C</i>	21–25	22.7 ± 0.1	55	20–25		38	22–25	24.3 ± 0.3	7	22–25		42
<i>UR</i>	5–6	5.6 ± 0.1	55	4–7		38	6–7	6.3 ± 0.2	7	5–6		42
<i>PUR</i>	6–8	6.9 ± 0.1	55	6–7		38	7	7.0	7	6–7		42
<i>PLR</i>	6–7	6.6 ± 0.1	55	7		38	6–7	6.4 ± 0.2	7	7		42
<i>LR</i>	3–5	3.7 ± 0.1	55	2–4		38	3–5	4.6 ± 0.3	7	3–5		42
<i>vert.a.</i>	38–41	39.5 ± 0.1	60	37–42		38	38–40	39.0 ± 0.2	7	39–43		42
<i>vert.c.</i>	44–48	45.8 ± 0.1	60	42–49		38	45–48	46.4 ± 0.5	7	43–49		42
<i>vert.</i>	83–87	85.3 ± 0.1	60	80–88		38	83–88	85.4 ± 0.7	7	83–90		42

Примечание. *lim* — пределы изменчивости признака, $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка; *n* — число исследованных особей, экз.; *TL*, *SL* — абсолютная и стандартная длина тела; *IP* — длина грудного плавника, *c* — длина головы, *hP* — высота основания грудного плавника, *IC* — длина хвостового плавника; *A*, *D*, *P* и *C* — число лучей соответственно в анальном, спинном, грудном и хвостовом плавниках; *UR*, *PUR* — число верхних краевых и основных лучей хвостового плавника; *PLR*, *LR* — число нижних основных и краевых лучей хвостового плавника; *vert.a.*, *vert.c.*, *vert.* — число позвонков соответственно туловишных, хвостовых, общее.



Места находок чешуеголовых маслюков *Pholis crassispina* (Temminck et Schlegel, 1845) (●) и *Ph. nebulosa* (Temminck et Schlegel, 1845) (▲) из коллекций ZIN и MIMB. На выноске показаны места находок в зал. Петра Великого.

из других районов, из них важные диагностические имели следующие значения: *P* 11–13, *IP* 34.5–46.5% *c*, *hP* 34.9–48.7% *IP*, *IC* 44.3–66.7% *c* (таблица).

По данным исследованных коллекций, *Ph. crassispina* встречается вдоль западного побережья Японского моря от г. Пусан (Республика Корея) до зал. Ольги (Приморье). Кроме этого вид обнаружен в одной пробе от западного побережья о-ва Сахалин (Японское море) и в двух пробах от южного побережья о-ва Кунашир (южная часть Охотского моря) (рисунок).

Признаки *Ph. nebulosa*, пойманных в водах Кореи и Японии (рисунок), также входят в диапазон изменчивости признаков данного вида. Значения основных диагностических признаков были следующими: *P* 13–15, *IP* 47.7–61.3% *c*, *hP* 41.9–55.3% *IP*, *IC* 55.6–72.3% *c* (таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённый анализ всего наличного в ZIN и MIMB материала из вод России выявил, что вся выборка состоит исключительно из одного вида — *Ph. crassispina*. Этот факт противоречит ранее опубликованным данным о том, что единственным чешуеголовым маслюком из этого района является *Ph. nebulosa* (Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1975; Новиков и др., 2002; Fedorov, 2004; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). Различия наших и ранее опубликованных результатов объясняются тем, что в момент издания книги Линдберга и Красюковой (1975) — основной работы, в которой приведены данные о материале, — *Ph. crassispina* считался младшим синонимом *Ph. nebulosa* (Jordan, Snyder, 1902). В 1981 г. выходит монография о составе маслюков Японского архипелага (Yatsu, 1981), в которой автор

обосновывает валидность *Ph. crassispina* и приводит диагностические признаки чешуеголовых маслюков. Черешнев и Назаркин (2008) предполагали, что работа Линдберга и Красюковой (1975) основана на смешанной выборке, состоящей из обоих видов (*Ph. crassispina* и *Ph. nebulosa*), но привели данные только своего экземпляра *Ph. crassispina*. Мы же проанализировали всю наличную выборку на основе надёжных диагностических признаков (Yatsu, 1981) и обнаружили в водах России только *Ph. crassispina* (таблица).

Согласно литературным данным, основными диагностическими признаками, по которым различаются исследуемые виды, являются: число лучей в *P* (у *Ph. crassispina* 12–13 лучей против 13–15 у *Ph. nebulosa*), *IP* в % *c* (30–46 против 40–54%), *IC* в % *c* (45–58 против 51–70%); тёмная пигментация вдоль спинного плавника (прямоугольные пятна против треугольных), цвет хвостового плавника (светло-коричневый или бледно-жёлтый против полностью тёмного плавника или покрытого тёмными прямоугольными пятнами), а также наличие или отсутствие белой или прозрачной каймы на хвостовом плавнике (есть только у *Ph. nebulosa*) (Yatsu, 1981). Поскольку в работе мы использовали материал, хранящийся на протяжении долгого времени в фиксаторах, описать особенности окраски не представилось возможным.

При сравнении наших данных с данными Яцу (Yatsu, 1981) были найдены различия по значениям пластических признаков (таблица). По нашим данным, у *Ph. nebulosa* выше значения *IP* в % *c* (47.7–61.3 против 39.6–53.9%), а у *Ph. crassispina* шире диапазон *IC* в % *c* (44.3–66.7 против 45.0–57.3%). В качестве дополнительного важного диагностического признака мы предлагаем использовать отношение высоты основания грудного плавника к его длине в % (*hP* в % *IP*). Поскольку диапазоны изменчивости основных диагностических признаков (*P*, *IP* в % *c*, *hP* в % *IP* и *IC* в % *c*) перекрываются, при идентификации *Ph. crassispina* и *Ph. nebulosa* лучше использовать комплекс признаков — *P*, набор пластических индексов (*IP* в % *c*, *hP* в % *IP*, *IC* в % *c*) и особенности окраски спинного и хвостового плавников.

Наши данные позволяют по-новому установить ареалы *Ph. crassispina* и *Ph. nebulosa*, сделать их более реалистичными. Ещё Яцу (Yatsu, 1981) показал, что *Ph. crassispina* дальше, чем *Ph. nebulosa*, распространён на север вдоль Японского архипелага. Наши данные это

подтверждают. В северной части ареала чешуеголовых маслюков встречается и является обычным только *Ph. crassispina* (рисунок). Как показано выше, в западной части Японского моря этот вид достоверно зарегистрирован на север до зал. Ольги. В зал. Владимира, вероятно, *Ph. crassispina* тоже может быть обнаружен. Севернее вдоль материкового берега данный вид отсутствует. У западного побережья о-ва Сахалин *Ph. crassispina* был отмечен только в бух. Корсакова (Таранец, 1937; наши данные). В прибрежье на юге и востоке о-ва Сахалин (заливы Анива и Терпения) находок этого вида пока нет, но, по нашему мнению, они вполне возможны. *Pholis nebulosa* в водах России отсутствует. Находки *Ph. nebulosa* в прибрежье о-ва Кунашир (ZIN 41650–41652) (Shinohara et al., 2012) мы переопределили как *Ph. crassispina*.

Более сложен вопрос с границами ареалов этих видов у материкового берега Японского моря. Точных данных, основанных на музейных экземплярах для вод Корейского п-ова, нет. Обобщённо можно сказать, что ареалы *Ph. crassispina* и *Ph. nebulosa* в этих водах совпадают (Kim et al., 2005). По нашим данным, зона симпатрии этой пары видов на материковом шельфе расположена, по крайней мере, у юго-восточного побережья Корейского п-ова в окрестностях г. Пусан (*Ph. crassispina* ZIN 12426 и 12605, *Ph. nebulosa* ZIN 13088). На островном шельфе Японского архипелага они обитают совместно вдоль обоих побережий от запада о-ва Кюсю до юга о-ва Хоккайдо (Yatsu, 1980).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН (М.О. Ростовцева и А.А. Баланов) и в рамках государственной темы Зоологического института РАН № 125012800885-4 (Б.А. Шейко). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данные получены на основе анализа коллекционных фиксированных материалов и сведений литературы. Одобрение проведения подобных исследований со стороны комиссии по биоэтике не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.

Макушок В.М. 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 3–129.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.

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

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

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

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

Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИПРО. Т. 11. 200 с.

Черешнев И.А., Назаркин М.В. 2008. Первое достоверное обнаружение нового для фауны России вида маслюка *Pholis (Enedrias) crassispina* (Pisces: Pholidae) в северо-западной части Японского моря, с замечаниями по составу видов этого семейства в данном районе // Биология моря. Т. 34. № 5. С. 318–323.

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

Fedorov V.V. 2004. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 6: Suborder Zoarcoidei // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 1. P. S73–S128.

Jordan D.S., Snyder J.O. 1902. A review of the blennoid fishes of Japan // Proc. US Natl. Mus. V. 25. № 1293. P. 441–504.

<https://doi.org/10.5479/si.00963801.25-1293.441>

Kim I.S., Choi Y., Lee C.L. et al. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Seoul: Kyo-Hak Publ., 615 p.

Shinohara G., Nazarkin M.V., Nobetsu T., Yabe M. 2012. A preliminary list of marine fishes found in the Nemuro Strait between Hokkaido and Kunashiri Islands // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. A. V. 38. № 4. P. 181–205.

Yatsu A. 1980. Geographic variation in vertebral numbers in two pholidid fishes, *Enedrias nebulosa* and *E. crassispina* around Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 27. № 2. P. 115–121. <https://doi.org/10.11369/jji1950.27.115>

Yatsu A. 1981. A revision of the gunnel family Pholididae (Pisces, Blennioidei) // Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A. V. 7. № 4. P. 165–190.

SPECIES COMPOSITION OF SCALY-HEADED GUNNELS (PHOLIDAE) IN RUSSIAN WATERS

M. O. Rostovtseva^{1, *}, B. A. Sheiko², and A. A. Balanov³

¹ Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

³National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

*E-mail: rostovtseva.mo@yandex.ru

Analyses of morphological characters of the scaly-headed gunnels reveal that Russian waters are inhabited by only one species from this group, *Pholis crassispina*, while *Ph. nebulosa* is absent. The article also provides values of important diagnostic characters for both species and clarifies the range of *Ph. crassispina* in Russian waters.

Keywords: *Pholis crassispina*, *Pholis nebulosa*, scaly-headed gunnels, morphometry, morphology, species composition, distribution.

**КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ**

УДК 597.556.332.9(265.54)(571.63)

**НОВАЯ НАХОДКА РЕДКОГО В ВОДАХ РОССИИ ВИДА —
РЫБКИ-ДРАКОНЧИКА *DRACULO MIRABILIS* (CALLIONYMIDAE)**

© 2026 г. Е. Д. Васильева¹, *, Е. А. Дунаев¹

¹Зоологический музей Московского государственного университета

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 22.04.2025 г.

После доработки 11.06.2025 г.

Принята к публикации 16.06.2025 г.

Сообщается о новой находке редкого в водах России вида — рыбки-дракончика *Draculo mirabilis*, пойманного во внешнем эстуарии р. Рязановка, зал. Петра Великого. Единичные находки вида в зал. Петра Великого обсуждаются в связи с предположением о его спорадических миграциях в этот район из области основного ареала.

Ключевые слова: рыбка-дракончик, находки в Приморье, ареал, нативный вид.

DOI: 10.7868/S3034514626010119

Рыбка-дракончик *Draculo mirabilis* Snyder, 1911 принадлежит к числу наименее изученных видов семейства Callionymidae (Syngnathiformes). Это мелкая (наибольшая абсолютная длина тела (*TL*) до 6 см) морская донная рыба, обитающая в водах Северо-Западной Пацифики у берегов Китая, Кореи и Японии (Линдберг, Красюкова, 1975; Новиков и др., 2002; Fricke et al., 2025). В водах России *D. mirabilis* до сих пор отмечен только в зал. Петра Великого. Первая находка этого вида в зал. Посьета Японского моря в бухте Рейд Паллада датируется октябрём 1948 г. (Линдберг, 1955; Линдберг, Красюкова, 1975). Второй экземпляр был пойман в бух. Сивучья в 1994 г. (Yabe et al., 1997; Соколовский и др., 2007). Наконец, третий взрослый экземпляр пойман в сентябре 2021 г. в бух. Суходол Уссурийского залива (Колпаков, Савельев, 2022). Помимо этого в августе 2010 г. в ихтиопланктонных пробах были обнаружены две личинки *D. mirabilis*: в акватории восточного участка Дальневосточного морского биосферного государственного природного заповедника Дальневосточного отделения РАН (Епур, Баланов, 2015) и в зал. Восток (Соколовский и др., 2011).

Поскольку в зал. Петра Великого Японского моря *D. mirabilis* встречается очень редко, ряд авторов (Соколовский и др., 2004; Колпаков, Савельев, 2022) считают, что он не является здесь нативным видом, а относится к южным мигрантам, спорадически проникающим в эту часть Пацифики в летне-осенний период.

В марте 2025 г. при разборе проб, поступивших в коллекцию Научно-исследовательского Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ) от Кружка юных натуралистов ЗММУ, был обнаружен 1 экз. *D. mirabilis*. В связи с отмеченной редкостью находок вида в водах России ниже мы описали этот случай нового обнаружения взрослой особи у берегов Приморья и представили свои замечания в связи с определением границ ареала вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь *D. mirabilis* *TL* 42 мм, стандартной длиной тела 34 мм поймана в конце августа 2015 г. во время учебно-исследовательской практики Кружка юных натуралистов в Хасанском р-не

Приморского края в окрестностях пос. Рязановка (рис. 1). Лов рыб проводили в период отлива на глубине ~1 м в прибрежной зоне (на расстоянии 20 м от берега) напротив подмытого каменистого мыса высотой ~30 м с подводными обвалами камней (рис. 2) в бух. Бойсмана (зал. Петра Великого), южнее п-ова Клерка. Для отлова использовали аквариумный сачок. Место поимки расположено между двумя песчаными бухточками во внешней эстуарии р. Рязановка и её рукава (42°46'50.448" с.ш., 131°16'38.251" в.д.).

Помимо *D. mirabilis* в месте лова были обнаружены японский анчоус *Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel, 1846, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847, мелкочешуйная краснопёрка *Pseudaspius brandtii* (Dybowski, 1872), морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856), тихоокеанский сарган *Strongylura anastomella* (Valenciennes, 1846), японский полурыл *Hyporhamphus sajori* (Temminck et Schlegel, 1846), трёхиглая колюшка *Gasterosteus* sp., тёмный окунь *Sebastes schlegelii* Hilgendorf, 1880, бурый терпуг *Hexagrammos octogrammus* (Pallas, 1814), снежный керчак *Myoxocephalus brandtii* (Steindachner,

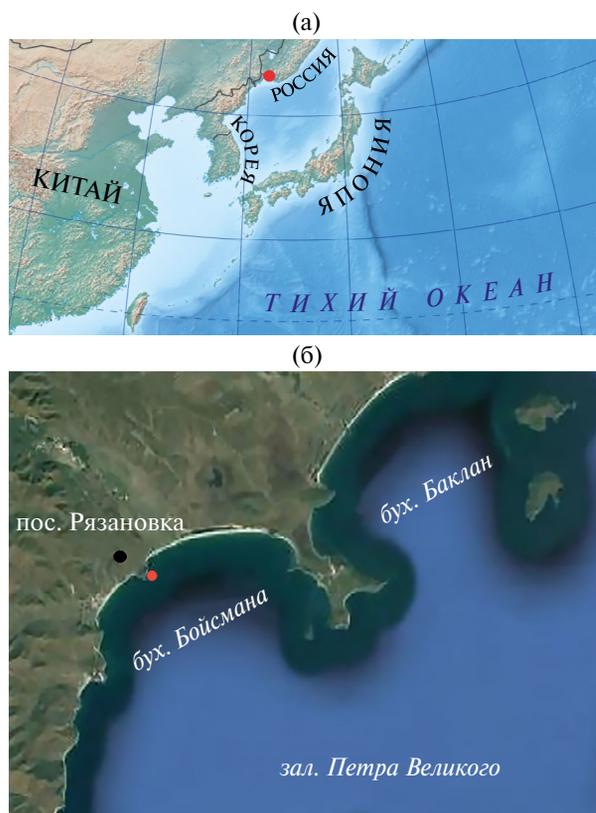


Рис. 1. Место поимки (•) *Draculo mirabilis*: а — общая карта, б — выноска.

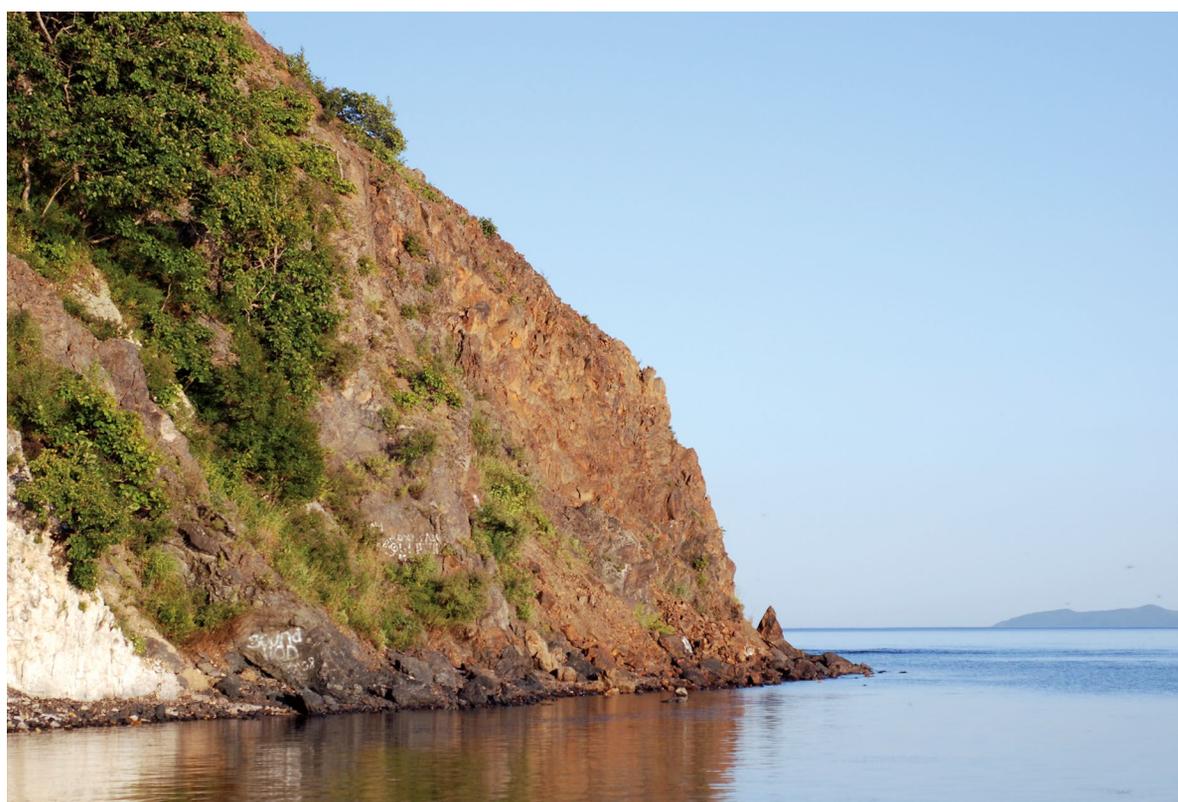


Рис. 2. Место лова рыб в бух. Бойсмана в августе 2015 г.

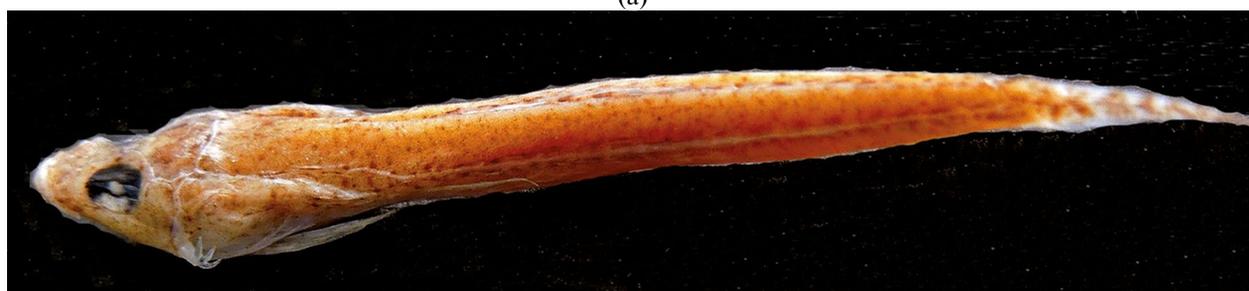
1867), бахромчатый керчак Эллиса *Porocottus allisi* (Jordan et Starks, 1904), японская скумбрия *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782, длиннотрухий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814), большеглазый бычок *Gymnogobius heptacanthus* (Hilgendorf, 1879), пиленгас *Planiliza haematocheilus* (Temminck et Schlegel, 1845), тёмная камбала *Pseudopleuronectes obscurus* (Herzenstein, 1890). Все рыбы были отловлены сачком при визуальном наблюдении за ихтиофауной.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У изученного экземпляра *D. mirabilis* (рис. 3), помещённого в коллекцию ЗММУ с инвентарным номером Р-24690, голова и передняя часть тела приплюснуты, хвостовая часть сжата с боков, чешуи нет. Боковая линия полная, заходит на голову, на верхней поверхности головы боковые линии противоположных боков тела связаны добавочными поперечными отростками. Спинной плавник один — первый короткий плавник нераз-



(а)



(б)



(в)



(г)

Рис. 3. *Draculo mirabilis* ЗММУ Р-24690 TL 42 мм, бух. Бойсмана, зал. Петра Великого, вид: а — сверху, б — сбоку, в — снизу; г — передняя часть сбоку.

вит, в развитом (втором) спинном плавнике 12 мягких лучей. Анальный плавник умеренно длинный, в нём 11 мягких лучей. Брюшные плавники прикреплены впереди грудных, широко расставленные, с одним коротким жёстким лучом и пятью мягкими. Грудные плавники заострённые, большие, достигают уровня основания 2-го луча анального плавника, с 18 лучами. Брюшной и грудной плавники не связаны между собой кожной перепонкой. Рот выдвигной, маленький, горизонтальный, челюсти с мелкими зубами. Глаза большие, ширина лба меньше половины горизонтального диаметра глаза. Жаберные перепонки сращены с межжаберным промежутком. Жаберное отверстие маленькое, расположено у верхнего края крышечной кости и открывается сбоку. Имеется оперкулярный кожный клапан, образованный разросшейся жаберной перепонкой, поддерживаемой удлинёнными лучами. Предкрышечная кость с выростом, несущим на верхней стороне три крупных зубовидных шипа и один (передний) маленький, по размерам менее $\frac{1}{4}$ длины крупных шипов; на нижнем крае выроста шипа нет.

У фиксированного в спирте экземпляра общий фон окраски светло-коричневый, нижняя часть тела светлая, желтоватая; по верхней части головы, по спине, верхней половине бока и вдоль лучей спинного и хвостового плавников разбросаны мелкие тёмные пятнышки; верхняя часть глаз тёмно-серая (рис. 3). По своим характеристикам изученная особь в целом соответствует диагнозам и описаниям вида *D. mirabilis* в литературных источниках (Линдберг, 1955; Wang, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Fricke, 1983; Nakabo, 1984; Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2011; Ogata, Murase, 2019; Колпаков, Савельев, 2022; Tsuno et al., 2023). Наличие короткой урогенитальной папиллы (рис. 3в) свидетельствует о том, что это самка (Fricke, 1983).

Таким образом, у берегов России в общей сложности отмечены шесть единичных находок *D. mirabilis* в зал. Петра Великого соответственно в октябре 1948 г., в 1994 г., в августе 2010 (две личинки) и 2015 гг. и в сентябре 2021 г. В специальном исследовании, посвящённом анализу изменений в видовом составе и числе рыб-южных мигрантов, проникавших в летний период в северо-западную часть Японского моря в 1901–2003 гг., Соколовский с соавторами (2004) выделили следующие периоды: 1) с мак-

симальным числом видов-мигрантов (40–50 видов и более) — 20–30-е годы прошлого века и 90-е гг.—конец XX века; 2) с минимальным числом видов-мигрантов (16–25 видов) — первое десятилетие и 50–80-е гг. XX века. Первая находка *D. mirabilis* приходится на период с небольшим числом видов-мигрантов, а вторая относится к периоду с высокой их численностью. В качестве наиболее важного фактора, определяющего перемещение теплолюбивых видов на север, Соколовский с соавторами указывают достаточный для такой миграции прогрев всей толщи воды, подтверждая этот вывод сезонной встречаемостью мигрантов в водах северо-западной части Японского моря с наибольшими значениями в августе и сентябре. Одновременно эти авторы отмечают, что донно-придонные рыбы прибрежного комплекса, к которым относится *D. mirabilis* (Ishikawa, 1978; Новиков и др., 2002; Парин и др., 2014; Froese et al., 2025), мигрируют на север вдоль узкой, наиболее прогретой прибрежной полосы моря, а в полузакрытых и закрытых мелководных бухтах зал. Петра Великого к концу лета вода прогревается до 26–28°C. Все находки *D. mirabilis* (когда это известно) приурочены к прибрежным участкам бухт (на глубинах от 0.3 до 10.0 м), где особи обнаружены на песчаном дне — обычном местообитании вида (Arai, 1971; Ishikawa, 1978; Fricke, 1983; Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2011; Ogata, Murase, 2019). Не следует также отказываться и от гипотезы о возможности переноса на север пелагической икры или пелагических личинок вида (Новиков и др., 2002) течениями Японского моря (Соколовский и др., 2004; Колпаков, Савельев, 2022).

В то же время редкие находки ещё не являются доказательством того, что вид не является нативным для рассматриваемого региона. Мелкие размеры и придонный образ жизни делают *D. mirabilis* малодоступным для уловов в рамках промышленной добычи или ловли крупнейшими снастями и в поверхностных слоях воды.

Данные по ареалу вида, приводимые в разных публикациях, довольно противоречивы. Так, Новиков с соавторами (2002) ограничивают ареал *D. mirabilis* Жёлтым морем и южной частью Японского моря. В то же время Линдберг и Красюкова (1975) наряду с зал. Посъета, юго-западным побережьем п-ова Корея и Ляодунским заливом в Жёлтом море указывают его и для тихоокеанского побережья о-ва Хоккайдо, у г. Томакомая, к востоку от г. Муроран, откуда происходят типовые экземпляры. Для вод Се-

верной Японии приводят его Накабо (Nakabo, 1984) и Амаока и Накайа (Амаока, Nakaya, 1983). Фрике (Fricke, 1983) указывал распространение *D. mirabilis* от вод Северной Кореи и у г. Владивосток до Хоккайдо и вдоль восточного побережья Японии на юг до префектуры Ибараки (о. Хонсю, севернее г. Токио). Позднее Фрике (Fricke, 2002) отмечает этот вид в водах Японии, Кореи, России (Владивосток) и Китая (Восточно-Китайское море). Объединив эти данные, можно получить протяжённость ареала на север до 42°38' с.ш. Заметно севернее оказывается только одна точка из мест находок у берегов Приморья — в бух. Суходол, 43°21.431' с.ш. (Колпаков, Савельев, 2022). Все остальные находки расположены южнее 43° с.ш. В этой связи вряд ли можно связывать их с миграцией на север теплолюбивого вида, тем более что *D. mirabilis* — самый северный, низкобореальный, вид среди остальных тропических и субтропических представителей рода (Nakabo, 1982; Маркевич, 2015; Fricke et al., 2025; Froese, Pauly, 2025). При этом даже в пределах общепринятого ареала он встречается редко. Подтверждением тому может служить обзор видов семейства Callionymidae Кореи (Lee, Kim, 1993). Авторы представили данные по 14 видам, большинство из которых были собраны в Японском и Жёлтом морях с 1988 по 1993 г. на 14 станциях вдоль побережья Корейского п-ова от 34° до 38° с.ш. Однако ни одного экземпляра *D. mirabilis* они не изучили, распространение этого вида они приводят для Жёлтого моря в Корею и, по литературным данным, для Японии и Китая (Lee, Kim, 1993). В Японии *D. mirabilis* также считается очень редким видом (Sawada, Sakamoto, 1980); большинство известных сборов представлены небольшим числом экземпляров. У берегов Хоккайдо за весь период с даты описания вида было выловлено в общей сложности 16 экз., включая ювенильных (Snyder, 1911; Kobayashi, Abe, 1962; Arai, 1971; Sawada, Sakamoto, 1980; Nakabo, 1982). У северного побережья Хонсю (у п-ова Симокита) вид не обнаружен (Nomura, Shiogaki, 1992). Наибольшее число экземпляров (83) было поймано южнее — у тихоокеанского побережья о-ва Хонсю в районе префектуры Ибараки (Ishikawa, 1978). От о-ва Кюсю известны всего 14 экз. (префектура Миядзаки) (Ogata, Murase, 2019), а от о-ва Сикоку — 1 экз. (Tsuno et al., 2023). Следует также отметить, что Окада (Okada, 1955) не включил *D. mirabilis* в книгу рыб Японии, в которой он представил рыб, типичных для региона и встречающихся в прибрежных

и пресных водах. В связи с вышеизложенным мы склонны считать *D. mirabilis* нативным видом в зал. Петра Великого, нуждающимся в дальнейшем исследовании границ ареала и динамики численности.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данные получены на основе анализа музейных коллекций нативных препаратов из сборов 2015 г. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Енур И.В., Баланов А.А. 2015. Видовой состав и сезонная динамика ихтиопланктона прибрежной зоны западной части залива Петра Великого Японского моря в 2007–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 397–410.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215030030>
- Колпаков Е.В., Савельев П.А. 2022. Новый случай поимки редкого для залива Петра Великого Японского моря вида рыб — дракончика *Draculo mirabilis* (Callionymidae) // Изв. ТИНРО. Т. 202. № 1. С. 113–117.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-113-117>
- Линдберг Г.У. 1955. О нахождении рыбки-дракончика *Draculo mirabilis* Snyder (Pisces, Callionymidae) в заливе Посыет у Владивостока // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 385–388.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Маркевич А.И. 2015. Список видов рыб и рыбообразных Дальневосточного морского заповедника // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. № 1. С. 109–136.

- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Енур И.В., Азарова И.А. 2004. Вековые изменения в составе и числе рыб — южных мигрантов в ихтиофауне северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 136. С. 41–57.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.
- Атаока К., Nakaya K. 1983. Fishes // Fishes and marine algae of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd. P. 5–176.
- Arai R. 1971. Record of the dragonet, *Draculo mirabilis* Snyder, from Hokkaido, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 18. № 1. P. 33–35.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.18.33>
- Fricke R. 1983. Revision of the Indo-Pacific genera and species of the dragonet family Callionymidae (Teleostei) // Theses Zoologicae. V. 3. Braunschweig: J. Cramer, 774 p.
- Fricke R. 2002. Annotated checklist of the dragonet families Callionymidae and Draconettidae (Teleostei: Callionymoidei), with comments on callionymid fish classification // Stuttg. Beitr. Naturkd. A. № 645. 103 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2025. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 04/2025).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2025. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2025).
- Ishikawa K. 1978. Record of the dragonet, *Draculo mirabilis* Snyder, in the shallow sea area of Ibaraki Prefecture, Japan // Bull. Fish. Exp. St. Ibaraki-Ken. № 22. P. 1–6.
- Kobayashi K., Abe K. 1962. Studies on the larvae and young of fishes from the boundary zones off the south-eastern coast of Hokkaido // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 13. № 3. P. 165–179.
- Lee C.-L., Kim I.-S. 1993. Synopsis of dragonet fish, family Callionymidae (Pisces, Perciformes) from Korea // Korean J. Ichthyol. V. 5. № 1. P. 1–40.
- Nakabo T. 1982. Revision of genera of the dragonets (Pisces: Callionymidae) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 27. № 1–3. P. 77–131.
<https://doi.org/10.5134/176044>
- Nakabo T. 1984. Family Callionymidae // The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1. Text. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 342–346.
- Nomura Y., Shiogaki M. 1992. Further additions to the fishes collected from the water of Ushitaki, Shimokita Peninsula — I // Sci. Rep. Aquacult. Center Aomori Pref. № 7. P. 1–7 + 7 Pls.
- Ogata Y., Murase A. 2019. Voucher-based southernmost records of a dragonet species, *Eleutherochir mirabilis* (Actinopterygii, Callionymidae), from Nobeoka City, Miyazaki Prefecture, southern Japan // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. V. 74. P. 65–69.
- Okada Y. 1955. Fishes of Japan. Illustrations and descriptions of fishes of Japan. Tokyo: Maruzen Co. Ltd., 434 p.
- Sawada Y., Sakamoto K. 1980. Chromosomes of a rare callionymid, *Draculo mirabilis* // Jpn. J. Ichthyol. V. 26. № 4. P. 367–368.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.26.367>
- Snyder J.O. 1911. Descriptions of new genera and species of fishes from Japan and the Riu Kiu Islands // Proc. U.S. Natl. Mus. V. 40. № 1836. P. 525–549.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.1836.525>
- Tsuno Y., Okamura K., Endo H. 2023. First record of *Eleutherochir mirabilis* (Perciformes: Callionymidae) from Kochi Prefecture, Shikoku, Japan // Ichthy. Nat. Hist. Fish. Jpn. V. 38. P. 1–3.
https://doi.org/10.34583/ichthy.38.0_1
- Wang Y. 1958. Fish taxonomy. Shanghai: Sci. Tech. Press, 597 p.
- Yabe M., Ikeya K., Amaoka A. et al. 1997. The composition of intertidal fish fauna of the southern Primorye region and adjacent parts of Russian Far East // Evolution of coastal/freshwater fishes in Northern Far-East. Hakodate: Hokkaido Univ. P. 15–22.

**A NEW FINDING OF A RARE SPECIES IN RUSSIAN WATERS,
WONDER DRAGONET *DRACULO MIRABILIS* (CALLIONYMIDAE)**

E. D. Vasil'eva¹, * and E. A. Dunaev¹

¹Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, Russia

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

A new finding of a rare species in Russian waters, wonder dragonet *Draculo mirabilis*, has been reported from the outer estuary of the Ryazanovka River, Peter the Great Bay. Single finds of the species in Peter the Great Bay are discussed in connection with the hypothesis of its sporadic migrations to this region from its main range.

Keywords: wonder dragonet, finds in Primorye, range, native species.

ПАМЯТИ МИХАИЛА ИЛЬИЧА ШАТУНОВСКОГО (29.06.1938–11.12.2025)



11 декабря 2025 г. на 88-м году ушёл из жизни Михаил Ильич Шатуновский, доктор биологических наук, профессор, выдающийся специалист в области экологической физиологии и биохимии рыб.

После окончания кафедры ихтиологии Биолого-почвенного факультета Московского государственного университета (МГУ) в 1960 г. М.И. Шатуновский поступил в аспирантуру кафедры. Его руководителем был выдающийся советский ихтиолог, профессор, член-корреспондент АН СССР Г.В. Никольский. В 1963 г. Михаил Ильич защитил кандидатскую диссертацию на тему “Некоторые морфо-экологические особенности популяций речной камбалы Белого и Балтийского морей” и остался работать на кафедре в должности младшего научного сотрудника.

В 1967 г. М.И. Шатуновский перешёл на работу во Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), где за два года прошёл путь от старшего научного сотрудника до заведующего лабораторией физиологии и биохимии рыб. Следует

отметить, что и на кафедре ихтиологии МГУ, и во ВНИРО Михаил Ильич был инициатором развития физиолого-биохимических исследований рыб. В дальнейшем на кафедре по этому направлению продуктивно работали Г.Г. Новиков, В.И. Лапин, В.Е. Мацук, Н.Н. Лапина, Т.И. Куга; во ВНИРО — М.П. Богоявленская, И.Ф. Вельтищева, Н.В. Масленникова, Г.И. Токарева, Е.В. Микодина и другие.

После кончины Г.В. Никольского в 1977 г. М.И. Шатуновский возглавил лабораторию экологии низших позвоночных Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (с 1994 г. — Институт проблем экологии и эволюции РАН, ИПЭЭ РАН). В 1978 г. Михаил Ильич защитил диссертацию на соискание учёной степени доктора биологических наук по теме “Экологические закономерности обмена веществ морских рыб”. Характерно, что он сохранил, развил и расширил направления исследований лаборатории: фауна, морфология, трофология, возраст, рост, плодовитость и динамика численности рыб. Научная и организационная деятельность самого Михаила Ильича была направлена на исследования

в области экологии рыб — питания и пищевых взаимоотношений, роста и воспроизводства, динамики популяций, структуры рыбного населения водоёмов разных типов, изменчивости, математического моделирования динамики численности и продуктивности популяций рыб, а также изучения разнообразия рыб. Исследования охватывали широкий круг регионов России (морские и пресноводные водоёмы европейской части, бассейны рек Обь и Енисей), ряд регионов Европы, Азии (Казахстан, Монголия, Вьетнам), Америки (Куба) и Африки (Эфиопия).

Михаил Ильич стоял у истоков создания нового направления в биологии водных организмов, основной целью которого было решение задач, стоящих перед гидробиологией, ихтиологией, экологией, с использованием методологии физиолого-биохимических исследований — “экологическая физиология и биохимия гидробионтов”. Он активно пропагандировал и продвигал это направление, прежде всего среди исследователей, занимающихся изучением эволюции, физиологии, биологии и экологии, динамики популяций рыб, включая воспроизводство и рациональное использование рыбных ресурсов. Михаилу Ильичу принадлежат фундаментальные работы по изучению метаболических основ жизненных циклов морских рыб, баланса и трансформации вещества и энергии. Что касается проблем экологической биохимии, следует отметить, что особый интерес Михаила Ильича был связан с метаболическими превращениями липидов у рыб. Его монография “Экологические закономерности обмена веществ морских рыб” до сих пор является для многих “водных” физиологов и биохимиков настольной книгой. Основные направления научных исследований были связаны с изучением водных экосистем, прежде всего морских, в которых накопление, транспорт и расход биохимических компонентов приурочен к конкретному жизненному циклу тех или иных организмов, тесно связанных между собой пищевыми отношениями. По этим проблемам он очень активно и плодотворно сотрудничал с коллегами, в частности, его связывала многолетняя научная дружба с известным биохимиком рыб профессором В.С. Сидоровым из Института биологии РАН (г. Петрозаводск) и его коллективом научной школы “Экологическая биохимия животных”, руководимой в настоящее время академиком РАН Н.Н. Немовой.

Михаил Ильич был организатором и активным участником (докладчиком, научным редактором материалов) всех научных конференций и школ по экологической физиологии и биохимии рыб. География этих совещаний очень обширна — от Владивостока до Калининграда, от Мурманска и Петрозаводска до Ростова-на-Дону и Астрахани, Севастополя, а в советское время и до Вильнюса, Риги, Киева, Еревана. Научные последователи и ученики Михаила Ильича работают во многих городах нашей страны и за рубежом. Если авторам монографий по этим проблемам удавалось “заполучить” М.И. Шатуновского в научные редакторы, то это была большая удача, так как он очень заинтересованно, ответственно и неравнодушно относился к этой работе, зачастую подсказывая авторам и дальнейшее направление исследований по обсуждаемой проблеме. Кроме того, неопределима была помощь Михаила Ильича как оппонента или научного руководителя и консультанта диссертационных работ коллег (под его руководством было защищено 14 кандидатских и одна докторская диссертации), в которых были получены и обобщены исключительно важные для ихтиологической науки результаты. Так, например, в докторской диссертации сотрудницы Мурманского морского биологического института РАН Л.И. Карамушко было показано, что успех адаптации рыб северных широт зависит от выбора организмом стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, способности перестраивать свой метаболизм в соответствии с их видовыми, половыми, возрастными особенностями, гидрологическими, экологическими условиями мест обитания.

Многие годы Михаил Ильич был членом редколлегий академических научных журналов “Вопросы ихтиологии” и “Экология”. Его большой заслугой была организация перевода и издания на русском языке в 1983 г. 8-го тома “Fish physiology” — “Биоэнергетика и рост рыб”. Михаил Ильич является автором и соавтором более 280 научных работ.

За 46 лет (1977–2022) работы в ИПЭЭ РАН М.И. Шатуновский, помимо руководства лабораторией экологии низших позвоночных (1977–2015) в 1992–1999 гг., занимал должность заместителя директора института по научной работе, и в эти сложные для российской академической науки годы он много сделал для развития научных направлений и поддержания высокого уровня исследований.

Кроме научных и организаторских способностей М.И. Шатуновского следует особо отметить его чувство юмора и умение создавать доброжелательную, “лёгкую” атмосферу в любых ситуациях, включая научные встречи, дискуссии и неформальное общение в коллективе. Мы запоемнм Михаила Ильича как доброго, чуткого, внимательного человека, умеющего поддержать, посоветовать, отнестись с участием и теплотой. Его знания и человеческое обаяние сделали его особой фигурой для всех, кто имел счастье рядом работать и просто знать его. Для нас Михаил Ильич навсегда останется примером глубокой научной добросовестности, интеллигентности и искренней увлечённости своим делом.

Светлая память Михаилу Ильичу Шатуновскому.

*Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе,
Н.Н. Немова, Г.И. Рубан*

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ М.И. ШАТУНОВСКОГО

Монографии

- 1980.** Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 283 с.
- 1987.** Экология и физиология молоди осетровых. М.: Агропромиздат, 215 с. (соавторы: Пегасов В.А., Гершанович А.Д.).
- 1988.** Рыбы Подмоскoвья. М.: Наука, 143 с. (соавторы: Огнев Е.Н., Цепкин Е.А., Соколов Л.И.).
- 1989.** Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы. М.: Русский язык, 733 с. (соавторы: Решетников Ю.С., Котляр А.Н., Расс Т.С.).
- 2004.** Атлас нарушений в гаметогенезе и строении молоди осетровых. М.: Изд-во ВНИРО, 121 с. (соавторы: Акимова Н.В., Горюнова В.Б., Микодина Е.В. и др.).
- 2015.** Atlas of abnormalities in gametogenesis and early life stages of sturgeons // World Sturgeon Conservation Society Special Publication. № 7. Norderstedt: Books on Demand; Max Planck Institute for Demographic Research, 93 p. (соавторы: Ruban G.I., Akimova N.V., Goriounova V.B. et al.).

Статьи

- 1961.** Некоторые особенности питания молоди салаки Рижского залива // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 33–36.
- 1963.** Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы и её связь с осо-

бенностями созревания гонад // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 4. С. 643–450.

Некоторые особенности жирового и водного обмена у речной камбалы Кандалакшского залива Белого моря // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 6. С. 870–876.

1964. Некоторые закономерности динамики плодовитости двух популяций *Pleuronectes flesus* L. // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 27–30.

1964. Материалы по систематике речной камбалы *Pleuronectes flesus* L. Белого моря // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биол. и почвовед. № 1. С. 32–38.

1965. Особенности роста речной камбалы *Pleuronectes flesus* L. восточной части Балтийского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 3. С. 518–531.

1966. Некоторые биохимические закономерности созревания гонад у ряда видов рыб // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биол. и почвовед. № 4. С. 26–34 (соавторы: Соколов Л.И., Шуст К.В.).

1967. Изменения биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания её половых продуктов в летне-осенний период // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биол. и почвовед. № 2. С. 22–30.

Некоторые результаты электрофоретического исследования белков и липопротеидов сыворотки крови наваги и трески Белого моря // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биол. и почвовед. № 3. С. 3–11 (соавторы: Сорвачев К.Ф., Исаев Ф.А.).

1968. Некоторые данные о содержании свободных аминокислот в тканях трески и речной камбалы Белого моря // Материалы по экологии трески Северной Атлантики. М.: Наука (соавтор: Сорвачев К.Ф.).

1969. Сравнительное изучение липидов сыворотки крови трески, наваги, речной и полярной камбал Белого моря // ДАН СССР. Т. 184. № 5. С. 1207–1209.

Некоторые особенности жирового и водного обмена беломорской наваги *Eleginus navaga* Pallas // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 4. С. 731–740 (соавтор: Маркевич Н.Б.).

Состав липидов печени, гонад и сывороточных белков беломорской трески и наваги // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биол. и почвовед. № 1. С. 7–14 (соавторы: Исаев Ф.А., Макарова Н.П., Сорвачев К.Ф.).

1970. Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 6. С. 1026–1034.

Состав жирных кислот некоторых липидов икры, молоди, и взрослых особей весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря // ДАН СССР. Т. 195. № 4. С. 962–964.

О некоторых новых проблемах физиологии морских и проходных рыб // Тр. ВНИРО. Т. 79. С. 63–71 (соавтор: Кривобок М.Н.).

Некоторые особенности биологии речной камбалы Кандалакшского залива Белого моря // Биология Бе-

- лого моря (Труды Беломорской биологической станции МГУ). Т. 3. М.: Изд-во МГУ. С. 166–188 (соавтор: Честнова Л.Г.).
- Перевозка и выращивание стальноголового лосося в СССР // Тр. ВНИРО. Т. 76. С. 123–129 (соавторы: Агрба М.А., Котова Н.И.).
- 1971.** Изменения в качественном составе липидов органов и тканей балтийской трески *Gadus morhua callarias* L. в ходе созревания гонад // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 5. С. 910–918.
- 1973.** О возможности применения показателя оводненности тканей для оценки естественной смертности баренцевоморской трески // Тр. ВНИРО. Т. 93. С. 311–321 (соавтор: Борисов В.М.).
- О моделировании некоторых хозяйственных систем рыболовства и рыбоводства с учетом эколого-физиологических факторов // Тр. ВНИРО. Т. 94. С. 9–23 (соавторы: Булгакова Т.И., Засосов А.В.).
- 1974.** О связи жирности и плодовитости у аральского леща *Abramis brama orientalis* Berg // Вопр. ихтиологии. Т. 14. № 5. С. 926–927 (соавтор: Кунин М.А.).
- 1975.** Основные принципы физиолого-биохимических исследований вида (на примере рыб) // Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс: Минтис. С. 23–25 (соавтор: Шульман Г.Е.).
- Исследования генеративного обмена балтийской трески // Тр. ВНИРО. Т. 96. С. 57–62 (соавторы: Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф., Масленникова Н.В.).
- 1976.** Влияние созревания половых желез балтийской трески *Gadus morhua callarias* L. на весовой рост ее отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 3. С. 454–460 (соавтор: Кривобок М.Н.).
- 1977.** Данные о липидном обмене личинок и молоди полосатого окуня *Morone saxatilis* (Mitchill) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. № 5. С. 947–948 (соавтор: Дергаева Ж.Т.).
- 1978.** Задачи физиологии и биохимии рыб в связи с организацией рационального промысла и искусственного воспроизводства // Тр. ВНИРО. Т. 120. С. 7–12.
- Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы // Тр. ВНИРО. Т. 120. С. 13–19.
- 1979.** Некоторые вопросы изменчивости структуры популяции корюшки *Osmerus eperlanus* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1. С. 55–62 (соавтор: Криксунов Е.А.).
- 1979.** Роль исследований обмена веществ в решении некоторых вопросов динамики численности рыб // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука. С. 34–41.
- 1981.** Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 92. Вып. 3 (6). С. 380–394 (соавтор: Лапин В.И.).
- 1983.** Метаболические закономерности внутривидовой изменчивости некоторых популяционных параметров морских рыб // Вид и его продуктивность в ареале. М.: Наука. С. 128–133.
- Теоретические и практические аспекты экологической биохимии рыб // Сравнительная биохимия водных животных. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 5–17 (соавтор: Сидоров В.С.).
- Физиолого-биохимические основы искусственного разведения и рационального использования промысловых рыб // Гидробиол. журн. Т. 19. № 3. С. 3–16 (соавторы: Лукьяненко В.И., Наточин Ю.В., Романенко В.Д., Шульман Г.Е.).
- 1984.** Экологические закономерности возрастной и сезонной динамики обмена веществ у рыб // Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука. С. 28–44.
- О плодовитости окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) в некоторых водоемах европейской части СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 3. С. 504–507. (соавтор: Макарова Н.П.)
- Некоторые особенности экологии ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) в прибрежной зоне Можайского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 6. С. 964–971 (соавторы: Криксунов Е.А., Куга Т.И., Болдырев А.М.).
- 1985.** Закономерности внутривидовой изменчивости обменных процессов и характера воспроизводства рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука. С. 65–77 (соавторы: Лапин В.И., Лапина Н.Н.).
- Некоторые данные по питанию сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. в Можайском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 6. С. 1039–1041 (соавторы: Проворова Г.Ю., Шайкин А.В.).
- Редкие и исчезающие виды рыб СССР и принципы их включения в Красную книгу // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 1. С. 16–25 (соавторы: Павлов Д.С., Решетников Ю.С., Шилин Н.И.).
- Трофологические аспекты динамики численности популяций рыб // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 83–97 (соавторы: Желтенкова М.В., Коган А.В., Попова О.А.).
- Физиолого-биохимические особенности рыб шельфа Кубы // Экология рыб Кубинского шельфа. М.: Наука (соавторы: Кларо Р., Бустаманте Г.).
- 1987.** О некоторых относительных показателях индивидуальной воспроизводительной способности рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 27. № 6. С. 1022–1025.
- Исследования в области экологической физиологии рыб в СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 27. № 5. С. 755–760 (соавтор: Гершанович А.Д.).
- 1990.** О некоторых размерно-возрастных изменениях обмена веществ анчоусовидной кильки *Clupeonella*

- engrauliformis* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 1. С. 154–158 (соавтор: Рычагова Т.Л.).
- 1991.** Особенности обмена липидов у рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 3. № 2. С. 207–219 (соавторы: Гершанович А.Д., Лапин В.И.).
- 1993.** О некоторых особенностях липидного обмена в раннем онтогенезе рыб // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 1. С. 16–20.
- Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена у *Gadus morhua morhua*, *Anarhichas lupus* и *Pleuronectes platessa* // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 111–120 (соавтор: Карамушко Л.И.).
- Взаимосвязь роста и жиронакопления у окуня *Perca fluviatilis* L. в водоемах разных географических зон // Биология речного окуня. М.: Наука. С. 122–128 (соавтор: Макарова Н.П.).
- 1994.** Энергетика питания трески *Gadus morhua morhua*, полосатой зубатки *Anarhichas lupus* и морской камбалы *Pleuronectes platessa* // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 2. С. 260–265 (соавтор: Карамушко Л.И.).
- Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москвы и некоторые данные о ее состоянии // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 634–641 (соавторы: Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А., Кистенев А.Н.).
- 1995.** Некоторые подходы к проблеме “Техногенные катастрофы и биологические системы” // Успехи соврем. биологии. Т. 115. № 5. С. 517–525 (соавтор: Шилова С.А.).
- Monitoring of biodiversity in freshwater fish populations // Biol. Intl. V. 31. P. 19–25.
- 1996.** Можно ли сохранить биоразнообразие // Вестн. РАН. Т. 66. № 5. С. 422–424 (соавтор: Соколов В.Е.).
- Реакция воспроизводительной системы рыб на антропогенные воздействия // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 229–238 (соавторы: Акимова Н.В., Рубан Г.И.).
- 1998.** Проблема снижения биоразнообразия пресноводных водоемов // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 4. С. 441–444.
- Рыбы реки Москвы в прошлом и настоящем // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. С. 177–190 (соавторы: Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Цепкин Е.А. и др.).
- 1999.** Трофо-энергетические механизмы внутригенерационной изменчивости рыб // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 4. С. 501–504.
- 2001.** Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб. Физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ. С. 13–19.
- 2004.** Скорость метаболизма и метаболические адаптации у рыб разных широт // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5. С. 692–699 (соавторы: Карамушко Л.И., Христиансен Й.Ш.).
- 2005.** Современное состояние и динамика рыбных ресурсов пресных водоёмов России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 121–131 (соавтор: Бобырев А.Е.).
- Эколого-физиологические критерии состояния популяций животных при действии повреждающих факторов // Экология. № 1. С. 32–38 (соавтор: Шилова С.А.).
- 2006.** Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 2. С. 244–247.
- Abnormalities in sturgeon gametogenesis and postembryonal ontogeny // J. Appl. Ichthyol. V. 22. Suppl. 1. P. 213–220. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00954.x> (соавторы: Ruban G.I., Akimova N.V., Goriounova V.B. et al.).
- 2007.** О популяционных и онтогенетических механизмах регуляции воспроизводства рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 1. С. 87–96 (соавторы: Рубан Г.И., Акимова Н.В.).
- 2009.** Активный обмен и метаболический диапазон у рыб высоких широт // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 2. С. 167–180 (соавтор: Карамушко Л.И.).
- Экологические аспекты возрастной динамики показателей воспроизводства рыб // Экология. № 5. С. 339–347 (соавтор: Рубан Г.И.).
- Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 6. С. 598–609 (соавторы: Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А.).
- Некоторые закономерности изменчивости структуры и динамики популяций леща *Abramis brama* водоёмов Восточной Европы // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 4. С. 495–507 (соавторы: Дгебуадзе Ю.Ю., Бобырев А.Е., Соколова Е.Л. и др.).
- 2010.** Внутривидовая изменчивость жизненных стратегий бореальных рыб на примере видов с широким ареалом // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 4. С. 486–497 (соавтор: Рубан Г.И.).
- О некоторых новых подходах к изучению воспроизводства рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 241–261 (соавтор: Рубан Г.И.).
- Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи *Parasalmo mykiss* Walb. // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 3. С. 289–299 (соавторы: Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н.).
- 2013.** Физиолого-биохимические исследования функционального гомеостаза рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 113–118. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010098> (соавтор: Микодина Е.В.).
- Внутривидовая изменчивость репродуктивных стратегий у речного окуня (*Perca fluviatilis*) // Изв.

РАН. Сер. биологическая. № 1. С. 79–87. <https://doi.org/10.7868/S000233291301013X> (соавтор: Рубан Г.И.).

Изменчивость репродуктивных стратегий у атлантической трески *Gadus morhua* L. // Успехи соврем. биологии. Т. 133. № 4. С. 367–377. (соавтор: Рубан Г.И.).

2015. Динамика популяций белуги, русского осетра и севрюги в условиях запрета их коммерческого лова в Волго-Каспийском бассейне // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 3. С. 269–277 (соавторы: Рубан Г.И., Ходоревская Р.П.).

2017. Антропогенные и климатические факторы снижения воспроизводства популяций белуги *Huso huso*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* и севрюги *A. stellatus* Волго-Каспийского бассейна // Вопр. рыболовства. Т. 18. № 1. С. 7–20 (соавторы: Рубан Г.И., Ходоревская Р.П.).

2018. Адаптивная значимость различных форм метаболических процессов у морских видов рыб высоких широт // Успехи соврем. биологии. Т. 138. № 1. С. 12–17. <https://doi.org/10.7868/S0042132418010027> (соавтор: Карамушко Л.И.).

2019. Многолетняя динамика распределения осетровых в северной части Каспийского моря (обзор) // Биология внутр. вод. № 4-1. С. 75–82. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040314> (соавторы: Рубан Г.И., Ходоревская Р.П.).

Factors influencing the natural reproduction decline in the beluga (*Huso huso*, Linnaeus, 1758), Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*, Brandt & Ratzeburg, 1833), and stellate sturgeon (*A. stellatus*, Pallas, 1771) of the Volga–Caspian basin: a review // J. Appl. Ichthyol. V. 35. № 1. С. 387–395. <https://doi.org/10.1111/jai.13885> (соавторы: Ruban G., Khodorevskaya R.).

В связи с непредвиденными обстоятельствами произведена замена DOI статей с префиксом Российской академии наук за 2025 год. В первых выпусках журналов РАН за 2026 год размещена информация о замене цифрового идентификатора на действующий DOI.

Таблица соответствия архивных и действующих цифровых идентификаторов объектов (DOI) выпусков журнала за 2025 г.

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
Том 65, № 1				
1	Новые данные о составе ихтиофауны Белого моря	А.В. Семушин, Г.В. Фукс, А.С. Безбородов, Н.В. Чернова	10.31857/S0042875225010017	10.7868/S3034514625010017
2	Об обнаружении сельдевой акулы <i>Lamna ditropis</i> (Lamnidae) и её эмбрионов в прибойной полосе острова Кунашир (Южно-Курильский пролив) в феврале 2024 года	Ю.Н. Полтев, Д.В. Соков, Е.В. Линник	10.31857/S0042875225010022	10.7868/S3034514625010022
3	Вертикальная структура демерсальных сообществ рыб в тихоокеанской зоне у северных Курильских островов	Ким Сен Ток	10.31857/S0042875225010035	10.7868/S3034514625010035
4	Распределение и размерный состав снежного керчака <i>Myoxocephalus brandtii</i> (Cottidae) у материкового побережья северной части Японского моря	В.В. Панченко, А.Н. Вдовин, Л.Л. Панченко	10.31857/S0042875225010046	10.7868/S3034514625010046
5	Динамика сроков массового нереста дальневосточной наваги <i>Eleginus gracilis</i> (Gadidae) в Амурском заливе Японского моря	Ю.И. Зуенко, Л.А. Черноиванова	10.31857/S0042875225010058	10.7868/S3034514625010058
6	Кормовая база и питание охотоморской горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae) в период морских миграций в Охотском море и прилегающих водах Тихого океана	К.М. Горбатенко, И.В. Мельников, А.А. Байталюк, Н.В. Колпаков	10.31857/S0042875225010063	10.7868/S3034514625010063

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
7	Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae) в ходе нерестовой миграции	Н.С. Шульгина, М.В. Кузнецова, М.А. Родин, М.Ю. Крупнова, Д.А. Ефремов, Н.Н. Немова, С.А. Мурзина	10.31857/S0042875225010079	10.7868/S3034514625010079
8	Термопреферендное поведение сенегальского многопёра <i>Polypterus senegalus</i> (Polypteridae) при хронической зрительной депривации	А.О. Касумян, В.В. Зданович, В.В. Сатаева	10.31857/S0042875225010086	10.7868/S3034514625010086
9	О первых поимках мерланга <i>Merlangius merlangus</i> (Gadidae) в Двинском заливе Белого моря	Г.В. Фукс, В.А. Горенко	10.31857/S0042875225010097	10.7868/S3034514625010097
10	О размножении усатого центраканта <i>Centracanthus cirrus</i> (Sparidae) в Чёрном море	Т.Н. Петрова, А.В. Кулиш, Т.Н. Климова	10.31857/S0042875225010106	10.7868/S3034514625010106
11	Состав лейкоцитов периферической крови северного однопёрого терпуга <i>Pleurogrammus monopterygius</i> (Hexagrammidae) и кеты <i>Oncorhynchus keta</i> (Salmonidae) из Берингова моря	Д.В. Микряков, И.И. Гордеев, Л.В. Балабанова, Т.А. Суворова	10.31857/S0042875225010115	10.7868/S3034514625010115
Том 65, №2				
1	Рыбы семейства Melamphaidae над подводными горами центральной части Атлантического океана	А.Н. Котляр	10.31857/S0042875225020013	10.7868/S3034514625020013
2	Достоверное обнаружение <i>Pleurogrammus azonus</i> (Hexagrammidae) у побережья Камчатки с замечаниями о постоянстве его обитания на севере ареала	Ю.К. Курбанов, Р.Н. Новиков, С.А. Веселов, Р.Т. Овчеренко, О.В. Новикова	10.31857/S0042875225020029	10.7868/S3034514625020029

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
3	О поимках амурского плоскоголового жереха <i>Pseudaspius leptcephalus</i> (Leuciscidae), желтопёррой собаки-рыбы <i>Takifugu xanthopterus</i> (Tetraodontidae) и большой корифены <i>Coryphaena hippurus</i> (Coryphaenidae) в Сахалинском заливе (Охотское море) и у Юго-Западного Сахалина (Татарский пролив, Японское море)	Ю.Н. Полтев, В.Г. Самарский	10.31857/S0042875225020036	10.7868/S3034514625020036
4	Сравнение результатов определения возраста по чешуе и отоцитам у малоглазого макруруса <i>Coryphaenoides pectoralis</i> (Macrouridae) из Охотского моря	О.З. Бадаев, А.И. Алфёров, И.С. Черниенко, А.О. Ерулина	10.31857/S0042875225020043	10.7868/S3034514625020043
5	Развитие личинок толстошипного маслюка <i>Pholis crassispina</i> (Pholidae) из вод залива Петра Великого, Японское море	А.А. Баланов, М.О. Ростовцева	10.31857/S0042875225020053	10.7868/S3034514625020053
6	Изменения возраста, размеров и темпа роста анадырской кеты <i>Oncorhynchus keta</i> (Salmonidae) в условиях глобального потепления	А.В. Шестаков, С.И. Грунин	10.31857/S0042875225020069	10.7868/S3034514625020069
7	Динамика численности и биологических показателей европейского хариуса <i>Thymallus thymallus</i> (Salmonidae: Thymallinae) тиманского водотока по данным многолетних наблюдений	Э.И. Бознак, А.Б. Захаров	10.31857/S0042875225020073	10.7868/S3034514625020073

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
8	Заражённость молоди щуки <i>Esox lucius</i> (Esocidae) макропаразитами на разных участках речного континуума	А.Е. Жохов, В.Н. Михеев	10.31857/S0042875225020081	10.7868/S3034514625020081
9	Вкусовые ответы карповых рыб (Cyprinidae) на карбоновые кислоты. 1. Вкусовые предпочтения	А.О. Касумян, Е.С. Михайлова	10.31857/S0042875225020096	10.7868/S3034514625020096
10	Миноги (Petromyzonti) и лучепёрые рыбы (Actinopterygii) в изданиях Красной книги России 1983–2021 гг.	Д.С. Павлов, Н.И. Шилин	10.31857/S0042875225020106	10.7868/S3034514625020106
11	О находке нового для фауны России вида стихеевых рыб (Stichaeidae) — павлиньей мохоголовой собачки <i>Chirolophis nigator</i> — в приливно-отливной зоне острова Беринга (Командорские острова)	А.М. Токранов, М.С. Вакуров	10.31857/S0042875225020114	10.7868/S3034514625020114
Том 65, №3				
1	Морфологическая изменчивость и видовой состав трубконосых бычков рода <i>Proterorhinus</i> (Gobiidae) Чёрного моря, их диагностические признаки и характер распределения в пределах бассейна	Е.Д. Васильева, В.П. Васильев	10.31857/S0042875225030014	10.7868/S3034514625030014
2	Изменчивость морфологических и генетических признаков проходной сельди-черноспинки <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Alosidae) реки Ахтуба (Нижневолжский бассейн) в современный период. К вопросу о структуре вида	К.В. Кузицин, М.А. Груздева, А.В. Семенова, Ф.А. Федотов, А.М. Шадрин	10.31857/S0042875225030026	10.7868/S3034514625030026

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
3	Особенности изменчивости некоторых морфологических признаков у сигов <i>Coregonus lavaretus</i> sensu lato (Salmonidae: Coregoninae) из водоёмов южных и арктических регионов Сибири	Н.А. Бочкарев	10.31857/S0042875225030039	10.7868/S3034514625030039
4	Первая находка зайцеголового терпуга <i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Hexagrammidae) в северной части Охотского моря	М.В. Назаркин, А.В. Шестаков, А.М. Орлов	10.31857/S0042875225030044	10.7868/S3034514625030044
5	Дополнения к встречаемости двух редких видов морских окуней рода <i>Sebastes</i> (Sebastidae) в тихоокеанских водах Курильских островов	Ю.К. Курбанов	10.31857/S0042875225030051	10.7868/S3034514625030051
6	О поимках пелагических рыб в открытых водах северной тропической части Центральной Атлантики осенью 2019 г. (по результатам 44-го и 45-го рейсов научно-исследовательского судна "Академик Николай Страхов")	И.Б. Шаховской, Д.Ю. Маликова	10.31857/S0042875225030068	10.7868/S3034514625030068
7	Некоторые аспекты экологии, морфологии и происхождения зелёной лисички <i>Podothecus hamlini</i> (Agonidae) в северной части Японского моря	С.Ф. Соломатов, Б.А. Шейко, Н.Л. Асеева	10.31857/S0042875225030077	10.7868/S3034514625030077
8	Деградация белков скелетных мышц горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae) в ходе нерестовой миграции	Н.П. Канцерова, Д.А. Ефремов, Л.А. Лысенко	10.31857/S0042875225030087	10.7868/S3034514625030087

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
9	Морфофункциональная характеристика эритрона крови сингиля <i>Chelon auratus</i> (Mugilidae) на ранних этапах онтогенеза	А.А. Солдатов, А.Г. Рокотова, Т.А. Кухарева, В.Н. Рычкова	10.31857/S0042875225030098	10.7868/S3034514625030098
10	Вкусовые ответы карповых рыб (Cyprinidae) на карбоновые кислоты. 2. Пищевое поведение	А.О. Касумян, Е.С. Михайлова	10.31857/S0042875225030105	10.7868/S3034514625030105
Том 65, №4				
1	Описание личинок и мальков бурого морского петушка <i>Alectrias alectrolophus</i> (Stichaeidae) из Авачинской губы (юго-восточное побережье Камчатки)	С.С. Григорьев, Н.А. Седова	10.31857/S0042875225040011	10.7868/S3034514625040011
2	Орган обоняния баррамунди <i>Lates calcarifer</i> (Latidae)	А.О. Касумян, Н.И. Пашенко, Л.Т.К. Оань	10.31857/S0042875225040022	10.7868/S3034514625040022
3	Морфологические аномалии осевого скелета у молоди ельцовых рыб (Leuciscidae) Саратовского водохранилища	А.К. Минеев	10.31857/S0042875225040034	10.7868/S3034514625040034
4	О нахождении нерестового самца <i>Eumicrotremus taranetzi</i> с замечаниями о валидности <i>E. tartaricus</i> (Cyclopteridae, Cottoidei)	О.С. Воскобойникова	10.31857/S0042875225040043	10.7868/S3034514625040043
5	Дифференциация и родственные отношения волосатых рогаков (Hemitripterae) по данным об изменчивости ДНК	О.А. Радченко, А.В. Петровская, И.Н. Морева	10.31857/S0042875225040051	10.7868/S3034514625040051

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
6	Биологическая характеристика и состояние промысла сибирской ряпушки <i>Coregonus sardinella</i> (Salmonidae) реки Яна Республики Саха (Якутия)	И.А. Петров	10.31857/S0042875225040063	10.7868/S3034514625040063
7	Изменение питания судака <i>Sander lucioperca</i> (Percidae) Камского водохранилища в результате инвазии чужеродного вида — тюльки <i>Clupeonella cultriventris</i> (Ehiravidae)	С.Н. Казаринов, Л.В. Мерзлякова, И.Н. Мерзляков, А.А. Каралаш, Е.Ю. Крайнев, А.Д. Быков, П.Б. Михеев	10.31857/S0042875225040077	10.7868/S3034514625040077
8	Влияние краткосрочного тиреотоксикоза и гипотиреозидизма на реореакцию полосатого данио <i>Danio rerio</i> (Danionidae)	Д.С. Павлов, В.Ю. Паршина, В.В. Костин, В.М. Сливко, Ф.Н. Шкиль	10.31857/S0042875225040085	10.7868/S3034514625040085
9	Изменение активности Na^+/K^+ -АТФазы и состава липидов у смолтов горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae) в период их покатной миграции в реке Индэра (бассейн Белого моря)	Е.И. Кяйвярйянен, Н.Л. Рендаков, С.Н. Хуртина, Д.И. Манойлова, Д.А. Ефремов, С.А. Мурзина	10.31857/S0042875225040091	10.7868/S3034514625040091
Том 65, №5				
1	Морфологическое и генетическое разнообразие пыжьяновидных сигов <i>Coregonus lavaretus</i> (Salmonidae: Coregoninae) в водоемах Сибири	Н.А. Бочкарев	10.31857/S0042875225050016	10.7868/S3034514625050016
2	Новые данные о морфологии <i>Myoxocephalus scorpioides</i> (Cottidae) из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря и анализ изменчивости некоторых диагностических признаков вида	Е.А. Поезжалова-Чегодаева	10.31857/S0042875225050025	10.7868/S3034514625050025

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
3	Генетическая изменчивость и родственные связи <i>Gymnocanthus pistilliger</i> (Cottidae)	О.А. Радченко, А.В. Петровская	10.31857/S0042875225050031	10.7868/S3034514625050031
4	Зоогеографическое районирование севера европейской части России по составу пресноводной ихтиофауны	А.П. Новоселов	10.31857/S0042875225050044	10.7868/S3034514625050044
5	Распределение и некоторые аспекты биологии <i>Lycodes</i> cf. <i>brashnikovi</i> (Zoarcidae) у тихоокеанского побережья Камчатки с замечаниями о видовом составе рода <i>Lycodes</i> в этом районе	Ю.К. Курбанов	10.31857/S0042875225050059	10.7868/S3034514625050059
6	Биологические параметры <i>Trachurus mediterraneus</i> (Carangidae) прибрежной акватории юго-западной части Крыма в 2020–2022 гг.	П.И. Дончик	10.31857/S0042875225050062	10.7868/S3034514625050062
7	Продолжительность эмбрионального и личиночного развития кеты <i>Oncorhynchus keta</i> (Salmonidae) на островах Сахалин и Итуруп	В.Г. Самарский, А.М. Каев, Л.А. Животовский	10.31857/S0042875225050071	10.7868/S3034514625050071
8	Влияние температуры на спонтанную двигательную активность многопёра Эндлихера <i>Polypterus endlicherii</i> (Polypteridae)	А.О. Касумян, В.В. Зданович, В.В. Сатаева	10.31857/S0042875225050081	10.7868/S3034514625050081

Таблица. Продолжение

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
9	Гистологическая структура печени, туловищной почки и селезёнки алтайского османа Потанина <i>Oreoleuciscus potanini</i> (Leuciscidae) из изолированной популяции озера Киделю (Республика Алтай)	Н.И. Кочетков, Д.Л. Никифоров-Никишин, Г.А. Романенко, Д.Г. Елизарьев, О.А. Черенков, В.А. Климов, К.В. Гаврилин	10.31857/S0042875225050099	10.7868/S3034514625050099
10	Обнаружение морской собачки-павлина <i>Salaria pavo</i> (Blenniidae) в Керченском проливе (Крымский полуостров) и некоторые её эколого-поведенческие особенности	В.В. Шаганов	—	10.7868/S3034514625050105
Том 65, №6				
1	Гистологическое строение затылоч-но-синаркуального сустава ювенильной серебристой химеры <i>Chimaera phantasma</i> (Chimaeridae): гемидиартроз как адаптация к высокоамплитудным движениям головы	А.В. Романов, В.В. Шапаронов, Д.В. Капитанова, Л.П. Корзун	—	10.7868/S3034514625060015
2	Первая находка карликового ручьевого гольца <i>Salvelinus alpinus</i> complex (Salmonidae) на северо-востоке Азии	М.Б. Скопец, Е.В. Хаменкова	—	10.7868/S3034514625060028
3	Сравнительный анализ морфологии отолитов, возраста и роста южного <i>Icelus cataphractus</i> и северного <i>I. spiniger</i> колючих ицелов (Cottidae)	В.А. Шелехов, В.В. Панченко, П.А. Савельев	—	10.7868/S3034514625060034

Таблица. Окончание

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
4	Динамика популяции белуги <i>Acipenser huso</i> (Acipenseridae) в Азовском море	В.А. Лужняк, А.В. Мирзоян	—	10.7868/S3034514625060047
5	Мониторинг состояния популяций вида Красной книги России — проходной микижи <i>Parasalmo mykiss</i> (Salmonidae) — в реках Северо-Западной Камчатки. 1. Изменчивость генетических параметров во времени	К.В. Кузищин, А.В. Семенова, М.А. Груздева	—	10.7868/S3034514625060059
6	Биологические показатели, состояние гонад и ультраструктура гамет каснобрюхой козобородки <i>Upeneus japonicus</i> (Mullidae) залива Нячанг (Центральный Вьетнам)	Н.Г. Емельянова, Д.А. Павлов, Д.Т.Х. Йен	—	10.7868/S3034514625060064
7	Заражённость речной миноги <i>Lampetra fluviatilis</i> (Petromyzontidae) дигенией <i>Diplostomum petromyzifluviatilis</i> (Diplostomidae) в некоторых реках Ленинградской области	Д.А. Матач, Н.В. Полякова, А.Д. Лянгузова, Д.Ю. Крупенко, В.А. Крапивин, А.А. Миролубов, А.С. Генельт-Яновская, А.В. Кучерявый	—	10.7868/S3034514625060079
8	Сравнительный анализ биохимических и гистопатологических параметров печени трёх видов рыб Чёрного моря	Т.Б. Сигачева, Е.Н. Скуратовская, Т.В. Гаврюсева	—	10.7868/S3034514625060082
9	О питании рыб-ласточки <i>Chromis chromis</i> (Pomacentridae) в Чёрном море у берегов Крыма	Ю.М. Корнийчук, И.В. Вдодович	—	10.7868/S3034514625060094