

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



2026, том 66, номер 4

Июль—Август



ВОПРОСЫ
ИХТИОЛОГИИ

JOURNAL
OF ICHTHYOLOGY



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 66, Номер 4, 2026

Вторичное расселение личинок резистентных миног
(Petromyzontidae)

А. О. Звездин, А. В. Колотей

389

Распределение и размерный состав красной собачки Павленко
Askoldia variegata (Opisthocentridae) в российских водах
Японского моря

В. В. Панченко, А. А. Баланов, Д. В. Антоненко

402

Пространственное распределение и нагульные миграции
тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в Беринговом море
в летне-осенний период

А. Б. Савин

412

Применение анализа формы контура отолитов
для дифференциации запасов азово-черноморской хамсы
Engraulis encrasicolus (Engraulidae)

М. В. Чесалин, В. Н. Никольский, Г. Аккуш, А. К. Гучу

430

Экологическая и генетическая дифференциация, а также эпизодическая
гибридизация эндемичных видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae)
древнего озера Эльгыгытгын (Чукотка):
имеющиеся генетические данные и их интерпретация

А. Г. Осинцов

445

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

2. Долгосрочные изменения структуры популяций

К. В. Кузищин, М. А. Груздева, А. В. Семенова, Д. С. Павлов

461

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новый вид рода *Oneirodes* и первая находка *O. micronema* (Oneirodidae)
в Атлантическом океане

А. М. Прокофьев, С. Г. Кобылянский

511

УДК 597.213.591.5.574.91

ВТОРИЧНОЕ РАССЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК РЕЗИДЕНТНЫХ МИНОГ (PETROMYZONTIDAE)

© 2026 г. А. О. Звездин¹, *, А. В. Колотей¹

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

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

Поступила в редакцию 18.02.2026 г.

После доработки 11.03.2026 г.

Принята к публикации 12.03.2026 г.

Представлены результаты изучения миграций личинок облигатно резидентной миноги *Eudontomyzon* sp. “Dnieper” в малых реках трёх водосборных бассейнов (Балтийского, Каспийского и Азово-Черноморского). Полученные данные доказывают наличие у личинок резидентных форм миног выраженного этапа вторичного расселения — аналогично видам миног с иными жизненными стратегиями. Расселение личинок включает в себя активную миграцию вниз по течению, мигранты способны выходить за пределы одного водотока. Миграции зарегистрированы во все сезоны года, осуществляются в основном при освещённости < 2 лк, их максимальная интенсивность приурочена к весеннему половодью. Редкие перемещения личинок в дневное время против течения вызваны экстремальным воздействием абиотических факторов. Предполагается, что основной причиной таких перемещений выступают изменения условий обитания — высокая динамичность среды в малых реках инициирует перераспределение личинок. Сравнительный анализ вторичного расселения личинок видов миног, реализующих разные типы жизненных стратегий, подтверждает сходство поведения в их личиночный период развития.

Ключевые слова: *Eudontomyzon* sp. “Dnieper”, *Lampetra fluviatilis*, покатная миграция, сезонная динамика, суточная динамика, биотопы, пересыхание местообитаний, Балтийский бассейн, Каспийский бассейн, Азово-Черноморский бассейн.

DOI: 10.7868/S3034514626040012

Миноги (Petromyzontiformes) большую часть жизни проводят в реках и ручьях на личиночной стадии развития. Одна из основных её характеристик — скрытный образ жизни. Личинки зарываются в грунт и отфильтровывают кормовые объекты из него и придонного слоя воды, сохраняя в это время малую подвижность (Hardisty, Potter, 1971; Yap, Bowen, 2003; Torgersen, Close, 2004; Cochnauer et al., 2006¹; Полякова и др., 2019; Kalan et al., 2023). При этом для них показана и значительная мобильность. После первичного

расселения с нерестилищ, в которое вовлечены все ранние личинки, в течение всей личиночной стадии (2–8 лет у разных видов — по: Dawson et al., 2015a) миноги продолжают расселяться по водотоку, мигрируя преимущественно вниз по течению, вероятно, на небольшие расстояния, до достижения предпочитаемого биотопа, но неоднократно в течение жизни (Zvezdin et al., 2022). Это способствует освоению новых мест обитания в водоёме, а в ряде случаев обеспечивает перемещение личинок в новые водоёмы, например, из реки в море или озеро (Таразанов, 2003; Cochran, Lyons, 2004; Полякова и др., 2021; Zvezdin et al., 2021). В таких миграциях участвует только часть личинок, обитающих в реке. Перемещения растянуты во времени и с разной

¹ Cochnauer T., Claire C., Putnam S. 2006. Evaluate status of Pacific lamprey in the clearwater river and salmon river drainages, Idaho // 2005 Annual Report. Project № 200002800. BPA Report DOE/BP-00020623-1, 92 p.

интенсивностью продолжают в течение всего года. Все подобные перемещения мы называем вторичным расселением (Zvezdin et al., 2022).

Большинство исследований миграций личинок миног выполнено на представителях видов, которые могут реализовывать разные жизненные стратегии, в том числе анадромную (Kelly, King, 2001; Close et al., 2009; Kirillova et al., 2011; Dawson et al., 2015b; Zvezdin et al., 2022). Открытым остаётся вопрос, насколько миграции личинок выражены в популяциях, состоящих только из резидентных непаразитических миног. Миноги рода *Eudontomyzon* — исключительно пресноводные резидентные виды, широко распространённые в водоёмах бассейнов Каспийского, Чёрного, Азовского, Балтийского, Эгейского и Средиземного морей (Renaud, 2011; Levin et al., 2016; Москул, 2021; Zogaris et al., 2025). Взрослые особи этих видов не совершают протяжённых миграций (Ratschan, 2015), а информация о миграционной активности личинок, насколько нам известно, отсутствует. То есть они представляют собой интересный объект для изучения миграций личинок резидентных миног в условиях малых водотоков внутриконтинентальных озёрно-речных сетей.

Цель работы — изучить вторичное расселение личинок миног рода *Eudontomyzon* в условиях малых рек (направление относительно течения, сезонную и суточную динамику перемещений).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район работ. Работа выполнена в 2021–2025 гг. в Смоленской и Калужской областях на трёх малых реках — Ильжица, Ремежь и Искожа (табл. 1), относящихся к системам рек соответственно Западная Двина (бассейн Балтийского моря), Ока (бассейн Каспийского моря) и Днепр (Азово-Черноморский бассейн). Река Ильжица полностью протекает по терри-

тории Национального парка “Смоленское Поозерье”, нижнее течение р. Ремежь расположено на территории Национального парка “Угра”. В верхнем течении все реки заболочены, в среднем и нижнем преобладают песчано-гравийные грунты с наносами ила и органических остатков. В летнюю межень глубина воды в реках варьирует от нескольких сантиметров на перекатах до 1.0–1.5 м в омутах, ширина составляет 1–6 м, скорость течения — 0.29–0.89 м/с. Более подробное описание р. Ильжица приведено ранее (Колотей и др., 2022).

Для проведения работ были выбраны реки, в которых местообитания личинок миног были многочисленны в среднем и нижнем течениях. В реках Ремежь и Искожа в предшествующий началу работ год проводили поиск местообитаний личинок и определение плотности их поселения (экз/м²) по описанной ранее методике (Колотей и др., 2024). Подробные данные о местах обитания личинок в р. Ильжица собраны ранее (Колотей и др., 2022). Так как у личинок миног отсутствуют надёжные диагностические признаки, по которым можно было бы установить их видовую принадлежность (Renaud, 2011), весной, в период нереста, на каждой из рек отлавливали производителей миног для их таксономической идентификации.

Немигрирующих личинок и производителей отлавливали сетью Киналёва (0.5 × 0.7 м, кут из дели ячеей 3 мм), изымая их из грунта, по стандартной методике (Zvezdin et al., 2021). Таксономическую принадлежность взрослых особей (99 экз. из р. Ильжица, 35 — из р. Ремежь и 14 — из р. Искожа) устанавливали по морфологическим признакам с использованием определителя Рено (Renaud, 2011).

Исследование покатной миграции. Отловы личинок для выявления их покатных миграций проводили в нижнем течении рек конусными сетями: КС1 — из безузловой дели ячеей 3 мм,

Таблица 1. Характеристика расположения мест отлова личинок резидентных миног

Река	Водосборный бассейн	Длина реки, км	Координаты места отлова		Удаление места отлова от устья реки, м
			с.ш.	в.д.	
Ильжица	Балтийский	16.3	55°37'45"	31°53'31"	400
			55°37'40"	31°53'47"	0
Ремежь	Каспийский	26.0	54°42'33"	35°11'47"	7400
Искожа	Азово-Черноморский	11.7	54°55'14"	33°14'33"	1700

площадь входного отверстия 1 м^2 ($1 \times 1 \text{ м}$); КС2 — из мельничного газа № 30 ячейей 0.21 мм , площадь входного отверстия 0.36 м^2 ($0.6 \times 0.6 \text{ м}$). Дополнительно на р. Ильжица весной проводили отловы в устье, непосредственно перед впадением в р. Ельша (табл. 1). Использовали стандартную методику пассивных ловов (Павлов и др., 1981) с модификациями (Zvezdin et al., 2022). Расчёт концентрации мигрантов в русловом потоке проводили по формуле: $C = k100n/(t \times V \times S)$, где C — концентрация личинок, экз/100 м^3 ; n — число пойманных особей за время лова (t , с); V — скорость потока в устье конусной сети, м/с; S — площадь входного отверстия конусной сети, м^2 ; k — поправочный коэффициент для учёта селективности КС1 при отлове личинок абсолютной длиной тела (TL) $< 50 \text{ мм}$, рассчитанный ранее (Zvezdin et al., 2022). Для КС2 поправочный коэффициент не использовали.

Отловы проводили в середине зимнего, весеннего, летнего и осеннего сезонов (табл. 2). Зимой на реках Ильжица и Ремежь отловы осуществляли подо льдом через прорубь, на р. Искожа ледостава не было. Даты проведения весенних и летних работ исключают возможность поимок личинок во время их первичного расселения. При нересте в конце апреля—первой половине мая в 2021–2025 гг. (наши данные) первичное расселение ранних личинок (если оно выражено у исследуемых миног) должно проходить не позднее начала июня.

Каждый сезонный этап (за исключением осенних отловов на р. Ильжица в 2023 г.) включал в себя один круглосуточный цикл отловов (для выявления суточной динамики покатной миграции) и один сумеречно-ночной (при освещённости $< 200 \text{ лк}$). Экспозиция конусных сетей в потоке составляла 15 мин в условиях весеннего половодья с большим расходом воды в реке и 30 мин в остальных случаях (Zvezdin et al., 2022).

Таблица 2. Места, сроки проведения работ и объём материала

Сезон	Даты	Число станций, D/TN	N	n
р. Ильжица				
Зима	18–20.01.2023	1/1	32	1
Весна	15–17.04.2023	1/1	33	235
	16–17.04.2023*	0/1	13	8
Лето	13–15.07.2024	1/1	20	3
Осень	18–19.10.2023	1/0	19	0
р. Ремежь				
Зима	16–18.01.2024	1/1	25	0
Весна	11–13.04.2024	1/1	31	58
Лето	10–12.07.2024	1/1	31	0
Осень	17–19.10.2024	1/1	33	1
р. Искожа				
Зима	20–22.01.2025	1/1	27	3
Весна	16–18.04.2025	1/1	27	29
Лето	17–19.07.2025	1/1	11	1
Осень	13–15.10.2025	1/1	20	0
Всего		12/12	322	339

Примечание. D — круглосуточные отловы, TN — отловы при освещённости $< 200 \text{ лк}$; N — число проб, шт.; n — число выловленных особей, экз; * отловы в устье реки.

При освещённости ≥ 200 лк постановку сети осуществляли каждые 2–3 ч, в сумеречно-ночное время — каждые ~40 мин (~25 мин при экспозиции 15 мин).

В 2023 г. на р. Ильжица в период между весенними и летними отловами в ~30 м выше точки установки конусной сети обыкновенный бобр *Castor fiber* построил плотину. В связи с этим проведение летних работ стало невозможным. Осенние работы были выполнены после разбора плотины дорожными службами, а летние отловы выполнены в 2024 г. (табл. 2), когда река не была фрагментирована.

Отловленных личинок для дальнейшего изучения фотографировали вместе с линейкой, после чего их отпускали обратно в реку ниже по течению места установки конусных сетей. По техническим причинам личинки, отловленные весной в р. Ремежь, измерены не были. Таксономическую принадлежность мигрантов не определяли.

Во время исследований измеряли: освещённость — люксметром Аргус01 (“ВНИИОФИ”, Россия) в 2 м над уровнем воды рядом с местом установки конусных сетей, температуру воды — мультипараметровым измерителем Hanna HI98196 (“Hanna Instruments”, Румыния), скорость течения в реках — электромагнитным измерителем Model 801-FT (“Valeport”, Великобритания) или гидродинамической микровертушкой ГМЦМ-1 (“ИП Ладутко Е.А.”, Беларусь). Изменения уровня воды в реках отслеживали по мерным рейкам, установленным рядом с местами отлова личинок.

Дополнительные наблюдения. При обследовании рек и при проведении отловов в течение суток (в тёмное время использовали фонарик) осуществляли визуальные наблюдения за перемещениями личинок против течения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая принадлежность и жизненная стратегия миног

Все исследованные производители являлись представителями резидентной жизненной формы. По характеру озубления ротовой воронки и пигментации хвостового плавника половозрелые миноги из рек Ильжица, Ремежь и Искожа не различались между собой (табл. 3) и были идентифицированы как миноги рода *Eudontomyzon*.

Заселённость рек личинками миног

Исследованные реки в среднем и нижнем течении представляют собой мозаику из предпочтительных (preferred) и приемлемых (acceptable) для личинок миног местообитаний по классификации Слэйда с соавторами (Slade et al., 2003). Они представлены, главным образом, биотопами в затишных зонах, в которых накапливается осадочный материал, и биотопами на проточных участках. Эти относительно небольшие по размеру биотопы повсеместно заселены миногами рода *Eudontomyzon*. Плотность поселения личинок миног (экз/м²) в реках Ильжица, Ремежь и Искожа в приемлемых местообитаниях была соответственно 1.0–12.0 (в среднем 4.76; $n = 9$), 0.5–2.0 (0.70; 4) и 1.0–5.0 (1.70; 4); в предпочитаемых — соответственно 1.0–168.0 (23.50; 25), 1.0–6.0 (3.50; 11) и 2.0–72.0 (16.10; 12).

Личинки миног также обнаружены в устьях исследуемых рек и в конусах выноса из них. Эти местообитания относятся к рекам Ельша, Угра и Днепр (в них впадают соответственно реки Ильжица, Ремежь и Искожа). Плотность поселения (экз/м²) в конусах выноса составила соответственно 5.0–26.0 (10.00; 5), 0.5–1.0 (0.60; 5) и 0.5–3.0 (0.75; 4).

Сезонная динамика покатной миграции

В каждой из рек личинки были отмечены в потоке воды не во все сезоны исследований — в реках Ильжица и Искожа их не обнаружили осенью, в р. Ремежь — в зимнюю и летнюю межень (рис. 1а). Концентрация личинок в потоке варьировала в течение года, её пиковые значения зарегистрированы весной, в период весеннего половодья. В остальное время мигрировали отдельные особи (табл. 2). Паводковых явлений не было при отловах в летние, осенние и зимние сезоны. Изменения уровня и температуры воды по сезонам представлено на рис. 1б.

Результаты отловов в устье р. Ильжица в апреле 2023 г. показали, что часть личинок (8 экз.) мигрировала из одной реки в другую. В данном случае это более крупная р. Ельша.

Суточная динамика покатной миграции

В периоды, когда мигрировали единичные личинки (зима, лето, осень), они появлялись в потоке воды в вечерние сумерки или в первой половине ночи. Окончание миграции во все исследованные периоды отмечено при освещённости, не превышающей 1 лк (табл. 4).

Таблица 3. Некоторые признаки производителей резидентных миног из исследованных рек

Признак	Ильжица <i>n</i> = 12	Ремежь <i>n</i> = 35	Искожа <i>n</i> = 14
Абсолютная длина тела, мм	$\frac{117-147}{132 (8.3)}$	$\frac{113-164}{147 (11.7)}$	$\frac{133-185}{153 (18.6)}$
Число туловищных миомеров	$\frac{61-66}{63}$	$\frac{62-69}{65}$	$\frac{55-67}{63 \text{ и } 64}$
Наиболее часто встречающаяся формула вершин внутренних боковых зубов	1–2–1	1–2–1	1–2–1
Число: вершин на нижнечелюстной пластинке	$\frac{5-6}{5}$	$\frac{3-7}{5}$	$\frac{4-8}{4 \text{ и } 5}$
рядов верхнегубных зубов	$\frac{4-6}{4 \text{ и } 5}$	$\frac{3-5}{4}$	$\frac{3-5}{3}$
верхнегубных зубов	$\frac{33-58}{51}$	$\frac{31-75}{-}$	$\frac{37-85}{58}$
нижнегубных зубов	$\frac{0-13}{1 \text{ и } 4}$	$\frac{0-25}{17}$	$\frac{7-17}{9, 12 \text{ и } 14}$
рядов внешних боковых зубов	$\frac{0-4}{2}$	$\frac{1-5}{2}$	$\frac{1-3}{2}$
вершин на поперечной язычной пластинке	$\frac{0-5}{3 \text{ и } 4}$	$\frac{2-6}{-}$	$\frac{3-5}{3}$
Пигментация хвостового плавника	+++	+++	+++

Примечание. *n* — число изученных особей, экз; над чертой — минимальное и максимальное значения; под чертой для длины тела приведены среднее арифметическое значение и (в скобках) стандартное отклонение, для счётных признаков — мода/ы; “–” — мода отсутствует; “+++” — пигментировано ≥75% поверхности (по: Renaud, 2011).

Таблица 4. Освещённость, при которой осуществлялась покатная миграция личинок резидентных миног в исследованных реках, лк

Сезон	Ильжица	Ремежь	Искожа
Зима	$\frac{2.60}{1.00}$	–	$\frac{0.20}{0.18}$
Лето	$\frac{1.10}{0.35}$	–	$\frac{0.90}{0.17}$
Осень	–	$\frac{26.00}{0.41}$	–
Весна	$\frac{2080-500}{0.05-0.23}$	$\frac{0.15-0.09}{0.09-0.07}$	$\frac{234-18}{0.19-0.90}$

Примечание. Над чертой и под чертой — освещённость в период начала и окончания миграции соответственно; “–” — миграция отсутствовала.

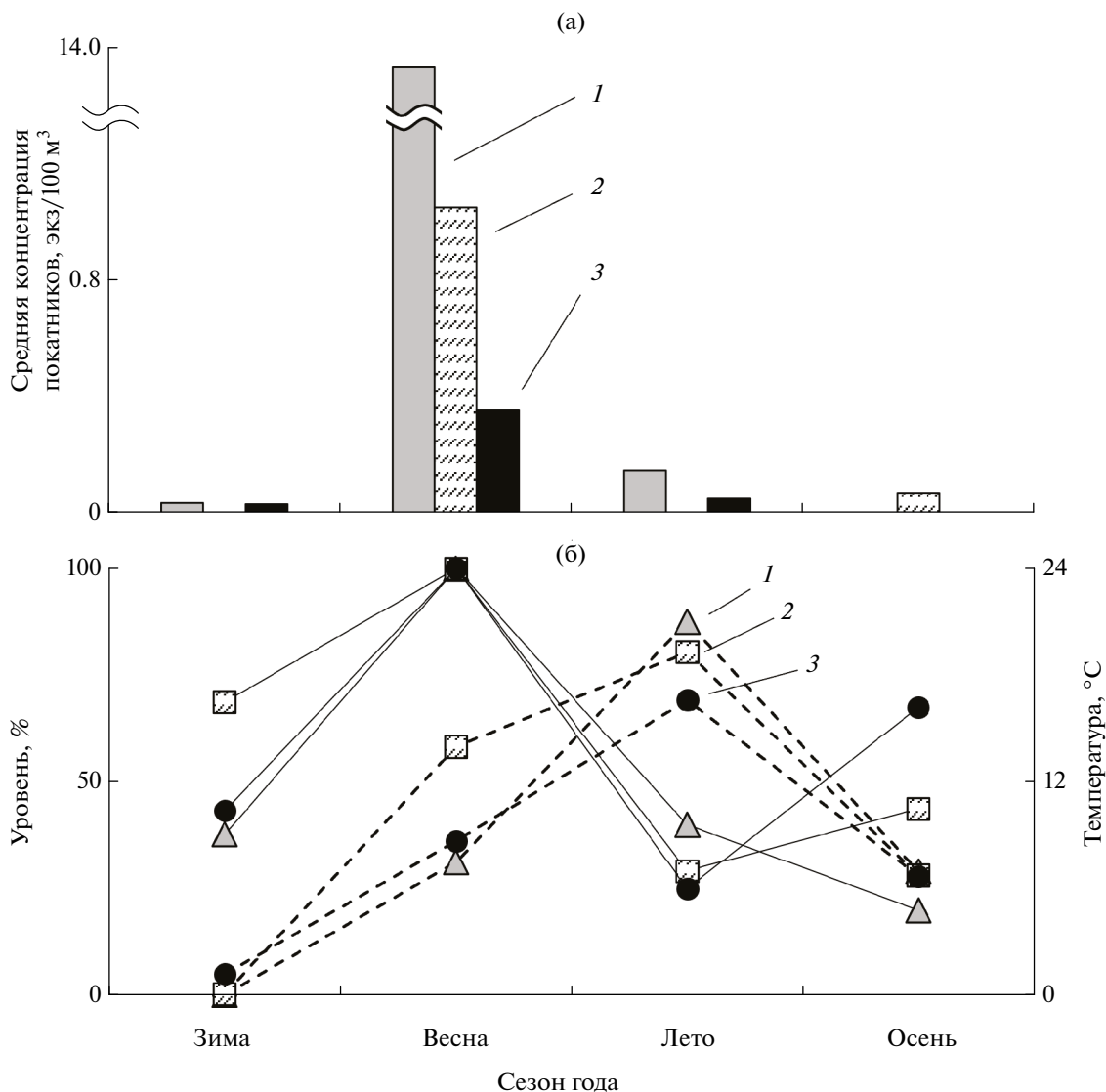


Рис. 1. Сезонная динамика покатной миграции личинок резидентных миног (а), а также изменения температуры (---) и относительного уровня (—) воды (б) в реках Ильжица (1), Ремежь (2) и Искожа (3). За 100% принят максимальный уровень воды в каждой из обследованных рек.

Весной в р. Ремежь миграция началась и закончилась при низкой освещённости (<1 лк). Более раннее начало миграции отмечено весной на реках Ильжица и Искожа (табл. 4). Основная же масса личинок в исследованных реках мигрировала при низких освещённостях (рис. 2).

Размерный состав мигрантов

В течение года мигрировали личинки разных размеров (TL 14.8–145.5 мм). Во время массовых миграций крупные особи были малочисленными (рис. 3). Зимой три отловленные личинки в р. Искожа имели TL 39.0, 112.0 и 141.0 мм, личинка из р. Ильжица — 25 мм. Летом размеры покатников в р. Ильжица составили 70.0, 86.0

и 145.5 мм, особи из р. Искожа — 23.0 мм. Осенью в р. Ремежь была поймана личинка TL 124.0 мм.

Движение личинок против течения

Движение личинок против течения обнаружено единожды в р. Ильжица 31.05.2021 г. Длительное отсутствие дождей привело к падению уровня воды в реке и пересыханию местообитаний личинок миног. Они покидали почти отшнуровавшуюся от основного русла реки мелеющую протоку. Её длина составляла 5.5 м, ширина в самом широком месте — 2 м, глубина воды — 0.01–0.03 м, температура — 13°C. Личинки вылезали на поверхность грунта и, плавая против течения, попадали в основное

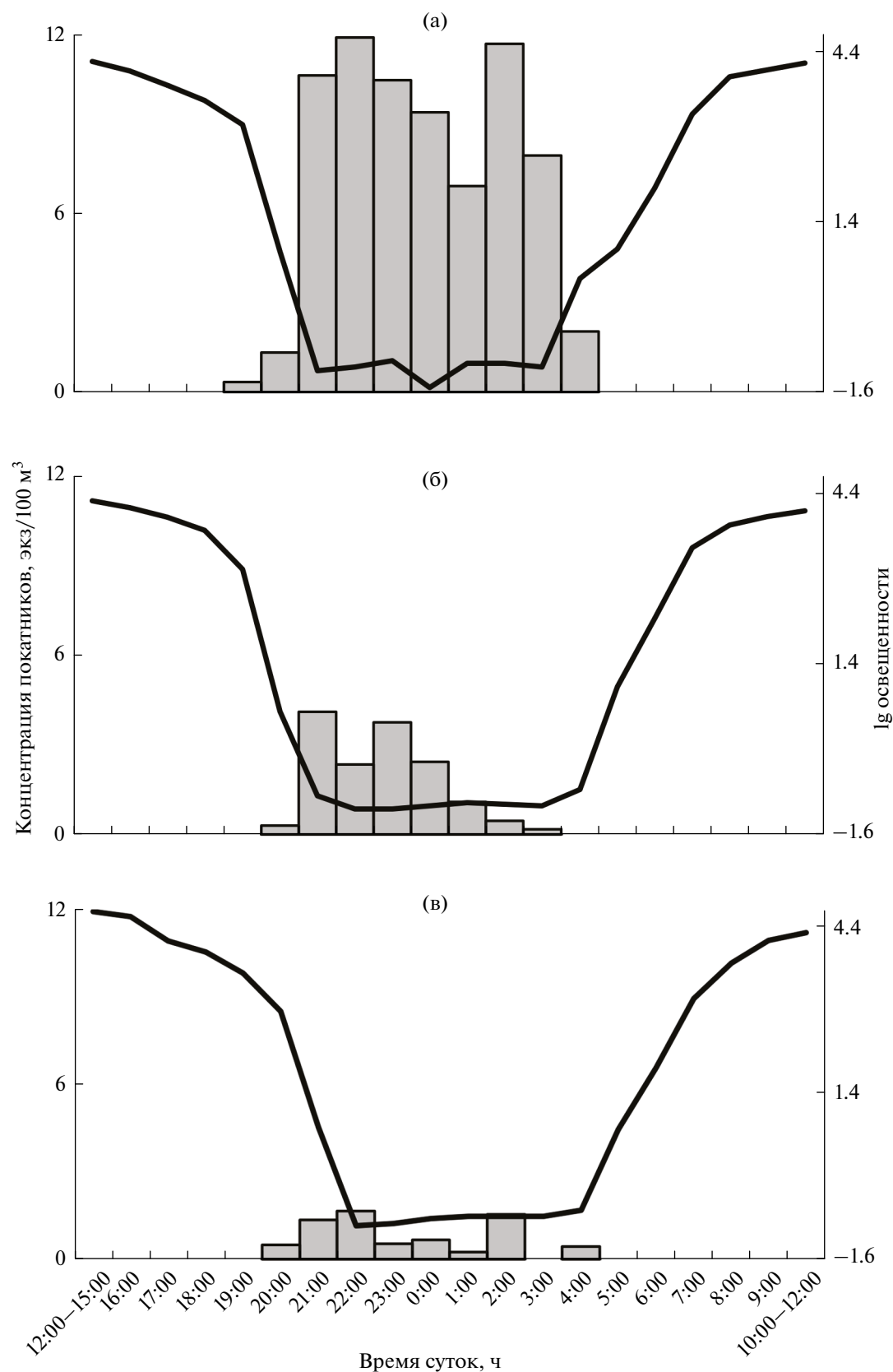


Рис. 2. Суточная динамика покательной миграции личинок резидентных миног в весенний период в реках Ильжица (а), Ремежь (б) и Искожа (в): (□) — концентрация мигрантов, (—) —уровень освещённости.

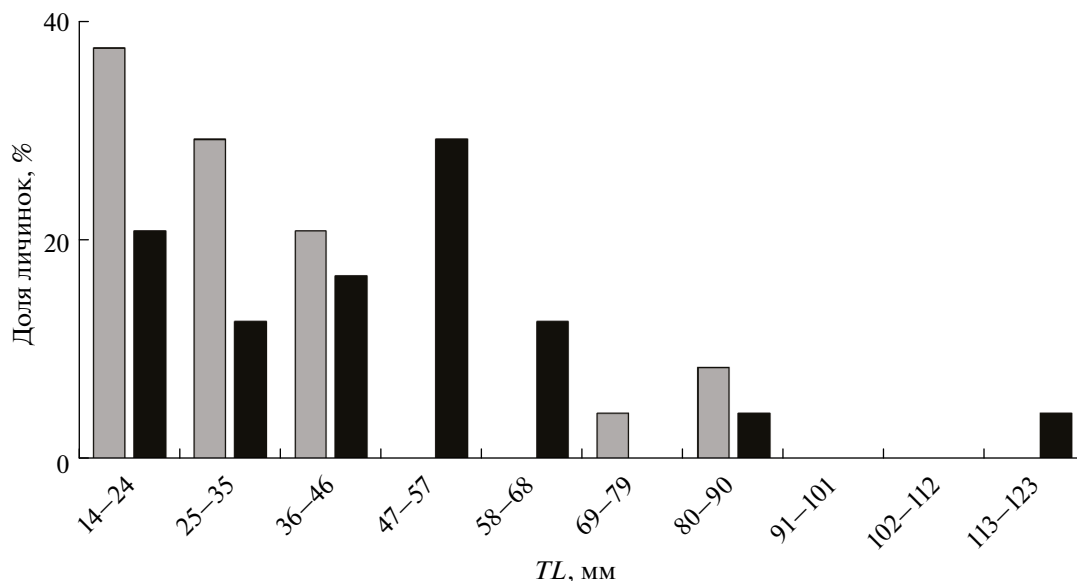


Рис. 3. Распределение отловленных в потоке личинок резидентных миног по абсолютной длине тела (TL) в период массовой покатной миграции (весной) в реках Ильжица (□) и Искожа (■).

русло реки, где продолжали плыть так же против течения, одновременно опускаясь ко дну. За 1 ч (~16:00–17:00, освещённость >10000 лк) потоку, таким образом, покинули 10 личинок TL ~60 мм и более.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённое исследование представляет собой первый взгляд на картину вторичного расселения личинок резидентных миног. Несмотря на то, что полученная на данном этапе оценка носит общий характер, она позволяет судить о наличии миграций, об их направлении относительно течения и о том, в какой форме они проходят, а также о сезонной и суточной динамике. Сравнение с данными о миграциях личинок других видов миног представляет отдельный интерес из-за схожести их условий обитания.

Пресноводная часть миграционного цикла миног изучена довольно подробно на примере представителей видов, которые могут реализовывать анадромную жизненную стратегию. Она включает в себя нерестовую миграцию, первичное расселение ранних личинок с нерестилищ, вторичное расселение личинок и покатную миграцию смолтов (Zvezdin et al., 2022). Перемещение личинок по водотоку, преимущественно вниз по течению, осуществляется в течение всего года и носит массовый характер. У облигатно резидентных миног миграционный цикл закономерно отличается. Так, ни у одного вида рассматриваемого рода *Eudontomyzon* в жизнен-

ном цикле на сегодняшний день не известен/не описан этап смолта. Информации о нерестовых миграциях представителей рода *Eudontomyzon* мало (Ratschan, 2015), а работы по изучению первичного и вторичного расселения личинок облигатно резидентных видов миног нам неизвестны.

Видовой состав мигрантов

Морфологические характеристики производителей миног из рек Ильжица, Ремежь и Искожа совпадают с таковыми украинской миноги *E. mariae* s. l. (Holčík, Delić, 2000). По данным молекулярно-генетического анализа, этот таксон имеет высокое разнообразие и является комплексом видов (Levin et al., 2016), часть из которых не описана, что затрудняет идентификацию по морфологии. На основе географического расположения точек наших поимок миног (соответствующие части бассейнов Балтийского, Каспийского и Чёрного морей) и сравнения полученных в нашей работе данных по морфологии с материалом, для которого ранее был выполнен молекулярно-генетический анализ (Levin et al., 2016; Kolotei et al., 2026), мы полагаем, что миноги из рек Ильжица, Ремежь и Искожа относятся к линии *E. sp. "Dnieper"* sensu Levin et al. (2016).

Известно, что в р. Ильжица обитает также резидентная речная минога *L. fluviatilis*, не такая многочисленная в сравнении с *E. sp. "Dnieper"* (Kolotei et al., 2026). Поскольку мы не определяли видовую принадлежность

личинок, в наших уловах в этой реке, вероятно, присутствовали личинки двух видов. Но исходя из того, что речная минога и *E. sp. "Dnieper"* в р. Ильжица реализуют одинаковую жизненную стратегию и их личинки обитают в биотопах (место начала и окончания покатной миграции) с идентичными условиями (Колотей и др., 2022; Полякова и др., 2024), мы считаем, что неоднородный видовой состав мигрантов в р. Ильжица не повлиял на полученные результаты по сравнению с другими исследованными реками, в которых речная минога не обнаружена.

Направление и временные закономерности перемещений

За время исследования наиболее частыми у личинок миног были перемещения, направленные вниз по течению. Наличие покатных миграций мы предположили ранее, при анализе распределения личинок миног рода *Eudontomyzon* р. Ильжица по размерным группам (Колотей и др., 2022). Смещение распределения личинок по длине тела вниз по течению реки в сторону более крупных (следовательно, более старых) особей известно для ряда видов миног, и его связывают с многолетними покатыми миграциями, в результате которых особи по мере роста занимают всё более нижние участки реки (Hardisty, Potter, 1971; Waterstraat, Krappe, 2000; Ratschan, 2015). Эти данные подтверждаются результатами прямых отловов мигрантов, что позволяет утверждать наличие вторичного расселения у личинок *E. sp. "Dnieper"*.

Сезонная динамика. Пик покатной миграции во всех исследованных реках приходится на период весеннего подъёма воды, вызванного таянием снега, и на начало её прогрева (табл. 2, рис. 1). Нельзя не отметить сходство сезонной динамики покатной миграции личинок *E. sp. "Dnieper"* и, например, речной миноги (Zvezdin et al., 2022). Мы считаем, что это такая же адаптация, как и у представителей видов, которые могут реализовывать анадромную жизненную стратегию — мигрируя при весеннем половодье, личинки резидентных миног получают такие преимущества как большая скорость миграции и затопление препятствий в реке.

Значительно меньше миног перемещались в остальное время года, и ни в одной из рек мы не наблюдали миграции в каждый из сезонов (табл. 2). Мы связываем это с небольшой численностью локальных популяций резидентных

миног в сравнении с популяциями, включающими в свой состав анадромных производителей (Ojutkangas et al., 1995; Waterstraat, Krappe, 1998; Звездин и др., 2023). Так, личинки речной миноги в реках, в которых нерестятся анадромные производители этого вида, мигрируют в течение всего года (Zvezdin et al., 2022).

Суточная динамика. Большинство личинок *E. sp. "Dnieper"* мигрирует при освещённости менее ~2 лк (табл. 4, рис. 2), что хорошо согласуется с данными по другим видам миног (Quintella et al., 2005; Kirillova et al., 2011; Zvezdin et al., 2022) и указывает на активный характер миграции личинок резидентных миног. Возможности световосприятия изученных в данной работе личинок, вероятно, соответствуют таковым у личинок речной миноги (Zvezdin et al., 2022) и позволяют им использовать для перемещений именно тёмное время суток, чтобы минимизировать воздействие хищников.

Случаи появления личинок в потоке при относительно высокой освещённости (табл. 4) не носили массового характера, и их всегда отмечали непосредственно перед массовой миграцией, осуществляемой в тёмное время суток (рис. 2). Поэтому мы считаем, что эти поимки являются, скорее всего, исключением, связанным не со зрительными способностями личинок или их фотореакцией, а с локальными условиями в месте начала миграции. В нешироких реках затенение русла кронами деревьев и кустарников может приводить к более быстрому снижению освещённости на локальных участках и соответственно к более раннему выходу мигрантов в поток по сравнению с особями с открытых участков рек. Однако без дополнительных исследований мы не можем исключать того, что раньше других могут начинать мигрировать, например, травмированные или находящиеся в угнетённом состоянии особи.

Движение против течения. Обмеление водотоков — распространённое явление, которое могут вызывать причины как естественного (локальные или сезонные изменения), так и антропогенного (Harris et al., 2020) характера. Оно приводит к нагреву воды, ослаблению течения и в целом к уменьшению доступных личинкам мест обитания. Миноги покидают такие участки как в форме покатной миграции в ночное время (Hardisty, Potter, 1971; Close et al., 2009), так и после полного пересыхания биотопа в форме перемещений по поверхности грунта в сторону воды в любое время суток (Liedtke et al., 2023).

В нашем исследовании личинки *E. sp. "Dnieper"* покидали мелеющий биотоп при дневной освещённости (> 10000 лк) и до исчезновения воды над поверхностью грунта. Такое перемещение приводит к перераспределению личинок в реке, что является частью вторичного расселения и примером поведенческого ответа на негативные изменения абиотических условий.

Раннее покидание мелеющих биотопов значительно увеличивает шансы личинок на выживание, однако не до конца ясно, какие факторы являются сигнальными для этого действия. Среди возможных причин называют уплотнение грунта, падение влажности и содержания кислорода в гипореали (Liedtke et al., 2023). Примечательно, что личинки *E. sp. "Dnieper"* перемещались против течения, что может быть поведенческой реакцией, способствующей попаданию личинок в русловой поток. Течение в таком случае выступает в качестве ориентирующего стимула для миноги, направляя её к источнику воды. Похожую реакцию наблюдали у смолтов морской *Petromyzon marinus* и речной миног, которые во время покатной миграции в ночное время суток могут часть времени перемещаться против течения, чтобы попасть в самую быструю часть речного потока и дальше скатываться вниз по течению (Haas et al., 2024; Zvezdin et al., 2025). Движение личинок миног против течения — редкое явление (Quintella et al., 2005; Bracken, 2014; Dawson et al., 2015a; Ratschan, 2015), однако мы предполагаем, что в условиях малых рек с сильно меняющимся в течение года уровнем воды оно может происходить довольно часто, но носит локальный характер, как в рассмотренном выше примере. Техническая сложность обнаружения и отлова перемещающихся против течения личинок может приводить к недооценённости этого явления.

Перераспределение личинок

Во вторичное расселение вовлечены личинки *E. sp. "Dnieper"* разного возраста, но основную массу мигрантов составляют личинки младших возрастов, что отражает размерный состав мигрантов (рис. 3). Мигрировавшие вниз по течению особи будут нагуливаться в предустьевых зонах рассматриваемых рек и в водотоках, в которые они впадают. Находки личинок разных возрастов в конусах выноса всех трёх исследованных рек и отловы мигрантов, покидающих р. Ильжица показывают, что личинки в процессе вторичного расселения перемещаются из одной реки в другую.

В устьевых зонах малых рек Ильжица, Ремень, Искожа и в более крупных реках, к которым относятся Ельша, Угра и Днепр, миноги будут обитать в условиях, характеризующихся более выраженными процессами накопления осадочного материала и стабильностью, чем в малых реках на участках с песчано-гравийными грунтами. Подобная стратегия резидентных миног, когда личинки нагуливаются в крупных водоёмах, в том числе озёрах, а производители поднимаются на нерест в притоки с быстрым течением, была отмечена и ранее в некоторых источниках (Malmqvist, 1980; Krappe et al., 2007; Zvezdin et al., 2021). В р. Ильжица производители заходят из р. Ельша (наши наблюдения). Миграция личинок из одного водоёма в другой также увеличивает вероятность обмена генетическим материалом между ними, так как у миног отсутствует хоминг (Moser et al., 2015), и способствует поддержанию связи между популяциями резидентных миног.

Сходство миграционного поведения личинок миног, независимо от реализуемой жизненной стратегии (анадромной, потамодромной, резидентной) в постметаморфный период, связано с условиями, в которых они обитают. Экология личинок схожа у всех видов (Potter, 1980; Dawson et al., 2015a) — они предпочитают биотопы с пригодным для зарывания субстратом и с замедленным течением, обеспечивающим поступление пищевых частиц и кислорода (Potter, 1980; Dawson et al., 2015a; Jażdżewski et al., 2016; Arakawa, Yanai, 2017). Изменения условий в местообитаниях и/или изменение требований самих личинок по мере роста к условиям в них (Sugiyama, Goto, 2002; Aronsuu, Virkkala, 2014) являются предпосылками для вторичного расселения. Поэтому личиночные биотопы — это начальные и конечные точки при миграциях миног в озёрно-речных сетях, за исключением тех случаев, когда миграция закончилась и начинается снова из биотопа, не пригодного для длительного обитания.

Широкая представленность в исследованных реках предпочитаемых личинками биотопов даёт им возможность менять местообитания для избегания негативного воздействия биотических и абиотических факторов. Нестабильные условия в малых реках (Завьялов, 2005; Экосистема ..., 2007; Колотей и др., 2024) оказывают влияние как на причины вторичного расселения личинок, так и форму его реализации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для личинок резидентных миног подтверждено наличие вторичного расселения, направленного вниз по течению и реализуемого в форме покатной миграции в ночное время суток. Оно осуществляется в разные сезоны года с пиком интенсивности, который приходится на весеннее половодье, вызванное таянием снега. Вторичное расселение личинок *E. sp. "Dnieper"* аналогично таковому у личинок, относящихся к видам миног, которые могут реализовывать анадромную жизненную стратегию. Оно в большей мере связано со схожими условиями обитания личинок в реках, чем с их таксономической принадлежностью и реализуемой жизненной стратегией. Действие факторов внешней среды в местах обитания личинок является предпосылкой и модификатором их покатных миграций и редких локальных перемещений против течения. Полученные на примере *E. sp. "Dnieper"* результаты можно распространить и на другие виды миног с резидентной жизненной стратегией, принимая во внимание особенности их среды обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.В. Поляковой и А.В. Кучерявому (ИПЭЭ РАН) за помощь в проведении полевых работ и ценные замечания к тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы "Поведение позвоночных животных и биокommunikация" Государственного задания № 1022040700480-0-1.6.15.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований не противоречили международным нормам и проведены в соответствии с указаниями по содержанию и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Протоколы с использованием животных одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (идентификатор одобрения № 51 от 04.07.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Завьялов Н.А. 2005. Влияние бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 186 с.
- Звездин А.О., Кучерявый А.В., Колотей А.В. и др. 2023. Речная минога *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) Псковского поозерья: современное состояние изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 6. С. 653–664.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223060279>
- Колотей А.В., Полякова Н.В., Кучерявый А.В. и др. 2022. Распределение пескороек *Eudontomyzon sp.* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) и разнообразие их местообитаний в малой равнинной реке бассейна Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 6. С. 803–817.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060109>
- Колотей А.В., Кучерявый А.В., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2024. Резидентная речная минога *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) и условия её обитания в верховьях притоков рек Пола и Мста // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 6. С. 681–691.
<https://doi.org/10.31857/S0042875224060044>
- Москул Г.А. 2021. Рыбы водоёмов бассейна Кубани: определитель. Краснодар: Изд-во КубГУ, 312 с.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 320 с.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Цимбалов И.А. 2019. Особенности питания пескороек речной миноги *Lampetra fluviatilis* из реки Чёрная (бассейн Балтийского моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 2. С. 186–194.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219020206>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Мовчан Е.А. 2021. Речная минога *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) как компонент донных ценозов Невской губы // Трансформация экосистем. Т. 4. № 2. С. 111–119.
<https://doi.org/10.23859/estr-201216>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Генельт-Яновская А.С. и др. 2024. Характеристика типичных местообитаний личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Биология внутр. вод. Т. 17. № 5. С. 763–775.
<https://doi.org/10.31857/S0320965224050071>
- Таразанов В.И. 2003. Особенности ската молоди рыб в эстуарной части реки Раздольной (Приморский край) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 454–459.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. 2007. М.: Т-во науч. изд. КМК, 372 с.
- Arakawa H., Yanai S. 2017. Autumn microhabitat for larvae of endangered arctic lamprey (*Lethenteron japonicum*) in Noto Peninsula, Ishikawa Prefecture, Japan // Ecol. Civil Eng. V. 20. № 1. P. 11–24.
<https://doi.org/10.3825/ece.20.11>

- Aronsuu K., Virkkala P. 2014. Substrate selection by sub-yearling European river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) and older larvae (*Lampetra* spp.) // Ecol. Freshw. Fish. V. 23. № 4. P. 644–655.
<https://doi.org/10.1111/eff.12119>
- Bracken F.S. 2014. The evolutionary and behavioural ecology of a European lamprey species pair (*Lampetra fluviatilis* and *L. planeri*): conservation concerns and anthropogenic impacts: Ph.D. Thesis. Durham: Durham Univ., 221 p.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2614.4721>
- Close D.A., Currens K.P., Jackson A. et al. 2009. Lessons from the reintroduction of a noncharismatic, migratory fish: Pacific lamprey in the Upper Umatilla River, Oregon // Am. Fish. Soc. Symp. V. 72. P. 233–253.
<https://doi.org/10.47886/9781934874134.ch14>
- Cochran P.A., Lyons J. 2004. Field and laboratory observations on the ecology and behavior of the silver lamprey (*Ichthyomyzon unicuspis*) in Wisconsin // J. Freshw. Ecol. V. 19. № 2. P. 245–253.
<https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664538>
- Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R. et al. 2015a. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 75–137.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_3
- Dawson H.A., Potts D.D., Maguffee A.C., O'Connor L.M. 2015b. Feasibility of passive integrated transponder technology to study in situ movements of larval sea lamprey // J. Fish Wildl. Manag. V. 6. № 1. P. 71–82.
<https://doi.org/10.3996/102013-JFWM-067>
- Haas T.F., Brenden T.O., Deng Z.D., Wagner C.M. 2024. Evaluation of survival estimates generated from tracking downstream migrating juvenile sea lamprey (*Petromyzon marinus*) with a miniature acoustic telemetry tag // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 81. № 4. P. 403–416.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2023-0194>
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior, ecology and growth of larval lampreys // The biology of lampreys. V. 1. London: Acad. Press. P. 85–125.
- Harris J.E., Skalicky J.J., Liedtke T.L. et al. 2020. Effects of dewatering on behavior, distribution, and abundance of larval lampreys // River Res. Appl. V. 36. № 10. P. 2001–2012.
<https://doi.org/10.1002/rra.3730>
- Holčík J., Delić A. 2000. New discovery of the Ukrainian brook lamprey in Croatia // J. Fish Biol. V. 56. № 1. P. 73–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02087.x>
- Jazdzewski M., Marszał L., Przybylski M. 2016. Habitat preferences of Ukrainian brook lamprey *Eudontomyzon mariae* ammocoetes in the lowland rivers of Central Europe // J. Fish Biol. V. 88. № 2. P. 477–491.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12806>
- Kalan P., Steinbeck J., Otte F. et al. 2023. Filter-feeding Pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*) ammocoetes can reduce suspended concentrations of *E. coli* bacteria // Fishes. V. 8. № 2. Article 101.
<https://doi.org/10.3390/fishes8020101>
- Kelly F.L., King J.J. 2001. A review of the ecology and distribution of three lamprey species, *Lampetra fluviatilis* (L.), *Lampetra planeri* (Bloch), and *Petromyzon marinus* (L.): a context for conservation and biodiversity consideration in Ireland // Biol. Environ. V. 101B. № 3. P. 165–185.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2011. Downstream migration in ammocoetes of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* in some Kamchatka rivers // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1117–1125.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211110051>
- Kolotei A.V., Levin B.A., Zvezdin A.O. 2026. Morphology and geographic distribution of poorly studied lampreys (*Eudontomyzon*) from the Western Dvina basin // Environ. Biol. Fish. V. 109. № 2. Article 59.
<https://doi.org/10.1007/s10641-026-01827-7>
- Krappe M., Waterstraat A., Börst A. 2007. Neunaugen-vorkommen im Landkreis Mecklenburg — Strelitz // La-bus (Schriftenreihe des NABU-Kreisverbandes Mecklen-burg-Strelitz). V. 25. P. 23–35.
- Levin B., Ermakov A., Ermakov O. et al. 2016. Ukrainian brook lamprey *Eudontomyzon mariae* (Berg): phylogenetic position, genetic diversity, distribution, and some data on biology // Jawless fishes of the World. V. 1. Newcastle Upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 58–82
- Liedtke T.L., Harris J.E., Blanchard M.R. et al. 2023. Synthesis of larval lamprey responses to dewatering: state of the science, critical uncertainties, and management implications // N. Am. J. Fish. Manage. V. 43. № 6. P. 1475–1491.
<https://doi.org/10.1002/nafm.10924>
- Malmqvist B. 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* Bloch, in a South Swedish stream // J. Fish Biol. V. 16. № 1. P. 105–114.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03690.x>
- Moser M.L., Almeida P.R., Kemp P.S., Sorensen P.W. 2015. Lamprey spawning migration // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 215–263.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_5
- Ojutkangas E., Aronen K., Laukkanen E. 1995. Distribution and abundance of river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) ammocoetes in the regulated river Perhönjoki // Regul. River. V. 10. № 2–4. P. 239–245.
<https://doi.org/10.1002/rrr.3450100218>
- Potter I.C. 1980. Ecology of larval and metamorphosing lampreys // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 11. P. 1641–1657.
<https://doi.org/10.1139/F80-212>
- Quintella B.R., Andrade N.O., Espanhol R., Almeida P.R. 2005. The use of PIT telemetry to study movements of ammocoetes and metamorphosing sea lampreys in river beds // J. Fish Biol. V. 66. № 1. P. 97–106.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00584.x>
- Ratschan C. 2015. Laichmigration und Populationsdynamik des Ukrainischen Bachneunauges (*Eudontomyzon mariae* Berg, 1931) in der Pfuda (Innviertel, Oberösterreich) // Österreichs Fischerei. V. 68. № 1. P. 19–34.

- Renaud C.B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // FAO Spec. Catalogue Fish. Purposes. № 5. Rome: FAO. 109 p.
- Slade J.W., Adams J.V., Christie G.C. et al. 2003. Techniques and methods for estimating abundance of larval and metamorphosed sea lampreys in Great Lakes tributaries, 1995 to 2001 // J. Great Lakes Res. V. 29. Suppl. 1. P. 137–151.
https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70483-3
- Sugiyama H., Goto A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium // Ichthyol. Res. V. 49. № 1. P. 62–68.
https://doi.org/10.1007/s102280200006
- Torgersen C.E., Close D.A. 2004. Influence of habitat heterogeneity on the distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales // Freshw. Biol. V. 49. № 5. P. 614–630.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01215.x
- Waterstraat A., Krappe M. 1998. Distribution and abundance of *Lampetra planeri* populations in the Peene drainage (NE Germany) in relation to isolation and habitat conditions // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. 1. P. 137–143.
https://doi.org/10.1080/11250009809386805
- Waterstraat A., Krappe M. 2000. Beiträge zur Ökologie und Verbreitung von FFH-Fischarten und Rundmäulern in Mecklenburg-Vorpommern: 1. Das Flußneunauge (*Lampetra fluviatilis* L.) im Peenesystem // Natur Natursch. Meckl. Vorp. V. 35. P. 64–79.
- Yap M.R., Bowen S.H. 2003. Feeding by northern brook lamprey (*Ichthyomyzon fossor*) on sestonic biofilm fragments: habitat selection results in ingestion of a higher quality diet // J. Great Lakes Res. V. 29. Suppl. 1. P. 15–25.
https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70475-4
- Zogaris D., Sramkó G., Szatmári L. et al. 2025. Lampreys (Petromyzontidae) in the Almopaios River (Greece): new data on distribution and phylogenetic position // Ecol. Montenegr. V. 91. P. 117–126.
https://doi.org/10.37828/em.2025.91.13
- Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V. et al. 2021. Discovery of *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontidae) larvae in lakes and a characterisation of their habitats // Nat. Conserv. Res. V. 6. № 3. P. 73–86.
https://doi.org/10.24189/ncr.2021.039
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2022. The place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1269–1283.
https://doi.org/10.1134/S0032945222060352
- Zvezdin A.O., Kolotei A.V., Kostin V.V. 2025. Shelter selection by European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) smolts during their seaward migration // J. Ichthyol. V. 65. № 7. P. 1218–1224.
https://doi.org/10.1134/S0032945225600557

SECONDARY DISPERSAL OF RESIDENT LAMPREY LARVAE (PETROMYZONTIDAE)

A. O. Zvezdin^{1,*} and A. V. Kolotei¹

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

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

The migrations of the larvae of the obligate resident lamprey *Eudontomyzon* sp. “Dnieper” were studied in small rivers of the three drainage basins (the Baltic, Caspian, and Azov-Black Sea). The data obtained demonstrate that the larvae of resident lamprey have a distinct stage of secondary dispersal, similar to species with other life histories. Larval dispersal involves active downstream migration; migrating larvae are capable of traveling beyond a single watercourse. Migrations have been recorded in all seasons of the year, occurring primarily at twilight illumination (< 2 lux); their peak intensity is confined to the spring flood. The rare daytime upstream larvae migrations are caused by extreme abiotic factors. It is assumed that the main cause of such migrations is changing in habitat conditions, when highly dynamic environment in small rivers initiates larval redistribution. A comparative analysis of secondary larval dispersal in lamprey species with different life histories confirms the similarity of their behavior during the larval period of development in lampreys.

Keywords: *Eudontomyzon* sp. “Dnieper”, *Lampetra fluviatilis*, downstream migration, seasonal dynamics, diel dynamics, biotopes, drying up of habitats, Baltic Sea basin, Caspian Sea basin, Azov-Black Sea basin.

УДК 597.556.331.7.591.9

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ КРАСНОЙ СОБАЧКИ ПАВЛЕНКО *ASKOLDIA VARIEGATA* (ORISTHOCENTRIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2026 г. В. В. Панченко^{1, *}, А. А. Баланов¹, Д. В. Антоненко²

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 30.10.2025 г.

После доработки 13.11.2025 г.

Принята к публикации 17.11.2025 г.

По результатам донных тралений и водолазных погружений впервые проанализированы распределение и размерный состав красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в российских водах Японского моря. Вид в течение года обитает в шельфовой зоне, на глубинах 11–200 м. Наиболее часто встречается у материкового побережья. В северной части Татарского пролива не отмечен как у материка, так и у о-ва Сахалин. Наиболее узок диапазон обитания *A. variegata* летом, когда включает в себя только верхнюю и среднюю части шельфа, где вид предпочитает температуры 5–13°C. Достигает общей длины 52 см и массы 1200 г. Наиболее эвритермной является молодь, обитающая в течение всего года в верхней части шельфа.

Ключевые слова: *Askoldia variegata*, распределение, плотность, глубина, размеры, температура, Японское море, залив Петра Великого.

DOI: 10.7868/S3034514626040020

Красная собачка Павленко *Askoldia variegata* Pavlenko, 1910 — элиторальный широкобореальный приазиатский вид, обитающий в Беринговом, Охотском и Японском морях, у Юго-Восточной Камчатки и Курильских о-вов (Линдберг, Красюкова, 1975; Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). В целом для своего ареала считается обильным видом (Парин и др., 2014), для российских вод Японского моря — редким (Соколовский и др., 2007). Данные по экологии и биологии этого вида почти отсутствуют. Имеются актуальные сведения о предельных размерах *A. variegata* и отчасти устаревшие данные о минимальных и максимальных глубинах её обитания в российских водах Японского моря (Панченко и др., 2016).

Цель нашей работы — описать распределение *A. variegata* в весенне-осенний период, а также размерный состав с привязкой к районам обитания и диапазонам глубин в российских водах Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы донных траловых съёмок, выполненных на судах Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в российских водах Японского моря как с материковой стороны, так и у побережья о-ва Сахалин в марте–декабре 2002–2018 гг. (рис. 1). Всего в анализ включено 5148 тралений со средней скоростью 2.7 узла,

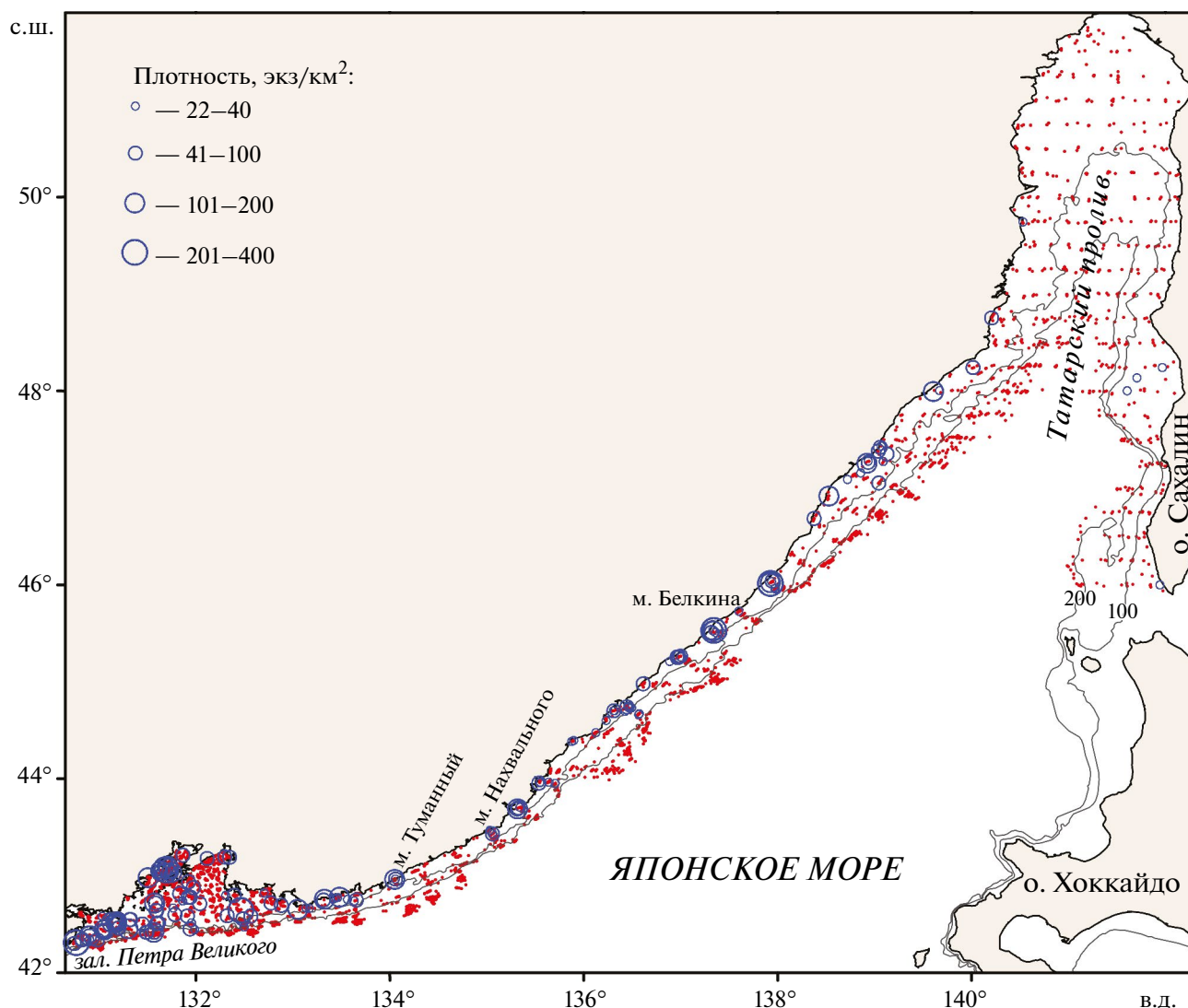


Рис. 1. Расположение мест тралений и плотность распределения красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в российских водах Японского моря: (•) — траления без улова вида, (—) — изобаты.

3532 из которых сопровождали измерением температуры придонного слоя воды (таблица). Все пойманные особи *A. variegata* были промерены. Ежегодно минимальная глубина тралений составляла 5 м, максимальная — около 600–700 м, в 2009 г. составила 935 м.

Работы осуществляли донными тралями типа ДТ/ТВ с длиной верхней подборы 27.1 м (горизонтальное раскрытие 16.0 м), имевшими в кутце дель ячей 30 × 30 мм, покрытую мелкоячейной вставкой (10 × 10 мм), и донными тралями с длинами верхних подбор 23.2 и 20.0 м (горизонтальное раскрытие 13.0 м). Плановое время тралений варьировало от 15 до 30 мин.

Частоту встречаемости при траловых работах рассчитывали как отношение числа тралений,

в уловах которых присутствовала *A. variegata*, к их общему числу в определённом батиметрическом или температурном интервале и выражали в процентах.

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. Полученные величины усредняли по диапазонам глубин, учитывая и траления без улова вида. Анализ пространственного распределения рыб по результатам траловых ловов выполняли с использованием программного пакета Surfer (<https://www.goldensoftware.com/products/surfer>). Размерный состав *A. variegata* из уловов трала

Характеристика собранного в российских водах Японского моря в разные месяцы 2002–2018 гг. материала по красной собачке Павленко *Askoldia variegata*

Глубины, м	Декабрь, март			Апрель–май			Июнь–август			Сентябрь–ноябрь		
	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n
5–10	0	0	0	4	0	0	51	17	0	15	0	0
11–20	0	0	0	31	20	3	140	45	10	49	11	4
21–40	1	1	0	275	242	45	386	163	57	132	61	18
41–60	1	1	0	171	161	11	276	120	20	100	51	13
61–80	1	1	0	209	177	9	380	190	23	137	45	12
81–100	1	1	0	157	133	9	113	67	4	83	32	4
101–150	1	1	0	237	205	3	183	125	0	97	45	4
151–200	1	1	0	156	121	2	73	53	0	46	32	2
>200	110	106	0	932	817	0	403	333	0	196	154	0
Всего	116	112	0	2172	1876	82	2005	1113	114	855	431	57

Примечание. N , N_T — число тралений соответственно общее и с измерениями температуры придонного слоя воды; n — число измеренных особей, экз.

охарактеризован по результатам измерений общей длины тела (TL) 253 экз., 106 из которых индивидуально взвесили.

Для выявления, обитает ли *A. variegata* на дне не охваченных траловыми работами глубин, использовали результаты 250 водолазных погружений, выполненных сотрудниками Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН (большей частью авторами настоящей работы) в марте–декабре 2019–2025 гг. на глубинах от ~ 0.5 м до 12 м в зал. Петра Великого. При погружениях проводили визуальные наблюдения и учёты ихтиофауны.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В прибрежных водолазных исследованиях *A. variegata* не выявлена. По итогам траловых ловов минимальная глубина обнаружения вида составила ~11 м (начало траления на 10, окончание — на 12 м), максимальная — около 200 м (начало траления на 190, окончание — на 210 м). В проанализированном за март–декабрь массиве данных вид отмечен только в апреле–ноябре. Отсутствие *A. variegata* в уловах в марте и декабре связано с малым объёмом выборки — наличием в нашем материале результатов всего шести тралений на глубинах её обитания (< 200 м) в эти месяцы (таблица).

Всего за период исследований зарегистрировано 160 поимок *A. variegata*. Обычно это были штучные поимки (от 1 до 4 экз. за траление) и лишь в трёх случаях выявлен большой улов — 6, 8 и 14 экз. Одна из этих наибольших поимок была отмечена в западной части зал. Петра Великого, две других — в районе м. Белкина, несколько южнее и севернее него (рис. 1). В пересчёте на плотность число рыб рассматриваемого вида в результативных уловах варьировало от 22 до 400 экз/км².

У Западного Сахалина зарегистрированы лишь пять единичных поимок *A. variegata* (1 экз. за траление), при этом вид попадал в уловы только южнее 48°15' с.ш. В основном *A. variegata* встречалась до этой параллели и у материкового побережья. Севернее неё у материка было лишь два результативных траления на 48°46' и 49°45' с.ш. (рис. 1).

По материковому побережью южнее 48°15' с.ш. *A. variegata* была распределена мозаично. Участки акватории, на которых вид стабильно регистрировали, чередовались с участками его эпизодического присутствия в уловах и местами, на которых ни в одной из съёмок вид отмечен не был (рис. 1). Наиболее широкий отрезок, на котором при многократности тралений вид в уловах отсутствовал, — участок между м. Туманный и м. Нахвального.

Наиболее удалённые от берега поимки *A. variegata* отмечены в центральной части зал. Петра Великого и у Западного Сахалина в районе 48° с.ш. Однако связано это с шириной в этих местах шельфовой зоной (рис. 1), а не с предпочтением видом в этих районах больших, чем на остальных участках, глубин. У западного побережья Сахалина, где он был отмечен в уловах только пяти тралений в апреле–сентябре, глубины обнаружения варьировали от 20 до 65 м, а по результатам двух тралений у материкового побережья Татарско-

го пролива севернее $48^\circ 15'$ с.ш. они составили 26 и 38 м.

Максимальные глубины, на которых в каждый из исследованных сезонов был обнаружен исследуемый вид, составили: весной — 182, летом — 100, осенью — 200 м. В каждый из трёх сезонов в предпочитаемой акватории материковой области (южнее $48^\circ 15'$ с.ш.) вид придерживался в основном средней и верхней частей шельфа — глубин до 80 или до 100 м, о чём свидетельствуют как рассчитанные плотности (рис. 2а), так и частота встречаемости (рис. 2б). Обращает на себя

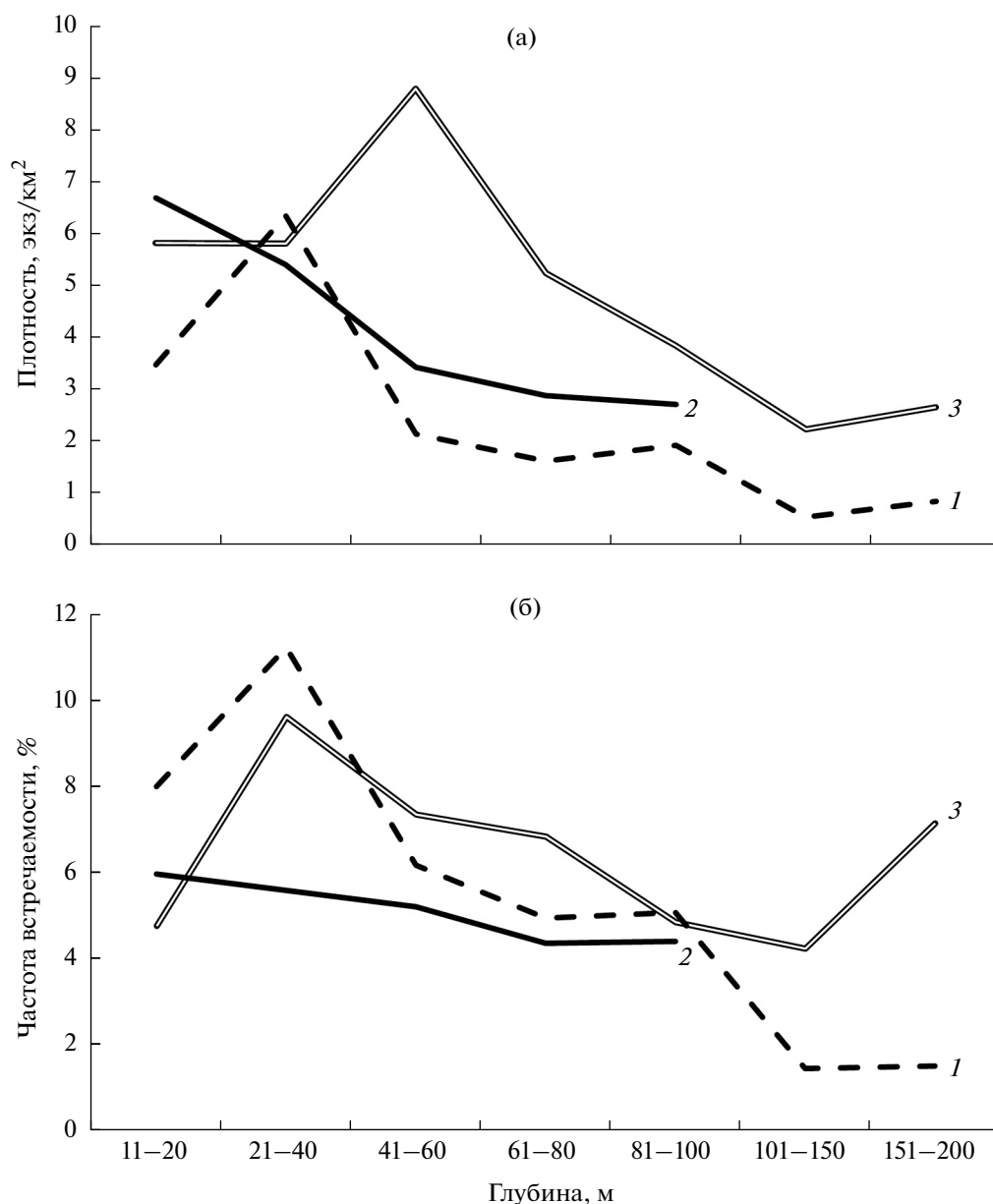


Рис. 2. Средняя плотность (а) и частота встречаемости (б) красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в различные сезоны у материкового побережья российских вод Японского моря южнее $48^\circ 15'$ с.ш. по диапазонам глубин: 1 — весна, 2 — лето, 3 — осень.

внимание более высокая в осенний период рассчитанная средняя плотность на глубинах > 40 м, чем весной и летом. Вариабельность оценок плотности рыб может объясняться как динамикой численности, так и особенностями работы трала в различных съёмках. На наш взгляд, при оценке характеристик вида, присутствующего в уловах лишь эпизодически и, как правило, в единичных экземплярах, логично ориентироваться, прежде всего, не на абсолютные показатели, а на проявляемые тенденции.

Летом наблюдается тенденция постепенного снижения как плотности (рис. 2а), так и частоты встречаемости (рис. 2б) *A. variegata* в направлении от малых к большим глубинам. Наименьшими оба этих показателя были в батиметрических диапазонах 61–80 и 81–100 м, наибольшими — на глубинах 11–20 м. В этом минимальном для обитания вида диапазоне он держался, как правило, глубже 15 м. Весной и осенью по частоте встречаемости прослеживаются сходные тенденции — смещение по сравнению с летом наибольших величин с глубин 11–20 м в смежный диапазон (21–40 м), далее снижение частоты встречаемости с минимумом на 101–150 м и затем на максимальных для вида глубинах вновь некоторое возрастание. Значения плотности для весны и осени в целом демонстрировали те же тенденции, что и частота встречаемости. Ос-

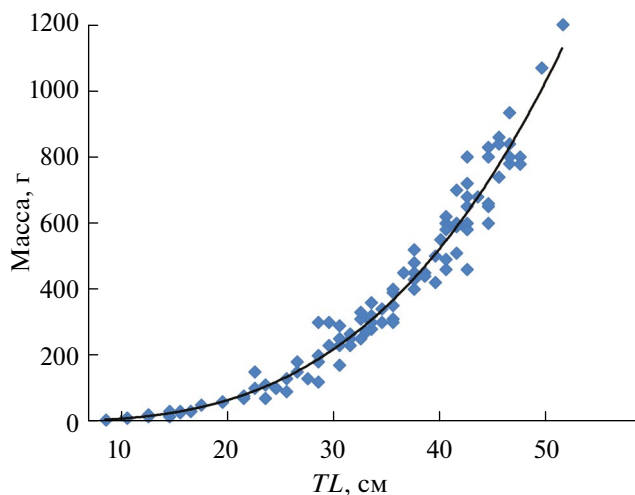


Рис. 3. Зависимость массы тела от его общей длины (TL) у красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в российских водах Японского моря.

новное отличие в том, что по осеннему периоду наибольшей плотность оказалась на 41–60 м, а частота встречаемости — на 21–40 м.

Масса особей *A. variegata* TL 9–52 см варьировала от 5 до 1200 г. Аллометрическая зависимость их массы (W , г) от длины (TL , см) имела вид: $W = 0.0071 TL^{3.0382}$ ($R^2 = 0.9807$) (рис. 3). В целом же в уловах отмечались особи TL 8–52 см, среди которых доминировала размерная группа 27–43 см (рис. 4).

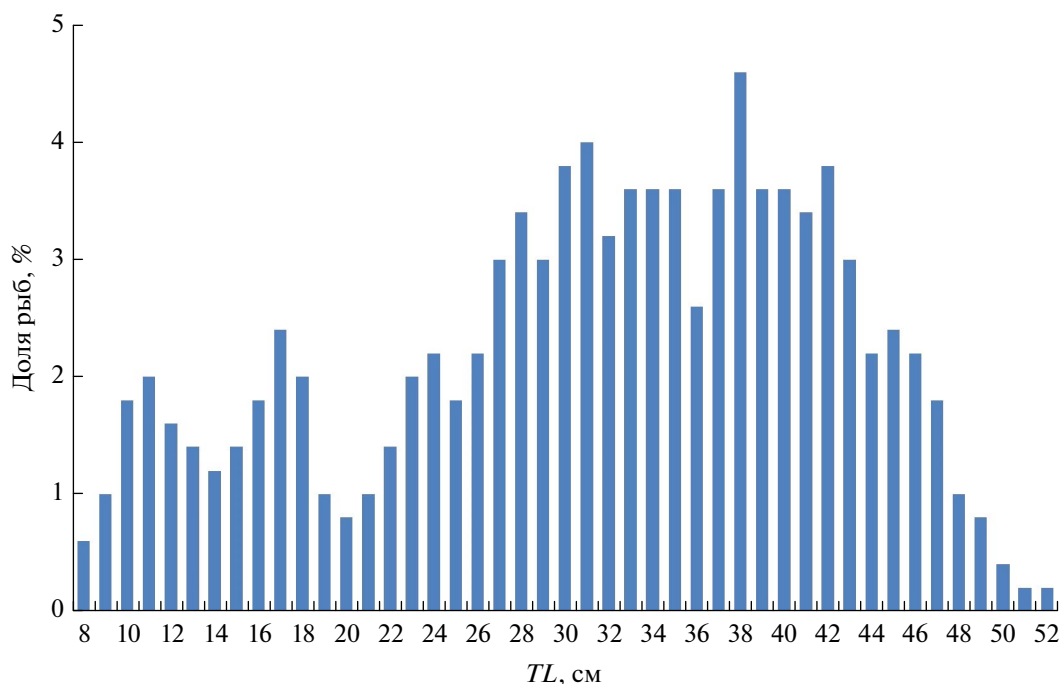


Рис. 4. Общий размерный состав (TL) красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в уловах донного трала в российских водах Японского моря.

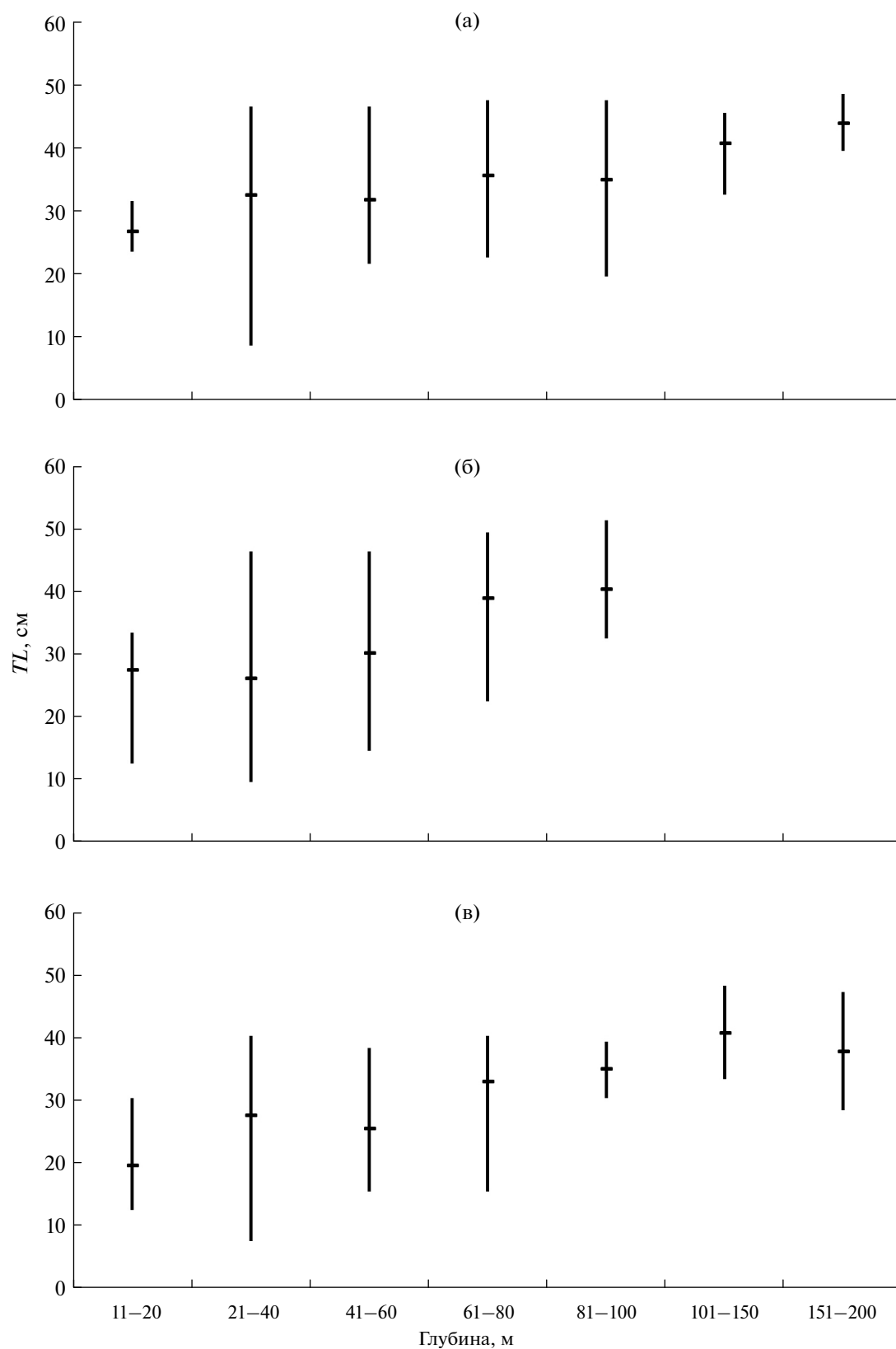


Рис. 5. Размерный состав (TL) красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в российских водах Японского моря в зависимости от глубины обитания: а – весна, б – лето, в – осень; (–) – среднее значение, (|) – пределы варьирования показателя.

Распределение рыб различных размерных групп по глубинам различалось. Во все сезоны наиболее широкий размерный ряд *A. variegata* наблюдался в диапазоне 21–40 м. В целом без учётов сезонов размеры рыб здесь варьировали от 8 до 47 см (рис. 5). Мельче, в диапазоне 11–20 м, разброс этих значений был 13–34 см, а глубже, на 41–60 м, — 15–47 см. Прослеживается тренд увеличения доли более крупных особей с возрастанием глубины. В весенний период наиболее наглядно это видно по средним размерам рыб (рис. 5а), в летний — по минимальным и средним (рис. 5б), в осенний — в одних случаях по минимальным, в других — по средним (рис. 5в). Из общего тренда выбивается в летний период диапазон 11–20 м, где по сравнению с таковым 21–40 м минимальные и средние размеры оказались больше, а в осенний период — диапазон 151–200 м, где как минимальные, так и средние, и максимальные размеры оказались меньше, чем на глубинах 101–150 м.

В целом в весенний и осенний сезоны *A. variegata* регистрировали при температуре от -0.8 до 7.2°C , в летний — от 1.6 до 17.6°C . Показательным будет проследить температурные предпочтения вида не весной и осенью, когда идут перестройки с зимней на летнюю структуру вод и наоборот, а летом, когда структура вод относительно стабильна. В этот сезон *A. variegata* предпочитала в основном температуру около 5 – 13°C , при которой, как правило, и отмечали

её наибольшие уловы — до 4–14 экз. за траление и, соответственно, оказалась наибольшей средняя плотность (рис. 6). Заметим, что по одному улову численностью в 4 экз. отмечено также при температуре 2.4 и 3.5°C , однако встречаемость рыб при сходных температурах не была высокой, а при температуре $> 13^{\circ}\text{C}$ такие относительно высокие уловы отсутствовали.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данных о местах обнаружения *A. variegata* в водах Японского моря крайне мало. Известно, что вид встречается у северного побережья Корейского п-ова, в зал. Петра Великого (откуда и описан) и в водах Татарского пролива (Павленко, 1910; Линдберг, Красюкова, 1975; Kim, Kang, 1991). Более точных и подробных данных никогда не публиковали. По нашим данным, *A. variegata* в водах западной и северо-западной частей Японского моря (за исключением северной части Татарского пролива) — обычный вид. В водах у Сахалина вид редок и уловы его здесь невелики. От восточного побережья Японского моря — у побережья о-вов Японского архипелага — данный вид не известен (Amaoka et al., 1977; Hatooka, 2002).

Как в расположенном на юге исследуемого района зал. Петра Великого, который обладает обширной шельфовой зоной, так и у материкового побережья северней, где эта зона не столь

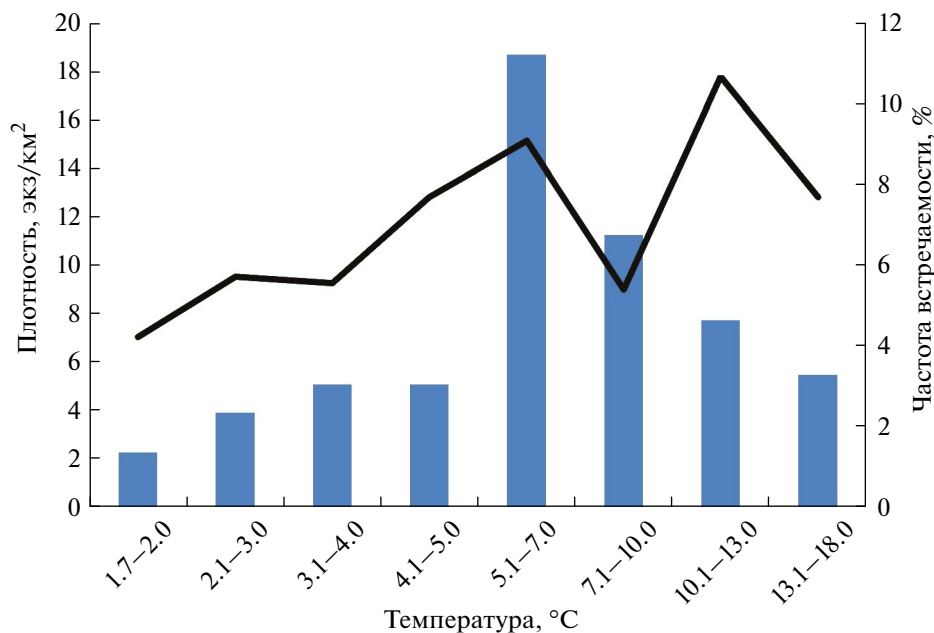


Рис. 6. Средняя плотность распределения (■) и частота встречаемости (—) красной собачки Павленко *Askoldia variegata* в российских водах Японского моря в летний период в зависимости от температуры придонного слоя воды.

широка, отмечаются поимки *A. variegata*. Сходная с зал. Петра Великого мелководная зона характерна и для северной части Татарского пролива, однако *A. variegata* здесь не наблюдается ни со стороны материкового побережья, ни со стороны островного (рис. 1). Очевидно, что это обусловлено неблагоприятным режимом вод. В северной части пролива формируется подповерхностный слой вод с пониженными температурой и солёностью. Низкая солёность в кутовой части пролива обусловлена интенсивностью материкового стока, по большей части р. Амур. Указанный подповерхностный слой вод опускается за счёт зимней конвекции в придонные области и образует холодный подстилающий слой (Зуенко, 2008).

Остальная акватория российских вод Японского моря более благоприятна для вида, но, конечно же, и здесь существуют участки, подходящие в большей или меньшей степени. Об этом свидетельствует мозаичность в распределении *A. variegata* — чередование участков акватории, где стабильно вид отмечается, с участками эпизодического присутствия или постоянного отсутствия в уловах. Возможно, неблагоприятен для *A. variegata* участок между м. Туманный и м. Нахвального, где её уловов не отмечено (рис. 1). Обусловлено это может быть особенностью гидрологического режима. Здесь, между 42-й и 44-й параллелями Северного полушария, выражена активность водных масс (вплоть до соприкосновения тёплых и холодных вод), поэтому ярко проявляется меандрирование фронтов (Яричин, Покудов, 1982; Никитин, Дьяков, 2016). В связи с особенностями гидрологии в этом районе наблюдается разрыв в распределении многих видов рыб, и ихтиогеографическое районирование морских вод Приморья зачастую ориентировано на 43-ю параллель (Дударев и др., 1998; Вдовин и др., 2004).

В течение всего года *A. variegata* обитает только в шельфовой зоне. В наибольшей степени вид смещён в сторону берега летом, когда присутствует только в верхней и в меньшей степени средней частях шельфа (рис. 2). Как и летом, весной и осенью основная масса *A. variegata* по-прежнему предпочитает глубины до 100 м, но при этом вид существенно расширяет батиметрический диапазон обитания, проникая в нижнюю часть шельфа до глубин ~ 200 м. Очевидно, что для осени речь идёт о сместившихся на зимовку из охлаждаемой зоны верхнего шельфа в более глубокие слои воды особях,

а для весны — о постепенно перемещающихся после зимовки из нижней части шельфа в верхнюю. Отход на зимовку части рыб из верхней зоны шельфа в нижнюю обусловлен переходом из охлаждаемой зоны в более комфортные температурные условия. В отличие от верхней части шельфа, подверженной значительным сезонным изменениям температур, для нижней части шельфа в течение года характерны стабильные слабopоложительные температуры воды (Зуенко, 2008). На время зимовки вид также не смещается из зоны шельфа на материковый склон, о чём свидетельствует его отсутствие в марте и декабре в уловах с глубин > 200 м. Хотя март в отличие от декабря календарно не соответствует зимнему сезону, максимально охлаждается деятельный слой Японского моря, как правило, в феврале–марте (Лучин, 2007), т.е. март гидрологически соответствует скорее зимнему, а не весеннему сезону.

Достигает *A. variegata* длины 52 см и массы 1200 г. В нижней части шельфа отмечаются только средне- и крупноразмерные особи (рис. 5а, 5в). Следовательно, взрослые и, возможно, вступающие в репродуктивную часть популяции особи обладают большей миграционной активностью, чем молодь. Молодь же в течение всего года обитает в основном в верхней части шельфа, наиболее подверженной сезонным изменениям температуры, и является таким образом более эвритермной, чем взрослые особи. На самом деле доля молоди в верхней части шельфа гораздо выше, чем отображают имеющиеся у нас данные (рис. 5), ведь известно, что до достижения определённых размеров рыбы слабо улавливаются донным тралом, при этом особи минимальных размеров могут быть представлены только случайными поимками (Вдовин, 2000).

Эпизодичность и низкая величина проанализированных в нашей работе уловов *A. variegata* подтверждает мнение о том, что для российских вод Японского моря многочисленным этот вид не является (Соколовский и др., 2007). Однако в указанном источнике сообщается, что он является редким для всех районов этой акватории. Между тем, наши исследования показали, что для северной части Татарского пролива (как у материкового, так и у островного побережья) *A. variegata* вообще не характерна. В южной же части пролива является редким видом для вод у побережья о-ва Сахалин, а для вод у материкового побережья южной части пролива и далее на юг российских вод Японского моря — обычным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам научных групп, которые, будучи сотрудниками ТИНРО, наряду с авторами настоящей работы принимали участие в сборе ихтиологической информации на судах этой организации: М.И. Бойко, А.Н. Вдовину, Д.В. Измятинскому, П.В. Калчугину, С.Ф. Соломатову. Также мы благодарны сотруднику ННЦМБ ДВО РАН К.К. Дудке, участвовавшему, наряду с авторами, в водолазных погружениях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН и 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

Все манипуляции с рыбами соответствовали действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований животных, что подтверждено заключением комиссии по биомедицинской этике ННЦМБ ДВО РАН (регистрационный № 24 от 31.10.2025 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., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. 2004. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 168–190.
- Дударев В.А., Зуенко Ю.И., Ильинский Е.Н., Калчугин П.В. 1998. Новые данные о структуре сообществ донных и придонных рыб на шельфе и свале глубин Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 3–15.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Лучин В.А. 2007. Сезонная изменчивость температуры воды в деятельном слое дальневосточных морей // Дальневосточные моря России. Кн. 1. Океанологические исследования. М.: Наука. С. 232–252.
- Никитин А.А., Дьяков Б.С. 2016. Океанологические исследования северо-западной части Японского моря по спутниковой информации и по данным океанографического разреза в зимние сезоны 2000–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 164. С. 86–99.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Павленко М.Н. 1910. Рыбы залива Петр Великий // Тр. о-ва естествоиспыт. Казан. ун-та. Т. 42. Вып. 2. 95 с.
- Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 264–283.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216030152>
- Парин Н.В., Евсеев 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.
- Яричин В.Г., Покудов В.В. 1982. Формирование структурных особенностей гидрофизических полей и течений в северной глубоководной части Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 96. С. 86–95.
- Amaoka K., Toyoshima M., Inada T. 1977. New records of the stichaeid fish *Ascoldia variegata knipowitschi* and the zoarcid fish *Puzanovia rubra* from Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 24. № 2. P. 91–97.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.24.91>
- Hatooka K. 2002. Stichaeidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1046–1054, 1584.
- Kim I.-S., Kang E.-J. 1991. Six unrecorded fishes of the suborder Zoarcoidei (Pisces: Perciformes) from Korea // Korean J. Ichthyol. V. 3. № 2. P. 89–97.

DISTRIBUTION AND SIZE COMPOSITION OF THE RED PRICKLEBACK *ASCOLDIA VARIEGATA* (OPISTHOCENTRIDAE) IN THE RUSSIAN WATERS OF THE SEA OF JAPAN

V. V. Panchenko^{1, *}, A. A. Balanov¹, D. V. Antonenko²

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

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

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

The distribution and size composition of the red prickleback *Ascoldia variegata* in the Russian waters of the Sea of Japan have been analyzed for the first time based on the results of bottom trawl and SCUBA stations. The species inhabits the shelf zone at depths of 11–200 m throughout the year. It is most often found off the mainland coast. In the northern part of the Tatar Strait, it is not recorded either near the mainland or off Sakhalin Island. The habitat range of *A. variegata* is the narrowest in summer, when it includes only the upper and middle parts of the shelf, where the species mainly prefers temperatures between 5 and 13°C. It reaches a total length of 52 cm and a weight of 1200 g. The juveniles which live in the upper part of the shelf throughout the year are the most eurythermal.

Keywords: *Ascoldia variegata*, distribution, density, depth, size, temperature, Sea of Japan, Peter the Great Bay.

УДК 597.555.51:591.543.43(265.51)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НАГУЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS* (GADIDAE) В БЕРИНГОВОМ МОРЕ В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2026 г. А. Б. Савин¹, *

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

*E-mail: andrei.savin@tinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 01.11.2025 г.

После доработки 06.11.2025 г.

Принята к публикации 07.11.2025 г.

По результатам донных траловых съёмок на шельфе Берингова моря, выполненных в российских и американских научно-исследовательских экспедициях, описаны пространственные распределения трески *Gadus macrocephalus*. Вид зарегистрирован в температурном диапазоне от -1.8 до 13.4°C . Наиболее плотные скопления трески (от 2309 до 4485 кг/км^2) характерны для диапазона от -1.0 до 6.5°C при том, что модальным является диапазон $2.5\text{--}3.0^{\circ}\text{C}$. Различие возрастных составов вида в уловах в значительной степени было вызвано несходством размерной и, как следствие, возрастной селективности донных тралов, применяемых в восточной (американской) и западной (русской) частях моря. Американский трал 85/104 Aberdeen по сравнению с российским ДТ-27.1/24.4 значительно лучше облавливал молодь. Коэффициент его селективности в отношении годовиков и двухгодовиков составил 0.265 и 0.646 против 0.008 и 0.166 у российского. Для трёх- и четырёхгодовиков коэффициенты были довольно близкими. Тем не менее обнаружено некоторое сходство — примерное совпадение пиков, образованных двух- и трёхгодовиками, а иногда и особями более старших возрастов, на графиках размерных составов трески из восточной и западной частей моря для 1999, 2001, 2002, 2015 и 2017 гг., вызванное её массовыми миграциями. Для холодного и тёплого типов лет построены схемы нагульных миграций, распределение потоков которых зависит от размеров акватории, занимаемой Лаврентийскими холодными водными массами зимнего происхождения.

Ключевые слова: тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, размерный состав, температурный диапазон обитания, распределение, миграции, Берингово море.

DOI: 10.7868/S3034514626040038

Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* — придонно-пелагический, преимущественно бореальный тихоокеанский вид. Она обитает на шельфе и верхней части склона у азиатского побережья от Кореи и Японии на юге и у американского побережья — от Калифорнии до Берингова пролива включительно на севере (Моисеев, 1953; Bakkala, 1984; Вершинин, 1987; Борец, 1997; Терентьев и др., 2003), заходя в некоторые годы в Чукотское море (Савин, 2016; Орлов и др., 2020). Попадает до глубин 500–600 м. Нерест единовременный, проходит

в придонных слоях воды. Откладывает донную икру (Моисеев, 1953; Терентьев и др., 2003). Спектр питания очень широк и включает ~ 100–150 видов гидробионтов — рыб, крабов, креветок и червей (Напазаков и др., 2001; Чучукало, 2006).

Ряд авторов (Андряшев, 1935; Полотов, 1948; Моисеев, 1953; Вершинин, 1987; Борец, 1997; Терентьев и др., 2003) полагали, что треска протяжённых сезонных миграций у берегов Восточной Камчатки и в Беринговом море не совершает. В осенне-зимний период она мигрирует

на внешнюю часть шельфа и верхнюю часть материкового склона — к местам зимовки и нереста, а в весенне-летний — на мелководья шельфа для нагула. При этом некоторое количество особей может оставаться на зиму в небольших мелководных заливах и бухтах. Напротив, другие авторы (Степаненко, 1995, 1997; Фещенко, 2002; Датский, Андронов, 2007; Савин, 2008, 2013; Бурякова и др., 2010) предполагали у трески наличие сравнительно протяжённых миграций.

В прошедшее после этих публикаций время получены новые данные, указывающие на наличие протяжённых перемещений трески, что позволило построить уточнённую схему её нагульных миграций в Беринговом море.

Цель исследования: по результатам донных траловых съёмок американским тралом 85/104 Aberdeen в восточной части Берингова моря и российским ДТ/ТВ-27.1/24.4 в западной части сравнить размерный состав трески в этих акваториях и селективность орудий лова в отношении её разных возрастных групп, рассмотреть особенности распределения вида и построить схемы его нагульных миграций в пределах моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследуемая часть Берингова моря разделена на четыре рыбопромысловых района (рис. 1). Западно-Берингоморская (ЗБ) и Чукотская (Ч) промысловые зоны в северо-западной части моря (СЗБ) охватывают акваторию России, а юго-восточная (ЮВБ) и северо-восточная (СВБ) части — акваторию США. Юго-западная часть моря, включающая в себя Карагинскую промысловую подзону (российские воды), а также район у Алеутской островной гряды (американские воды) в данной публикации не рассматриваются.

В основу работы положены материалы российских и американских донных траловых съёмок на шельфе и верхней части материкового склона Берингова моря с 1990 по 2024 г. Из всего массива тралений отобраны только те из них, которые осуществляли в летне-осенний сезон в батиметрическом диапазоне обитания трески от 20¹ до 360 м.

¹ Треска встречается и на меньших глубинах, 20-метровая изобата является минимальной, разрешённой в п. 23.3 Правил рыболовства для Дальневосточного бассейна в редакции от 10.03.2023 г. для работы тралящими орудиями лова (https://fish.gov.ru/wp-content/uploads/documents/otraslevaya_deyatelnost/ohrana_vodnyh_bioresurov/npafoiv-7.pdf. Version 10/2025).

Пространственные распределения трески в отечественных водах построены по следующим экспедициям научно-исследовательских судов (НИС): “ТИНРО” в июле–сентябре 2010 г. и в сентябре 2020 г., “Бухоро” в июле–августе 2010 г. и в июне–июле 2017 г., “Профессор Леванидов” в июле–августе 2019 г., “Дмитрий Песков” в августе–сентябре 2020 г. и “Профессор Кагановский” в августе–сентябре 2021 г.

Возрастной и размерный состав трески представлен по материалам, собранным как в перечисленных выше экспедициях, так и в экспедициях НИС “ТИНРО” в августе–октябре 1999 и 2005 гг. и в июле–августе 2002 и 2008 гг., а также рыболовного траулера морозильного (супертраулера) “Новокотовск” в июле 1990 г., большого морозильного рыболовного траулера “Мыс Бабушкина” в июне 1992 г., НИС “Профессор Кагановский” в сентябре–октябре 2001 г., среднего рыболовного траулера морозильщика (кормовика) “Камчатниро 1” в октябре–ноябре 2004 г.

Донные траловые съёмки в российских водах выполняли по стандартной методике (Савин, 2011). Использовали трал ДТ-27.1/24.4 с верхней подборой длиной 27.1 м. Его горизонтальное раскрытие принято равным 16 м, то есть примерно 60% длины верхней подборы. Мешок трала был оснащён мелкочечной вставкой.

Американские донные траловые съёмки в ЮВБ проводили ежегодно за исключением 2020 г. В СВБ их выполняли реже. Материалы съёмок взяты в онлайн-базе службы морского рыболовства США подразделения Национального управления океанических и атмосферных исследований (AFSC ..., 2025²). Донные съёмки проводили одновременно два исследовательских судна. Одним из них всегда было рыболовное судно (РС) “Alaska Knight”, другим — чаще всего РС “Vesteraalen”. В некоторые годы его заменяли на РС “Aldebaran” или “Northwest Explorer”.

В ЮВБ съёмки выполняли по одной и той же сетке станций, включающей в себя 376 тралений (в 2024 г. — 350 тралений) по глубинам от 20 до 175–205 м от начала июня (реже от конца мая) до конца июля (реже до начала августа).

В СВБ съёмки обычно также выполняли по одной и той же сетке станций, включающей

² AFSC groundfish and crab assessment program bottom trawl surveys (<https://www.fisheries.noaa.gov/foss/f?p=215:28:9819264683921::RESET::CR,28>. Version 09/2025).

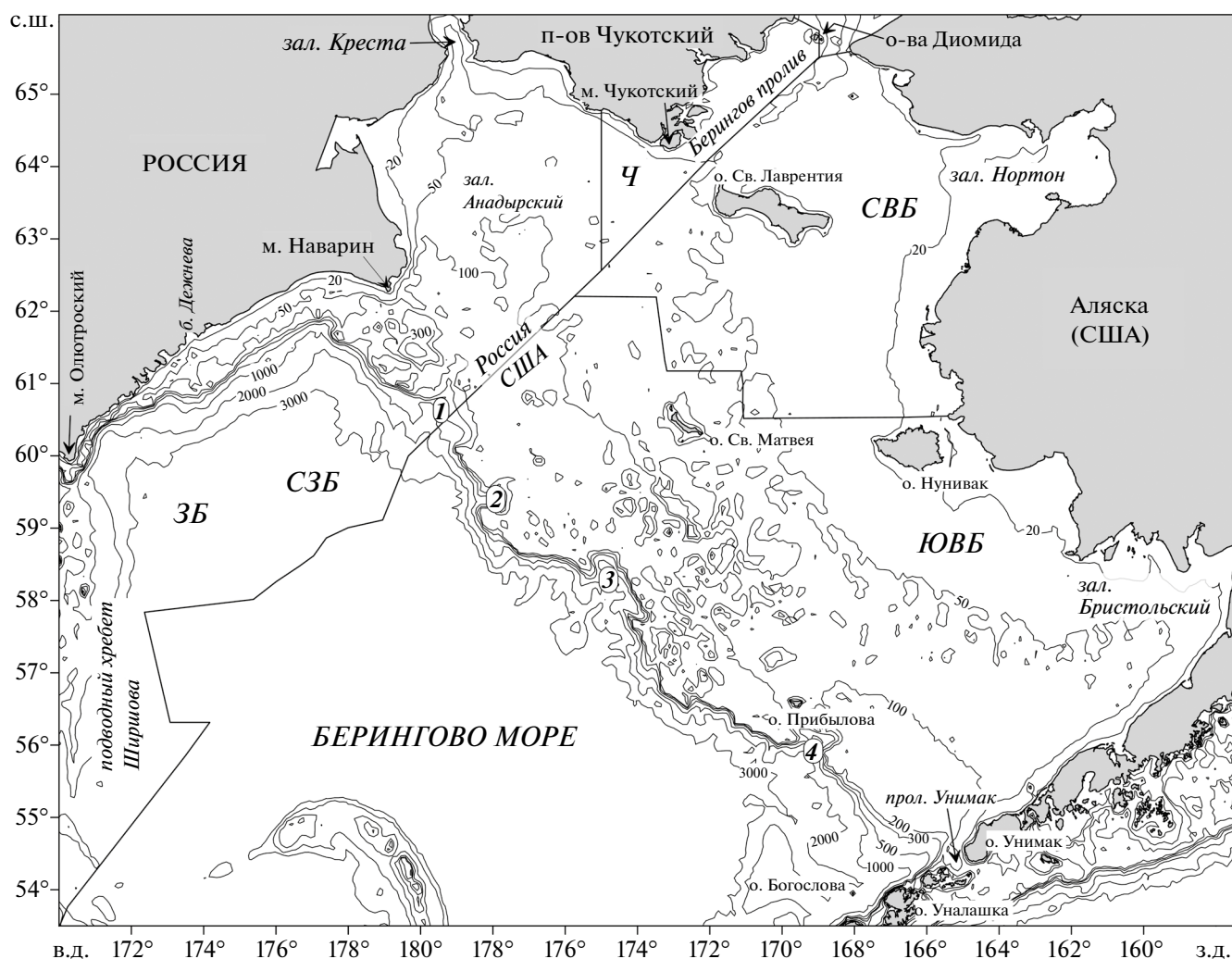


Рис. 1. Схема района исследований: СЗБ — северо-западная часть Берингова моря, ЗБ — Западно-Беринговоморская промысловая зона, Ч — Чукотская промысловая зона, СВБ — северо-восточная часть Берингова моря, ЮВБ — юго-восточная часть Берингова моря; подводные каньоны: 1 — Наваринский, 2 — Первенец, 3 — Жемчуг, 4 — Прибылова; (—) — изобаты.

в себя 141–144 траления (исключения составили 2018 г., когда было проведено всего 48 тралений, и 2023 г. — 116 тралений) по глубинам от 11 до 80 м от конца июля (реже от начала августа) до середины августа (реже до начала сентября).

Американская методика проведения донных траловых съёмок, описанная Стауфером (Stauffer, 2004) сходна с российской. Использовали близкий по размерам донный трал абердинского типа (85/104 Aberdeen) компании Nor'Eastern Trawl Systems (США) с мелкой вставкой в мешке. Длина его верхней подборки составляла 25.9 м, нижней — 31.7 м.

Значения плотностей распределения биомассы трески как в нашей, так и в американской частях Берингова моря, выраженные в кило-

граммах на квадратный километр, рассчитывали по уловам в зависимости от протраленной площади с учётом единого коэффициента уловистости трески (0.4). По российским данным, протраленную площадь для каждого траления определяли как произведение расстояния, пройденного тралом, на его горизонтальное раскрытие. В американской онлайн-базе уловы всех видов по каждому тралению представлены с единицы протраленной площади, то есть как плотность распределения без учёта коэффициента уловистости.

Распределение изотермы -1°C в придонных горизонтах построено по материалам гидрологических данных, собираемых на траловых станциях в период проведения российских

и американских донных съёмок. Данная изотерма, как будет показано ниже, в значительной мере ограничивает распространение трески и принимается в представленной работе оконтуривающей акваторию, занятую Лаврентийскими холодными водными массами (ЛХВМ) и холодными водными массами залива Креста (ХВМК) в период проведения съёмок.

Расположение нерестилищ трески взято по опубликованным данным, приведённым в рубрике “Обсуждение”. Размерные и возрастные составы трески, как и данные по средним длинам младших возрастных групп из восточной части моря, получены по материалам, собранным при проведении донных траловых съёмок (Thompson et al., 2020³; Appendix 2.4⁴ to Barbeaux et al., 2024⁵). Размеры тела представлены длиной по Смитту (*FL*).

Американский способ представления размерного состава различных видов рыб отличается от принятого в российской практике ихтиологических исследований. При размере классового промежутка, равного 1 см, у нас границами классов являются целые значения сантиметров длины. В американской практике промеров границами сантиметрового класса являются полусантиметровые значения. Так, например, если на нашей шкале границами являются 20–21–22–23 см при средних значениях этих промежутков соответственно 20.5, 21.5 и 22.5 см, то на американской шкале границы классов равны 19.5–20.5–21.5–22.5 при их средних значениях, соответственно равных 20, 21 и 22 см.

При сравнении российских и американских данных по размерному составу трески графики формировали относительно соответствующих средних значений классовых промежутков.

На графиках размерно-возрастного состава, полученных благодаря определениям возраста трески из СЗБ (наши данные) и из ЮВБ (данные американских авторов — по: Barbeaux et al.,

2024⁵. Р. 9) выделены три ранние возрастные группы в зависимости от их относительной численности: годовики *FL* 10–28 см, двухгодовики *FL* 20–45 см и трёхгодовики *FL* 30–55 см. Размерные составы более старших возрастных групп чаще всего значительно больше статистически трансгрессируют друг с другом на шкале длины, и установить положение их мод не удаётся.

Относительную численность возрастных групп трески (i) в облавливаемых скоплениях (A_i) определяли по численности возрастных групп (N_i) в улове донных тралов с учётом коэффициента селективности трала (s_i) по формуле: $A_i = N_i/s_i$.

Коэффициенты селективности американского 85/104 Aberdeen и российского ДТ-27.1/24.4 донных тралов в отношении возрастных групп трески определяли с использованием метода “Синтез”, относимого к группе аналитических с применением когортных подходов. Его алгоритм реализован в компьютерной программе “Methods” версии 3.06 (Ильин и др., 2014; Ильин, 2018). В качестве исходных данных использованы возрастные составы уловов траловых съёмок отдельно для юго-востока (американская Исключительная экономическая зона (ИЭЗ)) и северо-запада (российская ИЭЗ) моря за один и тот же период — с 1999 по 2024 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам 4049 тралений в Беринговом море в 2010 и 2018–2024 гг., из которых в уловах была треска, можно сделать вывод о том, что исследуемый вид встречается в довольно широком температурном диапазоне — от -1.8 до 13.4°C (рис. 2). Наиболее часто (85.3–96.8% траловых уловов) треску вылавливали при температурах от -1.0 до 7.5°C . Высокие и максимальная среднемноголетние значения плотности её распределения — от 2309 до 4485 кг/км² — характерны для диапазона от -1.0 до 6.5°C , при том что модальным является диапазон 2.5 – 3.0°C .

Примечательно, что среднемноголетние значения плотности распределения трески в диапазонах отрицательных температур от -1 до -0.5 и от -0.5 до 0°C оказались довольно высокими, составив соответственно 2609 и 3565 кг/км².

Распределение трески в 2010 г. показывает общий характер миграций при большом развитии ЛХВМ (рис. 3). В этом году изотерма -1°C оконтуривала обширную акваторию, простираясь от $57^\circ 20'$ с.ш. на юге до $63^\circ 30'$ с.ш.

³ Thompson G.G., Conner J., Shotwell S.K. et al. 2020. Assessment of the Pacific cod stock in the eastern Bering Sea. Anchorage: NPFMC, 344 p. (<https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/refm/docs/2020/EBSpcod.pdf>. Version 10/2025).

⁴ Appendix 2.4. All models data and results (https://afsc-assessments.github.io/EBS_PCOD/2024_ASSESSMENT/NOVEMBER_MODELS/APPENDICES/Appendix_2.4_Data_and_results.xlsx. Version 10/2025).

⁵ Barbeaux S.J., Barnett L., Hulson P. et al. 2024. Assessment of the Pacific cod stock in the eastern Bering Sea. Anchorage: NPFMC, 150 p. (<https://www.npfmc.org/wp-content/PDFdocuments/SAFE/2024/EBSpcod.pdf>. Version 10.2025).

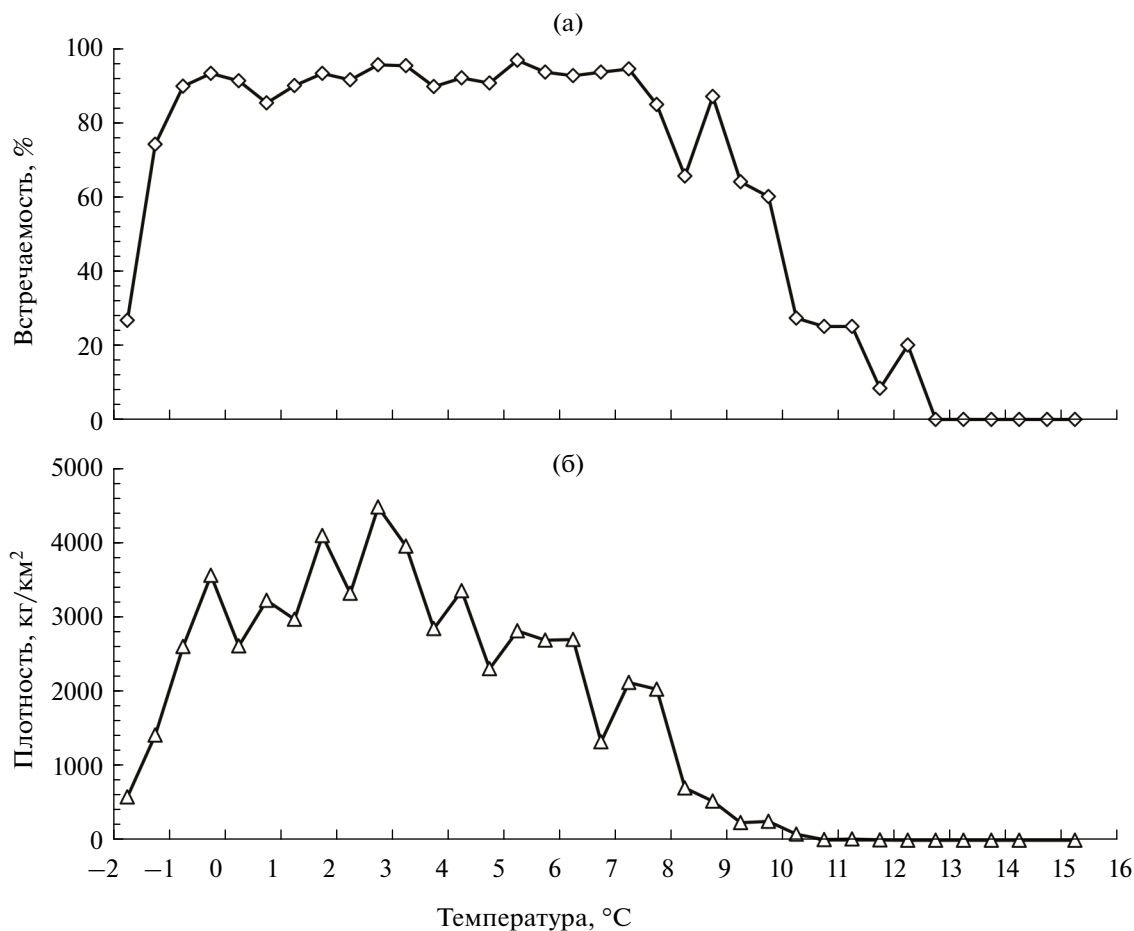


Рис. 2. Изменчивость среднемноголетних (2010 и 2018–2024 гг.) параметров скоплений берингоморской трески *Gadus macrocephalus* в зависимости от температуры придонного слоя воды по материалам донных траловых съёмок: а — встречаемость в уловах, б — средняя плотность распределения.

на севере и от 176°00' з.д. на западе до 167°40' з.д. на востоке. ХВМК покрывали всю северную часть зал. Анадырский, доходя на юг примерно до 64°20' с.ш.

В восточной части моря ЛХВМ рассекали миграционный поток трески на две части. Один поток более плотный (1 т/км² и более), движущийся вдоль внешнего шельфа на северо-запад к разделительной линии между российской и американской ИЭЗ (и с таковой своей плотностью доходит примерно до 62°00' с.ш., после чего ослабевает до меньших плотностей), заходил в российские воды. Второй поток плотностью до 10 т/км² и более смещался на север вдоль американского побережья. После 59° с.ш. его плотность снижалась до значений < 1 т/км². В Беринговом проливе он, по-видимому, смешивался с треской российских вод, образуя сравнительно плотное (более указанного выше значения) скопление.

Обращает на себя внимание отсутствие трески в квадрате 55°19.3'–55°41.2' с.ш. и 166°20.2'–166°59.6' з.д., который располагается между о-вами Унимак и Прибылова. В последующие годы примерно в этом же районе она также отсутствовала.

В российских водах регистрировали сплошной, почти без перерывов, поток трески плотностью до 10 т/км² и более от м. Олюторский до м. Наварин и далее — на север вдоль западного побережья зал. Анадырский, к центральной его части, на северо-восток к п-ову Чукотский и далее к прол. Беринга. На север зал. Анадырский из-за значительного развития ХВМК она не проникала.

Не следует считать, что трансграничные миграции трески имеют только одно направление — из восточной (американской) в западную (российскую) часть моря. Очевидно, что оно зависит от сезона. Также можно предположить,

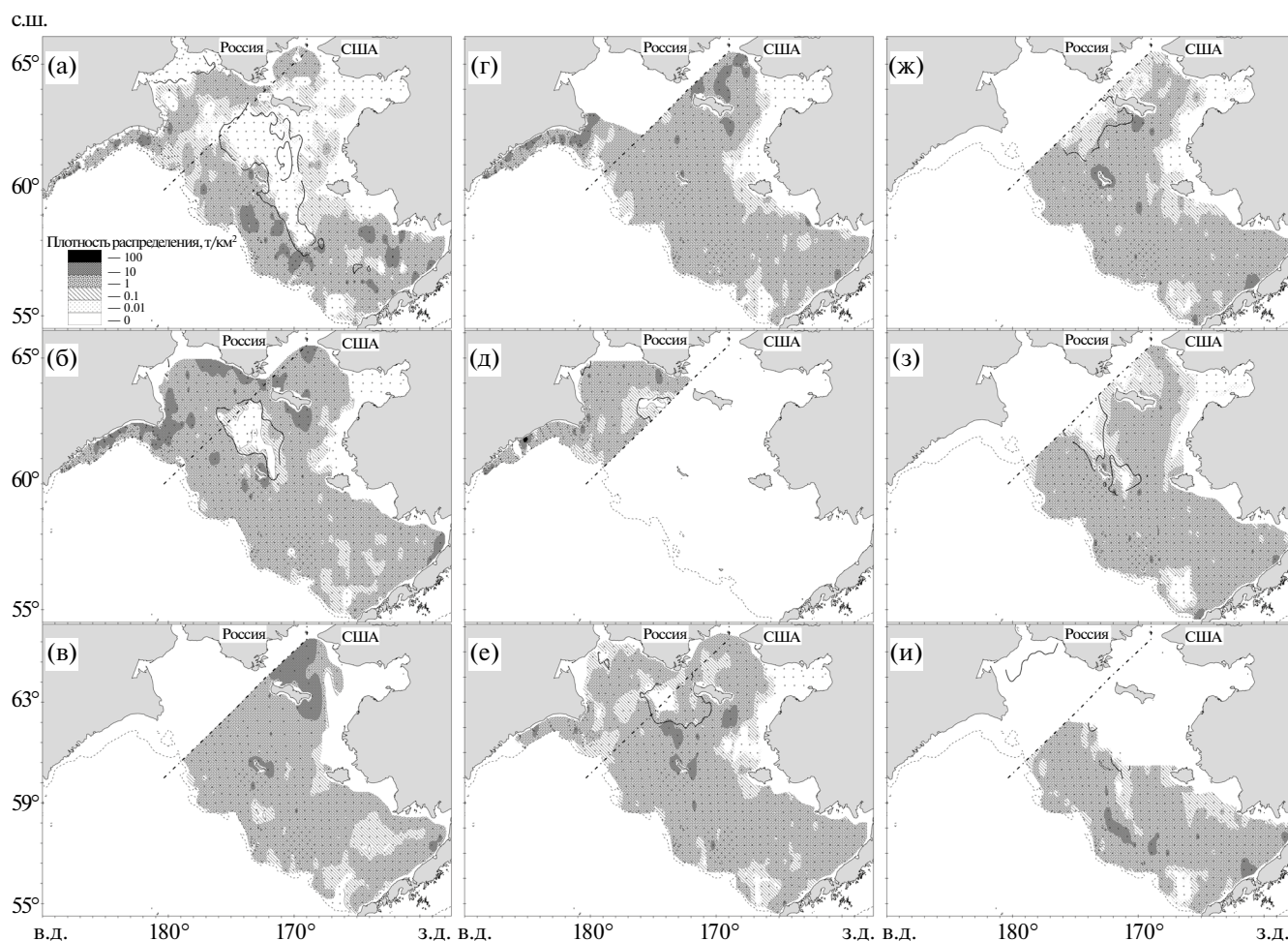


Рис. 3. Распределение трески *Gadus macrocephalus* при положении изотермы -1°C в акватории Берингова моря в 2010 и 2017–2024 гг. по результатам донных траловых съёмки: а – 07.06–06.09.2010 г., б – 04.06–02.09.2017 г., в – 03.06–14.08.2018 г., г – 03.06–20.08.2019 г., д – 04.08–25.09.2020 г., е – 31.05–17.09.2021 г., ж – 30.05–20.08.2022 г., з – 28.05–20.08.2023 г., и – 02.06–05.08.2024 г.; (◇) – точки траления; (— -1 —) – изотермы -1°C придонных вод; (----) – изобата 300 м; (----) – разделительная линия исключительных экономических зон России и США; шкала плотности распределения общая.

что массовость миграций трески на запад или на восток сквозь разделительную линию США/Россия зависит от соотношения плотностей распределения её стад в восточной и западной частях моря. Возможно, что при низком уровне численности стада треска не будет совершать протяжённых миграций и наоборот — при высокой её численности миграции при прочих равных условиях будут более протяжёнными.

Внешнее наваринское нерестилище, по-видимому, является трансграничным. Миграции трески с него на нагул с конца весны до начала лета носят бродячий характер. Но далее, к середине лета и началу осени, значительная её часть выходит на прибрежное мелководье — на олюторско-наваринский шельф в район м. Наварин и зал. Анадырский. С конца осени

и далее, к зиме, направление потоков меняется. Значительная часть трески начинает концентрироваться на нерестилищах — как в наших водах, так и в американских. Не исключено, что часть мигрантов, по-видимому, продолжит своё перемещение на юго-восток к Первенецкому, Жемчужному, Прибыловскому и Уникамскому нерестилищам.

В 2017 г. ЛХВМ были сравнительно небольшими, простираясь на юг примерно до $60^{\circ}10'$ с.ш., на север — до $63^{\circ}25'$ с.ш., на восток — до $170^{\circ}50'$ з.д. и запад — до $176^{\circ}10'$ з.д. Они не препятствовали проходу восточной трески на север. ХВМК отмечали лишь на небольшом участке северо-западной, а возможно и северной частях зал. Анадырский — в районе, прилегающем к Анадырскому лиману.

Миграция трески из юго-восточной части моря проходила в северном направлении и также разбивалась на два потока. Восточный поток обигал холодное пятно и далее распространялся вплоть до Берингова пролива, где так же, как и в 2010 г., смешивался с азиатской треской. Западный поток свободно проходил в наши воды.

На северо-западе моря скопления трески плотностью >1 т/км² почти полностью покрывали шельф. При этом её часть, возможно, мигрировала на восток моря вдоль северного побережья о-ва Св. Лаврентия.

Скопления повышенной плотности (>10 т/км²) отмечали в больших акваториях восточной части моря: в зал. Бристольский, у о-вов Св. Матвея и Св. Лаврентия и в Беринговом проливе. На северо-западе их регистрировали на олюторско-наваринском шельфе, у м. Наварин, в западной части зал. Анадырский, у п-ова Чукотский.

В 2018 г. в период проведения съёмки температуры придонных слоёв воды -1°C и менее на востоке моря отсутствовали. Таким образом ЛХВМ не просматривались. Здесь в этом году наблюдали сплошной поток трески плотностью >1 т/км² с юга на север до о-ва Св. Лаврентия и далее к Берингову проливу, а также на северо-запад в российские воды, где он и смешивался с азиатской треской. В этом году донную съёмку в северо-западной части моря не проводили, но, судя по характеру распределения трески на северо-востоке, значительная её часть оказалась у побережья п-ова Чукотский. Скопления повышенной плотности (>10 т/км²) так же, как и в прошлом году, отмечали в зал. Бристольский, у о-вов Св. Матвея и Св. Лаврентия и в Беринговом проливе.

В 2019 г. ЛХВМ так же, как и в предыдущем году, не просматривались. В этот год треска распространялась почти по всему восточному шельфу моря, образуя скопления плотностью >1 т/км². Исключение составили акватории некоторых заливов и прибрежных вод. В северо-западной части моря скопления подобной плотности отмечали почти по всей исследованной акватории за исключением лишь района Наваринского каньона.

Скопления повышенной плотности наблюдали на сравнительно небольших участках восточной части шельфа, в районе юго-восточного побережья о-ва Св. Лаврентия, но к северу от этого острова — в Беринговом проливе, где

они охватывали сравнительно обширные акватории. В западной части моря такие скопления прослеживались на исследованной части олюторско-наваринского шельфа и на юго-западе зал. Анадырский.

В 2020 г. в исследованной части моря ЛХВМ отмечали у разделительной линии США/Россия между $62^{\circ}30'$ и $63^{\circ}30'$ с.ш. Они простирались на запад до $176^{\circ}20'$ з.д. ХВМК занимали небольшую акваторию на северо-западе зал. Анадырский в районе Анадырского лимана. В исследованной части моря треска мигрировала вдоль олюторско-наваринского шельфа на северо-восток, далее на север в западной части зал. Анадырский и далее на восток к п-ову Чукотский. В свою очередь можно выделить скопления трески, мигрирующие из юго-восточной части моря на север в этот залив. На её распределение повлияло и общее снижение запасов. Акватория, занимаемая скоплениями трески плотностью >1 т/км² на олюторско-наваринском шельфе, по сравнению с прошлым годом незначительно уменьшилась. Уменьшилась и общая площадь скоплений повышенных (>10 т/км²) плотностей.

В 2021 г. продолжила увеличиваться площадь ЛХВМ. Они занимали акваторию в границах $62^{\circ}00' - 64^{\circ}10'$ с.ш. и $176^{\circ}00' - 170^{\circ}20'$ з.д. На севере зал. Анадырский к югу от 65° с.ш. в пределах сравнительно небольшой акватории отмечали ХВМК. Потоки мигрирующей трески плотностью >1 т/км² так же, как и в предыдущие годы, проникали на север вдоль американского побережья и на северо-запад вдоль внешнего шельфа в наши воды, затем следовали дальше вдоль азиатского побережья на северо-восток к Берингову проливу.

В 2022 г. ЛХВМ в восточной части моря занимали акваторию от $61^{\circ}10'$ до $63^{\circ}45'$ с.ш. и от $170^{\circ}30'$ з.д. до разделительной линии между российской и американской ИЭЗ. Так же, как и в предыдущие годы, выделялись два потока мигрирующей трески плотностью >1 т/км². Первый из них проходил в восточной части моря вдоль американского побережья на север. Второй поток следовал вдоль внешнего шельфа на северо-запад в нашу зону.

Так же, как и в предыдущие годы, плотность распределения трески ослабевала на прибрежных мелководьях, располагающихся севернее о-ва Нунавик и в пределах контура изотермы -1°C . Значительные скопления (>10 т/км²) локализовались в зал. Бристольский, у побережья

о-вов Унимак, Св. Матвея, Св. Лаврентия и в некоторых других районах.

В 2023 г. акватория, занимаемая ЛХВМ, в восточной части моря по сравнению с предыдущим годом увеличилась, значительно продвинувшись на юго-восток, далее о-ва Св. Матвея, до $59^{\circ}30'$ с.ш. и $169^{\circ}45'$ з.д. Треска мигрировала двумя потоками, разделёнными между собой акваторией ЛХВМ. Один из них располагался в восточной части моря вдоль материка, простираясь на север до о-ва Св. Лаврентия и далее до Берингова пролива. Другой поток простирался в северо-западном направлении вдоль внешней границы шельфа. Распределение плотностей скоплений было схожим с таковым летом предыдущего года — сравнительно низкая плотность на прибрежных мелководьях севернее о-ва Нунивак, а также к северу от о-ва Св. Лаврентия и в пределах ЛХВМ. При этом скопления значительных плотностей были локализованы на небольших участках в Зал. Бристольский, непосредственно у побережья о-ва Унимак, у о-ва Св. Матвея и в некоторых других районах.

В 2024 г. ЛХВМ были отмечены локально лишь на небольших участках в районе о-ва Св. Матвея. Тем не менее, как и в предыдущие годы, можно проследить два миграционных потока из южной части полигона — на север и северо-запад.

По представленным среднегодовым рядам размерного состава трески, её *FL* в уловах донных тралов при проведении ресурсных исследований в СЗБ варьировала в пределах 3–107 (в среднем 46.84) см. В ЮВБ отмечали треску *FL* 5–118 (40.75) см (рис. 4а). Сравнительно больший средний размер трески в СЗБ объясняется существенно меньшей относительной долей годовиков.

Средние размеры возрастных групп, рассчитанные по среднегодовым значениям длины тела рыб в ЮВБ за 2005–2019 гг. и в СЗБ за 2005–2021 гг., соответственно по районам составили: годовиков — 15.05 ± 0.32 и 18.18 ± 0.53 см, двухгодовиков — 31.59 ± 0.22 и 31.85 ± 0.75 см, трёхгодовиков — 43.56 ± 0.17 и 42.64 ± 0.98 см.

Таким образом, с учётом статистических ошибок средние размеры двух- и трёхгодовиков в СЗБ и ЮВБ совпадают. Средние размеры годовиков, напротив, различаются существенно — в СЗБ они оказались крупнее. Это связано с зависящей от размерно-возрастной структуры облавливаемых скоплений селективностью

орудий лова в отношении представленных здесь сравнительно малоразмерных особей этой возрастной группы, которая была существенно ниже, чем в отношении крупноразмерных рыб в той же группе. Селективность тралов в отношении годовиков в ЮВБ, как это будет показано ниже, существенно больше, чем в СЗБ.

На среднегодовом графике размерного состава трески в уловах из ЮВБ годовики, двух- и трёхгодовики имеют хорошо выраженные моды: соответственно 16–18, 32–34 и 44–46 см. В уловах из СЗБ доля годовиков сравнительно невелика и их модальная группа едва заметна на классовом промежутке 20–22 см. Мода двухгодовиков располагается на 30–32 см и трёхгодовиков — на 44–46 см.

Возрастные составы трески из уловов научных съёмок в ЮВБ и СЗБ значительно различаются между собой (рис. 4б). Так, если в ЮВБ модальную группу образуют годовики (23.7%), то в СЗБ их доля довольно мала (2.1%). При близкой относительной численности двухгодовиков, соответственно по указанным частям моря равной 20.6 и 19.9%, доли трёх-, четырёх- и пятигодовиков в ЮВБ были существенно меньше, чем в СЗБ — 20.6, 15.9 и 9.7% против 24.3, 22.9 и 16.6%. Также на юго-востоке отмечено меньше и относительное количество более старших возрастных групп.

Различие возрастных составов трески в уловах в значительной степени вызвано различной размерной и, как следствие, возрастной селективностью донных тралов, применяемых в научных съёмках в ЮВБ (американской ИЭЗ) и в СЗБ (русской ИЭЗ) (рис. 4в). Так, американский трал 85/104 Aberdeen по сравнению с русским ДТ-27.1/24.4 значительно лучше вылавливает молодь. Его коэффициент селективности для годовиков и двухгодовиков составил соответственно 0.265 и 0.646 по сравнению с 0.008 и 0.166 у русского трала. Для трёх- и четырёхгодовиков коэффициенты были довольно близкими — соответственно 0.924 и 0.997 у американского трала и 0.901 и 0.971 у русского. Селективность для групп постарше, вылавливаемых американским тралом, снижается незначительно — до 0.841 и 0.818 соответственно у возрастных групп 11 и 12+. Напротив, русский трал хуже вылавливал эти возрастные группы — селективность для них снизилась соответственно до 0.395 и 0.347.

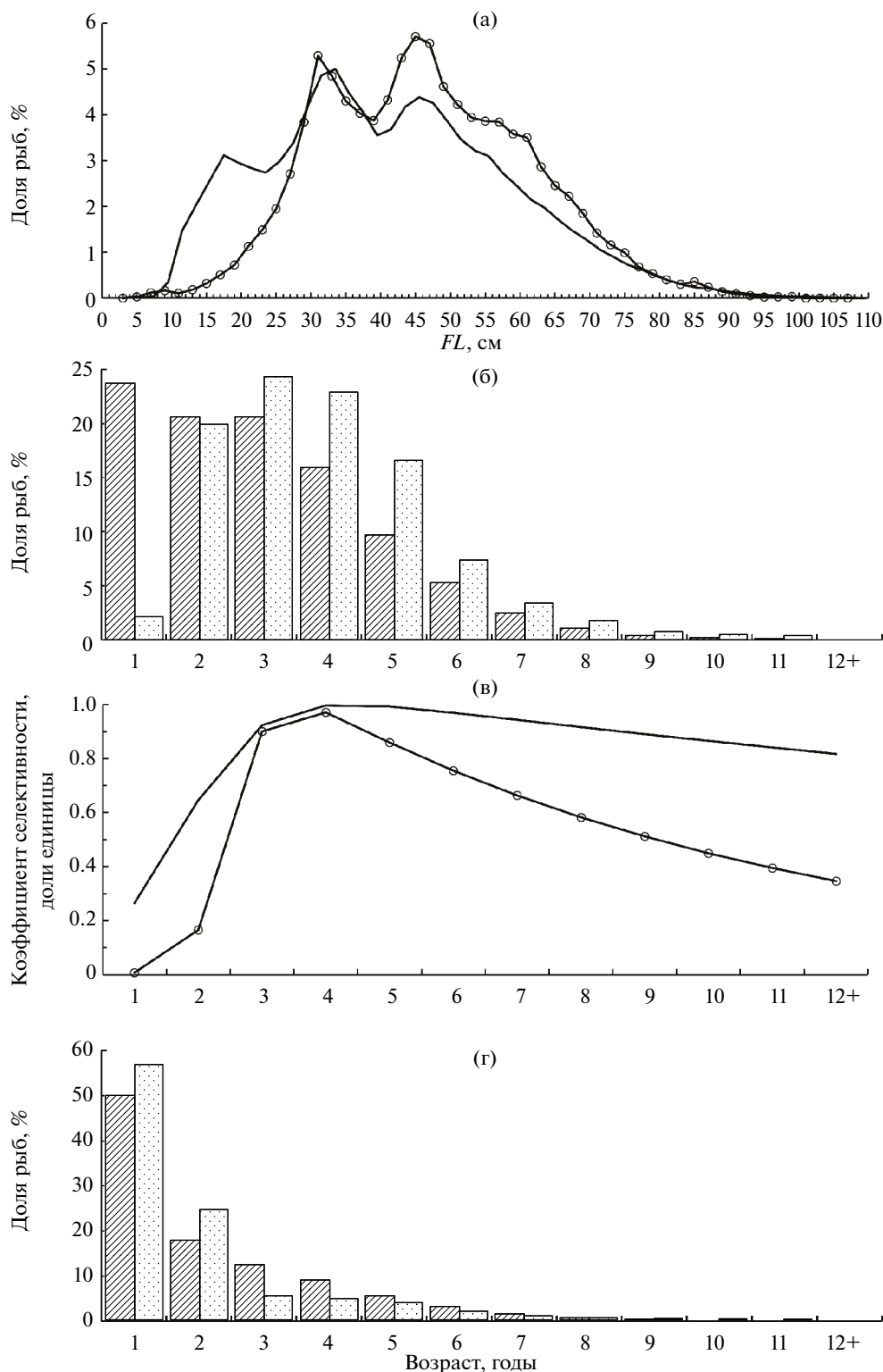


Рис. 4. Среднемноголетние (1999–2024 гг.) данные по треске *Gadus macrocephalus* из юго-восточной (ЮВБ) и северо-западной (СЗБ) частей Берингова моря по результатам научных донных траловых съёмок: а – размерный состав уловов: (—) – ЮВБ, средняя длина рыб по Смитту (FL) 41.30 см, $n = 240948$ экз.; (—○—) – СЗБ, средняя FL 46.48 см, $n = 62904$ экз.; б – возрастной состав уловов: (▨) – ЮВБ, $n = 34538$ экз.; (▤) – СЗБ, $n = 9006$ экз.; в – коэффициент селективности возрастных групп при облове научными тралами: (—) – американский трал 85/104 Aberdeen (ЮВБ); (—○—) – российский трал ДТ-27.1/24.4 (СЗБ); г – возрастной состав облавливаемых скоплений, восстановленный с учётом коэффициентов селективности возрастных групп: (▨) – ЮВБ, (▤) – СЗБ; 12+ – объединённая возрастная группа двенадцатилетних и более старших особей.

Значения коэффициентов селективности для разных возрастных групп позволяют рассчитать среднемноголетние возрастные составы трески в облавливаемых скоплениях. Так в ЮВБ доли годовиков и двухгодовиков равнялись соответственно 49.8 и 17.8% численности всего скопления (рис. 4г). Доли молоди в СЗБ были больше, составляя соответственно 56.7 и 24.6%. Возрастные группы постарше, трёх-, четырёх- и пятигодовики, были больше представлены в ЮВБ, чем в СЗБ, — 12.4, 8.9 и 5.4 против 5.5, 4.8 и 4.0%.

Таким образом можно заключить, что различие в селективности применяемых при донных съёмках тралов и определяет различия размерных и, соответственно, возрастных составов трески из их уловов. Трал ДТ-27.1/24.4 не вылавливает молодь столь же эффективно, как трал 85/104 Aberdeen. С этим и связан кажущийся недостаток молоди в уловах на северо-западе моря. Восстановленный с учётом селективности тралов возрастной состав трески в облавливаемых скоплениях показывает, что здесь обитает достаточное количество её молоди для пополнения промыслового запаса.

Графики размерного состава трески из восточной и западной частей моря схожи в той или иной степени для 1999, 2001, 2002, 2015, 2017 гг. (рис. 5). На них отмечается примерное совпадение пиков, образованных двух- и трёхгодовиками, а иногда и рыбами более старших возрастов. Следует оговориться, что в 2001 г. наблюдалось некоторое смещение пиков в СЗБ вправо из-за более поздних сроков исследования.

Частично совпадающие пики отмечены для 1992, 2008 и 2016 гг. В эти годы соотношения групп двух-, трёхгодовиков и более старших возрастных групп несколько различны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение трески в значительной мере зависит от температуры воды — в тёплый период года в Беринговом море она, согласно данным Моисеева (1953), встречалась при температурах придонных вод от -1.3 до 10°C , и оптимальными были значения от 0.2 до 4.5°C . Согласно проанализированному в настоящей публикации данным, в Беринговом море треска в летне-осенний период встречалась в несколько большем температурном диапазоне — от -1.8 до 13.4°C . Довольно плотные её скопления отмечаются в диапазоне от -1.0 до 6.5°C .

Берингово море является закрытым (полузамкнутым) водоёмом. От Северного Ледовитого океана оно отделено узким и мелководным, глубиной не более 50 м, Беринговым проливом, затрудняющим водообмен с Северным Ледовитым океаном и препятствующим проникновению на север глубинных тихоокеанских вод. Граница с Тихим океаном проходит по Командорско-Алеутской островной гряде с её многочисленными проливами, достаточно глубокими и широкими для свободного водообмена между Тихим океаном и морем.

Зимние муссоны, характерные преобладанием северных ветров, вызывают сильное охлаждение северной части моря, усугубляемое её мелководностью и уменьшением поступления тёплых тихоокеанских вод. Всё это вызывает усиленное льдообразование. Ледовый покров сохраняется в течение почти 9 мес. (октябрь—июнь). Вода во всей толще охлаждается до минусовых температур. Южная часть моря из-за поступления океанических вод намного теплее, льда здесь никогда не бывает, а температура на поверхности воды повсюду положительная. Летом из-за смены муссона и усиления подтока океанических вод поверхностные слои моря хорошо прогреваются, особенно в мелководных заливах Бристольский, Нортон и Анадырский. Как правило, восточная часть моря всегда теплее западной, разница почти на всех широтах составляет $2-3^{\circ}\text{C}$. Это обусловлено особенностями динамики вод и распределением водных масс (Фейверит, 1974; Фадеев, 1986; Гидрометеорология ..., 1999; Stabeno et al., 1999).

На распределение и миграции трески, как и других видов рыб, в Беринговом море большое влияние оказывают холодные водные массы зимнего происхождения. ХВМК образуются на севере Анадырского залива в районе зал. Креста, а ЛХВМ — на шельфе центральной части моря. В годы с суровыми зимами и высокой ледовитостью значительная часть вод шельфа занята ЛХВМ. Адвекция вод открытого моря в этот район ограничена, соответственно летом здесь наблюдаются отрицательные аномалии температуры и солёности и, наоборот, в годы с мягкими зимами и низкой ледовитостью большая часть района занята более тёплыми и солёными водами, поступающими с юга, а ЛХВМ занимают лишь небольшой участок у восточных границ российской ИЭЗ либо вообще расположены за её пределами, в американской зоне (Моисеев, 1964; Sigler et al., 2011; Зуенко, Басюк,

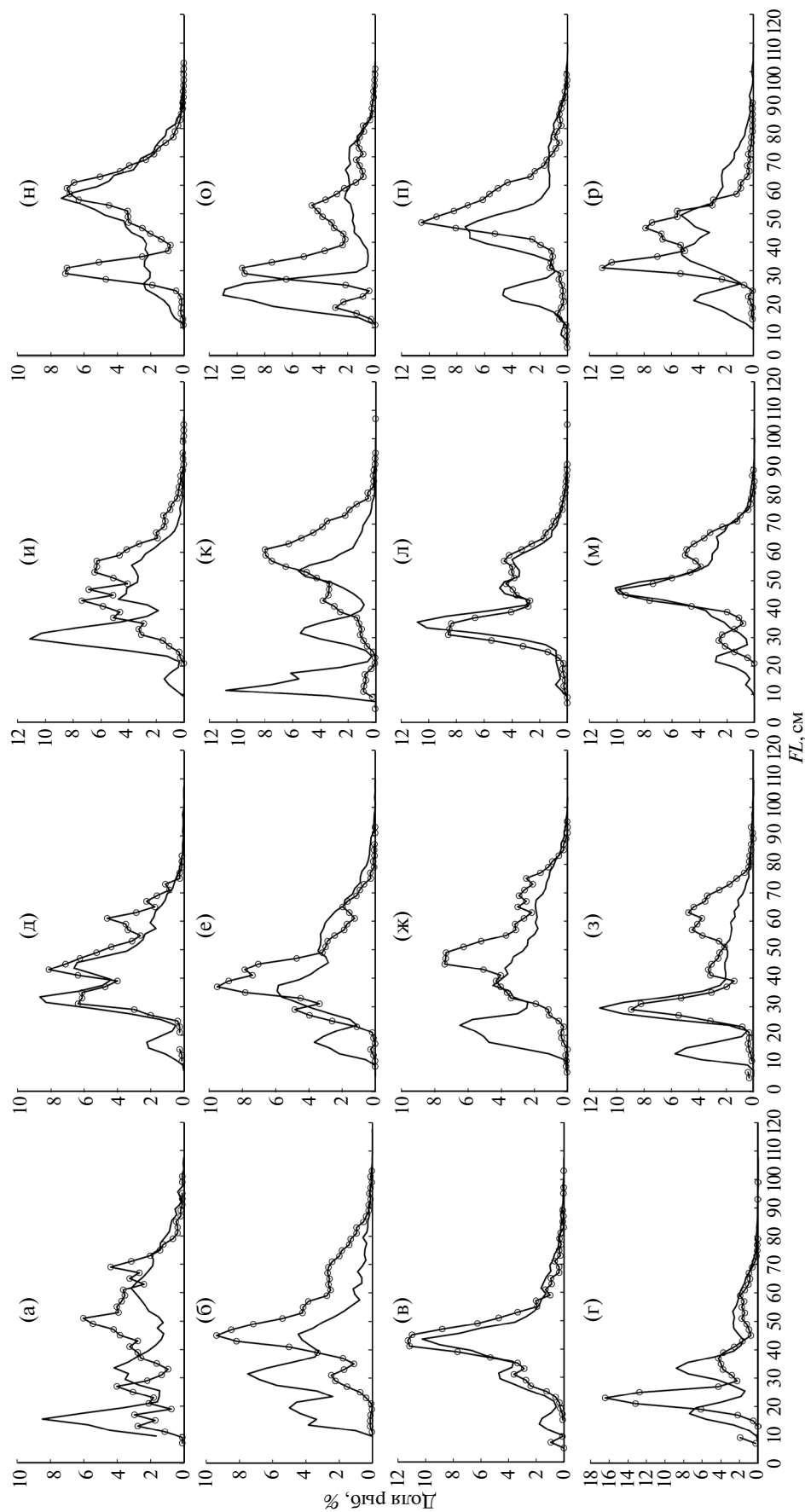


Рис. 5. Сравнение размерных составов трески *Gadus macrocephalus* (длина по Смитту — FL) из северо-западной (СЗБ, —) и юго-восточной (ЮВБ, —○—) частей Берингова моря: а — 1990 г., СЗБ: июль, средняя длина рыб FL 47.45 см, $n = 1043$ экз.; ЮВБ: июнь–август, FL 40.45 см, $n = 5428$ экз.; б — 1992 г., СЗБ: май–июнь, FL 51.81 см, $n = 4538$ экз.; ЮВБ: июнь–август, FL 36.14 см, $n = 10129$ экз.; в — 1999 г., СЗБ: август–октябрь, FL 43.49 см, $n = 4673$ экз.; ЮВБ: май–июль, FL 42.17 см, $n = 11183$ экз.; г — 2001 г., СЗБ: сентябрь–октябрь, FL 31.59 см, $n = 2856$ экз.; ЮВБ: май–июль, FL 35.71 см, $n = 19078$ экз.; д — 2002 г., СЗБ: июль–август, FL 45.87 см, $n = 799$ экз.; ЮВБ: июнь–июль, FL 41.07 см, $n = 12365$ экз.; е — 2004 г., СЗБ: октябрь–ноябрь, FL 42.66 см, $n = 3497$ экз.; ЮВБ: июнь–июль, FL 42.78 см, $n = 10968$ экз.; ж — 2005 г., СЗБ: август–октябрь, FL 51.04 см, $n = 3685$ экз.; ЮВБ: июнь–июль, FL 40.62 см, $n = 11753$ экз.; з — 2008 г., СЗБ: июль–август, FL 46.72 см, $n = 4472$ экз.; ЮВБ: июнь–июль, FL 35.01 см, $n = 15328$ экз.; и — 2010 г., СЗБ: июль–сентябрь, FL 50.03 см, $n = 4491$ экз.; ЮВБ: июль–август, FL 39.98 см, $n = 21223$ экз.; к — 2012 г., СЗБ: июль–август, FL 54.83 см, $n = 3978$ экз.; ЮВБ: июль–июль, FL 34.76 см, $n = 30177$ экз.; л — 2015 г., СЗБ: июль–август, FL 43.91 см, $n = 9515$ экз.; ЮВБ: июль–июль, FL 43.13 см, $n = 19880$ экз.; м — 2016 г., СЗБ: май–июнь, FL 50.25 см, $n = 3329$ экз.; ЮВБ: май–июль, FL 47.61 см, $n = 19507$ экз.; н — 2017 г., СЗБ: июль–июль, FL 49.52 см, $n = 11653$ экз.; ЮВБ: июль–сентябрь, FL 50.56 см, $n = 15020$ экз.; о — 2019 г., СЗБ: июль–август, FL 41.90 см, $n = 6024$ экз.; ЮВБ: июль–август, FL 36.77 см, $n = 23408$ экз.; п — 2021 г., СЗБ: август–сентябрь, FL 51.56 см, $n = 2299$ экз.; ЮВБ: июль–июль, FL 44.55 см, $n = 17397$ экз.; р — 2024 г., СЗБ: июль–август, FL 41.12 см, $n = 1292$ экз.; ЮВБ: июль–август, FL 43.46 см, $n = 13661$ экз.

2017; Басюк, Зуенко, 2019; Stabeno, Bell, 2019; Basyuk, Zuenko, 2020; Кровнин и др., 2022).

С 2001 по 2003 гг. площадь ЛХВМ снижалась. С 2004 по 2012 гг. наблюдалась обратная тенденция увеличения их площади. Затем до 2018 г. площадь уменьшалась вплоть до почти полного исчезновения ЛХВМ. С 2019 г. начался обратный процесс увеличения, и в 2022–2023 гг. их площадь достигла близкого к среднемноголетнему за период наблюдения уровня. В 2024 г. площадь незначительно уменьшилась (Rohan, Barnett, 2024⁶).

О влиянии холодных водных масс на пространственное распределение видов рыб в Беринговом море указывал ещё Андрияшев (1935, 1939). В последние годы появилось много публикаций о роли ЛХВМ в термической стратификации водной толщи и, соответственно, в пространственном распределении донных и придонных рыб (Kotwicki, Lauth, 2013; Stevenson, Lauth, 2019; Thorson et al., 2020; Kearney, 2022⁷; O’Leary et al., 2022; Кулик, Савин, 2024). Когда акватория, занимаемая холодными водными массами невелика, виды, предпочитающие относительно тёплую воду, широко распространяются на север беринговоморского шельфа.

Наблюдаемое в последние годы потепление вызывает смещение бореальной фауны на север — так называемую “бореализацию” сообществ рыб (Fossheim et al., 2015; Baker, 2021; Husson et al., 2024).

Летние распределения скоплений трески образованы в результате миграций от мест нереста в феврале–апреле с внешней части шельфа и верхней границы склона к местам летнего нагула на мелководья внутреннего шельфа. Опираясь на их локализацию, можно определить общее направление нагульных миграций.

В северо-западной части Берингова моря имеются Ширшовское и Наваринское нерестилища (Савин, 2016), а также Дежнёвское нерестилище, располагающееся на внешнем шельфе и верхней части склона в районе бух. Дежнёва

(Савин, 2023). Наваринское нерестилище, возможно, разделяется на Наваринское ближнее и Наваринское трансграничное.

В восточной части Берингова моря нерестилища трески отмечены в нескольких областях у Алеутских о-вов и во всей восточной части Берингова моря до разделительной линии США/Россия — на глубинах зимнего распределения (~ 150–300 м), а также в районе подводных каньонов Наваринский и Первенец (Долгих и др., 1971; Neidetcher et al., 2014; Miller et al., 2016). Самое продуктивное нерестилище трески располагается в юго-восточной части моря в районе прол. Унимак у п-ова Аляска (Shimada, Kimura, 1994; Hurst et al., 2012).

Популяционная структура трески Берингова моря в основном напоминает изоляцию по расстоянию, при которой треска из ближайших районов нереста более генетически схожа, чем треска из отдалённых районов. Выделено несколько генетических групп её скоплений: 1) обитающая от западной части зал. Аляска (о-ва Кадьяк и Шумагинские) через прол. Унимак у восточной части Алеутских о-вов и далее — в юго-восточной части Берингова моря; 2) группа с восточных нерестилищ зал. Аляска, существенно отличающаяся от трески предыдущей группы; 3) объединяющая треску северо-западного, российского, шельфа моря с треской из подводного каньона Первенец. Это описание популяционной структуры трески носит предварительный характер (Cunningham et al., 2009; Spies, 2012; Drinan et al., 2018; Spies et al., 2020, 2022; Barbeaux et al., 2024⁵).

Работы по мечению–возврату трески с применением обычных не спутниковых меток в восточной части Берингова моря показали довольно протяжённые её миграции как в пределах моря, так и в прилегающие к нему акватории на расстоянии до 1000 км от места выпуска (Shimada, Kimura, 1994; Shi et al., 2007⁸).

В 2019 г. начаты работы по мечению тихоокеанской трески спутниковыми метками (Nielsen et al., 2023; Barbeaux et al., 2023⁹, 2024⁵; Markowitz

⁶ Rohan S., Barnett L. 2024. Cold pool extent — AFSC bottom trawl survey // Ecosystem status report 2024: eastern Bering Sea, stock assessment and fishery evaluation report. Anchorage: NPFMC. P. 75–77 (<https://www.fisheries.noaa.gov/resource/data/ecosystem-status-report-2024-eastern-bering-sea>. Version 12/2024).

⁷ Kearney K. 2022. Cold pool // Ecosystem status report 2022: eastern Bering Sea, stock assessment and fishery evaluation report. Anchorage: NPFMC. P. 60–63 (<https://www.fisheries.noaa.gov/resource/data/ecosystem-status-report-2022-eastern-bering-sea>. Version 10/2025).

⁸ Shi Y., Gunderson D.R., Munro P., Urban J.D. 2007. Estimating movement rates of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in the Bering Sea and the Gulf of Alaska using mark-recapture methods // NPRB project 620 final report, 52 p. (<https://studylib.net/doc/7740289/movement-of-pacific-cod--gadus-macrocephalus--in-the-eastern?ysclid=mba58q7ye655765778>. Version 10/2025).

⁹ Barbeaux S.J., Barnett L., Hall M. et al. 2023. Assessment of the Pacific cod stock in the eastern Bering Sea. Seattle: AFSC et al., 127 p. (https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/Plan_Team/2023/EBSpod.pdf. Version 10/2025).

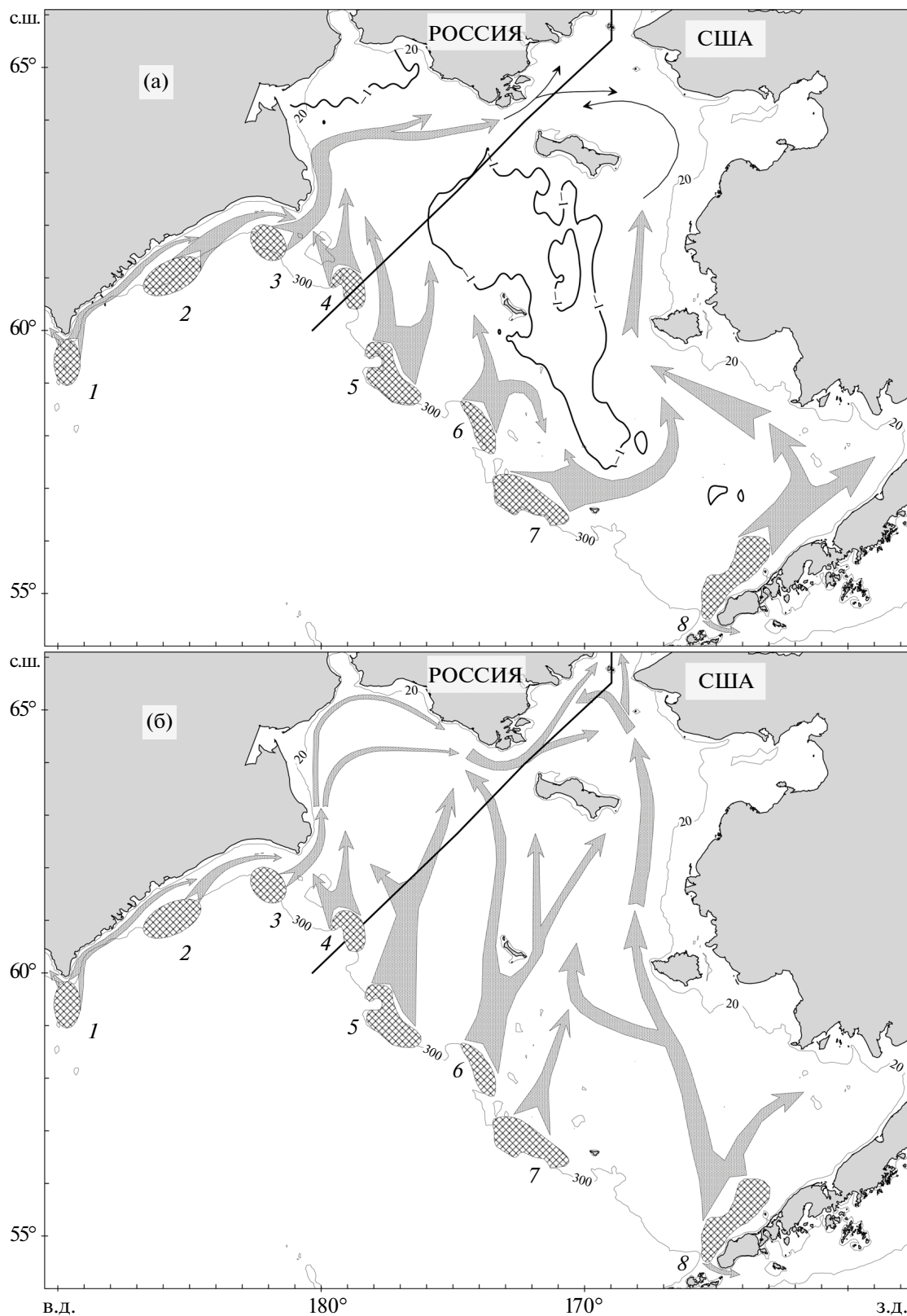


Рис. 6. Схема нагульных миграций трески *Gadus macrocephalus* в Беринговом море в холодный (а) и тёплый (б) типы лет: нерестилища (⊗): 1 — Олюторское, 2 — Дежнёвское, 3 — Наваринское близкое, 4 — Наваринское транс-граничное, 5 — Первенецкое, 6 — Жемчужное, 7 — Прибыловское, 8 — Унимакское; (⇐, →) — направления нагульных миграций, (---) — изотермы -1°C летом 2010 г., (—) — разделительная линия исключительных экономических зон России и США, (—) — изобаты.

et al., 2025). Эти метки фиксируют глубину, температуру, интенсивность освещения, а также скорость движения меченой рыбы. Метки запрограммированы так, чтобы “всплывать” и передавать своё местоположение, а также иные архивные данные в спутниковую сеть ARGOS. Траектории перемещения трески могут быть восстановлены на основе этих данных с использованием марковской модели геолокации. В 2019–2023 гг. было помечено 220 экз. трески в различных районах восточной части Берингова моря (Barbeaux et al., 2023⁹, 2024⁵).

Полученные результаты по реконструированным путям миграций и местоположениям спутниковых меток позволяют предположить следующие характеристики сезонного перемещения трески: 1) ограниченная сезонная связь между Алеутскими о-вами и другими регионами; 2) миграции тихоокеанской трески за пределы северо-восточной части Берингова моря осуществляются ближе к зиме ввиду сезонного оледенения и связанных с ним изменениями температуры моря; 3) треска, помеченная на севере во время нагула, мигрировала к определённым местам нереста, расположенным на юго-востоке моря; 4) существование связи между треской из западной части зал. Аляска (на запад от Шумагинских о-вов) с треской из юго-восточной, северо-восточной, северо-западной частей Берингова моря и даже с треской из Чукотского моря; 5) предварительные результаты мечения 2023 г. указывают на ограничения в сезонных перемещениях между центральной и западной частями зал. Аляска; 6) треска также может никуда не мигрировать, как это было с некоторыми рыбами, оставшимися в местах мечения (Barbeaux et al., 2023⁹, 2024⁵).

Таким образом, нагульная миграция трески может меняться в зависимости от положения акватории, занимаемой ЛХВМ. При существенном их развитии — после суровой зимы, какой она была в 2010 г., мигрирующая с юго-востока моря треска делится этими холодными водами на два потока. Первый из них следует на север вдоль американского материка до о-ва Нунивак и далее — к о-ву Св. Лаврентия и на север от него, где может поворачивать на запад, входя тем самым в наши воды (рис. 6). Второй поток следует на мелководья у о-ва Св. Матвея, на северо-запад в район к м. Наварин и в зал. Анадырский. Треска с северо-западных нерестилищ мигрирует на мелководья азиатского побережья и далее к району м. Наварин и в зал. Анадыр-

ский. Сравнительно небольшая часть мигрантов может проникать в Берингов пролив. Некоторая часть особей дальних миграций не совершает, а нагуливается на ближайших к местам зимовки и нереста мелководьях.

После тёплых зим при минимальном развитии ЛХВМ или их исчезновении к лету, как это было в 2017–2021 гг., треска свободно мигрирует на северные мелководья. Миграции в восточной части моря на север следуют как вдоль американского побережья, так и через центральную часть моря на северо-запад. В северо-западной части моря миграция проходит по олюторско-наваринскому шельфу в зал. Анадырский и далее — в Берингов пролив. Небольшая часть трески может проникать и в Чукотское море.

Частое совпадение относительных долей двухгодовиков и рыб более старших возрастов в обеих частях моря может быть объяснено миграциями последних на северо-запад. При этом подобная миграция необязательно должна быть масштабной. Достаточно того, чтобы численность пришедшей трески превалировала над местной. Так в 1999 и 2001 гг. численность местной трески была сравнительно небольшой (Савин, 2023), и обычный, не экстремально массовый подход скоплений с востока серьёзно повлиял на размерный состав уловов вида.

Следует оговориться, что пространственное распределение трески и ограничивающих его холодных вод прослежено по летне-осеннему периоду, то есть по времени, когда её нагульные скопления наиболее широко распространены на шельфе, а холодные водные массы зимнего происхождения занимают не столь большую акваторию, как в начале нагульной миграции в апреле — мае. Именно в весенние месяцы происходит наибольшее сдерживание холодными водами миграции трески на мелководьях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По материалам, полученным при проведении донных траловых съёмок в Беринговом море в летне-осенний период, выявлено, что треска встречалась в придонных водах при температуре от -1.8 до 13.4°C . Наиболее плотные её скопления (среднемноголетние значения плотности распределения от 2309 до 4485 кг/км^2) характерны для диапазона от -1.0 до 6.5°C , при том что модальным является диапазон $2.5\text{--}3.0^{\circ}\text{C}$.

Распределение трески в Беринговом море в летне-осенний период зависит от размеров

акватории, занимаемой холодными водными массами зимнего происхождения — Лаврентийскими и залива Креста. При их значительном развитии, как например в холодном 2010 г., скопления трески в юго-восточной части моря локализируются к юго-западу от пятна Лаврентийских холодных вод — вдоль внешнего шельфа. Другая часть скоплений располагается к востоку от него — вдоль американского берега, доходя на север до о-ва Нунивак. Севернее плотность распределения вида снижается. На северо-западе моря треска располагается на шельфе вдоль береговой линии от м. Олюторский до м. Наварин и далее на север вдоль западного побережья зал. Анадырский, к центральной его части и на северо-восток к п-ову Чукотский. На север зал. Анадырский треска не проникает из-за развития акватории, занимаемой холодными водами залива Креста. В Беринговом проливе также могут быть отмечены её скопления относительно небольшой плотности.

В сравнительно тёплые 2017–2023 гг. при малом распространении или полном отсутствии в период съёмки холодных водных масс зимнего происхождения скопления трески в юго-восточной части моря распределялись почти повсеместно за исключением небольших районов, занятых холодными водными массами, а также расположенными на севере мелководными заливами. На северо-западе, на азиатском шельфе, скопления трески встречаются от м. Олюторский до м. Наварин и далее — в зал. Анадырский, включая его северную часть, а также в Беринговом проливе и Чукотском море.

Относительный недостаток молоди в уловах в СЗБ по сравнению с относительно большим её количеством в ЮВБ объясняется различиями применяемых донных тралов для научных траловых съёмок. Коэффициент селективности трала ДТ-27.1/24.4 в отношении молоди трески, вылавливаемой в западной части моря, существенно меньше коэффициента селективности трала 85/104 Aberdin, применяемого в его восточной части.

При сравнении графиков размерных составов трески северо-западной и юго-восточной частей Берингова моря в отдельные годы отмечается примерное совпадение размерных составов двухгодовиков — особей *FL* 24–40 см, как и более старших возрастов. Это может быть объяснено сравнительно большим относительным количеством особей, родившихся в юго-восточ-

ной части моря, и их миграциями на азиатский (северо-западный) шельф моря.

Численность мигрирующей на северо-запад трески с востока моря зависит от размеров акваторий, занимаемых ЛХВМ. После суровых зим их значительная площадь препятствует миграциям в этом направлении. Часть скоплений с юго-восточных нерестилищ не успевает к концу лета подняться на нагул вдоль американского побережья севернее о-ва Нунивак. У азиатского побережья значительная доля нагульной трески мигрирует в зал. Анадырский. В Берингов пролив обычно проникает лишь незначительное её количество.

После тёплых зим при минимальном развитии акватории ЛХВМ или её исчезновении к лету, треска свободно мигрирует на северные мелководья. Миграции в восточной части моря на север следуют как вдоль американского побережья, так и через центральную часть моря на северо-запад. На северо-западе вид мигрирует по олюторско-наваринскому шельфу в зал. Анадырский и далее — в Берингов пролив. Небольшая часть трески может проникать и в Чукотское море.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf) и соответствовали нормам Федерального закона от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (ред. от 08.08.2024 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1935. Географическое распространение морских промысловых рыб Берингова моря и связанные с этим вопросы // Исследования морей СССР. Вып. 22. С. 135–145.
- Андряшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 187 с.
- Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. 2019. Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и теплый год // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 119–142.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-119-142>
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. 1999. Т. 10. Берингово море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеиздат, 299 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Буякова М.Е., Орлов А.М., Ходаков А.В., Савиных В.Ф. 2010. Сезонная и многолетняя динамика распределения трески в зоне разграничения морских пространств РФ и США // Тр. ВНИРО. Т. 149. С. 302–318.
- Вершинин В.Г. 1987. О биологии и современном состоянии запасов трески северной части Берингова моря // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука. С. 207–224.
- Датский А.В., Андронов П.Ю. 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 261 с.
- Долгих И.П., Мещеряков В.П., Озёрин В.К., Царев В.Г. 1971. Основные объекты промысла в Беринговом море. Владивосток: Изд-во ТУРНИФ, 85 с.
- Зуенко Ю.И., Басюк Е.О. 2017. Влияние изменений океанологических условий на состав и обилие зоопланктона в Наваринском промысловом районе Берингова моря и их значение для российского минтаевого промысла // Изв. ТИНРО. Т. 189. С. 103–120.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-189-103-120>
- Ильин О.И. 2018. Программный комплекс “Синтез” (ФГБНУ “КамчатНИРО”) // Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 59–88.
- 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.
- Кровнин А.С., Зуенко Ю.И., Фигуркин А.Л. и др. 2022. Океанологические условия в пределах основного ареала минтая // Тр. ВНИРО. Т. 189. С. 16–44.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-16-44>
- Кулик В.В., Савин А.Б. 2024. Векторные авторегрессионные пространственно-временные (VAST) модели распределения биомассы трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) с учетом придонной температуры воды в Западно-Беринговоморской зоне // Изв. ТИНРО. Т. 204. № 3. С. 722–744.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2024-204-722-744>
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 40. 288 с.
- Моисеев П.А. 1964. Некоторые итоги исследований Беринговоморской научно-промысловой экспедиции // Тр. ВНИРО. Т. 53. С. 7–29.
- Напазаков В.В., Чучукало В.И., Кузнецова Н.А. и др. 2001. Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. Т. 128. С. 907–928.
- 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>
- Полутов И.А. 1948. Треска Авачинского залива // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 103–126.
- Савин А.Б. 2008. Сезонные распределения и миграции тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в Анадырском заливе и прилегающих водах // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 639–651.
- Савин А.Б. 2011. Методические рекомендации по планированию и проведению учётных донных траловых съёмок в Дальневосточном бассейне // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 22. С. 68–78.
- Савин А.Б. 2013. Распределение и миграции тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в Западной части Берингова моря, у побережья восточной Камчатки и в Охотском море // Тихоокеанская треска дальневосточных вод России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 37–81.
- Савин А.Б. 2016. Нерестилища тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в северо-западной части бассейна Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 48–71.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-48-71>
- Савин А.Б. 2023. Запасы и промысел трески (*Gadus macrocephalus*, Gadidae) северо-западной части Берингова моря в 1965–2022 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 3. С. 465–489.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-465-489>
- Степаненко М.А. 1995. Распределение, поведение и численность тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в Беринговом море // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 53–59.
- Степаненко М.А. 1997. Межгодовая изменчивость пространственной дифференциации минтая *Theragra chalcogramma* и трески *Gadus macrocephalus* Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 19–26.
- Терентьев Д.А., Винников А.В., Бурак П.И. 2003. Треска // Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 29–36.

- Фадеев Н.С. 1986. Берингово море // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 389–405.
- Фейверит Ф. 1974. Берингово море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 84–88.
- Фещенко О.Б. 2002. О миграционной активности трески восточноберинговоморской популяции // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 921–928.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 484 с.
- Baker M.R. 2021. Contrast of warm and cold phases in the Bering Sea to understand spatial distributions of Arctic and sub-Arctic gadids // Polar Biol. V. 44. № 6. P. 1083–1105. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02856-x>
- Bakkala R.G. 1984. Pacific cod of the eastern Bering Sea // INPFC Bull. № 42. P. 157–179.
- Basyuk E., Zuenko Y. 2020. Extreme oceanographic conditions in the northwestern Bering Sea in 2017–2018 // Deep Sea Res. Pt. II. V. 181–182. Article 104909. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104909>
- Cunningham K.M., Canino M.F., Spies I.B., Hauser L. 2009. Genetic isolation by distance and localized fjord population structure in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*): limited effective dispersal in the northeastern Pacific Ocean // Can. J. Fish. Aquat. Sci. T. 66. № 1. P. 153–166. <https://doi.org/10.1139/F08-199>
- Drinan D.P., Gruenthal K.M., Canino M.F. et al. 2018. Population assignment and local adaptation along an isolation-by-distance gradient in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Evol. Appl. V. 11. № 8. P. 1448–1464. <https://doi.org/10.1111/eva.12639>
- Fossheim M., Primicerio R., Johannesen E. et al. 2015. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic // Nat. Clim. Change. V. 5. № 7. P. 673–677. <https://doi.org/10.1038/nclimate2647>
- Hurst T.P., Moss J.H., Miller J.A. 2012. Distributional patterns of 0-group Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in the eastern Bering Sea under variable recruitment and thermal conditions // ICES J. Mar. Sci. V. 69. № 2. P. 163–174. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss011>
- Husson B., Bluhm B.A., Cyr F. et al. 2024. Borealization impacts shelf ecosystems across the Arctic // Front. Environ. Sci. V. 12. Article 1481420. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2024.1481420>
- Kotwicki S., Lauth R.R. 2013. Detecting temporal trends and environmentally-driven changes in the spatial distribution of bottom fishes and crabs on the eastern Bering Sea shelf // Deep Sea Res. Pt. II. V. 94. P. 231–243. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.03.017>
- Markowitz E.H., Rand K.M., Bryan D. et al. 2025. Pacific cod satellite tagging results from the Bering Sea summer 2019 deployments // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-497. 51 p. <https://doi.org/10.25923/egkq-tj76>
- Miller J.A., DiMaria R.A., Hurst T.P. 2016. Patterns of larval source distribution and mixing in early life stages of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in the southeastern Bering Sea // Deep Sea Res. Pt. II. V. 134. P. 270–282. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.12.012>
- Neidetcher S.K., Hurst T.P., Ciannelli L., Logerwell E.A. 2014. Spawning phenology and geography of Aleutian Islands and eastern Bering Sea Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Deep Sea Res. Pt. II. V. 109. P. 204–214. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.12.006>
- Nielsen J.K., Bryan D.R., Rand K.M. et al. 2023. Geolocation of a demersal fish (Pacific cod) in a high-latitude island chain (Aleutian Islands, Alaska) // Anim. Biotelem. V. 11. Article 29. <https://doi.org/10.1186/s40317-023-00340-3>
- O'Leary C.A., DeFilippo L.B., Thorson J.T. et al. 2022. Understanding transboundary stocks' availability by combining multiple fisheries-independent surveys and oceanographic conditions in spatiotemporal models // ICES J. Mar. Sci. V. 79. № 4. P. 1063–1074. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac046>
- Shimada M.A., Kimura D.K. 1994. Seasonal movements of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, in the eastern Bering Sea and adjacent waters based on tag-recapture data // Fish. Bull. V. 92. № 4. P. 800–816.
- Sigler M.F., Renner M., Danielson S.L. et al. 2011. Fluxes, fins, and feathers: relationships among the Bering, Chukchi, and Beaufort Seas in a time of climate change // Oceanography. V. 24. № 3. P. 250–265. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2011.77>
- Spies I. 2012. Landscape genetics reveals population subdivision in Bering Sea and Aleutian Islands Pacific cod // Trans. Am. Fish. Soc. V. 141. № 6. P. 1557–1573. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.711265>
- Spies I., Gruenthal K.M., Drinan D.P. et al. 2020. Genetic evidence of a northward range expansion in the eastern Bering Sea stock of Pacific cod // Evol. Appl. V. 13. № 2. P. 362–375. <https://doi.org/10.1111/eva.12874>
- Spies I., Tarpey C., Kristiansen T. et al. 2022. Genomic differentiation in Pacific cod using Pool-Seq // Evol. Appl. V. 15. № 11. P. 1907–1924. <https://doi.org/10.1111/eva.13488>
- Stabeno P.J., Bell S.W. 2019. Extreme conditions in the Bering Sea (2017–2018): record breaking low sea-ice extent // Geophys. Res. Lett. V. 46. № 15. P. 8952–8959. <https://doi.org/10.1029/2019GL083816>
- Stabeno P.J., Schumacher J.D., Ohtani K. 1999. The physical oceanography of the Bering Sea // Dynamics of the Bering Sea. Fairbanks: Univ. Alaska Sea Grant. P. 1–28.
- Stauffer G. 2004. NOAA protocols for groundfish bottom trawl surveys of the nation's fishery resources // NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-65. 205 p.
- Stevenson D.E., Lauth R.R. 2019. Bottom trawl surveys in the northern Bering Sea indicate recent shifts in the distribution of marine species // Polar Biol. V. 42. № 2. P. 407–421. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2431-1>
- Thorson J.T., Ciannelli L., Litzow M.A. 2020. Defining indices of ecosystem variability using biological samples of fish communities: a generalization of empirical orthogonal functions // Prog. Oceanogr. V. 181. Article 102244. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102244>

SPATIAL DISTRIBUTION AND FEEDING MIGRATIONS OF PACIFIC COD *GADUS MACROCEPHALUS* (GADIDAE) IN THE BERING SEA DURING THE SUMMER–AUTUMN PERIOD

A. B. Savin^{1, *}

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

**E-mail: andrei.savin@tinro.vniro.ru*

The spatial distribution of Pacific cod *Gadus macrocephalus* is described based on the results of bottom trawl surveys on the Bering Sea shelf, conducted during Russian and American research expeditions. The species was recorded within a temperature range from -1.8 to 13.4°C . The densest cod aggregations, from 2309 to 4485 kg/km², were characteristic of the range from -1.0 to 6.5°C , whereas the modal range was 2.5 – 3.0°C . Differences in the age composition of the species in catches were largely caused by differences in the size and, consequently, age selectivity of bottom trawls used in the eastern (American) and western (Russian) parts of the sea. The American 85/104 Aberdeen trawl captured juveniles much more efficiently than the Russian DT-27.1/24.4 trawl. Its selectivity coefficient for yearlings and two-year-olds was 0.265 and 0.646, respectively, vs. 0.008 and 0.166 for the Russian trawl. For three- and four-year-olds, the coefficients were relatively similar. Nevertheless, some similarity was found: an approximate coincidence of peaks formed by two- and three-year-olds and, in some cases, by older individuals on size-composition graphs for cod from the eastern and western parts of the sea in 1999, 2001, 2002, 2015, and 2017, caused by mass migrations. Feeding migration patterns were reconstructed for cold and warm types of years; the distribution of migration flows depends on the area occupied by St. Lawrence cold water masses of winter origin.

Keywords: Pacific cod *Gadus macrocephalus*, size composition, habitat temperature range, distribution, migrations, Bering Sea.

УДК [597.541–148.5:57.018]:639.2.053

ПРИМЕНЕНИЕ АНАЛИЗА ФОРМЫ КОНТУРА ОТОЛИТОВ ДЛЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЗАПАСОВ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОЙ ХАМСЫ *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* (ENGRAULIDAE)

© 2026 г. М. В. Чесалин^{1, *}, В. Н. Никольский¹, Г. Аккуш², А. К. Гучу²

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

²Институт морских наук, Ближневосточный технический университет, Мерсин, Турция

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

Поступила в редакцию 05.12.2025 г.

После доработки 13.01.2026 г.

Принята к публикации 15.01.2026 г.

Черноморская хамса *Engraulis encrasicolus ponticus* — основной объект рыбного промысла в Турции, азовская хамса *E. e. maeoticus* — важный промысловый ресурс для Российской Федерации в Азовском и Чёрном морях. Поскольку ареалы этих подвигов (популяций) частично перекрываются, их ошибочная идентификация и, как следствие, недостоверная статистика вылова создают проблемы для управления рыболовством. Для дифференциации запасов азовской и черноморской хамсы мы апробировали методику анализа формы отолитов, основанную на использовании эллиптических дескрипторов Фурье в сочетании с методами многомерной статистики и проанализировали отолиты 1502 рыб из 18 проб, собранных в 2014–2020 гг. Установлено, что отолиты молоди длиной < 9 см достоверно отличаются от таковых у взрослых особей, у которых, в свою очередь, половой диморфизм по форме отолитов не выявлен. Разведочный анализ данных (метод главных компонент и кластерный анализ) показал, что все исследованные отолиты группируются в два кластера, соответствующих двум морфотипам, — азовскому и черноморскому. Для отолитов азовской хамсы характерна большая дорсовентральная ширина, отолиты черноморской хамсы отличаются более глубокой выемкой между рострумом и антирострумом, а также более выраженным рострумом. Линейный дискриминантный анализ, проведённый на основе дескрипторов формы отолитов, обеспечил 80% правильной классификации между двумя морфотипами. Проведённое исследование демонстрирует, что анализ формы отолитов является эффективным инструментом для дифференциации запасов азовской и черноморской хамсы.

Ключевые слова: азовская хамса, черноморская хамса, отолит, анализ формы, эллиптическое преобразование Фурье, дискриминация запасов, Азовское море, Чёрное море.

DOI: 10.7868/S3034514626040046

Европейский анчоус, или хамса *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), — один из наиболее многочисленных видов рыб в Чёрном и Азовском морях, который играет ключевую роль в пелагических экосистемах и служит важнейшим объектом промысла. В пределах Азово-Черноморского бассейна выделяют две внутривидовые формы (или географические расы) — азовскую и черноморскую хамсу. Однако их таксономический статус остаётся предметом научных дискуссий. Ряд исследователей клас-

сифицирует их как самостоятельные подвиды — *E. e. maeoticus* Pusanov, 1926 и *E. e. ponticus* Aleksandrov, 1927 (Пузанов, 1926; Александров, 1927; Ivanov, Beverton, 1985; Chashchin, 1996). Другие авторы полагают, что различия между этими формами не выходят за рамки популяционного уровня и они представляют собой различные популяции, а не подвиды (Ivanova, Dobrovlov, 2006; Ivanova et al., 2013). На основании литературных данных и собственных наблюдений Зуев (2014) предложил иерархическую

схему внутривидовой структуры европейского анчоуса в Азово-Черноморском бассейне. Согласно этой схеме, черноморская хамса обитает во всей акватории Чёрного моря, доминируя в открытых солёных районах, а азовская распространена преимущественно в опреснённых прибрежных районах Чёрного и Азовского морей. Это мнение согласуется с выводами о существовании двух функционально различных экотипов европейского анчоуса в Атлантическом океане и Средиземном море — прибрежного и морского (Catanesi et al., 2017).

Для дифференциации азовской и черноморской хамсы использовали различные подходы. Ранние морфологические исследования (Пузанов, 1926; Александров, 1927; Шевченко, 1980) выявили различия некоторых пластических и меристических признаков между двумя подвидами. Паразитологические исследования показали значительно более высокую заражённость нематодами черноморских особей (Данилевский, Камбуrow, 1969; Терехов, 1979). Гематологический анализ выявил две различные группы крови у черноморской хамсы по сравнению с тремя у азовской (Алтухов и др., 1969). По результатам генетико-биохимических исследований, азово-черноморскую хамсу дифференцировали на две расы (Калнина, Калнин, 1984; Калнин, Калнина, 1985) или изолированные популяции (Доброволов, 1978; Ivanova, Dobrovolev, 2006) — азовскую и черноморскую. Многолетние физиолого-биохимические исследования показали, что по завершении нагула осенью азовская хамса, как правило, характеризуется более высоким общим содержанием липидов, большей долей мононенасыщенных жирных кислот, но меньшим содержанием полиненасыщенных жирных кислот по сравнению с черноморской (Шульман, 1972; Юнёва и др., 2013). Генетические исследования, включая анализ фрагментов гена цитохрома *b* митохондрий (Водясова, Абрамсон, 2017), гаплотипов *D*-петли митохондриальной ДНК (Düzgüneş et al., 2018) и семи микросателлитных локусов (Небесихина и др., 2019), продемонстрировали значительный поток генов между азовской и черноморской хамсой при отсутствии существенной генетической дивергенции. Морфометрический анализ формы тела азовской и черноморской хамсы по методу ферментных сетей показал наличие существенных различий между подвидами, но и значительную сезонную изменчивость формы их тела (Чесалин, Никольский, 2023). Вместе с тем важно подчеркнуть, что все перечисленные

методы технически сложны и неприменимы для оперативной идентификации хамсы в полевых условиях и для определения состава уловов.

Простой количественный метод различения азовской и черноморской хамсы по индексу отолита — отношению длины отолита к его ширине (l/d) — предложила Сказкина (1965), приведя средние значения индекса для азовской (1.96) и черноморской (2.15) хамсы. Зуев с соавторами (2014) выделили два морфологических типа отолитов азово-черноморской хамсы. Отолиты первого морфотипа относительно широкие, овальной формы, со слабо выраженным закруглённым рострумом. Выемка между рострумом и антирострумом у них отсутствует или едва заметна, задний конец притуплён, вдоль вентрального края довольно крупные зубцы. Величины l/d варьируют в пределах 1.69–2.32 (в среднем 2.005 ± 0.003)¹. Отолиты второго морфотипа относительно узкие, удлинённой формы, с хорошо развитым заострённым рострумом. Выемка между рострумом и антирострумом, как правило, отчётливо выражена, задний конец овальный или слегка заострённый, зубцы вдоль вентрального края более многочисленные и заострённые. Предельные значения индекса отолита 1.83–2.56 (в среднем 2.199 ± 0.007). Отолиты первого типа соответствуют отолитам азовской хамсы, второго — черноморской. В качестве дополнительного диагностического критерия для различения подвидов хамсы Водясова (2013) ввела другой морфологический признак — угол выемки между рострумом и антирострумом (его она назвала “углом центральной борозды”). Водясова и Солдатов (2017) установили, что этот угол у азовской хамсы варьирует в пределах 92°–148°, у черноморской — 55°–95°, и рассчитали классификационные уравнения для оценки доли каждого подвида в смешанных скоплениях у побережья Крыма. Однако предложенный ими метод не получил широкого распространения среди специалистов.

Морфометрические показатели и производные индексы формы отолитов (такие как соотношение сторон, округлость, эллиптичность, фактор формы, прямоугольность и так далее) в качестве дескрипторов формы применяли в ряде работ по дифференциации запасов европейского анчоуса. Существенные различия по трём индексам формы отолитов были обнаружены между хамсой из Мраморного моря и южной

¹ Здесь и далее приведены среднее значение индекса и стандартная ошибка.

части Чёрного моря (Zengin et al., 2015). Установлено, что по морфометрическим признакам отолиты хамсы из района г. Одесса достоверно отличаются от отолитов рыб из районов городов Самсун и Ризе (Başçınar, Atılğan, 2016). Эрдоган с соавторами (Erdoğan et al., 2019), применив дискриминационный анализ к данным по длине, ширине и массе отолитов, продемонстрировали отличие хамсы из Мраморного моря от особей, обитающих в водах Чёрного и Эгейского морей. Сравнительный морфометрический анализ отолитов хамсы из Чёрного моря (западнее г. Потти, Грузия) и Мраморного моря (южнее г. Стамбул) показал статистически значимые различия выборок по двум индексам формы отолитов (Başçınar, Atılğan, 2020). На основании этих результатов авторы предположили, что хамса в этих районах может представлять собой разные запасы.

В последние годы весьма популярным и широко используемым подходом для различения запасов и исследования популяционной структуры морских рыб стал анализ формы отолитов путём декомпозиции контура отолита на элементарные составляющие с применением преобразования Фурье или вейвлет-преобразования. Сравнительные исследования формы отолитов с применением эллиптического преобразования Фурье проводили для идентификации запасов европейского анчоуса Атлантического океана, Средиземного, Мраморного и Чёрного морей (González-Salas, Lenfant, 2007; Kristoffersen, Magoulas, 2008; Bacha et al., 2014; Karahan et al., 2014; Jemaa et al., 2015; Akkus et al., 2018; Dürüani et al., 2022). Аккуш с соавторами (Akkus et al., 2018) расширили географический охват исследования формы отолитов европейского анчоуса, проведённого ранее Джема с соавторами (Jemaa et al., 2015), включив 10 дополнительных проб из Чёрного, Тирренского, Адриатического и Ионического морей, а также северо-восточной части Атлантического океана. Анализ формы отолитов позволил авторам выявить три различные группировки анчоусов в: 1) Восточной Атлантике и западной части Средиземного моря; 2) центральной части Средиземного моря; 3) восточной части Средиземноморья, включая Чёрное море. Дюррани с соавторами (Dürüani et al., 2022), применив анализ формы тела рыб и формы отолитов, включая эллиптическое преобразование Фурье, выделили четыре запаса анчоуса в Чёрном, Мраморном и Эгейском морях. По данным этих авторов, запас анчоуса в южной части Чёрного моря подразделяется на два — восточно-центральный и западный.

До настоящего времени сравнительных исследований азовской и черноморской хамсы с использованием современных методов анализа формы отолитов не проводили.

Добычу азовской хамсы Российская Федерация (РФ) осуществляет в основном в Азовском море и Керченском проливе в период осенних миграций подвидов, также облавливают его зимовальные скопления у побережья Северного Кавказа и Крыма. На азовскую хамсу традиционно приходится >50% общего вылова рыбы РФ в Чёрном море. Черноморскую хамсу вылавливают все причерноморские страны, при этом ~85% вылова приходится на Турцию.

В российской официальной промысловой статистике азовскую и черноморскую хамсу рассматривают как самостоятельные единицы запаса, учитывая их вылов отдельно. Уловы хамсы у побережья Крымского п-ова западнее меридиана, проходящего через м. Сарыч, до 2021 г. учитывали как черноморскую хамсу, уловы восточнее этого меридиана относили к азовской единице запаса, с 2021 г. границу между этими запасами эксперты перенесли до м. Меганом (Шляхов и др., 2023). Поскольку оба подвида могут образовывать смешанные скопления, особенно в районах зимовки у Северного Кавказа и Крыма, раздельная официальная статистика их вылова не очень достоверна (Chashchichin et al., 2015). Для корректного определения состава уловов и разграничения этих запасов разработка надёжного и оперативного метода идентификации азовской и черноморской хамсы на практике остаётся актуальной.

Основная цель исследования — изучить географическую изменчивость формы отолитов хамсы и оценить эффективность дифференциации запасов азовской и черноморской хамсы методом анализа контура отолитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор проб хамсы осуществляли из промысловых уловов российских рыболовных судов, работавших у побережья Северного Кавказа (от г. Анапа до г. Сочи) и крымского побережья, а также из уловов ставных сетей в Азовском море и Керченском проливе. Пробы из южной части Чёрного моря (районы городов Стамбул, Синоп и Трабзон) получены в ходе научно-исследовательских работ, выполненных Институтом морских наук Ближневосточного технического университета (METU-IMS) с борта научного

судна “Bilim 2”. Материал собран в 2014–2020 гг. Всего исследовано 18 проб хамсы из восьми географических районов трёх основных регионов: 1 — Азовское море (AS), Керченский пролив (KS) и Северный Кавказ (NC); 2 — южная часть Чёрного моря, включающая Восточную (EA), Центральную (MA) и Западную (WA) Анатолию; 3 — Крымское побережье, представленное Западным (WC) и Южным (SC) Крымом. Более подробная информация представлена на рис. 1 и в табл. 1.

Обработка проб. У каждой особи измеряли общую длину тела (TL) с точностью до 0.1 см. Пол определяли путём макроскопического исследования гонад. Сагиттальные отолиты извлекали, очищали и высушивали. Каждый отолит помещали на предметное стекло в стандартной ориентации (центральной бороздой (sulcus acusticus) вниз, рострумом влево) и фотографировали в отражённом свете на чёрном фоне.

Отолиты рыб из северной части Чёрного моря и Азовского моря фотографировали в лаборатории Института биологии южных морей РАН цифровой микроскопической камерой DCM500 (“SCOPETEK”, Китай), установленной на стереомикроскоп МБС-10 (“ЛОМО”, Россия), с применением компьютерной программы ScopePhoto (“SCOPETEK”, Китай). Изобра-

жения отолитов из южной части Чёрного моря получали в лаборатории METU-IMS с использованием стереомикроскопа Olympus SZX16 (Япония), оснащённого камерой Olympus UC30, и обрабатывали в программе Olympus Stream Basic 1.8. Все изображения отолитов были откалиброваны.

Анализировали только правые отолиты, поскольку значимой билатеральной асимметрии отолитов хамсы из Чёрного моря ранее не выявлено (Zengin et al., 2015; Akkus et al., 2018). Такой подход также позволяет избежать искусственного завышения различий между выборками, которое может возникнуть при использовании пар отолитов (Павлов, 2018). Итоговый набор данных включал изображения 1502 неповреждённых отолитов рыб TL 4.8–14.1 см.

Контуры отолитов оцифровывали с использованием пакета ShapeR в программной среде R (Libungan, Pálsson, 2015). Программа в режиме пакетной обработки изображений автоматически выделяет контуры отолитов и вычисляет эллиптические коэффициенты Фурье. Последующая процедура масштабирования и вращения контуров нормализует коэффициенты так, что первые три коэффициента становятся одинаковыми для всех контуров константами и далее не используются. В результате для первых 12 гар-

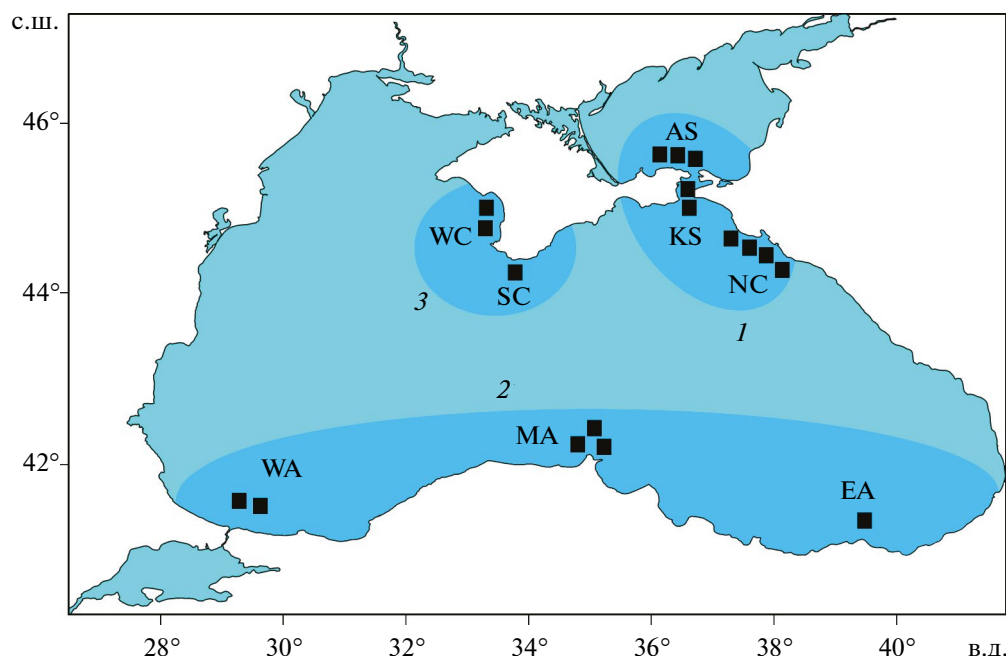


Рис. 1. Расположение мест (■) и районы отбора проб азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* в Азовском (1), Анатолийском (2) и Крымском (3) регионах: 1: AS — Азовское море, KS — Керченский пролив, NC — Северный Кавказ; 2: WA, MA, EA — соответственно западный, центральный и восточный участки Анатолийского побережья Чёрного моря; 3: WC, SC — западное и южное побережья Крыма.

Таблица 1. Краткая характеристика использованного в работе материала по азово-черноморской хамсе *Engraulis encrasicolus*

Регион	Проба*	Период сбора (месяцы, год)	TL, см		Число отолитов
			M	lim	
1	AS17	Октябрь, 2017	11.5	8.2–14.0	127
	AS18	Октябрь, 2018	10.0	5.5–12.9	120
	AS19	Октябрь–Ноябрь, 2019	10.4	6.2–13.1	161
	KS18	Октябрь–Декабрь, 2018	11.2	8.4–13.8	118
	KS19	Ноябрь, 2019	10.2	7.5–12.4	71
	NC16	Декабрь, 2016	11.3	9.7–12.6	40
	NC17	Февраль–Март, 2017	11.3	10.1–12.8	114
	NC18	Январь, 2018	10.7	6.7–13.7	93
	NC19	Февраль, 2019	8.2	4.8–12.2	100
2	EA14	Октябрь–Ноябрь, 2014	11.0	9.0–12.4	58
	MA14	Октябрь–Ноябрь, 2014	11.3	10.0–12.5	59
	MA15	Июль–Август, 2015	10.5	8.9–12.5	36
	MA16	Октябрь–Ноябрь, 2016	11.5	9.0–13.3	39
	WA14	Октябрь–Ноябрь, 2014	11.1	9.6–13.1	78
	WA16	Октябрь–Ноябрь, 2016	12.0	9.9–14.1	55
3	SC20	Январь–Март, 2020	10.8	7.9–13.7	88
	WC19	Декабрь, 2019	10.2	8.0–13.2	110
	WC20	Апрель, 2020	10.6	7.2–12.2	35

Примечание. TL — общая длина тела рыб, M — среднее значение, lim — пределы варьирования. Регионы: 1 (Азовский) — Азовское море (AS), Керченский пролив (KS), Северный Кавказ (NC); 2 (Анатолийский) — восточный (EA), центральный (MA) и западный (WA) участки Анатолийского побережья Чёрного моря; 3 (Крымский) — южное (SC) и западное (WC) побережье Крыма; Здесь и в табл. 4: * обозначения проб — сокращённые названия района и годы сбора материала.

моник Фурье вычисляется 45 нормализованных коэффициентов, характеризующих форму каждого отолита. Затем эти коэффициенты формы стандартизировали по длине рыб для устранения аллометрических эффектов, и коэффициенты, показавшие после стандартизации значимую связь с размером рыб, были исключены из последующего анализа.

Статистический анализ данных выполняли в программе PAST версии 4.17 (Hammer et al., 2001). Все выборки проверяли на нормальность по критерию Шапиро–Уилка. При сравнении одномерных данных (индекс отолита) применяли однофакторный дисперсионный анализ наряду с попарным сравнением по U-критерию Манна–Уитни. Оценку значимости разли-

чий размерного состава рыб из трёх регионов (1–3) выполняли по D-критерию Колмогорова–Смирнова. Изменчивость формы отолитов по эллиптическим коэффициентам Фурье исследовали с применением анализа методом главных компонент (МГК) для снижения размерности данных и выявления основных направлений изменчивости. В соответствии с правилом Кайзера–Гуттмана для статистических сравнений использовали главные компоненты (ГК) с собственными значениями >1, объясняющие большую часть общей дисперсии. Первый анализ МГК выполнили только по данным из региона 1 для исследования влияния на форму отолитов размера и пола рыб. Для исследования географической изменчивости формы отолитов выполнили повторный анализ МГК с использованием

всех данных, за исключением отоликов мелких рыб ($TL < 9$ см) рыб. Изменчивость данных и положения центроидов выборок визуализировали диаграммой рассеяния на плоскости первых двух ГК. Для выявления сходства и различий между выборками применили также иерархический кластерный анализ (алгоритм кластеризации методом невзвешенного попарного среднего, Евклидово расстояние в качестве меры различий). В связи с отклонением большинства выборок от нормального распределения статистические сравнения между ними проводили с использованием непараметрических критериев — применяли перестановочный многомерный дисперсионный анализ (однофакторный PERMANOVA, Евклидова мера расстояния, число перестановок 9999) наряду с попарными сравнениями по T^2 -критерию Хотеллинга. С целью оценки эффективности использования формы отоликов для дифференциации азовской и черноморской хамсы выполнили линейный дискриминантный анализ на основе эллиптических дескрипторов Фурье. Задачей дискриминантного анализа было найти линейную комбинацию переменных формы, наилучшим образом разделяющую два выделенных морфотипа отоликов. Эффективность классификации оценивали по числу отоликов, правильно отнесённых к заданному морфотипу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предварительный анализ. Чтобы избежать искажения результатов при анализе вариабельности формы отоликов между различными районами, мы предварительно оценили влияние размера и пола рыб на форму отоликов. Набор данных из региона 1 содержал значительное число (123 из 944 экз.) мелких рыб TL 4.8–8.9 см, тогда как такие особи в пробах из региона 2 отсутствовали, а в пробах из региона 3 были представлены в малом количестве. Предварительный анализ показал, что форма отоликов хамсы существенно изменяется в процессе онтогенеза. В частности, величина l/d нелинейно возрастает с увеличением длины рыбы примерно до 9 см, после чего остаётся почти неизменной (рис. 2). Среднее значение l/d составляет 1.883 ± 0.010 у рыб $TL < 9$ см, 1.973 ± 0.005 у более крупных самок и 1.987 ± 0.005 у крупных самцов. Различия этого индекса между мелкими и крупными рыбами статистически значимы ($p < 0.001$), тогда как между взрослыми самками и самцами достоверных различий не выявлено ($p = 0.34$, критерий Манна–Уитни с поправкой Бонферрони).

На рис. 3 представлены реконструированные усреднённые формы отоликов мелких особей хамсы ($TL < 9$ см), а также более крупных самцов

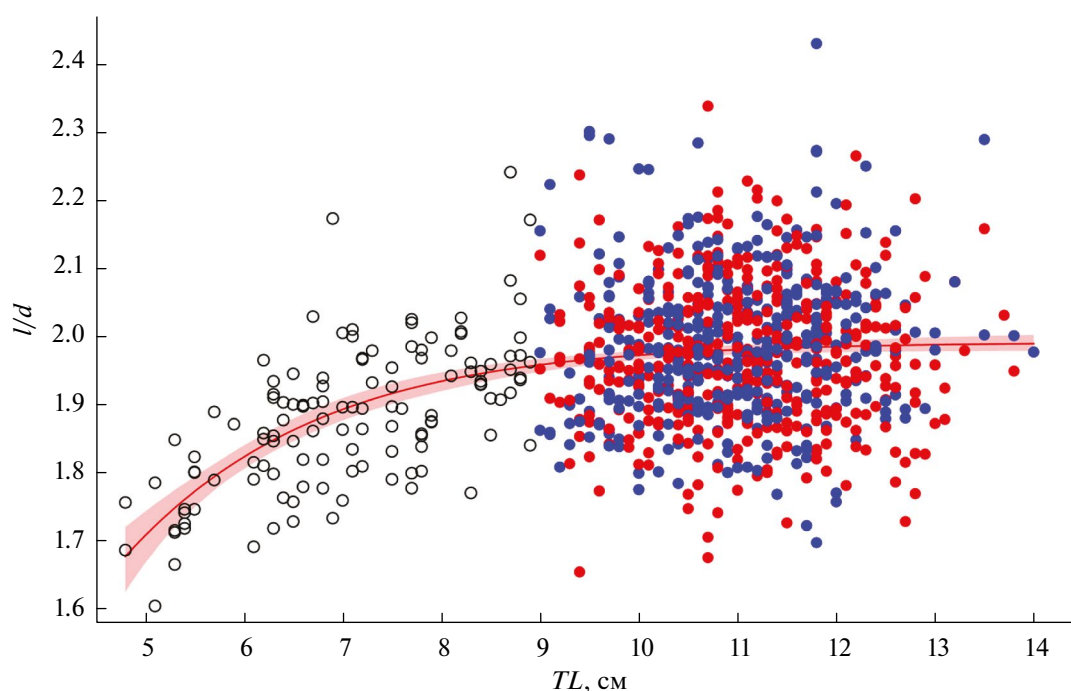


Рис. 2. Изменение индекса отоликов (l/d) в зависимости от общей длины тела (TL) особей азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus*, собранных в регионе 1 (см. рис. 1): (○) — мелкие особи ($TL < 9$ см); крупные особи $TL \geq 9$ см: (●) — самки, (●) — самцы; (—) — аппроксимация данных с применением уравнения Гомпертца: $y = 1.99\exp(-2.45\exp(-0.55x))$, $R^2 = 0.14$.

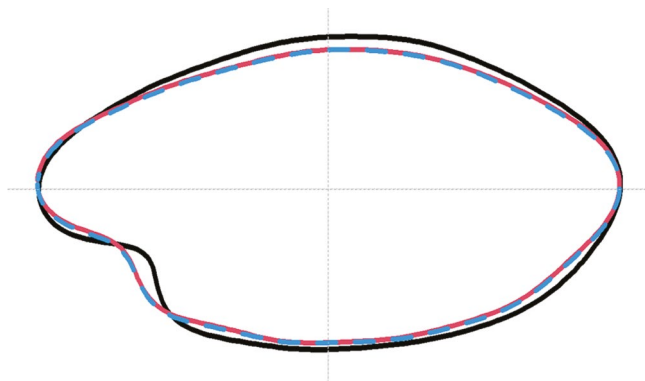


Рис. 3. Усреднённые формы отолитов азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus*, полученные на основе реконструкции Фурье в программе ShapeR для рыб из региона 1 (см. рис. 1): (—) — мелкие особи $TL < 9$ см ($n = 123$); (—) — самки $TL \geq 9$ см ($n = 419$); (—) — самцы $TL \geq 9$ см ($n = 402$).

и самок. Средние контуры отолитов самцов и самок оказались почти идентичными, демонстрируя значительное совпадение. В отличие от них средний контур отолита мелкой хамсы более округлый, с отчётливо выраженной выемкой между рострумом и антирострумом. Отличия формы отолитов молоди от отолитов взрослых рыб отчётливо выявляются с применением МГК с использованием всех полученных коэф-

фициентов формы (рис. 4). По первым девяти главным компонентам с собственными значениями > 1 (70% общей дисперсии) PERMANOVA указывает на статистически значимые различия между выделенными группами ($p = 0.0001$). Отолиты мелких рыб по форме значимо отличаются от отолитов крупных ($p < 0.001$), но отолиты крупных самок и самцов между собой достоверно неразличимы ($p = 0.091$, T^2 -критерий Хотеллинга с поправкой Бонферрони).

Процедура стандартизации коэффициентов Фурье по длине рыб пакета ShapeR частично устраняет влияние размера на форму отолита. Однако из-за сильной нелинейной зависимости от размеров рыб даже после аллометрической стандартизации большинство коэффициентов низших гармоник сохраняли связь с длиной рыб и автоматически исключались из набора переменных. Поэтому для последующего анализа географической изменчивости формы отолитов хамсы отобрали отолиты только самцов и самок $TL \geq 9$ см (1352 экз.).

Пробы рыб из разных регионов (1–3) достоверно различаются по размерному составу (критерий Колмогорова–Смирнова, $p < 0.001$), поэтому все коэффициенты Фурье были стандартизированы по длине рыб. В результате

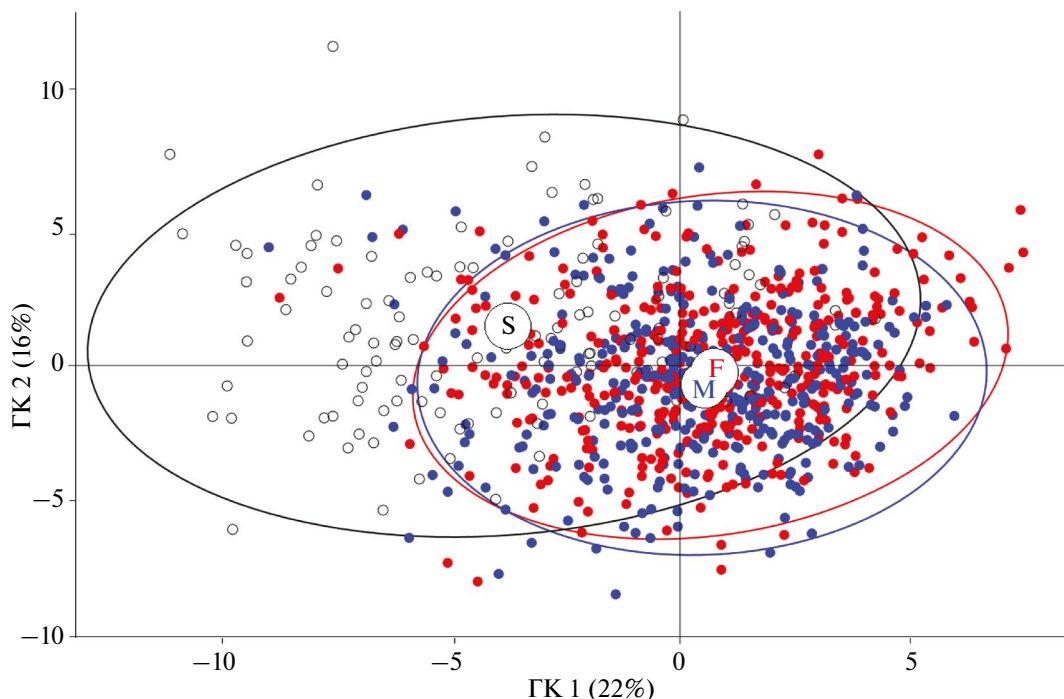


Рис. 4. График, полученный в результате анализа методом главных компонент (ГК) и отображающий различия в форме отолитов мелкой и крупной азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* из региона 1 (см. рис. 1): (○) — 95%-ные доверительные эллипсы; центроиды: (S) — мелкие особи $TL < 9$ см; (F, M) — особи $TL \geq 9$ см соответственно самки и самцы. Ост. обозначения см. на рис. 2.

получено 18 дескрипторов формы Фурье, которые использовали в качестве независимых переменных в многомерном анализе. Анализ МГК для взрослых рыб проводили на основе корреляционной матрицы стандартизованных переменных. Первые четыре ГК с собственными значениями >1 , объясняющие 57% общей дисперсии, использовали во всех последующих статистических выводах.

Географическая изменчивость формы отолитов. Первоначально мы проанализировали пространственное распределение всех отолитов и проекции центроидов 18 проб на плоскость первых двух ГК (рис. 5а). Центроиды проб из Азовского моря (AS), Керченского пролива (KS) и Северного Кавказа (NC) сгруппированы в правом верхнем квадранте, тогда как центроиды проб из анатолийского и крымского побережий расположены исключительно в левом нижнем квадранте. Наибольшее удаление оказалось между пробами из районов Западной и Центральной Анатолии (WA14 и MA15) и пробами из Азовского моря (AS19) и района Северного Кавказа (NC17). Южнокрымская проба (SC20) расположена среди анатолийских проб. Западнокрымские пробы (WC19 и WC20), хотя несколько смещены в направлении азовских, также оказались в одном квадранте с анатолийскими пробами. Таким образом, анализ МГК указал на две обособленные группы выборок —

азово-кавказскую и анатолийско-крымскую. Кластерный анализ на основе первых четырёх ГК показал сходный результат, объединив все выборки в два обособленных кластера (рис. 5б): в один включены пробы из Азовского моря, Керченского пролива и побережья Кавказа (верхняя часть рисунка), в другой — от анатолийского и крымского побережий (нижняя часть рисунка).

Дисперсионный анализ (PERMANOVA) показал существование достоверных различий между пробами ($p = 0.0001$). Попарные сравнения выборок подтвердили статистическую значимость результатов кластеризации — каждая проба из одного кластера значимо отличается от каждой пробы другого ($p < 0.05$, T^2 -критерий Хотеллинга с поправкой Бонферрони). И наоборот, внутри кластеров различия между пробами незначимы ($p > 0.05$), за исключением пары наиболее удалённых друг от друга проб — NC17 и KS18 ($p = 0.03$). Примечательно, что пробы, собранные в одних и тех же районах, но в разные годы (AS17–AS19, KS18 и KS19, NC16–NC19, MA14–MA16, WA14 и WA16), демонстрируют наибольшее сходство между собой ($p = 1$).

Как и ожидалось, статистический анализ выборок, объединённых по восьми районам, подтвердил существование значимой географической изменчивости формы отолитов (PERMANOVA, $p = 0.0001$). А попарные сравне-

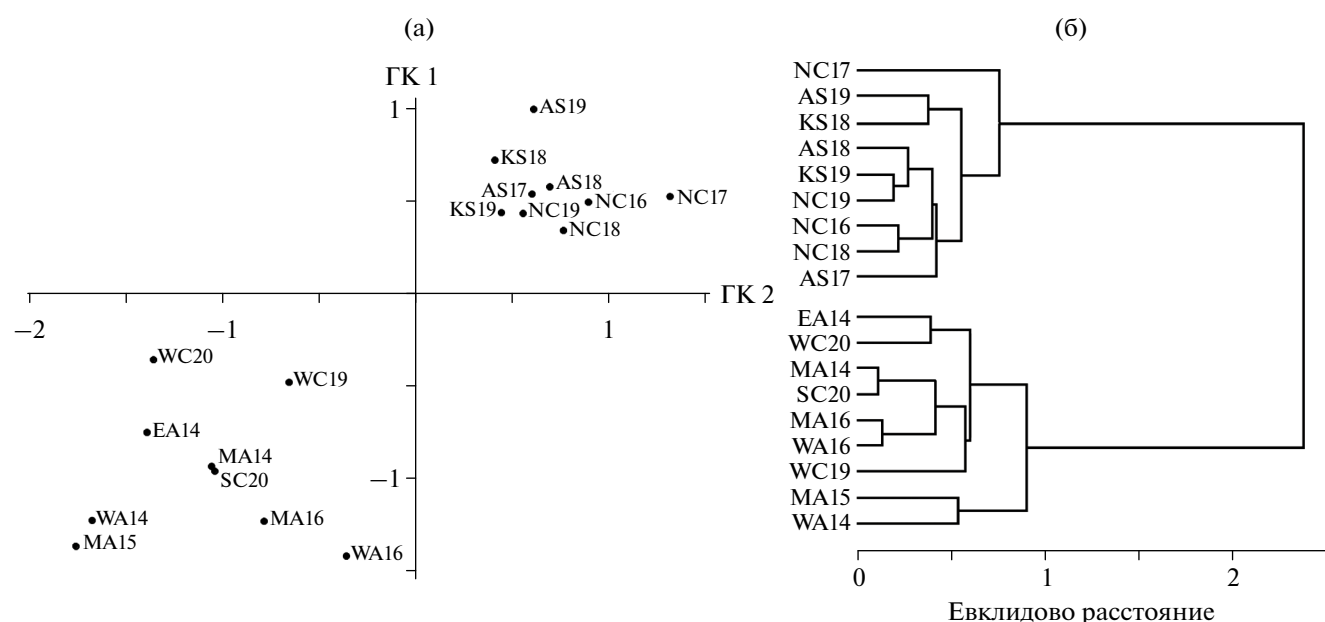


Рис. 5. Многомерный анализ формы отолитов азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* на основе дескрипторов Фурье, показывающий взаимосвязи между 18 пробами, с применением: (а) — метода главных компонент (ГК), (б) — иерархического кластерного анализа. (•) — центроиды; обозначения проб см. в табл. 1.

ния (табл. 2) указывают на значимые различия между всеми районами азово-кавказской группы (AS, KS, NC) и всеми районами крымско-анатолийской (WC, SC, EA, MA, WA) группы ($p < 0.03$), тогда как внутри указанных групп достоверных различий не обнаружено ($p > 0.09$).

На рис. 6 изображено взаимное расположение всех отоликов на плоскости первых двух

ГК. Для наглядности использовано цветовое кодирование точек по региональной принадлежности отоликов: азово-кавказский регион (красный), анатолийское побережье Чёрного моря (чёрный) и крымское побережье (синий), а соответствующие центроиды выборок обозначены как 1, 2 и 3. Несмотря на большую индивидуальную изменчивость и перекрытие доверительных эллипсов, взаимное расположе-

Таблица 2. Результаты непараметрического сравнения с применением парного теста Хотеллинга выборок отоликов азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* из восьми районов сбора

Район*	AS	KS	NC	WC	SC	EA	MA	WA
AS		1.0	4.5	41.8	44.0	39.1	70.7	79.1
KS	1.000		4.4	25.2	28.8	27.3	43.2	49.3
NC	0.092	0.132		40.1	41.6	38.6	64.4	71.1
WC	<0.003	<0.003	<0.003		1.1	1.7	2.7	3.4
SC	<0.003	<0.003	<0.003	1.000		0.4	0.2	0.8
EA	<0.003	<0.003	<0.003	1.000	1.000		0.4	0.7
MA	<0.003	<0.003	<0.003	1.000	1.000	1.000		0.7
WA	<0.003	<0.003	<0.003	0.616	1.000	1.000	1.000	

Примечание. * Обозначения районов см. в табл. 1 и на рис. 1; над диагональю — псевдозначения F -статистики, под диагональю — уровень значимости (с поправкой Бонферрони).

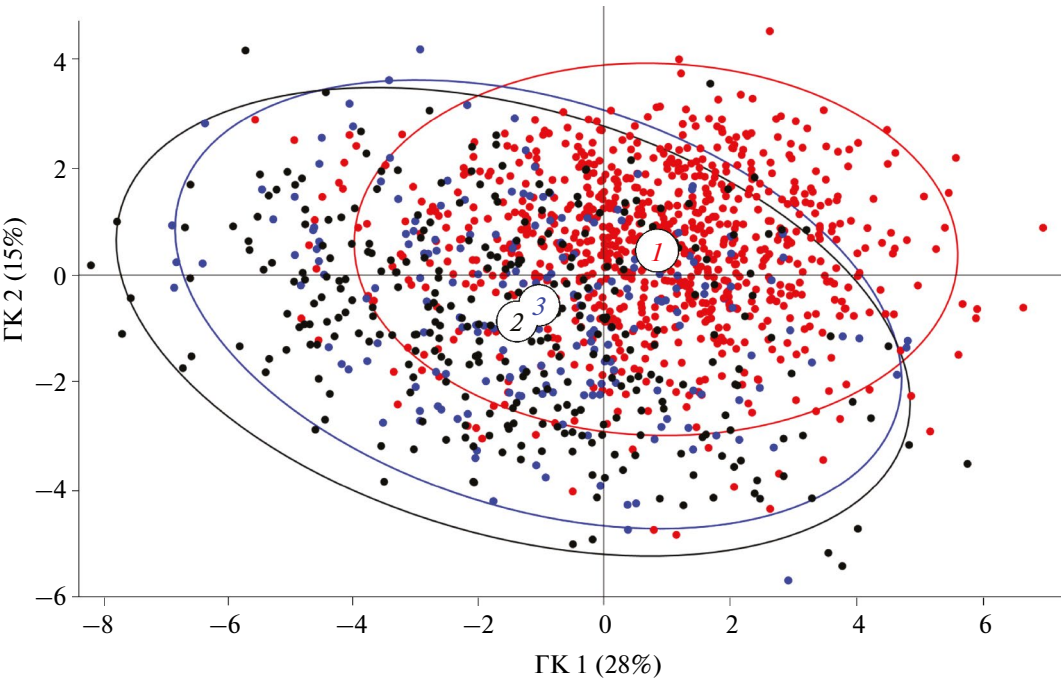


Рис. 6. График центроидов, полученный в результате анализа методом главных компонент (ГК) и отображающий различия в форме отоликов взрослых особей азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* трёх регионов: (1) — Азовского, (2) — Анатолийского, (3) — Крымского.

ние центроидов указывает на близкое сходство анатолийских (2) и крымских (3) отоликов при явном их отличии от азово-кавказских (1). Парные статистические сравнения подтвердили отсутствие значимых различий между регионами 2 и 3 ($p = 0.14$), в то время как оба значимо отличаются от региона 1 ($p < 0.001$). В итоге проведённого анализа отолики из региона 1 выделены в отдельный кластер А (азовский), а отолики из регионов 2 и 3 объединены в единую группу — кластер В (черноморский). Различия между этими двумя кластерами статистически значимы (PERMANOVA, $F = 193.9$, $p = 0.0001$).

В целом проведённый анализ статистически достоверно разделил все исследованные пробы на две чётко различающиеся группы, которые соответствуют двум характерным морфотипам отоликов хамсы — А (регион Азовского моря, Керченского пролива и Северного Кавказа) и В (анатолийское и крымское побережье). Усреднённые формы отоликов каждого морфотипа, реконструированные в программе ShapeR, демонстрируют главные морфологические различия — морфотип А характеризуется большей дорсовентральной шириной, тогда как морфотип В отличается более глубокой выемкой и выраженным рострумом (рис. 7). Линейный дискриминантный анализ, основанный на 18 дескрипторах формы Фурье, показал общую успешность классификации всех отоликов по двум морфотипам на уровне 80%. На гистограмме (рис. 8) представлено распределение частот встречаемости каждого морфотипа вдоль оси дискриминантной функции. Успех классификации составил 83% для азовской хамсы (морфотип А) и 75% для черноморской (морфотип В) (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Отолики европейского анчоуса в Азово-Черноморском бассейне демонстрируют биологически значимую изменчивость формы, которая

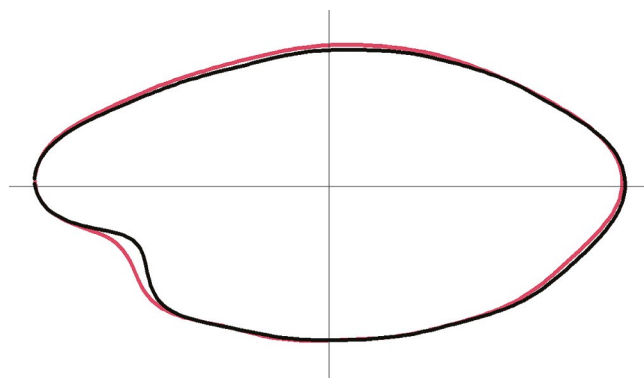


Рис. 7. Средние формы отоликов азовского (—) и черноморского (—) морфотипов азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus*, реконструированные в программе ShapeR на основе эллиптических коэффициентов Фурье.

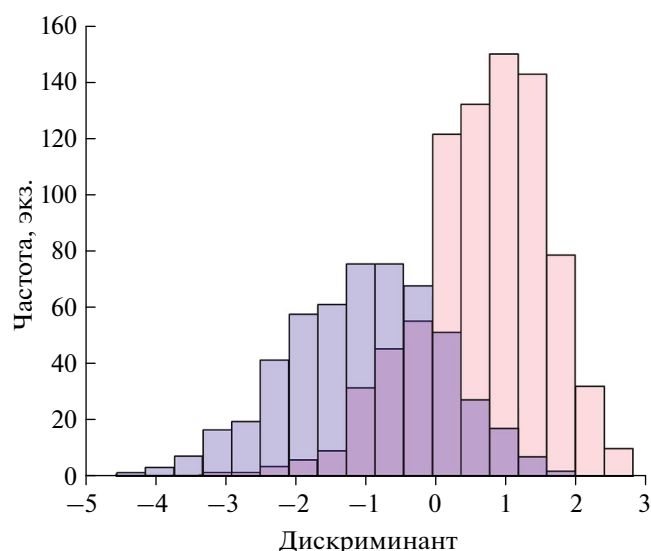


Рис. 8. Гистограммы дискриминации отоликов азовского (■) и черноморского (■) морфотипов азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* в линейном дискриминантном анализе на основе дескрипторов Фурье.

зависит как от размера рыб, так и от их популяционного происхождения. Индивидуальная изменчивость формы отоликов чрезвычайно

Таблица 3. Число особей азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus*, отнесённых к азовскому и черноморскому морфотипам на основе линейного дискриминантного анализа (матрица “складного ножа”)

Морфотип	Азовская хамса	Черноморская хамса	Успешность классификации, %
А	685	136	83.4
В	131	400	75.3
Всего	816	536	80.3

Примечание. Здесь и в табл. 4: А, В — соответственно азовская и черноморская хамса.

высока. В каждой выборке присутствуют отолиты от удлинённых до более округлых форм, с широким или узким рострумом и от глубокой до почти отсутствующей выемкой между рострумом и антирострумом. Однако усреднённые формы отолитов, реконструированные с применением эллиптического преобразования Фурье, демонстрируют умеренные, но явные основные различия двух морфотипов.

Как показали предыдущие исследования (Campana, Casselman, 1993), возраст и длина рыбы существенно влияют на морфологию отолитов. У европейского анчоуса отмечены значительные различия между отолитами сеголеток и рыб в возрасте 1–3 года (Jemaa et al., 2015). Эту особенность учитывали в прежних исследованиях отолитов азовской и черноморской хамсы, в которых для сравнения отбирали только взрослых особей в возрасте 1–2 года (Сказкина, 1965) либо рыб стандартной длиной >7.5 см (Зуев и др., 2014), что соответствует хамсе TL 8.8 см. Наши данные также свидетельствуют о том, что форма отолитов хамсы сильно меняется с ростом рыб до $TL \sim 9$ см, поэтому для сравнительного анализа географической изменчивости мы отобрали отолиты только взрослых рыб. Пороговое значение TL 9 см соответствует размеру достижения половой зрелости и минимально разрешённому размеру вылова анчоуса в Турции, а также примерно совпадает с годовалым возрастом рыб, что делает его биологически обоснованной величиной для такого размерно-дифференцированного анализа.

В ряде исследований (Karahana et al., 2014; Akkus et al., 2018) различий в форме отолитов между самцами и самками *E. encrasicolus* не выявлено. Наши результаты также не показали значимых различий между отолитами особей разного пола.

В нашей работе многомерный анализ изменчивости формы отолитов выявил пространственную неоднородность — все пробы естественным образом объединились в два обособленных кластера. Первый кластер образовали отолиты из Азовского моря, Керченского пролива и прибрежных вод Северного Кавказа, второй — отолиты, собранные вдоль южного и западного побережий Крыма, а также Анатолийского побережья Чёрного моря. Полученные результаты подтвердили нашу первоначальную гипотезу о том, что рыбы из региона Азовского моря и Северного Кавказа относятся к азовской хамсе, а особи из турецких вод — к черноморской. Что же касается рыб, выловленных в регионе 3, то

их принадлежность к определённому морфотипу заранее была неясна, так как у побережья Крымского п-ова повсеместно встречаются оба, хотя в последние годы доля черноморской хамсы постоянно возрастала (Zuyev, Skuratovskaya, 2023). Из результатов нашего анализа формы отолитов следует, что рыбы, выловленные в этом регионе с декабря 2019 г. по апрель 2020 г., относятся к черноморскому морфотипу.

Наше исследование демонстрирует, что анализ формы отолитов в сочетании с методами многомерной статистики является надёжным и эффективным инструментом для дифференциации азовского и черноморского подвидов хамсы. Этот подход требует лишь качественных фотографий отолитов, поскольку процедуры их оцифровки и последующей математической обработки автоматизированы, что в значительной степени упрощает и делает более объективным процесс исследования. Вместе с тем создание базы изображений отолитов азовской и черноморской хамсы остаётся важнейшим условием для корректной идентификации состава уловов.

Следует подчеркнуть, что дифференциация запасов азовской и черноморской хамсы остаётся сложной задачей. В целом в нашем исследовании $\sim 20\%$ отолитов проявляли признаки альтернативного морфотипа, в разных выборках эта доля составляла от 9 до 39% (табл. 4). С одной стороны, это объяснимо значительной индивидуальной изменчивостью формы отолитов, с другой — некоторые исследованные пробы могли содержать отолиты обоих морфотипов, поскольку азовская и черноморская хамса часто образуют смешанные скопления (Chashchin et al., 2015; Зуев, 2019).

Существенную роль играют и внутривидовые различия формы отолитов. В нашем исследовании наибольшие различия формы отолитов хамсы выявлены между географически наиболее удалёнными районами отбора проб (рис. 5). Это согласуется с выводами предыдущих исследований, показавших, что различия формы отолитов у популяций хамсы усиливаются по мере увеличения географической дистанции между ними (Dürrani et al., 2022).

Известно, что существенное влияние на изменчивость формы отолитов оказывает комплекс экологических факторов, таких как температурный режим, солёность и особенности кормовой базы (Campana, Casselman, 1993; Lombarte, Lleonart, 1993; Cardinale et al., 2004; Hüseyin, 2008;

Таблица 4. Результат классификации отоликов азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* с помощью дискриминантной функции (по методу “складного ножа”)

Проба*	Морфотип <i>a priori</i>	Доля отоликов с признаками соответствующего морфотипа, %	
		А	В
AS17	А	79.4	20.6
AS18	А	86.6	13.4
AS19	А	89.1	10.9
KS18	А	79.5	20.5
KS19	А	85.0	15.0
NC16	А	75.0	25.0
NC17	А	86.0	14.0
NC18	А	78.5	21.5
NC19	А	87.8	12.2
EA14	В	25.9	74.1
MA14	В	23.7	76.3
MA15	В	8.6	91.4
MA16	В	23.1	76.9
WA14	В	16.7	83.3
WA16	В	23.6	76.4
SC20	В	24.7	75.3
WC19	В	38.9	61.1
WC20	В	25.0	75.0

Vignon, Morat, 2010; Caroccioni et al., 2011). Учитывая различные условия нагула и нереста хамсы в Азовском и Чёрном морях, выявленные морфологические различия отоликов азовской и черноморской хамсы, очевидно, являются отражением специфических для местообитаний вариаций гидрохимических параметров, температурных условий и кормовых ресурсов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование было инициировано в рамках научной стажировки, поддержанной программой TÜBİTAK 2221 “Стипендии для приглашённых учёных и учёных в академическом отпуске”. Сбор проб хамсы у южного (Анатолийского) побережья Чёрного моря осуществлён в рамках проекта TÜBİTAK № 110G124. Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Института биологии южных морей РАН

в соответствии с государственным заданием № 124030100137-6 “Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных местообитаний Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана”. Дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров А.И. 1927. Анчоусы Азовско-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономические обозначения // Тр. Керч. науч. рыбохоз. ст. Т. 1. № 2–3. С. 37–99.
- Алтухов Ю.П., Лиманский В.В., Паюсова А.Н., Трувеллер К.А. 1969. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. Сообщение I. Группы крови анчоуса и возможный механизм генного контроля. Гетерогенность азовской расы // Генетика. Т. 5. № 4. С. 50–64.
- Водясова Е.А. 2013. Новый морфологический критерий для анализа неоднородных скоплений хамсы // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Биол. Т. 56. № 3. С. 38–42.
- Водясова Е.А., Абрамсон Н.И. 2017. Генетическая изменчивость анчоуса в Азово-Черноморском бассейне // Генетика. Т. 53. № 6. С. 696–704.
<https://doi.org/10.7868/S0016675817060133>
- Водясова Е.А., Солдатов А.А. 2017. Идентификация подвидов европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (Engraulidae) в зимовальных скоплениях на основе морфологических параметров отолита // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 408–414.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217040233>
- Данилевский Н.Н., Камбуров Г.Г. 1969. К изучению распределения анчоусов Азовско-Черноморского бассейна при помощи овоцитопаразитологического метода // Вопр. ихтиологии. Т. 9. № 6. С. 1118–1125.
- Доброволов И.С. 1978. Полиморфизм мышечных протеинов хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) Азово-Черноморского бассейна и Атлантического океана // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 3. С. 534–540.
- Зуев Г.В. 2014. Внутривидовая дифференциация и распространение европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L.) (Engraulidae: Pisces) в Чёрном и Азовском морях // Мор. экол. журн. Т. 13. № 3. С. 19–31.
- Зуев Г.В. 2019. Современная популяционная структура европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* L. (Engraulidae: Pisces) в Чёрном и Азовском морях и история её формирования // Мор. биол. журн. Т. 4. № 1. С. 45–62.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.05>
- Зуев Г.В., Бондарев В.А., Мурзин Ю.Л., Самотой Ю.В. 2014. Многолетняя и годовая изменчивость внутривидовой и биологической структуры хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae), зимующей у восточного побережья Крыма // Мор. экол. журн. Т. 13. № 2. С. 31–40.
- Калнин В.В., Калнина О.В. 1985. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение III. Интрогрессивная гибридизация рас и популяционная структура анчоуса Черного моря // Генетика. Т. 21. № 8. С. 1352–1360.
- Калнина О.В., Калнин В.В. 1984. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение II. Генетические отличия и внутренняя гетерогенность азовской и черноморской рас анчоуса // Генетика. Т. 20. № 2. С. 309–313.
- Небесихина Н.А., Барминцева А.Е., Тимошкина Н.Н., Водясова Е.А. 2019. Микросателлитная изменчивость европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758 // Водн. биоресурсы и среда обитания. Т. 2. № 4. С. 73–84.
https://doi.org/10.47921/2619-1024_2019_2_4_73
- Павлов Д.А. 2018. Дифференциация чернополосой козобородки *Upeneus tragula* Richardson, 1846 (Perciformes: Mullidae) в прибрежной зоне Вьетнама на основе анализа формы отолитов // Биология моря. Т. 44. № 5. С. 347–356.
<https://doi.org/10.1134/S0134347518050078>
- Пузанов И.И., Цеев Я.Я. 1926. О расах анчоуса, водящихся в Чёрном и Азовском морях // Тр. Крым. науч.-исслед. ин-та. Т. 1. Вып. 1. С. 86–95.
- Сказкина Е.П. 1965. Различия азовской и черноморской хамсы (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov, *Engraulis encrasicolus ponticus* Aleks.) по отолитам // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 4 (37). С. 600–605.
- Терехов П.А. 1979. О контрацектозе азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 4. С. 759–761.
- Чесалин М.В., Никольский В.Н. 2023. Сравнительный морфометрический анализ азовского (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov, 1926) и черноморского (*E. encrasicolus ponticus* Alexandrov, 1927) анчоусов по форме тела // Биология моря. Т. 49. № 2. С. 94–104.
<https://doi.org/10.31857/S0134347523020043>
- Шевченко Н.Ф. 1980. Географическая изменчивость анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L.) (Clupeiformes, Engraulidae) в морях Средиземноморского бассейна // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 1. С. 20–31.
- Шляхов В.А., Негода С.А., Пятинский М.М., Шляхова О.В. 2023. Оценка состояния запасов хамсы и шпрота в российских водах Черного моря в 2022–2023 гг. // Тр. АЗНИИРХ. Т. 4. С. 9–27.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Юнёва Т.В., Щепкина А.М., Забелинский С.А. и др. 2013. Жирнокислотный состав фосфолипидов азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov и черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus*

- Alexandrov в промысловый период 2006–2011 гг. // Мор. экол. журн. Т. 12. № 2. С. 88–99.
- Akkus G., Jemaa S., Gucu A.C. et al. 2018. Understanding the population structure of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Black Sea, Mediterranean Sea and Northeast Atlantic Ocean by using otolith shape analysis. Poster // OS2018-6th Int. Otolith Symp. Keelung, Taiwan: s.n. 1 p.
- Bacha M., Jemaa S., Hamitouche A. et al. 2014. Population structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis // ICES J. Mar. Sci. V. 71. № 9. P. 2429–2435.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu097>
- Başçınar N.S., Atılğan E. 2016. Otolith morphometry and shape analysis of anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L. 1758) living in different regions Black Sea: Ukraine and Türkiye (Rize, Samsun) // Aquac. Stud. V. 16. № 4. P. 311–319.
<https://doi.org/10.17693/yunusae.v16i26717.281030>
- Başçınar N.S., Atılğan E. 2020. Morphometric analysis of anchovy (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus) otoliths in Georgia and Marmara Seas // Iran. J. Fish. Sci. V. 19. № 3. P. 1214–1223.
<https://doi.org/10.22092/ijfs.2019.120596>
- Campana S.E., Casselman J.M. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 5. P. 1062–1083.
<https://doi.org/10.1139/f93-123>
- Capoccioni F., Costa C., Aguzzi J. et al. 2011. Ontogenetic and environmental effects on otolith shape variability in three Mediterranean European eel (*Anguilla anguilla* L.) local stocks // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 397. № 1. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.11.011>
- Cardinale M., Doering-Arjes P., Kastowsky M., Mosegaard H. 2004. Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 2. P. 158–167.
<https://doi.org/10.1139/f03-151>
- Catanese G., Watteaux R., Montes I. et al. 2017. Insights on the drivers of genetic divergence in the European anchovy // Sci. Rep. V. 7. Article 4180.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-03926-z>
- Chashchin A.K. 1996. The Black Sea populations of anchovy // Sci. Mar. V. 60. Suppl. 2. P. 219–225.
- Chashchin A.K., Shlyakhov V.A., Dubovik V.E., Negoda S. 2015. Stock assessment of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in northern Black Sea and Sea of Azov // Progressive engineering practices in marine resource management. Hershey: IGI Global Sci. Publ. P. 209–243.
<https://doi.org/10.4018/978-1-4666-8333-4.ch006>
- Dürrani Ö., Bal H., Battal Z.S., Seyhan K. 2022. Using otolith and body shape to discriminate between stocks of European anchovy (*Engraulidae: Engraulis encrasicolus*) from the Aegean, Marmara and Black Seas // J. Fish Biol. V. 101. № 6. P. 1452–1465.
<http://doi.org/10.1111/jfb.15216>
- Düzgüneş Z.D., Eroğlu O., Firidin Ş., Çakmak E. 2018. Genetic diversity for anchovy populations (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Azov, Marmara and Black Sea // Genet. Aquat. Org. V. 2. P. 53–60.
http://doi.org/10.4194/2459-1831-v2_2_05
- Erdoğan Z., Koç H.T., Turan C. 2019. Otolith shape analysis of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Black, Marmara and Aegean seas // NESciences. V. 4. Suppl. 1. P. 10–17.
- González-Salas C., Lenfant P. 2007. Interannual variability and intraannual stability of the otolith shape in European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay // J. Fish Biol. V. 70. № 1. P. 35–49.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01243.x>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontol. Electron. V. 4. № 1. Article 4. 9 p.
- Hüssy K. 2008. Otolith shape in juvenile cod (*Gadus morhua*): ontogenetic and environmental effects // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 364. № 1. P. 35–41.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.06.026>
- Ivanov L., Beverton R.J.H. 1985. The fisheries resources of the Mediterranean. Part two: Black Sea. GFCM Studies and Reviews. № 60. Rome: FAO. 135 p.
- Ivanova P.P., Dobrovolov I.S. 2006. Population — genetic structure on European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Engraulidae) from Mediterranean basin and Atlantic Ocean // Acta Adriat. V. 47. № 1. P. 13–22.
- Ivanova P., Dobrovolov I.S., Bat L. et al. 2013. Application of esterase polymorphism to specify population genetic structure of *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae) in the Black and Azov Seas // Мор. экол. журн. Т. 12. № 4. С. 45–52.
- Jemaa S., Bacha M., Khalaf G., Amara R. 2015. Evidence for population complexity of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) along its distributional range // Fish. Res. V. 168. P. 109–116.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.004>
- Karahan A., Borsa P., Gücü A.C. et al. 2014. Geometric morphometrics, Fourier analysis of otolith shape, and nuclear-DNA markers distinguish two anchovy species (*Engraulis* spp.) in the Eastern Mediterranean Sea // Fish. Res. V. 159. P. 45–55.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.05.009>
- Kristoffersen J.B., Magoulas A. 2008. Population structure of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Mediterranean Sea inferred from multiple methods // Fish. Res. V. 91. № 2–3. P. 187–195.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.11.024>
- Libungan L.A., Pálsson S. 2015. ShapeR: an R package to study otolith shape variation among fish populations // PLOS ONE. V. 10. № 3. Article e0121102.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121102>

Lombarte A., Lleonart J. 1993. Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature // Environ. Biol. Fish. V. 37. № 3. P. 297–306.

<https://doi.org/10.1007/BF00004637>

Vignon M., Morat F. 2010. Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 411. P. 231–241.

<https://doi.org/10.3354/meps08651>

Zengin M., Saygin S., Polat N. 2015. Otolith shape analyses and dimensions of the anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Black and Marmara Seas // Sains Malays. V. 44. № 5. P. 657–662.

<https://doi.org/10.17576/jsm-2015-4405-03>

Zuyev G., Skuratovskaya E. 2023. Population structure of European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Engraulidae: Pisces) in the Azov-Black Sea Basin // Thalassas. V. 39. № 1. P. 115–124.

<https://doi.org/10.1007/s41208-023-00529-6>

APPLICATION OF OTOLITH OUTLINE ANALYSIS FOR STOCK DIFFERENTIATION OF THE AZOV–BLACK SEA ANCHOVY *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* (ENGRAULIDAE)

M. V. Chesalin^{1, *}, V. N. Nikolsky¹, G. Akkuş², and A. K. Gücü²

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

² Institute of Marine Sciences, Middle East Technical University, Mersin, Türkiye

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

The Black Sea anchovy *Engraulis encrasicolus ponticus* is the principal target species of commercial fisheries in Türkiye, whereas the Azov anchovy *E. e. maeoticus* represents an important fishery resource for the Russian Federation in the Azov and Black seas. Because the ranges of these subspecies (or populations) partially overlap, their misidentification and the resulting inaccuracies in catch statistics complicate fisheries management. To differentiate stocks of Azov and Black Sea anchovy, we applied an otolith shape analysis approach based on elliptic Fourier descriptors combined with multivariate statistical methods and analyzed otoliths from 1502 fish obtained from 18 samples collected during 2014–2020. Otoliths of juveniles less than 9 cm in total length differed significantly from those of adults, whereas no sexual dimorphism in otolith shape was detected among adult fish. Exploratory multivariate analyses, including principal component and cluster analyses, showed that all examined otoliths formed two distinct clusters corresponding to the Azov and Black Sea morphotypes. Otoliths of the Azov anchovy were characterized by greater dorsoventral width, whereas those of the Black Sea anchovy had a deeper excisura between the rostrum and antirostrum, as well as a more pronounced rostrum. Linear discriminant analysis based on Fourier shape descriptors correctly assigned 80% of otoliths to the two morphotypes. These results demonstrate that otolith shape analysis is an effective tool for differentiating stocks of Azov and Black Sea anchovy.

Keywords: Azov anchovy, Black Sea anchovy, otolith, shape analysis, elliptic Fourier analysis, stock discrimination, Sea of Azov, Black Sea.

УДК 597.552.51(571.651)

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, А ТАКЖЕ ЭПИЗОДИЧЕСКАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ (*SALVELINUS*, *SALMONIDAE*) ДРЕВНЕГО ОЗЕРА ЭЛЬГЫГЫТГЫН (ЧУКОТКА): ИМЕЮЩИЕСЯ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ И ИХ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

© 2026 г. А. Г. Осинов¹, *

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: a-osinov@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.07.2025 г.

После доработки 25.11.2025 г.

Принята к публикации 26.11.2025 г.

В оз. Эльгыгытгын обитают три эндемичных вида гольцов рода *Salvelinus*, которые имеют чёткие экологические, морфологические и генетические различия. Считалось, что эти виды строго репродуктивно изолированы и в настоящее время гибридизация и интрогрессия генов между ними отсутствуют. Анализ собственных и литературных генетических данных показал, что между тремя видами проходит эпизодическая гибридизация, причём её интенсивность меняется во времени. Показано, что выделение двух репродуктивно изолированных форм “боганидской” палии *S. “boganidae”* является ошибочным и частично связано с присутствием в выборках гибридов второго поколения и беккроссов между малоротой *S. elgyticus* и “боганидской” палиями. Так как боганидская палия *S. boganidae* с п-ова Таймыр не идентична “боганидской” палии из оз. Эльгыгытгын, для последней предложено новое видовое название — парабоганидская палия *S. paraboganidae*. Однозначного сценария заселения озера предками малоротой и парабоганидской палий до сих пор нет.

Ключевые слова: микросателлиты, инвазии, идентификация видов, таксономия, *Salvelinus svetovidovi*, *Salvelinus elgyticus*, *Salvelinus paraboganidae* sp. nova, Эльгыгытгын.

DOI: 10.7868/S3034514626040053

Первые данные по эндемичным видам гольцов (*Salvelinus*) древнего оз. Эльгыгытгын стали известны относительно недавно. Сначала в озере были выявлены две хорошо морфологически различающиеся формы (Викторовский и др., 1981). Одна из них на основании сходства некоторых морфологических и краниологических признаков была признана тождественной боганидской палии *S. boganidae* Berg, 1926, ранее выявленной на п-ове Таймыр (Берг, 1926, 1948). Вторая имела ряд уникальных экологических и морфологических признаков, на основании чего была признана эндемиком и описана как малоротая палия *S. elgyticus* Victorovsky et

Glubokovsky, 1981 (Викторовский и др., 1981). В 1985 г. в озере была обнаружена третья форма гольца, которая оказалась ещё более уникальной по ряду экологических и морфологических признаков, чем малоротая палия, что послужило основанием для выделения нового вида — длиннопёрой палии *Salvethymus svetovidovi* Chereshev et Scopetz, 1990 — в отдельный род (Черешнев, Скопец, 1990). На основании анализа биологических особенностей этих видов, времени образования озера, геологической истории близлежащих территорий и трансформации речной сети этого региона была предложена гипотеза происхождения трёх видов гольцов

в результате трёх инвазий, которые произошли в разное время. Было высказано предположение о том, что время вселения предка длиннопёрой палии сопоставимо с возрастом самого озера (~3.5 млн лет), а вселение в озеро предка малоротой палии, а затем боганидской палии произошло уже в плейстоцене. Три вида легко морфологически идентифицировать, гибридов первого поколения (F_1) между ними не выявлено (Черешнев, Скопец, 1992а, 1992б, 1993).

Анализ 10 микросателлитных локусов и фрагментов контрольного района (CR) и гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (мтДНК) подтвердил репродуктивную изоляцию между тремя видами, причём гибридов F_1 , как и при морфологическом анализе, выявлено не было (Osinov et al., 2015). Согласно молекулярным датировкам, полученным по мтДНК (Osinov et al., 2015), возраст длиннопёрой палии составил 3.5 млн лет (95%-ный байесовский достоверный интервал от 1.7 до 6.1 млн лет), а по ядерной ДНК (Lecaudey et al., 2018) он равен 3.2 млн лет (95%-ный интервал 2.6–3.6 млн лет), что действительно сопоставимо с возрастом самого озера. Время дивергенции малоротой и “боганидской” палий, которые принадлежат к филогенетической группе гольца Таранца *S. alpinus taranetzi*, было определено в диапазоне от нескольких тысяч до нескольких десятков тысяч лет (Osinov et al., 2015). Молекулярные данные поставили под вопрос некоторые выводы, сделанные на основании анализа морфологических данных (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1992а, 1992б, 1993). Во-первых, согласно молекулярным данным, длиннопёрая палия не может быть выделена в отдельный род, так как этому противоречит её положение на филогенетическом дереве *Salvelinus* (Brunner et al., 2001; Осинов, Лебедев, 2004; Osinov et al., 2015). Во-вторых, “боганидская” палия из Эльгыгытгына не может быть объединена в один вид (*S. boganidae*) с боганидской палией с Таймыра, так как они относятся к разным филогенетическим группам гольцов (Brunner et al., 2001; Осинов, 2002; Радченко, 2005; Osinov et al., 2015, 2021, 2022).

Новые молекулярные данные по гольцам оз. Эльгыгытгын (Esin et al., 2024), частично подтвердили предыдущие (Osinov et al., 2015), но внесли важные уточнения по поводу экологической и генетической дифференциации внутри “боганидской” палии и в отношении вероятного сценария заселения озера предками

малоротой и “боганидской” палий. Авторы использовали метод приближённого байесовского вычисления, который позволил им тестировать разные сценарии заселения озера, а также предложить молекулярные датировки дивергенции малоротой и “боганидской” палий и двух форм последней. Так, согласно их оценкам, малоротая и “боганидская” палии дивергировали ~7000 поколений назад, а две формы “боганидской” палии дивергировали ~600 поколений назад, соответственно приблизительно 70000 и 6000 лет назад (авторы приняли длину поколения равной 10 годам). Из этих датировок следует, что две формы “боганидской” палии должны были присутствовать в выборках, которые ранее были исследованы с применением морфологического (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1992а, 1992б, 1993) и генетического (Osinov et al., 2015) анализов, но по каким-то причинам не были идентифицированы. Судя по составу содержимого желудков, две формы “боганидской” палии, выделенные Есиным с соавторами (Esin et al., 2024), скорее всего, не тождественны выявленным ранее двум трофическим группам (формам), которые специализированы по виду-жертве (малоротая или длиннопёрая палии) (Черешнев, Скопец, 1992а, 1992б, 1993). Так, у одной из них (BC-D) в желудках выявлена преимущественно малоротая палия, а у другой (BC-L) — в основном молодь и взрослые особи гольца, какого именно вида (видов) авторы (Esin et al., 2024) не уточнили. По их мнению, гибридизация между тремя видами гольцов в настоящее время отсутствует, но имеет место ограниченный генный поток между двумя формами “боганидской” палии.

К сожалению, некоторые методические и методологические приёмы, которые использовали авторы (Esin et al., 2024), не совсем понятны. Например, они использовали иерархичный подход при анализе данных по микросателлитам в программе STRUCTURE (Pritchard et al., 2000), но начали анализ не с объединённых данных по трём видам, а только по двум (малоротой и “боганидской” палиям). Это сразу лишило их возможности проанализировать репродуктивные отношения и наличие гибридизации между всеми видами гольцов оз. Эльгыгытгын. Далее, ссылаясь на то, что реальное число генетических кластеров (K) при анализе в STRUCTURE часто занижается (Janes et al., 2017), они отдали предпочтение не оптимальному числу кластеров ($K = 2$), а субоптимальному ($K = 3$). Кроме этого, авторы использовали для симуляции относитель-

но небольшие по длине прогоны в STRUCTURE (30000 шагов марковской цепи Монте-Карло (MCMC) на этапе сжигания и 60000 после), что могло сказаться на надёжности и воспроизводимости полученных ими результатов (Gilbert et al., 2012).

Таким образом, полученные в результате двух генетических исследований данные и их интерпретация частично различаются (Osinov et al., 2015; Esin et al., 2024). Эти разногласия существенны, так как касаются эволюционной истории, особенностей экологической и генетической дифференциации трёх эндемичных видов оз. Эльгыгытгын. Цель настоящей работы — повторно проанализировать генетические данные двух вышеуказанных исследований для выяснения возможных причин выявленных различий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа использованы собственные (Osinov et al., 2015) и Есина с соавторами (Esin et al., 2024) генотипические данные для трёх видов гольцов оз. Эльгыгытгын соответственно по 10 и 11 микросателлитным локусам (Приложение 1). Помимо анализа данных по взрослым особям Есин с соавторами в своей статье проанализировали две выборки молоди “боганидской” палии, но первичные данные по этим выборкам они не опубликовали и в данный анализ они не вошли. Авторы использовали сходные наборы микросателлитных локусов, которые содержали девять локусов, общих для двух работ (*Smm-3*, *Smm-22*, *Smm-24*, *Smm-21*, *Ssa197*, *SSOSL456*, *Sco204*, *Sco205* и *Sco218*). Кроме этого первые использовали данные по локусу *Smm-17*, а вторые — по локусам *Ogo1a* и *Omy301*. Подробности анализа микросателлитных локусов приведены в оригинальных работах (Osinov et al., 2015; Esin et al., 2024).

Расчёт оценок теоретической гетерозиготности (H_E), равновесия Харди–Вейнберга, значений общего числа аллелей (A), аллельного изобилия (A_R) и индексов фиксации проводили в программах GENEPOP (Rousset, 2008) и FSTAT (Goudet, 2001). При анализе данных по микросателлитным локусам в программе STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) по трём видам (длиннопёрой (SV), малоротой (SM) и “боганидской” (BC) палиям), а также при анализе данных по SM + BC использовали модель смешения (admixture model) и модель коррелированных частот аллелей. При анализе данных по SV + BC или SV + SM использовали модель дискретных

частот аллелей. При прогонах в STRUCTURE применяли 100000 MCMC на этапе сжигания и 400000 MCMC после. При анализе трёх видов использовали число кластеров (K) от двух до пяти, при анализе двух видов — от одного до четырёх, по 10 реплик на каждое значение K . Оптимальное число кластеров определяли в программе STRUCTURESELECTOR (Li, Liu, 2017) с использованием метода Притчарда (Pritchard et al., 2000) и метода дельта K (Evanno et al., 2005), а также с применением четырёх методов, предложенных Пучмайлле (Puechmaille, 2016). Для особей, имеющих >2% чужих генов, использовали значения коэффициентов принадлежности особей (Q) к определённому кластеру, полученные по 10 репликам в STRUCTURE, которые брали из файлов программы CLUMPP (Jakobsson, Rosenberg, 2007). Гистограммы строили с помощью программ STRUCTURE, а также CLUMPAK (Kopelman et al., 2015) в пакете STRUCTURESELECTOR.

Выявление гибридных особей и отнесение их к одному из шести классов генотипических частот (чистые виды (два), гибриды F_1 и F_2 , беккроссы (два)) проводили в программе NewHybrids (Anderson, Thompson, 2002) при анализе данных по двум видам. Для параметров (P_i , Θ) использована априорная вероятность Джеффриса (Jeffreys priors). Длина прогонов: 50000 MCMC для сжигания и 500000 MCMC после.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Уровни изменчивости и генетической дифференциации гольцов оз. Эльгыгытгын по микросателлитным локусам

Как уже было отмечено, в двух исследованиях авторы использовали наборы из 10 и 11 локусов, девять из которых являются общими для двух работ. Локусы, которые использовали только в одном из двух исследований, а именно *Smm-17* (Osinov et al., 2015) и *Ogo1a* и *Omy301* (Esin et al., 2024), оказывают некоторое влияние на общие оценки изменчивости, полученные в этих работах, при этом основные особенности различий между тремя видами сохраняются. Как видно из табл. 1, наиболее высокий уровень изменчивости (H_E , A , A_E) выявлен у малоротой палии, средний — у длиннопёрой и самый низкий — у “боганидской”. У двух форм “боганидской” палии, которые выделили Есин с соавторами (Esin et al., 2024), уровни изменчивости по

Таблица 1. Уровни генетической изменчивости длиннопёрой *Salvelinus svetovidovi*, малоротой *S. elgyticus* и “боганидской” *S. “boganidae”* палий, а также двух форм “боганидской” палии (BC-L, BC-D, sensu Esin et al., 2024) оз. Эльгыгытгын в выборках 1996 и 2020 гг.

Вид или форма	<i>n</i>	<i>H_E</i>	<i>A</i>	<i>A_R</i>	<i>F_{IS}</i>
<i>S. svetovidovi</i>	21/23	0.542/0.441	6.0/9.18	4.65/8.92	0.170/0.167
<i>S. elgyticus</i>	14/20	0.663/0.706	6.6/9.55	5.96/9.55	0.197/0.072
<i>S. “boganidae”</i>	20/54	0.391/0.436	3.9/6.64	3.01/4.87	0.034/0.066
BC-L	/33	/0.385	/3.72	/3.40	/0.012
BC-D	/21	/0.501	/6.27	/6.17	/0.097

Примечание. *n* — объём выборки, экз; *H_E* — ожидаемая средняя гетерозиготность, *A* — общее число аллелей, *A_R* — аллельное изобилие (общее число аллелей после коррекции на минимальный объём выборки — 8 экз. в 1996 г. и 20 экз. в 2020 г.), *F_{IS}* — индекс фиксации. До черты — выборка 1996 г., данные рассчитаны по 10 микросателлитным локусам (по: Osinov et al., 2015); после — 2020 г., 11 локусов (по: Esin et al., 2024).

Таблица 2. Значения индексов генетической дифференциации (*F_{ST}*) между длиннопёрой *Salvelinus svetovidovi*, малоротой *S. elgyticus* и “боганидской” *S. “boganidae”* палиями и между двумя формами “боганидской” палии — (BC-L, BC-D, sensu Esin et al., 2024) оз. Эльгыгытгын из выборок 1996 и 2020 гг.

Сравниваемые виды или формы	1996	2020
<i>S. elgyticus</i> / <i>S. “boganidae”</i>	0.275	0.239
<i>S. elgyticus</i> / <i>S. svetovidovi</i>	0.312	0.371
<i>S. “boganidae”</i> / <i>S. svetovidovi</i>	0.467	0.507
BC-L/BC-D		0.030

Примечание. Данные за 1996 г. рассчитаны по 10 микросателлитным локусам (по: Osinov et al., 2015), за 2020 г. — по 11 локусам (по: Esin et al., 2024). Значения *F_{ST}* для BC-L/BC-D значимы при *p* < 0.05, остальные — при *p* < 0.01.

микросателлитным локусам также различаются. Попарные оценки генетической дифференциации (*F_{ST}*), полученные в двух исследованиях, имеют близкие значения (табл. 2). Индексы генетической дифференциации между малоротой и “боганидской” палиями ниже, чем между ними и длиннопёрой палией. Значения *F_{ST}* между тремя видами гольцов и двумя формами “боганидской” палии значимы.

Генетическая структура гольцов оз. Эльгыгытгын по данным анализа в программах STRUCTURE и NewHybrids

Повторный анализ полного набора микросателлитных данных из двух работ (Osinov et al., 2015; Esin et al., 2024) в программе STRUCTURE указывает на то, что в обоих случаях оптимальное число генетических кластеров для гольцов оз. Эльгыгытгын равно трём (рис. 1, Приложение 2). Оптимальное число кластеров равно двум, если в анализе

использовали данные только по двум видам — “боганидской” и малоротой (рис. 2, Приложение 3) или “боганидской” и длиннопёрой (Приложение 3) палиям. Часть особей каждого вида несёт примесь генов других видов, что указывает на наличие гибридизации между всеми видами. Особи “боганидской” палии, которые имеют высокий процент генов малоротой палии, чётко идентифицируются при анализе как трёх, так и только двух видов (рис. 1, 2; Приложения 2, 3). При анализе данных по двум видам в программе STRUCTURE ни при *K* = 2 (оптимальное число кластеров) (рис. 2а), ни при *K* = 3 (рис. 2б) получить разделение “боганидской” палии на две формы, какое получили Esin с соавторами (Esin et al., 2024), не удалось. Так, при *K* = 2 одна из выделенных указанными авторами форм (BC-D) включает часть особей BC-L и гибридов между BC-L и малоротой палией (рис. 2а, Приложение 3). При *K* = 3 одна из двух форм

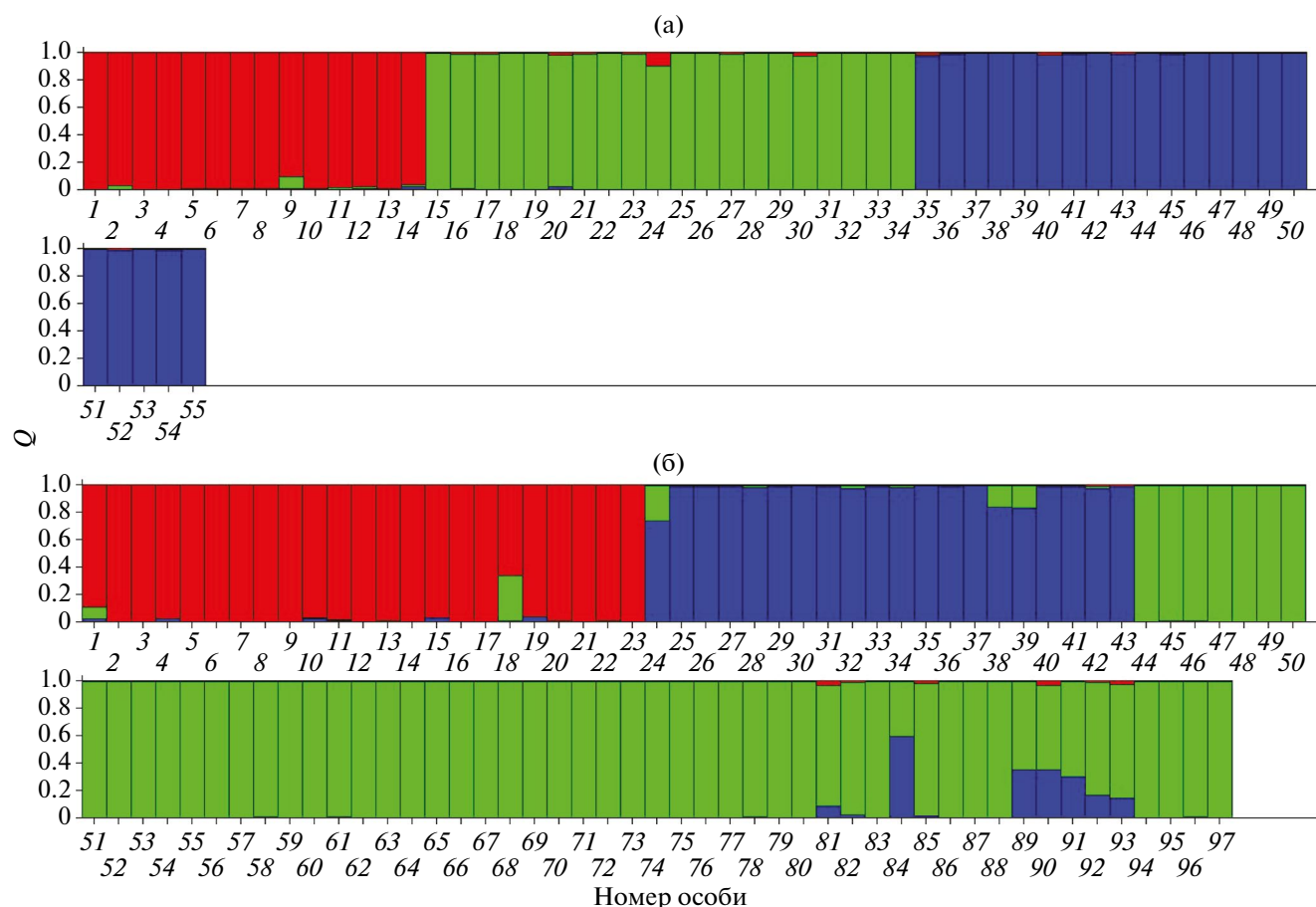


Рис. 1. Гистограммы значений коэффициентов принадлежности особей (Q) к одному из трёх генетических кластеров в выборках разных лет (оптимальное число кластеров равно трём, кластеры показаны разными цветами), построенные в программе STRUCTURE при анализе данных по трём видам гольцов рода *Salvelinus* оз. Эльгыгитын: а – 1996 г., 1–14 – малоротая палия *S. elgyticus*, 15–34 – “боганидская” палия *S. “boganidae”*, 35–55 – длинноперая палия *S. svetovidovi* (Osinov et al., 2015); б – 2020 г., 1–23 – *S. svetovidovi*, 24–43 – *S. elgyticus*, 44–97 – *S. “boganidae”* (Esin et al., 2024). Согласно Есину с соавторами (Esin et al., 2024) “боганидская” палия представлена двумя формами, которые они обозначили как BC-L (44–76) и BC-D (77–97).

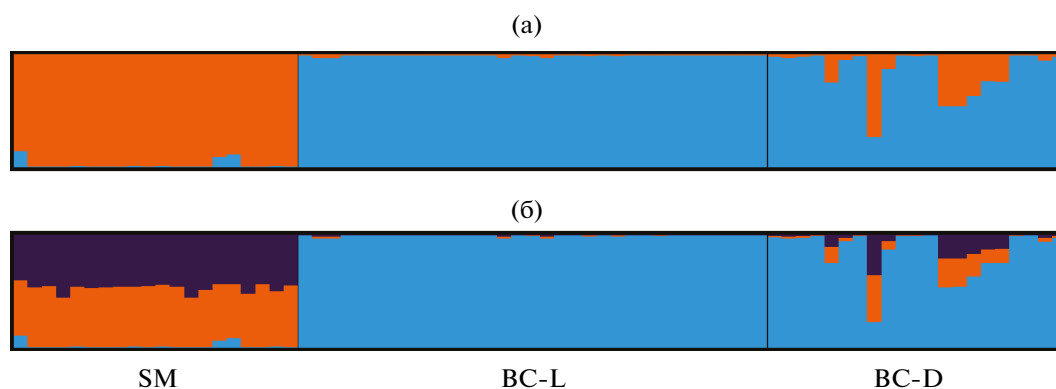


Рис. 2. Гистограммы значений коэффициента Q , построенные в программе CLUMPAK в пакете STRUCTURESELECTOR при анализе данных по малоротой (SM) и “боганидской” (BC) палиям из выборки 2020 г.: а – для оптимального числа кластеров ($K=2$); б – для $K=3$, такое значение было использовано в работе Есина с соавторами (Esin et al., 2024). Показано разделение боганидской палии на две формы (BC-L и BC-D), как это сделали указанные авторы. Значения коэффициента принадлежности Q получены в программе CLUMPP на основании данных по 10 репликам из программы STRUCTURE для каждого значения K .

“боганидской” палии (BC-L) почти не имеет примеси чужих генов, а все особи малоротой палии представлены гибридами (между ней и неизвестным видом). Часть особей формы BC-D, как и при $K=2$, также представлена гибридами между малоротой и “боганидской” (BC-L) палиями, но теперь они несут гены не двух, а сразу трёх видов (рис. 2б, Приложение 3). Подобная генетическая структура для малоротой и “боганидской” палий выглядит маловероятной, что указывает на ошибочность выделения трёх генетических кластеров.

Наличие гибридов между разными видами гольцов оз. Эльгыгытгын подтверждают результаты анализа для разных пар видов в программе NewHybrids. В табл. 3 приведены апостериорные вероятности отнесения особей из выборки 2020 г. (Esin et al., 2024), которые имели примесь чужих генов $>2\%$, к трём видам в программе STRUCTURE и к одному из шести классов в программе NewHybrids. Из данных табл. 3 видно, что доля чужих генов у одних и тех же особей по результатам анализа трёх или только двух видов в программе STRUCTURE может существенно различаться, например, у особей 81BC и 85BC.

Некоторые особи (81BC, 82BC, 85BC), которые согласно данным STRUCTURE имели долю чужих генов от 2–5 до 9–24%, с высокой вероятностью (0.945–0.999) отнесены к “боганидской” палии в программе NewHybrids. Три особи боганидской палии (84BC, 89BC и 90BC), которые по результатам анализа данных по трём или только двум (малоротой и “боганидской” палиям) видам в программе STRUCTURE могли быть отнесены к гибридам F_1 , с высокой апостериорной вероятностью (0.790, 0.978, 0.996) в NewHybrids отнесены к гибридам F_2 . С высокой вероятностью (0.999) к гибридам F_2 отнесены одна особь длиннопёрой палии (18SV) и одна особь малоротой палии (24SM). Анализ данных из работы Осина с соавторами (Osinov et al., 2015) в программе NewHybrids показал, что все особи с высокой апостериорной вероятностью (>0.98) относятся к одному из трёх видов гольцов, т.е. гибридов F_1 и F_2 и беккроссов данная выборка не содержит (данные не приведены). Согласно полученным результатам, уровни гибридизации и интрогрессии генов между тремя видами гольцов оз. Эльгыгытгын в разные годы существенно различаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическая и экологическая дифференциация гольцов оз. Эльгыгытгын

На основании морфологических данных в озере выявлено три вида гольцов (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1990, 1992а, 1992б, 1993). Один вид был идентифицирован как боганидская палия, которая ранее была описана на Таймыре (Берг, 1926), причём авторы отметили, что этот вид также морфологически близок к гольцу Дрягина *S. drjagini* (Берг, 1948) и глубоководной форме (“пучеглазке”) из озёр Таймыра. Второй вид был описан как малоротая палия (Викторовский и др., 1981), а третий вид — длиннопёрая палия — на основании редкого сочетания предковых и продвинутых морфологических признаков был выделен в отдельный род *Salvethymus* (Черешнев, Скопец, 1990). Генетические данные подтвердили, что три вида репродуктивно изолированы между собой, но внесли некоторые уточнения в отношении их происхождения, филогении и таксономии (Osinov et al., 2015). В частности, было показано, что боганидская и малоротая палии являются молодыми видами и оба относятся к филогенетической группе гольца Таранца (Brunner et al., 2001; Радченко, 2005; Осин, Волков, 2020), а это означает, что “боганидская” палия из оз. Эльгыгытгын не тождественна одноимённой форме с Таймыра и они не могут быть объединены в рамках одного вида (*S. boganidae*) (Осин, 2002; Osinov et al., 2015, 2021, 2022). Таким образом, не два, как считалось ранее (Черешнев, Скопец, 1993; Черешнев, 2008), а все три вида гольцов оз. Эльгыгытгын являются эндемиками. Три вида хорошо морфологически, экологически и генетически дифференцированы и их легко идентифицировать.

Интересны новые данные и их интерпретация, приведённые в статье Есина с соавторами (Esin et al., 2024). Авторы использовали для анализа набор маркеров (микросателлиты, фрагмент CR мтДНК длиной 900 пар нуклеотидов (п.н.)), сходный с тем, что был использован ранее (Osinov et al., 2015), но существенно увеличив размеры выборки трёх видов гольцов Эльгыгытгына (97 против 55 экз. ранее), добавив к ним несколько выборок гольца Таранца, взятых из разных локальностей. Авторы поставили перед собой цель: прояснить основные пути колонизации озера предками малоротой и “боганидской” палий, попытаться выявить возможную дифференциацию внутри этих видов, а также пересмотреть

Таблица 3. Апостериорные вероятности принадлежности к чистым видам, гибридам и беккроссам 14 особей трёх видов голцов рода *Salvelinus* оз. Эльгыгытгын (выборка 2020 г.), генотипированных по 11 микросателлитным локусам в программах STRUCTURE и NewHybrids

№ рыбы*	STRUCTURE**				NewHybrids***				
	SV	SM	BC	SM (SV)	BC	F ₁	F ₂	Q _{SM} (Q _{SV})	Q _{BC}
1SV	0.888/ 0.984	0.023/	0.089/0.016	(0.63705)	0	0	0.14515	(0.21780)	0
18SV	0.659/0.705	0.008/	0.333/0.295	(0)	0	0	0.99991	(0.00009)	0
24SM	0.002/	0.741/0.860	0.257/0.140	0.00015	0	0	0.99925	0	0
38SM	0.003/	0.843/0.909	0.154/0.091	0.00085	0	0.00164	0.37449	0.62292	0.00010
39SM	0.003/	0.838/0.886	0.160/0.114	0.00411	0	0	0.67752	0.31836	0
81BC	0.030/	0.088/0.244	0.882/0.756	0	0.99911	0	0.00011	0	0.00077
82BC	0.011/	0.027/0.048	0.962/0.952	0	0.94504	0	0.01366	0	0.04130
84BC	0.003/	0.593/0.740	0.404/0.260	0	0	0.00978	0.79016	0.19131	0.00875
85BC	0.021/	0.018/0.127	0.981/0.873	0	0.99979	0	0	0	0.00020
89BC	0.006/	0.355/0.460	0.639/0.540	0	0.00044	0	0.99631	0.00005	0.00319
90BC	0.033/	0.346/0.454	0.622/0.546	0	0.02087	0	0.97764	0.00004	0.00146
91BC	0.004/	0.302/0.364	0.693/0.636	0	0.00215	0.00222	0.59721	0.00041	0.39802
92BC	0.013/	0.170/0.239	0.817/0.761	0	0.01866	0.00042	0.57633	0.00008	0.40446
93BC	0.025/	0.146/0.244	0.829/0.756	0	0.27475	0	0.66925	0	0.05600

Примечание. * Соответствует приведённому на рис. 16; SV, SM, BC — чистые виды: соответственно длинноперая *S. svetovidovi*, малоротая *S. elgyticus* и “боганидская” *S. “boganiida”* палии; F₁, F₂ — гибриды первого и второго поколения; Q_{SM}, Q_{SV} и Q_{BC} — беккрессы. ** До черты — результаты анализа данных по трём видам (SV + SM + BC), число кластеров (K) равно трём; после черты — по двум (SM + BC и SV + BC), K = 2. *** Результаты анализа данных по двум видам: SM + BC и SV + BC (в скобках). Значения вероятностей < 0.0001 приняты равными нулю, высокие значения (> 0.945) выделены полужирным шрифтом.

исторические, экологические и эволюционные взаимосвязи внутри этого эндемичного комплекса гольцов, который составляет основу ихтиофауны оз. Эльгыгытгын. Авторы пришли к выводу, что три вида репродуктивно изолированы и в настоящее время гибридизация между ними отсутствует. Кроме этого, у “боганидской палии” они выявили две формы, которые, по их мнению, представляют собой хищников, специализированных к питанию на разных глубинах. Две формы возникли ~6000 тыс. лет назад и частично репродуктивно изолированы между собой (Esin et al., 2024). Важно отметить, что две формы “боганидской” палии были идентифицированы сначала по внешним морфологическим признакам в полевых условиях, а потом по результатам генетического анализа. О том, в какой мере результаты двух идентификаций совпали, авторы, к сожалению, не сообщают.

Анализ микросателлитных данных по трём видам из выборок 1996 (Osinov et al., 2015) и 2020 г. (Esin et al., 2024) в программах STRUCTURE и NewHybrids внёс существенные коррективы в сделанные ранее выводы. Данные по обеим выборкам указывают на наличие эпизодической гибридизации между всеми тремя видами, которая наиболее существенна между малоротой и “боганидской” палиями. При этом в выборке 1996 г. только несколько особей трёх видов имели небольшую примесь чужих генов, причём ни одна из них не была идентифицирована как гибрид (F_1 или F_2) или беккросс. Это означает, что небольшая эпизодическая гибридизация между ними имела место в недалёком прошлом.

В выборке 2020 г. часть особей была идентифицирована с высокой апостериорной вероятностью как гибриды F_2 , и часть особей с более низкой вероятностью идентифицирована как беккроссы. Важно отметить то, что все выявленные гибриды F_2 и беккроссы попали в выборку только одной из двух форм “боганидской” палии (BC-D), выделенных Есиным с соавторами (Esin et al., 2024) ранее. Три особи в выборке 2020 г. при анализе в STRUCTURE имели соотношение генов двух видов близкое к 1 : 1, т.е. могли быть идентифицированы как гибриды F_1 , но в программе NewHybrids были идентифицированы как гибриды F_2 . Отметим, что, хотя генетическая дивергенция трёх видов гольцов значительна (1996: $F_{ST} = 0.275–0.467$; 2020: $F_{ST} = 0.239–0.507$), из-за небольшого числа использованных маркеров (10 и 11) отнесение некоторых особей к одному из шести классов в NewHybrids может

быть неточным (Vähä, Primmer, 2006). В любом случае анализ выборок 1996 и 2020 гг. в программах STRUCTURE и NewHybrids подтвердил наличие только трёх генетических кластеров, которые соответствуют трём видам гольцов оз. Эльгыгытгын, а также эпизодическую гибридизацию между ними.

Из анализа микросателлитных данных выборок 1996 и 2020 гг. следуют два важных вывода: 1) выделение у “боганидской” палии двух репродуктивно изолированных форм (Esin et al., 2024) ошибочно, так как основу формы BC-D составляют гибриды между “боганидской” палией (BC-L, т.е. чистой формой) и малоротой палией; 2) гибридизация между всеми тремя видами продолжается минимум в течение последних 50 лет, в первую очередь, между малоротой и “боганидской” палиями.

Согласно данным Есина с соавторами (Esin et al., 2024), выборки молоди “боганидской” палии из двух притоков Эльгыгытгына принадлежат форме BC-L. Это значит, что эти выборки не содержат гибридов, и ещё раз подтверждает то, что интенсивность гибридизации между видами в разные годы может существенно меняться. Влияет ли на этот процесс потепление в Арктике, пока неясно. Известно (Черешнев, Скопец, 1993), что ледниковый покров на озере тает не каждый год, таким образом, условия на мелководных нерестилищах малоротой и “боганидской” палий могут различаться по годам, и с этим, возможно, связана интенсивность гибридизации между ними.

Важно отметить, что, хотя данные по микросателлитам указывают на присутствие гибридов F_2 и беккроссов, у трёх видов не выявлено общих гаплотипов мтДНК (Brunner et al., 2001; Радченко, 2005; Osinov et al., 2015; Esin et al., 2024). Это указывает на отсутствие или, если учесть объёмы взятых выборок, на низкий уровень интрогрессии мтДНК между видами, что довольно необычно при гибридизации гольцов (Osinov et al., 2021, 2022). Можно предположить, что существуют некоторые ограничения на интрогрессию мтДНК между этими видами гольцов, которая, например через митохондриально-ядерную несовместимость, может быть интегрирована в механизмы репродуктивной изоляции между ними (Bolnick et al., 2008; Burton, Barreto, 2012; Brandvain et al., 2014).

При описании двух форм “боганидской” палии было отмечено, что показатели гене-

тической изменчивости у ВС-D выше, чем у ВС-L (Esin et al., 2024). При этом авторы объяснили это тем, что форма ВС-L прошла через “бутылочное горлышко” в историческом прошлом, а ВС-D соответственно имеет исходный уровень изменчивости у этого вида. Исходя из полученных данных, следует, что более высокий уровень изменчивости у формы ВС-D не является исходным (предковым) для этой формы, а отражает присутствие у части особей чужих генов, полученных от малоротой палии в результате интрогрессивной гибридизации. Если сравнивать уровни изменчивости у всех трёх видов гольцов оз. Эльгыгытгын, то самые низкие значения выявлены у “боганидской” палии, и этот вид действительно прошёл через “бутылочное горлышко” в историческом прошлом, а часть изменчивости потерял в результате перелома в 1970–1980-х гг. (Osinov et al., 2015). Можно предположить, что историческое “бутылочное горлышко” было связано с тем, что “боганидская” палия, которая скорее всего последней вошла в бассейн оз. Эльгыгытгын, в поисках своей экологической ниши и нерестилищ неизбежно вступила в генетический контакт (гибридизацию) с двумя другими видами и долгое время имела низкий эффективный размер популяции. В результате эта форма заняла свою экологическую нишу в роли хищника в этом сообществе гольцов, жертвами которого стали виды, вселившиеся в озеро раньше, т.е. длиннопёрая и малоротая палии. Другим следствием вторичного контакта и гибридизации трёх видов стало укрепление механизмов репродуктивной изоляции между ними.

Согласно данным Черешнева и Скопца (1992а, 1992б, 1993), дифференциация “боганидской” палии на две трофические группы связана с тем, что при достижении рыбами определённых размеров и переходе на хищничество основной жертвой для одной группы (медленнорастущие особи) становится малоротая палия, тогда как для другой (быстрорастущие особи) — длиннопёрая. Авторы предполагают, что это чисто экологическая дифференциация в рамках единой популяции и она, скорее всего, регулируется численностью видов-жертв. Esin с соавторами (Esin et al., 2024) также выделили две формы “боганидской” палии (ВС-D и ВС-L), происхождение которых связано со специализацией питания хищника на разных глубинах. Предполагается, что две формы репродуктивно частично изолированы и они вряд ли тождественны двум формам, выделенным ранее Черешневым и Скопцом

(1992а). Полученные в настоящем исследовании данные отвергают наличие двух форм “боганидской” палии в том объёме, как это предложили Esin с соавторами (Esin et al., 2024). Полностью проверить гипотезу Черешнева и Скопца (1992а, 1993) нельзя, так как нет информации о типе питания особей “боганидской” палии, вошедших в выборку 1996 г., однако генетических данных о наличии в этой выборке “боганидской” палии двух репродуктивно изолированных форм нет.

Известно, что гибридизация и интрогрессия генов могут иметь как негативные (вплоть до гибели одного из участвующих в гибридизации таксонов), так и позитивные последствия, включая случаи адаптивной радиации или гомоплоидного гибридного видообразования (Abbott et al., 2013; Schumer et al., 2014; Feliner et al., 2017). В связи с продолжающейся гибридизацией между разными видами гольцов оз. Эльгыгытгын, в основном между малоротой и “боганидской” палиями, возможны сценарии, которые могут иметь эволюционные последствия. По данным Esina с соавторами (Esin et al., 2024), особи формы ВС-D “боганидской” палии нерестятся в озере на участках ближе к склону, а нерест ВС-L приурочен к устьевым участкам притоков, впадающих в озеро. Если выявленные предпочтения по местам обитания, питания и нереста двух форм “боганидской” палии близки к реальным, необходимо тестировать ещё одну гипотезу. Как было показано в настоящей работе, часть особей формы ВС-D представлена гибридами F_2 и беккроссами между “боганидской” и малоротой палиями, т.е. речь идёт о том, что гибридные особи, имеющие трансгрессивные фенотипы, возможно, осваивают новую экологическую нишу. Если гибридизация между малоротой и “боганидской” палиями станет более регулярной и масштабной, не исключено появление новой гибридной формы со своей экологической нишей. В настоящее время гибридное видообразование для гольцов оз. Эльгыгытгын кажется маловероятным. Возможность того, что в результате более широкой гибридизации между малоротой и “боганидской” палиями, например в результате изменения климата, два вида образуют гибридный рой, как это показано для сигов (Vonlanthen et al., 2012), пока также выглядит маловероятной. Учитывая, что интрогрессивная гибридизация имела важное значение в эволюции гольцов рода *Salvelinus* (Osinov et al., 2021, 2022), необходим мониторинг процессов, происходящих в оз. Эльгыгытгын.

Сценарии колонизации оз. Эльгыгытгын предковыми формами малоротой и “боганидской” палий

С момента описания первых двух видов гольцов в оз. Эльгыгытгын было подчёркнуто, что для понимания того, как заселялось озеро, необходимы геологические данные о направлении стока озера и его связях с другими речными бассейнами в прошлом (Викторовский и др., 1981). Существует несколько гипотез по поводу заселения оз. Эльгыгытгын гольцами. Например, когда было известно только о двух видах, было выдвинуто предположение о том, что первой в озеро вселилась малоротая палия, а уже позже (или одновременно с ней) — “боганидская” (Викторовский и др., 1981). Согласно предположению Черешнева и Скопца (1992а, 1993), заселение озера предком длиннопёрой палии произошло в плиоцене, а малоротой и затем “боганидской” палиями — в плейстоцене. Предполагалось, что в периоды таяния ледников в плейстоцене, когда уровень воды в озере значительно поднимался и сток из него осуществлялся в бассейны рек Чаунской губы или р. Колыма, из них и могли проникнуть предки двух последних видов в Эльгыгытгын (Черешнев, Скопец, 1992а).

Данные рестрикционного анализа фрагмента мтДНК длиной 2162 п.н. показали, что у “боганидской” палии фиксирован гаплотип, выявленный также у гольца Таранца из озёр Чукотки, а у малоротой палии фиксирован другой гаплотип, выявленный в популяциях гольца из верховья Колымы (Радченко, 2005). Из этих данных следовало, что заселение озера предками малоротой и “боганидской” палий осуществлялось из бассейна Колымы и озёр Чукотки, т.е. предположительно из двух ледниковых рефугиумов (Osinov et al., 2015). Также, учитывая данные по заражённости гольцов паразитами (например, *Eubothrium salvelini*), указанные авторы высказали предположение, что заселение “боганидской” палии с Чукотки шло через бассейн р. Анадырь. Результаты секвенирования фрагмента мтДНК длиной 2162 п.н. показали, что данные рестрикционного анализа в ряде случаев не соответствуют данным по нуклеотидным последовательностям, но тем не менее и те и другие указывают на аллопатрическое происхождение малоротой и “боганидской” палий Эльгыгытгына и на две инвазии в оз. Эльгыгытгын (Осинов, Волков, 2020). Известно, что уровень озера 10–20 тыс. лет назад был ниже современного на 9–10 м (Федоров и др., 2008) и мелководные участки

озера вместе с современными нерестилищами малоротой и “боганидской” палий были осушены. На этом основании было высказано предположение о том, что предки обоих видов вошли в озеро уже в послеледниковое время после повышения его уровня (Osinov et al., 2015).

Есин с соавторами (Esin et al., 2024) для проверки разных сценариев заселения оз. Эльгыгытгын предками малоротой и “боганидской” палий использовали в анализе выборки гольца Таранца из оз. Гытгил (бассейн р. Паляваам, Чукотка), оз. Илирней (бассейн нижней Колымы) и оз. Баранье (бассейн р. Анадырь). Авторы тестировали разные сценарии заселения озера предками малоротой и “боганидской” палий с использованием метода приближённого байесовского вычисления (ABC) в программе DYABC (Cornuet et al., 2014). Единственный вариант, который имел относительно высокую апостериорную вероятность (0.742), предполагает, что заселение оз. Эльгыгытгын проходило двумя волнами (отдельно для предка малоротой и предка “боганидской” палий) с севера из бассейна палео-Паляваама (оз. Гытгил). По мнению авторов, это отвергает гипотезу Черешнева с соавторами (2002) о заселении озера предками малоротой и “боганидской” палий из бассейнов соответственно Колымы и Анадыря. Отметим, что Черешнев с соавторами подобную гипотезу в отношении происхождения двух этих видов гольцов не предлагали, более того, они предполагали, что вселение предков гольцов в оз. Эльгыгытгын шло из Колымы или Полярного бассейна (Черешнев, Скопец, 1992а, 1993), но не через бассейн Анадыря. Гипотеза вселения в озеро предков двух видов гольцов из бассейнов Колымы и Анадыря косвенно вытекала из результатов анализа мтДНК и некоторых геологических данных (Радченко, 2005; Osinov et al., 2015).

При формировании набора разных сценариев заселения оз. Эльгыгытгын предковыми формами малоротой и “боганидской” палий в DYABC авторы (Esin et al., 2024) фактически исходили из двух важных допущений: 1) все популяции, включённые в анализ, имеют независимое происхождение, не вступали во вторичный контакт и не несут следов интрогрессивной гибридизации; 2) различия между популяциями разных речных бассейнов должны быть выше, чем между популяциями внутри этих бассейнов. В этом случае, используя для анализа единич-

ные выборки из популяций отдельных речных бассейнов, можно адекватно оценить различия между ними.

В какой мере эти допущения отвечают реальным данным? Возьмём, к примеру, популяции гольца из бассейна Колымы. Согласно имеющимся результатам, в верховых участках обитает голец, имеющий гаплотипы мтДНК группы Arctic (Радченко, 2005; Осинов и др., 2018), тогда как в среднем течении реки обитает голец с гаплотипами группы Bering, которые он получил в результате захвата мтДНК северной формы мальмы *S. malma malma* в послеледниковое время (Osinov et al., 2017; Осинов и др., 2018). У 10 экз. гольца оз. Илирней (бассейн нижней Колымы) Есин с соавторами (Esin et al., 2024) выявили только один гаплотип группы Arctic. Другие авторы (Bondar et al., 2024) у четырёх рыб из этого озера выявили два гаплотипа группы Bering и один из группы Arctic, а у гольца из оз. Малое Морское в низовье р. Большая Чукочья они выявили только гаплотипы группы Bering. Исходя из этих данных, можно предположить, что в данном регионе, включая оз. Илирней, могут совместно обитать голец Таранца и северная мальма или две–три формы гольца Таранца, который прошёл через интрогрессивную гибридизацию с северной формой мальмы. Эти выводы подтверждают генетические данные, полученные ранее (Osinov et al., 2017; Осинов и др., 2018) по озёрным популяциям гольца Колымы и сделанные на их основе предположения. Таким образом, из имеющихся сведений следует, что в бассейне Колымы присутствуют популяции гольца, генетические различия между которыми могут быть значительны, причём не исключено, что заселение этого бассейна могло проходить в разное время и из разных источников.

Скорее всего, именно из-за присутствия у гольца оз. Илирней доли генов северной формы мальмы самые высокие значения дистанций Нея, рассчитанные по микросателлитным локусам, выявлены именно между этой и другими популяциями гольца, включая “боганидскую” и малоротую палий (Esin et al., 2024). Из этого можно сделать два предположения. 1) Если в оз. Эльгыгытгын было вселение предка малоротой палии из бассейна Колымы, то это произошло до того момента, как в ходе послеледниковой экспансии в этот бассейн вошла северная форма мальмы и вступила во вторичный контакт с местными популяциями гольца (Осинов и др., 2020). 2) Если принять во внимание данные

по гольцам из озёр Илирней и Малое Морское, то наиболее вероятно, что именно в этом регионе в результате вторичного контакта и интрогрессивной гибридизации произошёл захват гольцом мтДНК северной формы мальмы. Кроме этого, имеющиеся данные также свидетельствуют об интрогрессивной гибридизации между малоротой и “боганидской” палиями в историческом прошлом и в настоящее время (Osinov et al., 2015, 2021, 2022; наша работа). Таким образом, допущения авторов, которые они приняли при создании разных сценариев колонизации Эльгыгытгына, как и сам набор сценариев, далеки от реальных.

Полученный с применением ABC-анализа наиболее вероятный сценарий заселения оз. Эльгыгытгын, скорее всего, лишь один из возможных, среди которых и вселение предка малоротой палии из бассейна Колымы. Полученные авторами данные (Esin et al., 2024), возможно, правильно указывают на то, что заселение Эльгыгытгына предковой формой “боганидской” палии шло не через бассейн Анадыря, как предполагалось ранее (Osinov et al., 2015), а в оз. Баранье обитает голец Таранца, а не “боганидская” палия, как это считали Черешнев с соавторами (Черешнев, Скопец, 1993; Черешнев и др., 2002).

Как уже было отмечено, многие ихтиологи, в частности Викторский с соавторами (1981), Черешнев и Скопец (1992a), считали, что боганидская палия и глубоководная форма гольца (“пучеглазка”) из озёр Таймыра филогенетически близки “боганидской” палии из Эльгыгытгына. Данные по 17 микросателлитным локусам и фрагменту CR мтДНК это предположение опровергли (Osinov et al., 2022). Тем не менее, некоторые авторы (Bondar et al., 2024), ссылаясь на свои данные по семи микросателлитным локусам и выборке из четырёх особей “пучеглазки” из оз. Лама (Таймыр), утверждают, что эта форма имеет ядерный геном гольца Таранца с Чукотки. Кроме этого они, ссылаясь на работу Алексеева с соавторами (Alekseyev et al., 2009), утверждают, что западная граница распространения арктической группы (неясно, самого гольца Таранца или только гаплотипов группы Arctic) ограничена р. Хатанга. Это утверждение выглядит странным, так как ни в этой статье, ни в других, включая последние (Гордеева и др., 2021; Osinov et al., 2021), нет данных, которые указывали бы на присутствие гольца Таранца или гаплотипов мтДНК группы Arctic западнее р. Колыма. Известно, что к интерпретации

результатов анализа микросателлитных данных в программе STRUCTURE надо подходить осторожно, особенно при анализе небольшого числа маркеров и несбалансированных по объёму выборок (Puechmaille, 2016; Meirmans, 2019). Это касается и данных, полученных Бондарь с соавторами (Bondar et al., 2024) в программе STRUCTURE, причём не только в отношении “пучеглазки” из оз. Лама.

Таксономия и проблема охраны гольцов оз. Эльгыгытгын

Благодаря огромным усилиям дальневосточных учёных (Белый, Черешнев, 1993) по сохранению уникального природного феномена, древнего оз. Эльгыгытгын и его биоты, этой территории в 2014 г. был присвоен статус регионального заказника — Государственный природный заказник “Озеро Эльгыгытгын”. Все три вида гольцов включены в Красную книгу Севера Дальнего Востока России (Черешнев, 2008), а длиннопёрая и малоротая палии внесены в последнее издание Красной книги Российской Федерации (Алексеев, Скопец, 2021a, 2021b). Если учитывать, что все три вида гольцов Эльгыгытгына являются его эндемиками, есть основания для рассмотрения вопроса о внесении парабоганидской палии (см. ниже) в Красную книгу РФ. Официальный промысел гольцов на озере в последние годы не проводят, и ситуация с гольцами в настоящее время выглядит благополучной.

Все три вида гольцов оз. Эльгыгытгын морфологически и генетически чётко дифференцированы и легко поддаются идентификации по внешним морфологическим признакам на месте поимки, чего не скажешь, например, в отношении многих форм гольцов из озёр Таймыра (Савваитова, 1989; Osinov et al., 2022; Pavlov, Osinov, 2023). Это касается и тех форм, например гольца Дрягина и боганидской палии, которые описаны в ранге видов (Берг, 1948). Как отмечал ранее Бенке (Behnke, 1972, 1980), который одним из первых попытался дать филогенетическую интерпретацию существующего огромного разнообразия форм арктического гольца (*S. alpinus* complex), появление значительной части форм связано с событиями последних ледниковых периодов. Действительно, происхождение разных форм и видов гольцов с Таймыра связано с событиями последнего ледникового и послеледникового периодов, проходившими перестройками озёрно-речной системы этого региона и вторичным контак-

том представителей атлантической (*S. alpinus alpinus*, гаплогруппа Atlantic) и сибирской (*S. alpinus erythrinus*, гаплогруппа Siberia) филогенетических групп гольца (Osinov et al., 2015, 2022). Аналогично и происхождение малоротой и “боганидской” палий из Эльгыгытгына также связано с подобными событиями, которые происходили на Чукотке, где во вторичный контакт пришли две ледниковые линии гольца Таранца (Osinov et al., 2015; Осинов, Волков, 2020; Esin et al., 2024).

Как уже неоднократно подчёркивалось, боганидская палия с Таймыра и “боганидская” палия из оз. Эльгыгытгын относятся к разным филогенетическим группам арктического гольца, они не имеют ближайшего общего предка и не могут быть объединены в рамках одного вида *S. boganidae* (Осинов, 2002; Радченко, 2005; Osinov et al., 2015, 2021, 2022). Этот вывод основан на результатах анализа разных маркеров ядерной и митохондриальной ДНК. Из чего следует, что морфологическое сходство между боганидской палией с Таймыра и “боганидской” палией из Эльгыгытгына является примером параллельной изменчивости. Тем не менее, во всех определителях (Черешнев и др., 2002; Атлас ..., 2003; Богуцкая, Насека, 2004; Черешнев, 2008) эти две формы объединены в один вид (*S. boganidae*) и это видовое название для “боганидской” палии оз. Эльгыгытгын используют большинство авторов. Необходимо ещё раз подчеркнуть, что определение одной формы гольца из оз. Эльгыгытгын как “боганидской” палии (Викторовский и др., 1981) представляет собой пример ошибочной идентификации таксона и, согласно правилам “Международного кодекса зоологической номенклатуры” (2004), не может использоваться в качестве пригодного названия для этого таксона. Для “боганидской” палии из оз. Эльгыгытгын предлагается новое видовое название — *S. paraboganidae* sp. nova. Ареалы двух видов чётко разобщены, хотя нужно подчеркнуть, что объём и ареал *S. boganidae* пока точно не определены (Приложение 4). Ниже приведено краткое описание вида.

Salvelinus paraboganidae Osinov, 2026 sp. nova — парабоганидская палия

Морфологическое описание и особенности биологии (использованы следующие обозначения признаков: *D*, *A*, *P*, *V* — число лучей соответственно в спинном, анальном, грудных и брюшных плавниках; в скобках приведены средние значения признаков).

D III–V 8–12 (9.4), *A* III–V 7–9 (8.1), *P* I 12–14 (12.9), *V* II 8–9 (8.1), жаберных лучей 10–13 (11.4), общее число жаберных тычинок 25–31 (27.5), пилорических придатков 40–69 (51.2). Жаберные тычинки и пилорические придатки короткие, массивные. Общее число позвонков 62–67 (64.6), прободённых чешуй в боковой линии 117–134 (126). Рыло относительно длинное, рот большой; голова крупная, уплощённая; тело вальковатое, хвостовой стебель низкий. Выступ на конце нижней челюсти и выемка на верхней заметны лишь у крупных нерестующих самцов. Верхняя челюсть нависает над нижней у небольших рыб, у крупных челюсти равной длины. Верхнечелюстная кость массивная, изогнута выпуклостью кверху, заходит за задний край глаза при длине рыб по Смитту больше 370–390 мм. Хвостовой плавник сильно выемчатый с заострёнными или закруглёнными лопастями. Зубы мощные на челюстях, язычной, нёбной костях и головке сошника. Голова сверху и туловище тёмно-серые, брюхо белое. Пятен на боках тела мало. Обычно пятна розовые, реже белые, округлой или неправильной формы, величиной со зрачок, глаз и больше глаза. По краю лучей хвостового плавника широкая коричневая кайма. Нерест растянут — начинается в период открытой воды и заканчивается уже подо льдом. По-видимому, гнёзд не строит и икру не закапывает. Созревает в 10–16 лет, нерест не ежегодный. В популяции присутствуют резко различающиеся скоростью роста и характером питания две группы рыб — быстрорастущие, поедающие преимущественно длиннопёрую палию, и медленно растущие, питающиеся в основном малоротой палией (Черешнев, Скопец, 1992б, 1993). Наличие у парабоганидской палии двух репродуктивно изолированных форм (Esin et al., 2024) не подтверждено (наша работа).

Статус и распространение. Эндемичный вид оз. Эльгыгитгын. Предполагаемое обитание в озёрах Пенное и Баранье в бассейне р. Анадырь (Черешнев, Скопец, 1993) генетическими данными (данные по оз. Баранье) не подтверждено (Esin et al., 2024).

Филогенетическое положение. Парабоганидская палия, как и близкий ему вид — малоротая палия из оз. Эльгыгитгын, принадлежит к филогенетической группе гольца Таранца (гаплогруппа Arctic), тогда как боганидская палия *S. boganidae* с Таймыра, к которой парабоганидскую палию ранее относили (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец,

1992а, 1993; Черешнев, 2008), принадлежит филогенетической супергруппе арктического гольца Евразии (Brunner et al., 2001). Согласно генетическим данным, популяции боганидской палии несут признаки гибридизации между представителями атлантической (гаплогруппа Atlantic) и сибирской (гаплогруппа Siberia) филогенетических групп арктического гольца (Osinov et al., 2015, 2021, 2022). Образование малоротой и парабоганидской палий связано с событиями последнего ледникового периода и произошло в интервале от 70000 до 6000 лет назад (Osinov et al., 2015; Осинов, Волков, 2020; Esin et al., 2024). В настоящее время между парабоганидской и малоротой палиями отмечена эпизодическая гибридизация с ограниченной интрогрессией генов.

Более подробная информация о биологии этого вида приведена в работах Черешнева с соавторами (Черешнев, Скопец, 1992а, 1992б, 1993; Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.7868/S3034514626040053>

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в рамках государственного задания Московского государственного университета. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использованы результаты анализа опубликованных собственных и литературных данных. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.С., Скопец М.Б. 2021а. Длиннопёрая палия Световидова // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ Экология. С. 353–354.

- Алексеев С.С., Скопец М.Б. 2021б. Малоротая паляя // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ Экология. С. 351–352.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Белый В.Ф., Черешнев И.А. 1993. Проблема сохранения природы впадины озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 212–222.
- Берг Л.С. 1926. Рыбы бассейна Хатанги // Материалы Комиссии по изучению Якутской Автономной Советской Социалистической Республики. Вып. 2. Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–22.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 67–78.
- Гордеева Н.В., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. и др. 2021. Новые данные о распространении трёх филогенетических линий арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в областях их контакта на севере Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 545–552.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221050076>
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2004. М.: Т-во науч. изд. КМК, 223 с.
- Осинов А.Г. 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Осинов А.Г., Волков А.А. 2020. Происхождение двух видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озера Эльгыгытгын: данные по *ATPase6–NADH4L*-участку митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 452–459.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220040165>
- Осинов А.Г., Лебедев В.С. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii: основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 738–765.
- 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>
- Радченко О.А. 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 153 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Федоров Г.Б., Швамборн Г., Большианов Д.Ю. 2008. Колебания уровня озера Эльгыгытгын в позднечетвертичное время // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Вып. 1. С. 73–78.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1990. *Salvelthymus svetovidovi* gen. et sp. nova — новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 201–213.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1992а. Гольцовые рыбы (Salmonidae, Salvelini) озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) I. Морфология и эволюция // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Т. 304. С. 239–254.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1992б. Гольцовые рыбы (Salmonidae, Salvelini) озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) II. Особенности биологии // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Т. 304. С. 255–276.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1993. Биология гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 105–127.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. № 2. P. 368–392.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // Genetics. V. 160. № 3. P. 1217–1229.
<https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1217>
- Behnke R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. № 6. P. 639–671.
<https://doi.org/10.1139/f72-112>
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 441–481.
- Bolnick D.I., Turelli M., López-Fernández H. et al. 2008. Accelerated mitochondrial evolution and “Darwin’s

- corollary”: asymmetric viability of reciprocal F_1 hybrids in centrarchid fishes // *Genetics*. V. 178. № 2. P. 1037–1048. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.081364>
- Bondar E.I., Oleinik A.G., Kukhlevsky A.D. et al. 2024. Multiple secondary contacts and historic hybridization between glacial lineages of charr (*Salvelinus*, Salmonidae) in northeastern Asia // *Ecol. Freshw. Fish*. V. 33. № 4. Article e12788. <https://doi.org/10.1111/eff.12788>
- Brandvain Y., Pauly G.B., May M.R., Turelli M. 2014. Explaining Darwin’s corollary to Haldane’s Rule: the role of mitonuclear interactions in asymmetric postzygotic isolation among toads // *Genetics*. V. 197. № 2. P. 743–747. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.161133>
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. V. 55. № 3. P. 573–586. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0573:HPOACS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0573:HPOACS]2.0.CO;2)
- Burton R., Barreto F.S. 2012. A disproportionate role for mtDNA in Dobzhansky–Muller incompatibilities? // *Mol. Ecol.* V. 21. № 20. P. 4942–4957. <https://doi.org/10.1111/mec.12006>
- Cornuet J.-M., Pudlo P., Veyssier J. et al. 2014. DIYABC v2.0: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism, DNA sequence and microsatellite data // *Bioinformatics*. V. 30. № 8. P. 1187–1189. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt763>
- 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 11/2025).
- Esin E.V., Shkil F.N., Zlenko D.V. et al. 2024. Quaternary history and radiation of *Salvelinus* fish in the ancient Arctic Lake El’gygytyn // *Hydrobiologia*. V. 85. № 10. P. 2389–2404. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05464-4>
- 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>
- Feliner G.N., Álvarez I., Fuertes-Aguilar J. et al. 2017. Is homoploid hybrid speciation that rare? An empiricist’s view // *Heredity*. V. 118. № 6. P. 513–516. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.7>
- Gilbert K.J., Andrew R.L., Bock D.G. et al. 2012. Recommendations for utilizing and reporting population genetic analyses: the reproducibility of genetic clustering using the program STRUCTURE // *Mol. Ecol.* V. 21. № 20. P. 4925–4930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05754.x>
- Jakobsson M., Rosenberg N.A. 2007. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure // *Bioinformatics*. V. 23. № 14. P. 1801–1806. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm233>
- Janes J.K., Miller J.M., Dupuis J.R. et al. 2017. The $K=2$ conundrum // *Mol. Ecol.* V. 26. № 14. P. 3594–3602. <https://doi.org/10.1111/mec.14187>
- 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>
- Lecaudey L.A., Schlieven U.K., Osinov A.G. et al. 2018. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 124. P. 82–99. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022>
- Li Y.-L., Liu J.-X. 2018. STRUCTURESELECTOR: a web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // *Mol. Ecol. Resour.* V. 18. № 1. P. 176–177. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12719>
- Meirmans P.G. 2019. Subsampling reveals that unbalanced sampling affects STRUCTURE results in a multi-species dataset // *Heredity*. V. 122. № 3. P. 276–287. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0124-8>
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El’gygytyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 116. № 1. P. 63–85. <https://doi.org/10.1111/bij.12559>
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al. 2017. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen’ (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // *Polar Biol.* V. 40. № 4. P. 777–786. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4>
- Osinov A.G., Volkov A.A., Mugue N.S. 2021. Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae): hybridization, phylogeny and evolution // *Hydrobiologia*. V. 848. № 3. P. 705–726. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04478-6>
- Osinov A.G., Volkov A.A., Pavlov D.A. 2022. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasinskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? // *Hydrobiologia*. V. 849. № 11. P. 2521–2547. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04869-x>
- Pavlov D.A., Osinov A.G. 2023. Differentiation of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex in lakes Lama and

Kapchuk (Taimyr) based on genetic analysis, external morphology, and otolith shape // *J. Ichthyol.* V. 63. № 1. P. 22–40.

<https://doi.org/10.1134/S0032945223010101>

Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure from multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. № 2. P. 945–959.

<https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>

Puechmaile S.J. 2016. The program STRUCTURE does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem // *Mol. Ecol. Resour.* V. 16. № 3. P. 608–627.

<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12512>

Rousset F. 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation 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>

Schumer M., Rosenthal G.G., Andolfatto P. 2014. How common is homoploid hybrid speciation? // *Evolution*. V. 68. № 6. P. 1553–1560.

<https://doi.org/10.1111/evo.12399>

Vähä J.-P., Primmer C.R. 2006. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci // *Mol. Ecol.* V. 15. № 1. P. 63–72.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02773.x>

Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A.G. et al. 2012. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // *Nature*. V. 482. № 7385. P. 357–363.

<https://doi.org/10.1038/nature10824>

ECOLOGICAL AND GENETIC DIFFERENTIATION AND EPISODIC HYBRIDIZATION AMONG ENDEMIC CHARR SPECIES (*SALVELINUS*, SALMONIDAE) FROM ANCIENT LAKE EL'GYGYTGYN, CHUKOTKA: AVAILABLE GENETIC EVIDENCE AND ITS INTERPRETATION

A. G. Osinov^{1, *}

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: a-osinov@yandex.ru

The three endemic charr species inhabiting Lake El'gygytgyn are clearly differentiated ecologically, morphologically, and genetically. These species have generally been regarded as strictly reproductively isolated, with no ongoing hybridization and or gene introgression among them. Analysis of original and previously published genetic data demonstrates that episodic hybridization occurs among all three species and that its intensity varies over time. The recognition of two reproductively isolated forms within the “Boganida” charr, *S. “boganidae,”* is erroneous and partly reflects the presence of F₂ hybrids and backcrosses between the small-mouth charr *S. elgyticus* and the “Boganida” charr in the analyzed samples. Because the Boganida char *S. boganidae* from Taimyr Peninsula is not conspecific with the “Boganida” charr from Lake El'gygytgyn, the name *S. paraboganidae* sp. nova is proposed for the latter taxon. The colonization history of the lake by the ancestral forms of the small-mouth and paraboganid charrs remains unresolved.

Keywords: microsatellites, colonization, species identification, taxonomy, *Salvelinus svetovidovi*, *Salvelinus elgyticus*, *Salvelinus paraboganidae* sp. nova, Lake El'gygytgyn.

УДК 597.553.2.575.21.574.24/.32/.34

МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ВИДА КРАСНОЙ КНИГИ РОССИИ — МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* (SALMONIDAE) — В РЕКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ. 2. ДОЛГОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2026 г. К. В. Кузищин^{1, 2, *}, М. А. Груздева¹, А. В. Семенова^{1, 3}, Д. С. Павлов^{1, 2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

³Институт общей генетики РАН — ИОГен РАН, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 27.08.2025 г.

После доработки 29.11.2025 г.

Принята к публикации 15.12.2025 г.

Представлены результаты исследования изменений структуры популяций микижи *Parasalmo mykiss* трёх рек Северо-Западной Камчатки с 1970-го по 2024-й гг. На основе архивных и собственных данных выявлены перманентные и синхронные преобразования биологических параметров, усилившиеся в последние годы. В 1970 и 1971 гг. воспроизводство популяций обеспечивалось за счёт типично проходных рыб, в конце XX и в XXI вв. резко возросла доля рыб, ассоциированных с пресными и солоноватыми водами эстуариев рек. Увеличились длительность пресноводного и морского периодов жизни, возраст полового созревания и продолжительность жизни. Резко поменялся характер повторности нереста — в настоящее время главную роль в воспроизводстве популяций играют многократно нерестующие самцы и самки. Временные изменения характеризуются сложной формой, и можно говорить о нескольких периодах квазистационарного состояния, длящихся ~5 лет и более (1995–1998, 2000–2007, 2015–2024). В то же время выделяется один сальтационный переход — с 1970 и 1971 гг. по 1995 г. За 25 лет произошли коренные изменения стратегии существования популяций камчатской микижи. Так, в начале 1970-х гг. три популяции микижи были представлены короткоцикловыми, ранозревающими, преимущественно однократно нерестящимися в относительно молодом возрасте особями. Начиная с 1995 г. все три популяции микижи состоят из длинноцикловых, поздозревающих, многократно размножающихся рыб. Всего вероятнее, причиной столь существенных изменений в структуре популяций микижи Камчатки является адаптивный ответ на масштабные климатические сдвиги в Северной Пацифике, имевшие место в конце 70-х, начале 90-х гг. XX в. и в 2014–2016 гг.

Ключевые слова: камчатская микижа, природные популяции, межгодовая изменчивость, миграционный полиморфизм, жизненная стратегия, возраст, рост, повторность нереста.

DOI: 10.7868/S3034514626040061

Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) имеет ареал на азиатском побережье Тихого океана, ограниченный преимущественно водоёмами п-ова Камчатка. Её проходная форма — камчатская сёмга — была внесена в Красную книгу Российской Федерации в 1983 г. (Соколов, 1983) как превентивная мера задолго до возникновения угроз её существованию. Позднее в результате антропогенного воздействия начали ухудшаться условия существования микижи

и сокращаться численности отдельных популяций, что подтвердило правильность принятого решения и послужило веским основанием того, чтобы этот вид оставался и в последующих изданиях Красной книги России, включая последнее (Кузищин, 2021; Павлов, Кузищин, 2021). Благодаря особо охраняемому статусу, во многих реках Камчатского п-ова, в отличие от водоёмов Северной Америки, микижа сохранилась в относительно благополучном состоянии, особенно

в тех речных системах, которые не испытывали антропогенную трансформацию (Павлов и др., 2007, 2016). По этой причине в настоящее время в Северной Пацифике только на Камчатке микижа сохранила своё природное фенетическое и генетическое разнообразие, тем самым она имеет исключительно важное значение как природный эталон вида в целом (Павлов и др., 2001, 2007, 2009, 2016). Тем не менее, несмотря на предпринимаемые меры охраны, угрозы для природного разнообразия и даже самого существования микижи на Камчатке нарастают, особенно в XXI в., в котором активно хозяйственно осваиваются территории полуострова.

Складывающаяся ситуация требует объективной оценки современного состояния камчатской микижи, как отдельных популяций, так и вида в целом, разработки актуальных предложений для оптимизации и повышения эффективности природоохранных мероприятий. Одним из подходов для понимания процессов, протекающих на популяционном уровне, является оценка краткосрочных и долгосрочных изменений важнейших биологических параметров, выявленных на основе мониторинга.

Показатели структуры популяции, взаимосвязанные друг с другом, отражают изменения условий обитания рыб и в целом могут служить индикаторами состояния локального стада и экосистем лососёвой реки и моря (Павлов и др., 2007). В связи с этим оперативная информация о структуре популяции микижи в реке за конкретный год, соотнесённая с долговременными рядами, даёт возможность довольно объективно оценивать её состояние, а изучение пределов варьирования параметров на протяжении ряда лет и выявление трендов позволяют составлять прогностические модели и оперативно предпринимать меры по нивелированию негативных последствий (Helfman, 2007, 2013; Rice, Ridgeway, 2010; Cowx, Portocarrero, 2011; Jennings et al., 2014; Arthington et al., 2016; Darwall, Freyhof, 2016; Radinger et al., 2019). В Северной Америке, где расположена основная часть ареала проходной микижи (стальноголового лосося), большинство популяций из-за антропогенного пресса пребывают в истощённом состоянии. При оценке их состояния большое значение придаётся анализу временных изменений параметров структуры популяции (“демографических показателей”) — возрастного состава, возраста покатной молоди и возраста полового созревания, показателя повторяемости нереста и так далее

(Hendry et al., 2002; Brannon et al., 2004; Gayeski et al., 2011; Garza et al., 2014; Moore et al., 2014; Clemens, 2015; Baker et al., 2016; Hall et al., 2016; Hodge et al., 2016; Matala et al., 2016; Dobos et al., 2020). Разные исследователи указывают, что деградация локальных популяций стальноголового лосося в реках тихоокеанского побережья Северной Америки сопровождается закономерным упрощением возрастного состава, сокращением числа сочетаний пресноводного и морского периодов жизни и другими изменениями (Keefe et al., 2008; Narum et al., 2008; Moore et al., 2014; Clemens, 2015; Hall et al., 2016).

В связи с этим особое значение для мониторинга микижи имеют популяции, на численность и природную структуру которых человек не оказал существенного влияния, тем самым появляется возможность оценивать характер и масштабы экологической пластичности вида, определять природную норму биологических параметров и выявлять систему ответных реакций на действия внешних факторов на популяционном уровне организации (Павлов и др., 2007; Jelks et al., 2008; Cooke et al., 2012; Schultz et al., 2013; Arthington et al., 2016). Именно такие популяции обитают в азиатской части ареала на Камчатке.

В реках Камчатки у микижи выявлена сложная структура популяций, определяемая миграционным полиморфизмом, когда реализация жизненного цикла проходит в пресных, прибрежных солоноватых водах или в открытом океане, причём соотношение рыб с разными типами миграционной стратегии в локальных популяциях определяется геоморфологией речной системы (Behnke, 1992, 2002; Павлов и др., 1999, 2001, 2008; Quinn, Myers, 2006; McPhee et al., 2007, 2014; Павлов, Савваитова, 2008; Кузищин, 2010; Kendall et al., 2015). Помимо вариаций в степени выраженности анадромии и резидентности у камчатской микижи из разных речных систем проявляется высокая изменчивость возрастного и полового состава, продолжительности пресноводной и морской фаз жизненного цикла, повторяемости нереста и других показателей (Савваитова и др., 1997, 1999; Павлов и др., 2001, 2008, 2009, 2016; Павлов, Савваитова, 2008; Кузищин, 2010; Zimmerman et al., 2022). Кроме того, даже в пределах одной речной системы соотношение рыб с разными типами жизненной стратегии может меняться год от года, равно как были установлены межгодовые изменения морфоме-

трических и демографических показателей микижи (Савваитова и др., 1988, 1997, 2002, 2003; Павлов и др., 2001, 2016). Большинство данных об изменениях параметров структуры популяции во времени относятся к сравнению двух точек, разделённых значительным периодом. Однако для понимания полноты картины природной изменчивости требуется анализ всего временного ряда данных за длительный период. Кроме того, остаётся открытым важный вопрос: насколько обратимы наблюдаемые изменения и возможен ли возврат параметров структуры популяции к их прежнему состоянию?

Наиболее подходящими для такого рода оценок являются популяции проходной микижи из рек Северо-Западной Камчатки — Утхолок, Квачина и Снатолвеем, которые до сих пор сохранили свою первозданную структуру, а речные бассейны не подверглись антропогенной трансформации и могут рассматриваться как модельные для оценки адаптивного потенциала вида на Камчатке (Павлов и др., 2007, 2016; Кузищин и др., 2020а). Исследования микижи на этих реках усилиями учёных кафедры ихтиологии Биологического факультета Московского государственного университета (МГУ) начались в конце 1960-х гг., интенсивные работы выполняли в 1970 и 1971 гг. (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1976). В 1995 г. исследования возобновились и продолжаются по настоящее время, сбор данных проводили почти ежегодно, в результате за 55 лет накоплен их значительный массив.

Исследования, выполненные на материале конца XX — самого начала XXI вв., показали, что с 1970 г. параметры структуры популяций микижи изменялись только в одном направлении — увеличивались возраст рыб, длительность морского нагула, доля повторно нерестующих рыб и так далее (Савваитова и др., 1997, 2002; Кузищин и др., 2013; Павлов и др., 2016). Однако данные, полученные в 2010-х и 2020-х гг. указывают на более сложные процессы межгодовой динамики демографических показателей популяций, кроме того, накопились сведения об изменчивости генетических параметров во времени. В связи с этим назрела необходимость анализа всего имеющегося объёма архивного материала по микиже и его обобщения.

Цель нашего исследования — проанализировать долговременные изменения структуры популяции микижи в трёх реках Северо-Западной Камчатки за 55-летний период, их взаимо-

связи с варьированием генетических параметров и отыскать причинно-следственные связи между структурой популяций и внешними воздействиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование основано на анализе полного объёма архивного материала кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ, собранного в разные годы. Использованы все материалы и данные разных лет, включая сборы сотрудников кафедры в 1970-х гг., в том числе такие, которые по тем или иным причинам не вошли в опубликованные ранее статьи и монографии. Материалы 1970 и 1971 гг. собраны в экспедициях кафедры ихтиологии под руководством К.А. Савваитовой и В.А. Максимова и представляют собой архивированные ряды данных, которые мы проанализировали заново совместно с данными конца XX—начала XXI вв.

Собственный материал собирали почти ежегодно в 1995—2024 гг. в трёх реках Северо-Западной Камчатки — Снатолвеем (или Снатолваям), Квачина и Утхолок — в сентябре—октябре, от начала захода проходной микижи из моря в реки до первых проявлений ледостава. Авторы публикации принимали непосредственное участие в полевых работах в разные годы. Указанные реки расположены недалеко друг от друга и в отдалении от соседних рек. Устье р. Утхолок (57°42'45.42" с.ш., 156°51'37.75" в.д.) расположено у южного основания прибрежного хребта Мыс Утхолок. Реки Квачина и Снатолвеем сливаются друг с другом, формируя общее мелководное (глубина ~1 м в отлив) русло длиной 800—900 м, впадающее в море у северной оконечности этого же хребта (57°47'05.88" с.ш., 157°06'44.06" в.д.).

Каждая из рек характеризуется рядом особенностей. Река Снатолвеем — небольшая, длиной ~55 км, тундрового типа, почти весь её водосборный бассейн расположен среди заболоченной тундры и низких берёзовых увалов. Квачина — малая река (~90 км) тундрового типа, берёт начало среди высоких стланиковых увалов, протекает по неширокой тундровой долине среди берёзовых увалов. Утхолок — самая крупная из трёх рек, её длина ~140 км, берёт начало в отрогах Медвежьего хребта, протекает по всхолмлённой местности, имеет много притоков. Подробное описание строения и общей гидрологии рек приведено в наших предыдущих работах (Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин и др., 2020а, 2020б, 2023). Реки протекают в труднодоступной

местности, вдали от населённых пунктов — расстояние от с. Ковран (численность населения ~100 жителей) до устья р. Утхолок ~60 км, от с. Седанка (~150 жителей) до устья р. Квачина ~90 км. В поймах и междуречьях нет мест разработок минерального сырья и в XXI в. нет пастбищного животноводства (ранее территорию использовали для кочевого выпаса домашних северных оленей *Rangifer tarandus* (L., 1758)). В водосборном бассейне рек имеется одна “тракторная” дорога, пригодная для движения только тяжёлой гусеничной техники. Во время длительных дождей, а также поздней осенью и ранней весной она становится непроезжей. На каждой из рек имеется по одной переправе по речному перекаату. В XXI в. дорогу используют редко, в некоторые годы в период анадромной миграции микижи движения по дороге не было вообще. До 1996 г. в устьевой зоне рек был небольшой промысел горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и кеты *O. keta* (Walbaum, 1792) в июле—августе, в настоящее время добычи тихоокеанских лососей нет. Таким образом, речные бассейны до настоящего времени не подверглись ощутимому антропогенному воздействию. Несмотря на то, что промысла лососей на реках нет, в осеннее время предпринимаются попытки нелегальной добычи проходной микижи. Наибольшая интенсивность незаконного вылова микижи приходилась на 1990-е гг. как результат тяжелейшей экономической ситуации в регионе. Начиная с XXI в. незаконный вылов микижи существенно снизился, в том числе за счёт мер, предпринимаемых инспекторами Федеральной службы по надзору в сфере природопользования (Росприроднадзор) по Камчатскому краю. Таким образом, учитывая все негативные факторы, и в сравнении с другими речными системами Камчатки (Павлов и др., 2007) исследуемые популяции микижи, которые обитают в речных системах, не подвергшихся антропогенной транс-

формации, в полной мере можно рассматривать как пребывающие в естественном состоянии.

Отлов рыб осуществляли нахлыстовыми удочками по принципу “поймал—отпусти” без умерщвления по специальным разрешениям Росприроднадзора Российской Федерации в соответствии с Приказами Министерства природных ресурсов РФ в целях осуществления государственного мониторинга объектов животного и растительного мира (последний к настоящему времени Приказ № 456 “Об утверждении порядка ведения государственного мониторинга и государственного кадастра объектов животного мира” издан 30.06.2021 г. — <https://minjust.consultant.ru/documents/28210>), занесённых в Красную книгу Российской Федерации. Применяли жёсткие удилища 8–9-го класса по классификации American Fishing Tackle Manufacturers Association (<https://acronyms.thefreedictionary.com>) в сочетании с искусственными мушками, смонтированными на крючках размерных классов 2/0 и 3/0 со спиленной бородкой. Такие снасти позволяют сократить время вываживания рыбы до 1–2 мин, что резко снижает уровень стресса и минимизирует вероятность нанесения рыбе серьёзных травм (Jenkins, 2003; Bartholomew, Bohnsak, 2005; Cooke et al., 2013, 2016; Arlinghaus et al., 2017; Twardek et al., 2018). Методы отлова рыб были строго стандартизированы и не менялись весь период работ. Сбор материала проводили всегда на одних и тех же участках рек (табл. 1). Отлов осуществляли силами учёных (сотрудников кафедры ихтиологии) и специально подготовленных рыболовов группами из двух—трёх человек 8–10 ч ежедневно методом подвижного последовательного облова участка реки по направлению вниз по течению. Таким образом, полученный материал разных лет в максимально возможной степени стандартизован по времени, месту и способам сбора.

Таблица 1. Характеристика участков отлова производителей микижи *Parasalmo mykiss* в исследованных реках

Река	Координаты по точкам стржня				Длина, км	Удаление от устья по нижней границе, км
	Нижняя граница		Верхняя граница			
	с.ш.	в.д.	с.ш.	в.д.		
Утхолок	57°38′05.41″	157°06′45.84″	57°30′59.58″	157°12′19.31″	9.82	35.11
Квачина	57°42′09.59″	157°12′15.85″	57°40′30.06″	157°15′49.51″	7.76	15.11
Снатолвеем	57°44′32.03″	157°11′36.48″	57°44′27.47″	157°14′38.15″	4.61	9.24

Все операции с пойманной особью микижи проводили без её выемки из воды, удерживая в специальных перчатках из мягкой прорезиненной ткани для минимизации вероятности нанесения рыбе даже небольших травм (Bartholomew, Bohnsak, 2005; Casselman, 2005; Twardek et al., 2018; Donaldson et al., 2011). У рыб определяли пол (по форме головы и челюстей, профилю спины и брюха и другим признакам), измеряли длину тела по Смитту и обхват перед спинным плавником (Павлов и др., 2001), под спинным плавником укрепляли номерную пластиковую метку. Пробы чешуи брали из 1–4-го рядов над или под боковой линией на участке между задним краем спинного плавника и началом жирового плавника, всего ~20 чешуй (Кузищин и др., 1999; Павлов и др., 2001, 2016).

В анализе использовали только чешую с неразрушенным центром, отбирали не менее трёх пригодных чешуй от одной особи. С применением гидравлического пресса Carver-15 (“Carver, Inc.”, США) (давление 200 Па при температуре 85°C) на акрилатетатных пластинках получали отпечатки чешуи. Далее с использованием системы цифровой обработки изображения (микроскоп “Leica DMLS”, Германия с набором объективов кратностью от $\times 2.5$ до $\times 10.0$; цифровая камера “Canon X500-D”, Тайвань) с отпечатков получали электронное изображение чешуи в виде файла в формате TIFF. По строению чешуи определяли тип жизненной стратегии, длительность пресноводной и морской фаз жизненного цикла, возраст полового созревания. Повторность нереста рыб определяли по числу нерестовых меток. Методы выявления годовых колец, строения и числа нерестовых меток описаны в наших предыдущих публикациях (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1976; Кузищин и др., 1999; Павлов и др., 1999, 2001). Возраст проходных рыб обозначали разделёнными точкой двумя цифрами — первая указывает на число лет, прожитых в пресной воде, вторая — на число лет, проведённых в море. Для указания демографических групп повторно нерестующих рыб использовали обозначение “SM” с указанием соответствующего числа нерестовых меток — SM1, SM2 и так далее. В случае, когда акцент делался на число лет, проведённых в море, использовали обозначение r.2+, r.3+ и так далее, где “r” обозначает речной период жизни без уточнения, сколько лет особь провела в реке до ската в море. Все определения демографических параметров получены на основании оценок двух независимых операторов,

имеющих многолетний опыт работы с чешуёй микижи. Использованная методика в полной мере соответствует таковой, применяемой для определения демографических параметров стальноголового лосося из рек Северной Америки (Davis, Ligth, 1985; Wright et al., 2015; Love, 2016; Copeland et al., 2018). Объёмы конкретных выборок приведены в соответствующих таблицах и на рисунках.

Статистическую обработку данных выполняли методами унивариантного статистического анализа, рассчитывали среднее значение и его ошибку, дисперсию (D) и коэффициент вариации (CV). Для сравнения выборок разных лет использовали однофакторный дисперсионный анализ, различия оценивали с применением непараметрического критерия Краскела—Уоллиса и параметрического критерия Стьюдента, корреляционные связи между переменными определяли по расчисленным коэффициентам корреляции Пирсона (Лакин, 1990). Для сравнительного анализа выборок разных лет по совокупности признаков применяли метод главных компонент (при этом длины собственных векторов характеристик приравнивали к корню квадратному из собственного значения для расчёта нагрузок на компоненты по Рольфу (Rohlf, 2009)) и кластерный анализ (James, McCulloch, 1990; Mertler, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика соотношения особей микижи с разным типом жизненной стратегии

В локальных популяциях микижи из рек Квачина и Утхолок были выявлены и описаны особи с разными типами жизненной стратегии (ЖС) (Павлов и др., 1999, 2001, 2016; Savvaitova et al., 2000; Кузищин, 2010). Всего существуют пять типов ЖС: речной (RR — жизненный цикл рыб проходит только в реке), речной-эстуарный (RE — в жизни рыб бывают кратковременные выходы в эстуарий реки без смолтификации), эстуарный (EE — после смолтификации рыбы выходят из реки, но нагуливаются в эстуарной зоне), типично проходной (ТА — выход из реки после смолтификации и уход в открытый океан на несколько лет) и проходной-Б (AB — выход из реки после смолтификации, первое лето нагула в эстуарной зоне, зимовка в реке, на следующий год повторный скат и уход на нагул в открытый океан) (Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин, 2010; Кузищин и др., 2020a). Все особи

с разными типами ЖС из одной реки неразличимы генетически и представляют собой единую панмиксную совокупность (McPhee et al., 2007, 2014; Кузищин и др., 2020а). Как показал анализ временных рядов, между выборками разных лет заметно различалось соотношение половозрелых рыб с разными типами ЖС. При этом можно выделить несколько периодов.

Так, в 1970 и 1971 гг. в р. Утхолок были выявлены особи только трёх типов ЖС — ТА, АВ и RR. При этом речных рыб было немного, <5%, и все они были представлены самцами. Доля рыб со стратегией ТА была подавляющей — >85%. В начале 1990-х гг. произошли значительные изменения. С 1995 по 2000 г. наблюдалось снижение доли ТА-рыб, которая варьировала от 68 до 72% в разные годы. В популяции появились рыбы, чей жизненный цикл уже приурочен к солоноватоводным участкам (ЕЕ и RE), которых в 1970-е гг. не было. Кроме того, заметно возросла доля рыб со стратегией АВ (12–18%), увеличилась и доля речных рыб, среди которых стали обычными и самки (хотя самцов больше). В начале XXI в. эти изменения нарастали. И при дальнейшем снижении доли рыб со стратегией ТА (41–56%) продолжала расти доля рыб со стратегиями RE и ЕЕ, равно как и RR. Очевидно, что существенная часть популяции стала находить для себя подходящие условия нагула в эстуарной зоне р. Утхолок. Однако начиная с 2016 г. наблюдалась обратная тенденция — резко возрасла доля ТА-особей в популяции, а доля рыб со стратегиями ЕЕ и RE снизилась. При этом снижение относительной доли ЕЕ-рыб сопровождалось увеличением относительной доли RR-рыб. Важно отметить, что в 2020-е гг. стало совсем немного рыб со стратегией АВ (2–4%). Таким образом, в популяции микижи р. Утхолок за период наблюдений доли рыб с разными типами ЖС многократно изменялись. Важно отметить, что изменения могут быть значительными и существенно меняться даже в смежные годы (рис. 1а).

Определённые черты сходства в изменениях долей рыб с разным типом ЖС выявлены у микижи и в р. Квачина. Хотя во все годы наибольшую долю составляли рыбы с типом стратегии ТА, существенно варьировала доля рыб, ассоциированных с рекой и солоноватыми водами. В 1970 и 1971 гг. особи со стратегиями RR, RE и ЕЕ не были обнаружены. На рубеже XX и XXI в. наблюдалось заметное увеличение доли рыб со стратегией АВ (12–21% в разные

годы), а также особей, связанных с солоноватыми водами — со стратегиями RE и ЕЕ (4–7% в разные годы). В то же время в первой декаде XXI в. в р. Квачина не было RR-рыб, но они стали обычными, хотя и малочисленными (2–4%), начиная с 2015 г. (рис. 1б).

В р. Снатолвеем, в отличие от рек Утхолок и Квачина, ни разу не были выявлены особи, сопряжённые в своём жизненном цикле с эстуарной зоной реки и непосредственно рекой, обнаружены только рыбы со стратегиями ТА и АВ, соотношение которых варьировало в разные годы. Доля рыб с типом стратегии АВ была больше в первое десятилетие XXI в., достигая в отдельные годы 11%, но начиная с 2015 г. она упала и не превышает 4% (рис. 1в).

Таким образом во всех трёх реках оказалось, что состав производителей с разным типом ЖС — динамичная характеристика, которая подвержена значительным межгодовым изменениям.

Во все годы, начиная с 1970 и 1971 гг., определяющую роль в воспроизводстве популяций микижи рек Утхолок, Квачина и Снатолвеем играли ТА-особи, составляя наибольшую долю (Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин и др., 2020а). Общее число рыб с другими типами ЖС в выборках разных лет было существенно меньшим, в разные годы число таких рыб составляло <10 экз. В связи с этим оценки долгосрочных изменений параметров структуры популяции были выполнены на выборках типично проходных рыб.

Возрастной состав

На протяжении всего периода наблюдений в популяциях микижи трёх рек выявлены существенные изменения всех параметров возрастного состава — полного возраста рыб, длительности пресноводной и морской фаз жизненного цикла, возраста наступления полового созревания.

В целом возрастной состав проходной микижи сложный и вариабельный как в разных реках, так и в одной реке в разные годы (табл. 2). Наиболее простой возрастной состав был характерен для всех трёх популяций в 1970 и 1971 гг., но начиная с 1995 г. наблюдалось существенное его усложнение (табл. 2, 3). В 1970-е гг. максимальный возраст проходной микижи не превышал восьми лет, а модальным возрастным классом были пяти- и шестилетки (возрастные классы 4+ и 5+), в воспроизводстве участвовали рыбы четырёх—

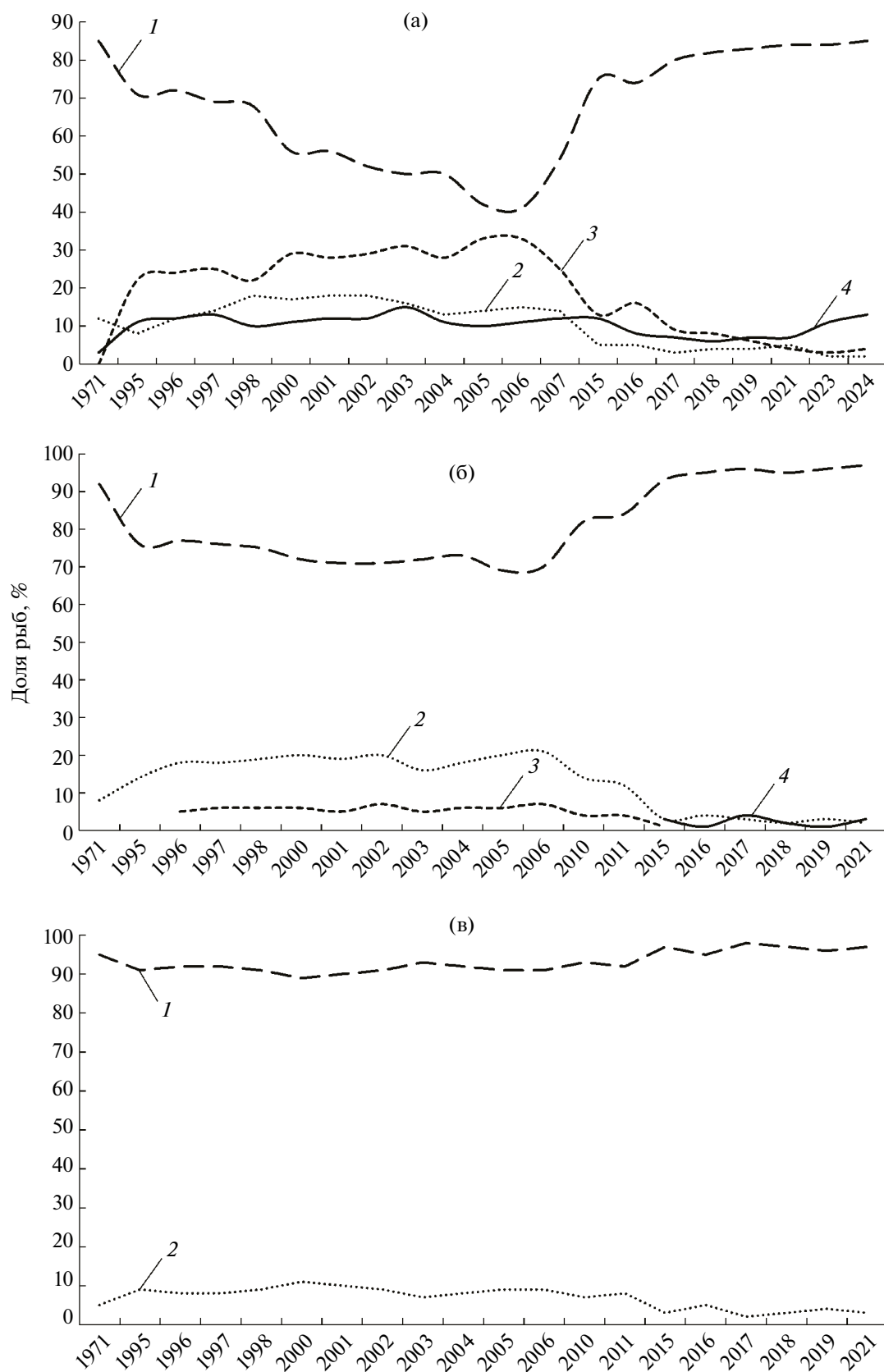


Рис. 1. Изменения доли особей микижи *Parasalmo mykiss* с разным типом жизненной стратегии в реках Утхолок (а), Квачина (б) и Снатолвеем (в) в разные годы. Тип жизненной стратегии: 1 — типично проходной, 2 — проходной-Б, 3 — эстуарный и речной-эстуарный (суммарно), 4 — речной.

пяти поколений. Начиная с 1995 г. максимальный возраст уже составил одиннадцать лет (возрастной класс 10+), хотя рыбы такого возраста встречались в каждой из рек не ежегодно и были представлены единичными экземплярами. В то же время рыбы в возрасте десяти лет (возрастной класс 9+) были обычны в выборках и их доля варьировала от 6 до 9%. Основу репродуктивной совокупности проходной микижи в конце XX в. и первых декадах XXI в. составляли семи- (6+) и восьмилетние (7+) рыбы, при этом существенно возросло число поколений, участвующих в воспроизводстве, — шесть–восемь (табл. 2). Начиная с 1970-х гг. существенно увеличивались число и разнообразие демографических групп (рыб с разным сочетанием длительности речного и морского периодов жизни) в популяциях. В 1970-е гг. их было всего восемь–девять, наибольшее разнообразие демографических групп наблюдалось в 1990-е — до 22, к 2020-му оно снизилось до 13–15 (табл. 2, 3).

Снижение разнообразия демографических групп в 2010–2020-е гг. произошло за счёт выпадения редких возрастных групп (например, 2.6+, 2.7+, 2.8+) и исчезновения в выборках рыб, скатившихся в море после пяти лет жизни в реке, а также за счёт резкого сокращения количества рыб, нагуливавшихся в море 1 год. При этом в 1970 и 1971 гг. наблюдалось сильное преобладание одной или двух демографических групп, частота встречаемости которых превышала 60%. Начиная с 1990-х гг. за счёт высокой вариабельности продолжительности речного и морского периодов жизни модальные демографические группы имели низкую частоту встречаемости — <20% в 1995–2003 гг. и ~30% в последующие годы (табл. 2).

Существенные межгодовые изменения выявлены и по отдельным параметрам возрастного состава. В р. Утхолок в 1970 и 1971 гг. подавляющее большинство молоди проходной микижи скатывалось в море в возрасте 2+ (83%), а самые старшие смолты имели возраст 3+. Начиная с 1995 г. большинство смолтов были в возрасте 3+ (78–94%), доля молоди в возрасте 2+ резко сократилась (1.5–11.1%), при этом стали обычными смолты в возрасте 4+ (в некоторые годы до 14%), а в отдельные годы (с 2000 по 2007) обнаружены рыбы, скатывающиеся из реки в возрасте 5+ (табл. 4, рис. 2а). При этом последовательно уменьшалась доля смолтов в возрасте 2+ до их почти полного исчезновения в 2020-е гг. и возрастала доля смолтов в возрасте 4+, что

приводило к увеличению средневзвешенного возраста смолта за период наблюдений (рис. 2). Начиная с 2010-х гг. смолты в возрасте 5+ не выявлены.

Сходная тенденция наблюдалась и в реках Квачина и Снатолвеем. В 1970 и 1971 гг. в популяциях микижи этих рек подавляющее большинство рыб скатывалось в возрасте 2+ (соответственно 82 и 85%), но начиная с 1995 г. и особенно с 2016 г. рыбы в таком возрасте скатывались крайне редко — доля смолтов 2+ в выборках разных лет варьировала от 1 до 6% в р. Квачина и от 1 до 3% в р. Снатолвеем. Подавляющее большинство покатников микижи в этих реках скатывалось в возрасте 3+ (83–88% в р. Квачина и 85–91% в р. Снатолвеем). Возрастной состав покатной молоди (смолтов), у проходной микижи из всех трёх рек характеризовался очень высокой долей (>75%) особой модального возрастного класса (3+) и слабой диспергированностью признака — $CV < 10\%$, $D < 0.5$ (табл. 4).

В то же время во все годы начиная с 1994 в выборках присутствовали особи, скатывавшиеся в возрасте 4+ (4–5% в р. Квачина и 2–5% в р. Снатолвеем). В р. Квачина выявлены разнонаправленные межгодовые изменения возрастного состава — в 1995–1998 гг. длительность пресноводного периода увеличилась по сравнению с 1970 и 1971 в первую очередь за счёт снижения доли рыб, скатывающихся в возрасте 2+.

В 2000–2007 гг. сохранился тренд на увеличение средневзвешенного возраста смолта за счёт возрастания доли рыб, которые скатывались в возрасте 4+. В р. Снатолвеем также существенно увеличилась длительность пресноводного периода жизни с 1970 и 1971 гг. Начиная с 1995 г. во всех выборках наблюдалась наименьшая вариабельность длительности пресноводного периода молоди перед скатом в море, показатели возрастного состава и средневзвешенный возраст смолтов оставались сходными в выборках разных лет (рис. 2а).

Более сложная картина изменений выявлена для морского периода жизни типично проходной микижи всех трёх рек. В 1970 и 1971 гг. нагул в море не длился более 4 лет, а большая часть рыб нагуливалась в море два полных года — доля рыб демографической группы г.2+ была >60% (табл. 2, 4), значительная часть рыб (~35%) возвращалась в реку после 1 года морских миграций, доля рыб с 3 годами морского нагула

Таблица 2. Изменчивость возрастного состава проходной микижи *Parasalmo mykiss* в реках Угюлок/Квачина/Снатолвем (Северо-Западная Камчатка) в разные годы

Год	Объём выборки, экз.	Число демогра- фических групп*	Наибольший возраст, лет	Модальные демографические группы (доля, %)	Число поколений в выборке (годы рождения >50% рыб)
1971	218/264/189	8/9/8	6+/7+/6+	2.2+ (62)/2.2+ и 3.2+ (61)**/2.2+ (63)	4 (1967)/5 (1966)/4 (1967)
1995	231/201/203	21/19/18	10+/10+/9+	3.4+ (18)/3.4+ (13)/3.4+ (18)	8 (1988, 1989)/7 (1988, 1989)/7 (1988)
1996	212/206/179	22/20/20	10+/10+/10+	3.4+ (18)/3.4+ (14)/3.4+ (16)	8 (1990)/8 (1990)/8 (1990)
1997	197/205/183	20/19/18	10+/10+/9+	3.4+ (16)/3.4+ (13)/3.4+ (15)	8 (1991)/7 (1991)/7 (1991)
1998	188/142/126	19/20/18	9+/10+/10+	3.4+ (18)/3.4+ (17)/3.4+ (17)	7 (1992)/8 (1992)/8 (1992)
2000	189/170/165	15/16/15	9+/9+/10+	3.4+ (18)/3.4+ (17)/3.4+ (18)	7 (1994)/7 (1994)/8 (1994)
2001	172/138/122	14/14/13	9+/10+/9+	3.4+ (16)/3.4+ (17)/3.4+ (17)	6 (1995)/6 (1995)/6 (1995)
2002	180/141/128	15/14/14	9+/9+/10+	3.4+ (19)/3.3+ (20)/3.3+ (21)	6 (1996)/7 (1995)/6 (1996)
2003	183/221/127	14/13/13	10+/9+/9+	3.4+ (20)/3.3+ (19)/3.3+ (20)	7 (1996)/6 (1997)/6 (1997)
2004	143/133/121	13/13/13	10+/9+/9+	3.4+ (24)/3.3+ (26)/3.3+ (25)	6 (1998)/6 (1998)/6 (1998)
2005	155/137/106	13/15/13	10+/9+/9+	3.3+ (21)/3.3+ (24)/3.3+ (25)	6 (1999)/6 (1999)/6 (1999)
2006	144/116/104	13/13/12	10+/10+/9+	3.3+ (23)/3.3+ (22)/3.3+ (24)	6 (1999, 2000)/6 (2000)/6 (1999, 2000)
2007	135/108/96	14/13/14	10+/9+/10+	3.4+ (26)/3.3+ (28)/3.3+ (28)	7 (2001)/6 (2001)/6 (2001)
2010	—/197/139	—/15/14	—/9+/10+	—/3.3+ (22)/3.3+ и 3.4+ (54)**	—/6 (2005)/6 (2004, 2005)
2011	—/174/131	—/15/16	—/10+/9+	—/3.3+ (24)/3.3+ (27)	—/6 (2006)/6 (2006)
2015	—/255/154	—/14/14	—/10+/10+	—/3.3+ (34)/3.3+ (32)	—/6 (2008)/6 (2008)
2016	108/101/89	14/13/16	9+/10+/9+	3.3+ (21)/3.3+ (25)/3.3+ (27)	6 (2009)/7 (2009)/6 (2009)
2017	238/184/144	13/13/15	10+/10+/10+	3.3+ (24)/3.3+ (31)/3.3+ (32)	7 (2010)/7 (2010)/7 (2010)
2018	182/143/114	14/14/14	10+/10+/10+	3.3+ (28)/3.3+ и 3.4+ (51)**/3.3+ и 3.4+ (57)**	7 (2012)/7 (2012)/7 (2012)
2019	188/151/129	13/14/15	9+/10+/10+	3.3+ (39)/3.3+ (36)/3.3+ (41)	6 (2013)/6 (2013)/6 (2013)
2021	174/125/117	14/15/14	10+/9+/10+	3.3+ (29)/3.3+ (40)/3.3+ (43)	6 (2015)/6 (2015)/6 (2015)
2023	86/—/—	13/—/—	10+/—/—	3.3+ и 3.4+ (75)**/—/—	6 (2016)/—/—
2024	78/—/—	13/—/—	10+/—/—	3.4+ (38)/—/—	6 (2017)/—/—

Примечание. * Приведены только варианты, сочетающие длительность пресноводной и морской фаз жизненного цикла, без учёта повторности нереста; ** суммарная доля указанных демографических групп. Здесь и в табл. 4–7: “—” — нет данных.

Таблица 3. Демографические группы проходной микижи *Parasalmo mykiss* из рек Утхолок, Квачина и Снатолвеем (Северо-Западная Камчатка) за все годы исследований

Все группы	Среди впервые нерестующих рыб	Среди повторно нерестующих рыб
2.1+, 2.2+, 2.3+, 2.4+, 2.5+, 2.6+, 2.7+, 2.8+	2.1+, 2.2+, 2.3+, 2.4+	2.3+SM1, 2.4+SM1, 2.4+SM2, 2.5+SM1, 2.5+SM2, 2.5+SM3, 2.6+SM3, 2.7+SM2, 2.7+SM3, 2.8+SM4, 2.8+SM5
3.1+, 3.2+, 3.3+, 3.4+, 3.5+, 3.6+, 3.7+	3.1+, 3.2+, 3.3+, 3.4+	3.3+SM1, 3.4+SM1, 3.4+SM2, 3.5+SM2, 3.6+SM2, 3.6+SM3, 3.7+SM2, 3.7+SM3, 3.7+SM4
4.1+, 4.2+, 4.3+, 4.4+, 4.5+	4.1+, 4.2+, 4.3+, 4.4+	4.3+SM1, 4.4+SM2, 4.5+SM1, 4.5+SM2
5.1+, 5.2+, 5.3+	5.1+, 5.2+	5.3+SM1

составляла <3%. В выборках наблюдали хорошо выраженное унимодальное распределение, низкие величины D , а значения CV не достигали 10% (табл. 4).

Начиная с 1995 г. у микижи всех трёх рек наблюдалось значительное увеличение длительности морского нагула до 7–8 лет, большая часть рыб нагуливалась 3 или 4 года (г.3+ и г.4+) — суммарная доля таких рыб в разные годы варьировала от 72 до 79 (в среднем ~75)%. При этом за счёт большого количества рыб с разной продолжительностью морского нагула в выборках отмечена высокая диспергированность — значения CV были всегда >20%, $D > 1.5$, при этом модальные демографические группы в выборках разных лет в сумме составляли 40–50% (табл. 2, 4). Увеличение длительности морского периода у микижи р. Утхолок было наиболее заметно в 1995–1998 гг., но уже в начале 2000-х гг. стало наблюдаться сокращение доли особей с 4–6 годами морского нагула, хотя большая часть особей проводила в море 3 года. Начиная с 2016 г. происходили резкие разнонаправленные изменения в соотношении рыб с разной длительностью морского нагула в смежные годы (рис. 26). В отдельные годы (2017 и 2019) модальной демографической группой были особи г.2+, то есть преобладали рыбы, нагуливавшиеся в море 2 года. Сходный в целом характер межгодовых изменений в длительности морского нагула наблюдался у микижи и из рек Квачина и Снатолвеем. Для проходной микижи в этих реках во второй половине 1990-х гг. была характерна наибольшая длительность морского нагула, отдельные особи проводили в море 7 лет, большая часть — 3–4 года.

Позже, в 2000–2007 гг., продолжительность пребывания в море сократилась, как и в р. Ут-

холок, за счёт числа рыб, которые нагуливались в море >4 лет. Тенденция к сокращению периода морского нагула проявилась и в 2010–2011 гг., но с 2017-го, как и в р. Утхолок, стали наблюдаться резкие разнонаправленные изменения длительности периода морских миграций (рис. 26). В то же время эти изменения у микижи из рек Квачина и Снатолвеем несколько различаются — для особей р. Снатолвеем характерна меньшая вариабельность этого показателя. Так, с 2000 по 2007 гг. в р. Снатолвеем снижение доли рыб с более чем 4 годами морского нагула было менее выражено, чем в р. Квачина, но резкие межгодовые изменения показателя в 2016–2021-м, наоборот, стали более выраженными.

За довольно продолжительный период наблюдений в трёх реках существенно изменилась длительность морского нагула впервые нерестующих рыб. В 1970 и 1971 гг. среди них более 20% особей возвращались в реку после 1 года нагула в море, а большая часть (>60%) — после 2 лет морского нагула, и не было поймано ни одной особи, пришедшей на первый нерест после 4 лет морского нагула (табл. 5). Но начиная с 1995 г. во всех трёх реках отмечено резкое уменьшение доли рыб, возвращающихся в реку после 1 года морского нагула, такие особи присутствовали только в выборках 1995–2002 гг. с долей <15%, однако начиная с 2003 г. они не были выявлены.

В то же время начиная с 2000 г. в реках Квачина и Снатолвеем и с 2003 г. в р. Утхолок стали обычными рыбы, приходящие на первый нерест после 4 лет морского нагула (табл. 5). Таким образом, с 1995 по 2002 гг. наблюдалась тенденция увеличения продолжительности морского нагула перед первым нерестом и закономерное

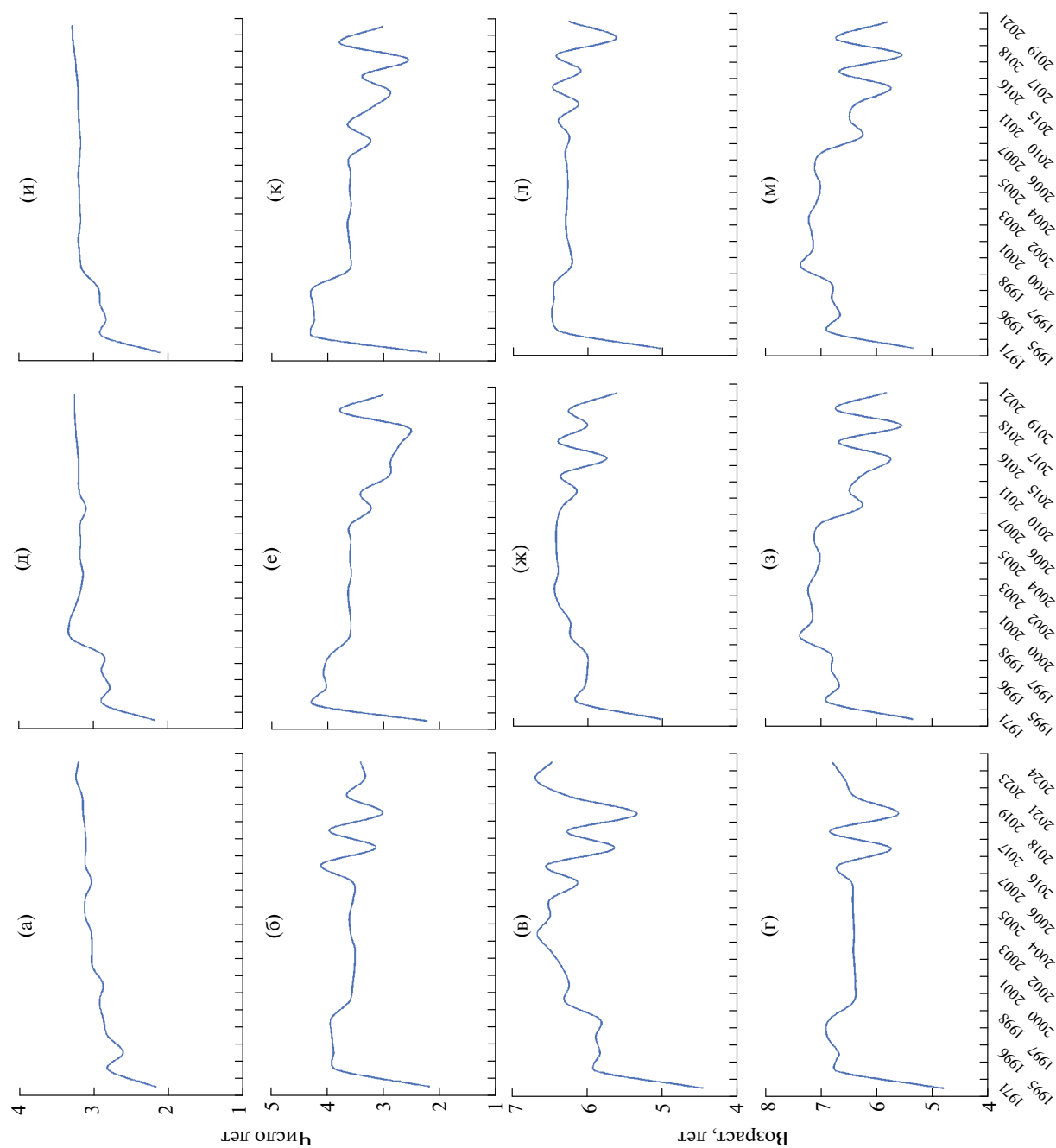


Рис. 2. Изменения параметров возрастного состава проходной микижи *Parasalto mikiss* рек Ухлоков (а–г) и Снагольвеем (и–м) в разные годы: а, д, и – средневзвешенное число лет, прожитых в реке до ската в море (возраст смолта); б, е, к – средневзвешенное число лет, проведенных в море, включая повторно нерестующих особей; в, ж, л – средневзвешенный возраст полового созревания; г, з, м – средневзвешенный полный возраст рыб.

Таблица 4. Продолжительность речной и морской фаз жизненного цикла проходной мишки *Parasalmo mykiss* из рек Утхолок/Квачина/Снатолвеем (Северо-Западная Камчатка) в разные годы

Год	Число лет, прожитых в реке до ската в море (возраст смолта)		Общее число лет, проведённых в море, включая повторно нерестующих особей	
	lim (модальный класс)	<i>D</i> (<i>CV</i> , %)	lim (модальный класс)	<i>D</i> (<i>CV</i> , %)
1971	1–3 (2+)/1–3 (2+)/1–3 (2+)	0.67 (11.4)/0.59 (10.8)/0.55 (10.1)	1–4 (2+)/1–4 (2+)/1–4 (2+)	0.65 (9.2)/0.59 (8.8)/0.53 (8.7)
1995	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.41 (9.3)/0.36 (8.4)/0.28 (6.7)	1–7 (4+)/1–7 (4+)/1–7 (4+)	1.69 (25.3)/1.54 (21.3)/1.62 (20.8)
1996	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.38 (8.8)/0.39 (7.8)/0.37 (7.6)	1–8 (3+)/1–8 (4+)/1–8 (4+)	1.88 (26.1)/1.75 (25.9)/1.82 (24.8)
1997	2–5 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.42 (10.1)/0.27 (7.8)/0.26 (6.9)	1–7 (3+)/1–7 (4+)/1–8 (4+)	1.76 (24.8)/1.74 (25.1)/1.79 (25.8)
1998	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.31 (9.6)/0.37 (7.6)/0.35 (7.1)	1–8 (4+)/1–7 (4+)/1–7 (4+)	1.80 (25.4)/1.76 (25.3)/1.52 (22.1)
2000	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.36 (8.6)/0.31 (7.3)/0.32 (7.6)	1–7 (3+)/1–6 (4+)/1–7 (4+)	1.54 (23.4)/1.53 (20.5)/1.59 (21.4)
2001	2–5 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.32 (9.6)/0.26 (7.3)/0.25 (8.3)	2–6 (3+)/2–6 (3+)/2–7 (3+)	1.42 (19.8)/1.54 (21.3)/1.50 (20.6)
2002	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.36 (9.7)/0.29 (7.8)/0.24 (6.9)	2–7 (3+)/2–8 (3+ и 4+)/2–6 (3+)	1.56 (20.2)/1.46 (18.7)/1.54 (18.6)
2003	2–5 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.37 (9.1)/0.33 (7.3)/0.30 (6.7)	2–7 (4+)/2–8 (3+ и 4+)/2–8 (3+)	1.63 (21.1)/1.77 (22.0)/1.84 (21.5)
2004	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.38 (9.8)/0.28 (7.2)/0.31 (8.1)	2–7 (3+)/2–7 (3+)/2–7 (3+)	1.49 (20.4)/1.54 (20.7)/1.52 (19.7)
2005	3–5 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.32 (8.3)/0.25 (6.6)/0.27 (7.2)	2–7 (3+)/2–7 (3+)/2–7 (3+)	1.53 (20.7)/1.37 (19.8)/1.46 (18.3)
2006	2–5 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.39 (9.4)/0.34 (7.7)/0.31 (7.4)	2–7 (3+)/2–6 (3+)/2–6 (3+)	1.53 (18.2)/1.50 (19.7)/1.52 (17.6)
2007	3–5 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.35 (9.2)/0.33 (7.1)/0.28 (6.5)	2–8 (3+)/2–6 (3+)/2–6 (3+)	1.54 (18.4)/1.44 (19.2)/1.31 (18.2)
2010	–/2–4 (3+)/2–4 (3+)	–/0.34 (7.6)/0.30 (7.1)	–/2–7 (3+)/2–8 (3+)	–/1.58 (20.5)/1.63 (21.4)
2011	–/2–4 (3+)/2–4 (3+)	–/0.29 (6.9)/0.28 (6.6)	–/2–8 (3+)/2–8 (3+)	–/1.48 (19.2)/1.55 (20.5)
2015	–/2–4 (3+)/2–4 (3+)	–/0.27 (7.3)/0.25 (6.7)	–/2–8 (3+)/2–8 (4+)	–/1.44 (17.5)/1.50 (18.6)
2016	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.35 (8.3)/0.30 (7.2)/0.27 (6.4)	2–7 (4+)/2–7 (4+)/2–7 (4+)	1.57 (18.6)/1.59 (18.7)/1.53 (19.4)
2017	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.37 (9.2)/0.29 (7.1)/0.25 (6.6)	2–6 (3+)/2–6 (4+)/2–6 (4+)	1.34 (17.4)/1.30 (16.8)/1.41 (19.5)
2018	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.38 (8.1)/0.31 (7.8)/0.27 (7.2)	2–8 (4+)/2–7 (4+)/2–7 (4+)	1.31 (18.1)/1.33 (17.6)/1.38 (18.7)
2019	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.31 (7.5)/0.30 (7.3)/0.25 (6.7)	2–6 (3+)/2–7 (3+)/2–7 (3+)	1.36 (16.8)/1.30 (17.2)/1.31 (17.6)
2021	2–4 (3+)/2–4 (3+)/2–4 (3+)	0.29 (7.4)/0.24 (7.2)/0.23 (6.4)	2–7 (3+)/2–7 (4+)/2–7 (4+)	1.30 (15.9)/1.33 (17.2)/1.30 (16.8)
2023	2–4 (3+)/–/–	0.25 (6.4)/–/–	2–8 (3+)/–/–	1.25 (19.7)/–/–
2024	2–4 (3+)/–/–	0.27 (6.7)/–/–	2–8 (4+)/–/–	1.11 (17.4)/–/–

Примечание. Здесь и в табл. 6, 8: lim — пределы варьирования показателя; здесь и в табл. 6, 7: *D* — дисперсия; здесь и в табл. 6–8: *CV* — коэффициент вариации.

Таблица 5. Возрастной состав впервые нерестующих особей проходной микижи *Parasalmo mykiss* из рек Утхолок/Квачина/Сналтвеом (Северо-Западная Камчатка) в разные годы, %

Год	Объём выборки, экз	г.1+	г.2+	г.3+	г.4+	Средневзвешенный возраст, лет
1971	102/78/75	20.6/20.3/23.4	63.3/62.9/61.4	16.1/16.8/15.2	0/0/0	1.99/2.12/2.13
1995	76/61/59	10.4/9.6/8.3	51.2/53.2/55.6	35.4/37.2/36.1	0/0/0	2.25/2.28/2.27
1996	62/56/49	14.8/10.1/9.8	57.4/58.5/60.4	27.8/31.4/29.8	0/0/0	2.13/2.21/2.20
1997	67/48/42	11.8/8.8/8.6	56.9/57.1/58.3	31.4/34.1/33.1	0/0/0	2.19/2.25/2.24
1998	64/51/47	13.2/9.1/10.2	47.2/53.3/55.7	39.6/37.6/34.1	0/0/0	2.26/2.28/2.24
2000	69/54/51	10.2/8.1/7.4	52.5/50.6/47.1	37.3/35.0/38.8	—/6.3/6.7	2.27/2.39/2.45
2001	61/47/40	9.1/8.5/8.8	53.6/55.7/54.9	37.5/30.0/30.2	—/5.8/6.1	2.28/2.33/2.34
2002	59/45/42	9.1/6.7/6.9	47.3/44.8/40.3	43.6/40.4/44.5	—/8.1/8.3	2.38/2.49/2.54
2003	63/47/43	0/0/0	30.3/45.8/42.1	57.1/44.4/49.4	12.5/9.8/8.5	2.82/2.64/2.66
2004	62/58/49	0/0/0	32.3/36.8/33.4	55.4/52.7/54.2	12.3/10.5/12.4	2.80/2.74/2.79
2005	61/53/41	0/0/0	39.6/34.3/36.1	49.5/54.8/52.5	10.9/10.9/11.5	2.72/2.76/2.77
2006	59/45/39	0/0/0	33.7/35.4/33.9	56.2/53.9/54.4	10.1/10.7/11.7	2.76/2.76/2.78
2007	53/—/—	0/—/—	32.3/—/—	56.0/—/—	11.7/—/—	2.79/—/—
2010	—/68/55	—/0/0	—/37.1/36.5	—/51.9/53.2	—/11.0/10.5	—/2.76/2.74
2011	—/66/56	—/0/0	—/39.5/38.2	—/50.1/52.7	—/10.4/9.1	—/2.70/2.71
2015	—/79/52	—/0/0	—/31.2/34.7	—/51.5/45.3	—/17.3/20.0	—/2.82/2.89
2016	53/39/32	0/0/0	30.2/38.8/35.8	56.6/49.1/52.4	13.2/12.1/11.8	2.82/2.74/2.75
2017	63/44/38	0/0/0	52.5/49.9/50.8	34.9/40.5/38.5	12.6/9.6/10.7	2.58/2.61/2.60
2018	62/43/39	0/0/0	28.5/26.5/29.5	60.8/60.3/57.4	10.7/13.2/13.1	2.83/2.81/2.84
2019	65/44/32	0/0/0	59.0/48.8/52.8	28.5/38.1/33.3	12.5/13.1/13.9	2.53/2.64/2.60
2021	64/47/33	0/0/0	25.0/27.4/30.7	62.5/58.5/58.1	12.5/14.1/11.2	2.86/2.85/2.81
2023	36/—/—	0/0/0	16.1/—/—	66.1/—/—	17.8/—/—	3.02/—/—
2024	22/—/—	0/0/0	18.7/—/—	62.5/—/—	18.8/—/—	2.97/—/—

Примечание. г — речной период жизни без уточнения, сколько лет особь провела в реке до ската в море; “0” — отсутствие рыб этого возраста в выборке.

увеличение доли впервые нерестующих рыб с 3 и 4 годами морского нагула, а также увеличение средневзвешенного возраста проходной микижи во всех трёх реках.

Существенные изменения в выборках из разных рек и в разные годы претерпевал возраст полового созревания рыб. В 1970 и 1971 гг. большая часть рыб (>60%) во всех реках приходила на первый нерест в возрасте 4+ (демографические группы 2.2+ и 3.1+, преобладали первые с долей 73–76%), заметную долю (15–18% в разных реках) составляли рыбы, созревающие в возрасте 3+, самые старшие впервые нерестующие рыбы имели возраст не более 6+. При этом в выборках из всех рек отмечены низкие величины D и CV , что является следствием преобладания рыб модалного возрастного класса (табл. 6).

Начиная с 1995 г. возраст полового созревания большей части (>55%) рыб увеличился до семи лет (демографические группы 2.4+ и 3.3+, последние преобладали — >75%), и такая ситуация сохранялась до настоящего времени (табл. 6). Резко снизилось число рыб, созревающих в возрасте 3+, их отмечали только в 1995–1998 гг. и преимущественно в р. Утхолок. Они были представлены только одной демографической группой — 2.1+. С 2000 г. таких рыб в выборках не обнаружено. В то же время в выборках стали обычными особи, приходящие на первый нерест в возрасте 7+ (21–28%, демографические группы 3.4+, 4.3+, преобладали первые — 69–77%). Кроме того, появились рыбы, которые созревают в возрасте 8+ (демографическая группа только одна — 4.4+), они встречались единично и не ежегодно. Возрастной состав впервые созревающих рыб был подвержен высокой изменчивости, в большинстве выборок $CV > 20\%$ и высокие значения D .

Возраст полового созревания менялся в отдельные годы. Хотя наиболее резкое увеличение возраста впервые созревающих рыб отмечено с 1970 и 1971 по 1995–1998 гг., наибольший их возраст наблюдали в 2000–2007 гг. Однако начиная с 2016 г. во всех выборках из разных рек происходили резкие изменения возрастного состава впервые созревающих рыб в смежные годы, а в 2023 и 2024 гг. в р. Утхолок вновь выявлено существенное увеличение средневзвешенного возраста (рис. 2в).

Временные изменения полного возраста (суммарное число лет, прожитых в пресноводный и морской периоды) ТА-микижи в трёх реках яв-

ляются отражением изменений возраста смолта и продолжительности морского нагула (табл. 2, 4, 6; рис. 2г). Полный возраст существенно увеличился с 1970 и 1971 по 1995 и последующие годы. В 1970-е гг. проходная микижа редко доживала до возраста 7+ (и только в р. Квачина), большая часть особей имела полный возраст 4–5 лет. Но в конце XX в. продолжительность жизни возросла до 9–10 лет, а полный возраст большей части (>65%) рыб составлял 7 лет. В XXI в. возрастной класс 7+ (демографические группы 3.4+ и 4.3+) являлся модалным во всех выборках. Более того, на протяжении периода наблюдений произошло последовательное снижение доли особей возрастных классов 3+ и 4+ (демографические группы 2.1+, 2.2+, 3.1+). ТА-рыб в возрасте 3+ не стало с 2002 г., рыбы в возрасте 4+ стали составлять <5%, а начиная с 2021 г. они не были пойманы во всех трёх реках.

Изменения полного возраста в разных реках несколько различались. Так, в р. Утхолок больше всего старшевозрастных рыб было в 1995–1998 гг., тогда как в реках Квачина и Снатолвеем — в 2000–2006 гг. (рис. 2г). В то же время во всех трёх реках начиная с 2016 г. были хорошо выражены резкие противонаправленные изменения этого показателя в смежные годы. Но в 2021–2024 гг. в р. Утхолок вновь обозначилась тенденция на дальнейшее увеличение полного возраста ТА-микижи. В 2010-х и начале 2020-х по сравнению с 1995–1998 гг. во всех трёх реках уменьшилось разнообразие демографических групп (табл. 2). Это произошло, главным образом, за счёт исчезновения рыб младших возрастов, а также за счёт резкого сокращения числа рыб, скатывающихся в море в возрасте 2+ и, соответственно, почти полного исчезновения демографических групп с таким смолт-классом.

Полный возраст рыб хорошо коррелирует с длительностью морского периода жизни — коэффициент корреляции Пирсона составляет 0.73, 0.69 и 0.78 ($p < 0.01$) для рек Утхолок, Квачина и Снатолвеем соответственно. Достоверной корреляции с другими показателями (длительность пресноводного периода, повторность нереста и другие) не выявлено.

Повторность нереста

По этому параметру у ТА-микижи из всех трёх рек обнаружены наиболее резкие вариации на протяжении всего периода наблюдений. Самые существенные изменения произошли с 1970 и 1971 по начало 1990-х гг. В 1970-е гг.

Таблица 6. Возраст полового созревания и полный возраст проходной микижи *Parasalmo mukiss* из рек Утхолок/Квачина/Снатолвеом (Северо-Западная Камчатка) в разные годы

Год	Возраст полового созревания		Полный возраст	
	lim (модальный класс)	<i>D</i> (<i>CV</i> , %)	lim (модальный класс)	<i>D</i> (<i>CV</i> , %)
1971	3–6 (4+)/3–6 (4+)/3–6 (4+)	0.59 (10.3)/0.52 (10.9)/0.45(9.2)	3–6 (4+)/3–7 (5+)/3–6 (4+)	0.73 (18.3)/0.52 (16.9)/0.60 (18.8)
1995	3–8 (6+)/3–8 (6+)/3–8 (6+)	1.12 (27.4)/1.10 (28.5)/1.12 (24.2)	3–10 (7+)/3–10 (7+)/3–9 (7+)	1.95 (20.8)/1.06 (18.7)/0.98 (16.5)
1996	3–8 (6+)/3–8 (6+)/4–8 (6+)	1.45 (22.1)/1.22 (19.2)/1.18 (17.9)	3–10 (7+)/3–10 (7+)/3–10 (7+)	2.02 (22.3)/1.22 (19.1)/1.16 (17.8)
1997	3–8 (6+)/3–8 (6+)/4–8 (6+)	1.56 (21.8)/1.21 (18.8)/1.26 (18.0)	3–10 (7+)/3–9 (7+)/3–9 (7+)	1.89 (19.5)/1.29 (18.3)/1.20 (18.3)
1998	3–8 (6+)/4–8 (6+)/4–8 (6+)	1.62 (20.7)/1.30 (19.6)/1.14 (17.6)	3–9 (7+)/3–10 (7+)/3–10 (7+)	1.40 (20.3)/1.26 (18.6)/1.18 (17.6)
2000	4–7 (6+)/4–7 (6+)/4–8 (6+)	1.54 (21.3)/1.31 (20.1)/1.22 (18.3)	3–9 (7+)/3–9 (7+)/3–10 (7+)	1.96 (21.8)/1.27 (20.3)/1.20 (20.4)
2001	4–8 (6+)/4–7 (6+)/4–7 (6+)	1.71 (22.3)/1.52 (21.3)/1.29 (18.1)	3–9 (7+)/3–10 (7+)/3–9 (7+)	1.89 (21.5)/1.15 (17.5)/1.07 (16.8)
2002	4–7 (6+)/4–7 (6+)/4–7 (6+)	1.63 (20.8)/1.49 (20.7)/1.30 (19.2)	3–9 (7+)/3–9 (6+)/4–10 (7+)	1.15 (22.9)/1.12 (17.3)/1.03 (15.7)
2003	4–8 (6+)/4–7 (6+)/4–7 (6+)	1.55 (21.3)/1.44 (19.8)/1.21 (17.8)	4–10 (7+)/4–9 (6+)/4–9 (7+)	1.67 (20.2)/1.16 (18.1)/1.01 (16.0)
2004	4–8 (7+)/4–7 (6+)/4–7 (6+)	1.64 (20.7)/1.50 (21.0)/1.26 (18.1)	4–10 (7+)/4–9 (6+)/4–9 (7+)	1.54 (19.3)/1.14 (17.7)/0.99 (15.9)
2005	4–8 (6+)/4–8 (6+)/4–7 (6+)	1.73 (22.3)/1.53 (21.8)/1.35 (20.0)	4–10 (7+)/4–9 (7+)/4–9 (7+)	1.66 (20.1)/1.15 (18.3)/1.01 (16.0)
2006	4–8 (6+)/4–7 (6+)/4–8 (6+)	1.70 (21.7)/1.46 (20.4)/1.24 (19.3)	4–10 (7+)/4–10 (7+)/4–9 (7+)	1.64 (19.9)/1.19 (19.2)/1.12 (17.4)
2007	4–8 (6+)/4–7 (6+)/4–7 (6+)	1.38 (18.9)/1.36 (20.1)/1.19 (18.8)	4–10 (7+)/4–9 (7+)/4–10 (7+)	1.61 (19.7)/1.16 (18.7)/1.15 (16.9)
2010	–/4–7 (6+)/4–7 (6+)	–/1.44 (20.8)/1.20 (17.9)	–/4–9 (7+)/4–10 (6+ и 7+)	–/1.20 (19.3)/1.16 (18.2)
2011	–/4–7 (6+)/4–7 (6+)	–/1.29 (18.8)/1.23 (19.2)	–/4–10 (6+)/4–9 (6+)	–/1.23 (20.1)/1.17 (17.6)
2015	–/4–7 (6+)/4–7 (6+)	–/1.31 (19.5)/1.18 (18.0)	–/4–10 (7+)/4–10 (7+)	–/0.92 (16.2)/0.81 (15.4)
2016	4–8 (6+)/4–7 (6+)/4–7 (6+)	1.75 (22.8)/1.38 (20.6)/1.16 (18.5)	4–9 (7+)/4–10 (7+)/4–9 (7+)	1.81 (20.2)/0.88 (15.6)/0.79 (15.8)
2017	4–8 (6+)/4–8 (6+)/4–8 (6+)	1.69 (21.6)/1.64 (19.6)/1.30 (20.2)	4–10 (7+)/4–10 (7+)/4–10 (7+)	1.65 (22.4)/0.52 (12.7)/0.67 (14.8)
2018	4–8 (6+)/4–8 (6+)/4–7 (6+)	1.72 (22.0)/1.49 (18.6)/1.29 (19.8)	4–10 (7+)/4–10 (6+ и 7+)/4–10 (6+)	1.88 (22.3)/0.69 (15.4)/0.70 (16.2)
2019	4–8 (5+)/4–8 (6+)/4–8 (6+)	1.66 (20.8)/1.37 (19.4)/1.25 (18.8)	4–9 (6+)/4–9 (7+)/4–9 (6+)	1.71 (19.8)/0.88 (18.2)/0.59 (14.8)
2021	5–8 (6+)/5–8 (6+)/4–8 (6+)	1.52 (21.5)/1.33 (20.1)/1.22 (18.2)	5–9 (7+)/5–9 (6+)/5–9 (7+)	1.84 (18.2)/0.58 (16.6)/0.54 (15.4)
2023	5–8 (6+)/–/–	1.33 (17.3)/–/–	5–10 (7+)/–/–	1.19 (16.6)/–/–
2024	5–7 (6+)/–/–	1.27 (17.8)/–/–	5–10 (7+)/–/–	1.25 (16.4)/–/–

подавляющее большинство рыб в популяциях были впервые нерестующими (их доля составляла $>80\%$), повторный нерест осуществлялся два раза в жизни, и лишь единичные особи нерестились три раза в жизни. В выборках 1970-х гг. распределение особей по общему числу нерестов было унимодальным с низкой диспергированностью — $CV < 10\%$, $D < 0.5$. Начиная с 90-х гг. XX в. произошло кардинальное изменение — большая часть рыб во всех реках стала размножаться более одного раза в жизни, максимальное число повторных нерестов увеличилось до пяти–шести, а большая часть повторно нерестующих рыб размножалась два или три раза. При этом возросли статистические показатели вариабельности в выборках — CV почти всегда $> 20\%$; $D > 1.35$, чаще 1.50–1.60. Особенно отчётливо это проявилось с 1995 по 1998 г. Именно в эти годы наблюдалась подавляющая доля повторно нерестующих особей ($>75\%$), была высокой доля рыб с тремя нерестами в жизни, и отмечены самые высокие значения средневзвешенного числа нерестов, причём это характерно для популяций из всех трёх рек (табл. 7, рис. 3). В 2000–2007 гг. в популяциях несколько уменьшилась доля повторно нерестующих рыб, среди которых, по сравнению с 1995–1998 гг., стало больше тех, кто размножался два раза в жизни, но при этом максимальное число нерестов оставалось высоким — в выборках были обычными рыбы с пятью нерестами в жизни. Во все годы доля рыб с пятью и шестью нерестами в жизни была невелика и составляла в каждой из рек $< 2\%$.

Примечательно, что изменения этого параметра имели в целом синхронный характер во всех трёх реках. Однако начиная с 2016 г. была выявлена более сложная картина изменчивости показателя. В р. Утхолок наблюдалось закономерное увеличение доли повторно нерестующих рыб, и, хотя чаще всего они размножались дважды в жизни, доля таких рыб, которые размножались три раза, увеличилась (рис. 3а). Наиболее заметные изменения обозначились в 2023 г. и особенно в 2024 г., когда доля повторно нерестующих рыб достигла максимальных значений за весь период наблюдений (67–82%). При этом максимальное число нерестов в эти годы оказалось ниже, чем в предыдущий период (не более четырёх), скорее всего, из-за меньших по объёму выборок. В р. Квачина в 2016–2019 гг., наоборот, выявлено падение общей доли повторно нерестующих рыб, хотя по-прежнему большая часть производителей размножалась два раза в жизни, а максимальное число нерестов также

было высоким (пять раз). Но начиная с 2021 г. число повторно нерестующих особей возросло до состояния 1990-х гг. (рис. 3б).

В р. Снатолвеем в 2016–2021 гг. резких изменений не выявлено, сохранялось преобладание повторно нерестующих рыб, характерное для 2000–2007 гг., хотя в 2016–2019 гг. наблюдались несколько меньшие значения средневзвешенного возраста. В то же время в 2021 г. в р. Снатолвеем, как и в р. Квачина, отмечено заметное увеличение доли повторно нерестующих рыб (табл. 7, рис. 3в).

Во всех выборках разных лет из трёх рек нерестовые метки на чешуе повторно нерестующих рыб располагались исключительно одна за другой. Это указывает на то, что все последующие акты размножения после первого нереста осуществлялись ежегодно и пропуска нереста не было. Таким образом, рыбы, выжившие после первого нереста, в конце мая–начале июня скатываются в море (Павлов и др., 2016), проводят там ~4 мес. и в конце сентября–начале октября того же года возвращаются обратно в реку, чтобы принять участие в нересте весной следующего года. Кроме того, за все годы не выявлено ни одного случая, чтобы повторно нерестующие особи, идущие на второй и последующий нерест, имели демографическую группу rSM, то есть все без исключения впервые нерестующие рыбы с одним годом морского нагула (демографическая группа r.1+) в реках Северо-Западной Камчатки не выживают после своего первого и единственного нереста. Следовательно, к повторному нересту способны только те рыбы, которые нагуливались до первого нереста в море два года и более.

За период наблюдений по повторности нереста достоверных различий между самцами и самками в большинстве случаев не выявлено. Рыбы с максимальным числом нерестов (пять и шесть) были как самками, так и самцами. В то же время несколько иная картина наблюдается у впервые нерестующих рыб демографической группы r.1+ — среди них преобладали самцы ($>80\%$).

Размерный и половой состав

Длина и масса тела проходной микижи существенно различались в выборках из обследованных рек в разные годы (табл. 8). Длина тела варьировала от 520 до 990 мм, масса тела — от 1600 до 11756 г. Как правило, наиболее крупными размерами отличалась проходная микижа

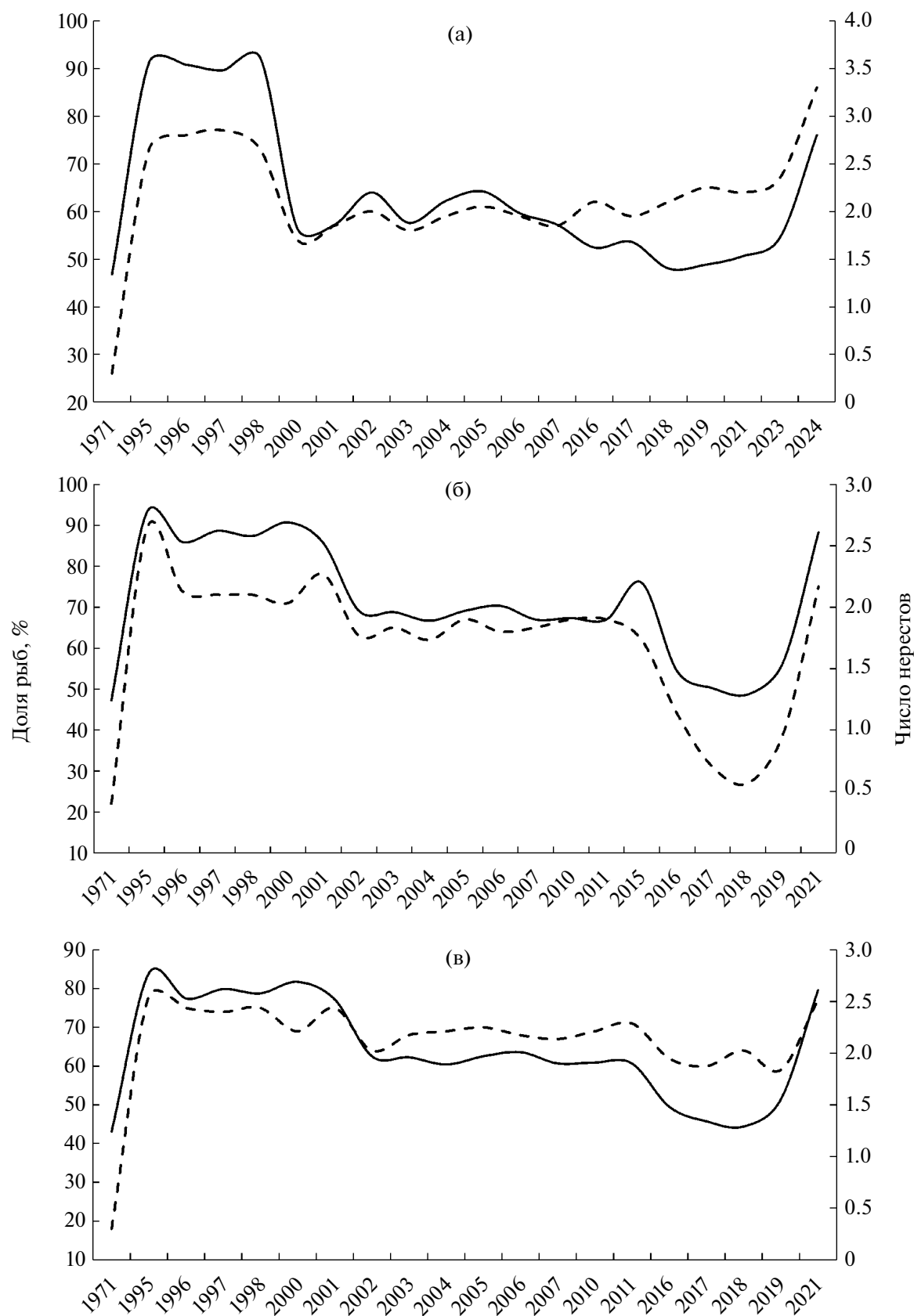


Рис. 3. Изменения доли повторно нерестующих особей (---) и средневзвешенное число нерестов (—) проходной микижи *Parasalmo mykiss* в реках Утхолок (а), Квачина (б) и Снатолвеем (в).

Таблица 7. Характеристика повторности нереста проходной мишки *Parasalmo mykiss* из рек Утлоок/Квачина/Снатолвеем (Северо-Западная Камчатка) в разные годы

Год	Доля повторно нерестующих рыб, %	Наибольшее число нерестов (репродуктивных циклов)	Выборочные показатели числа нерестов	
			Мода (доля, %)	D (CV, %)
1971	18/16/18	3/3/3	1 (81)/1 (84)/1 (82)	0.43 (8.3)/0.52(8.9)/0.54 (8.8)
1995	73/89/78	6/5/5	3 (34)/3 (31)/3 (33)	1.44 (22.8)/1.52 (23.1)/1.63 (24.2)
1996	76/74/75	5/5/6	3 (32)/3 (30)/3 (32)	1.53 (23.4)/1.64 (24.3)/1.54 (23.8)
1997	77/75/74	6/5/5	3 (31)/3 (29)/3 (30)	1.61 (25.1)/1.57 (24.6)/1.60 (25.3)
1998	75/76/75	6/5/5	3 (33)/3 (30)/3 (34)	1.58 (22.8)/1.60 (23.6)/1.63 (24.1)
2000	54/71/69	5/5/6	2 (38)/2 (33)/2 (32)	1.46 (22.4)/1.52 (23.7)/1.32 (20.8)
2001	57/78/75	5/6/5	2 (38)/2 (41)/2 (33)	1.35 (21.8)/1.48 (23.1)/1.49 (24.2)
2002	60/63/64	6/5/5	2 (38)/2 (40)/2 (38)	1.44 (23.1)/1.48 (22.7)/1.50 (24.8)
2003	56/65/68	5/5/5	2 (36)/2 (38)/2 (40)	1.52 (25.4)/1.66 (23.4)/1.47 (22.9)
2004	59/62/69	5/5/5	2 (45)/2 (34)/2 (35)	1.42 (21.5)/1.54 (22.2)/1.63 (24.5)
2005	61/67/70	5/5/5	2 (35)/2 (36)/2 (31)	1.38 (22.3)/1.54 (23.8)/1.47 (21.5)
2006	59/64/68	5/5/5	2 (42)/2 (33)/2 (29)	1.48 (22.8)/1.74 (25.6)/1.69 (24.7)
2007	57/65/67	5/5/5	2 (53)/2 (38)/2 (37)	1.35 (19.8)/1.69 (24.2)/1.78 (25.4)
2010	—/67/69	—/5/5	—/2 (45)/2 (42)	—/1.66 (24.6)/1.54 (23.4)
2011	—/67/71	—/4/5	—/2 (40)/2 (41)	—/1.53 (22.7)/1.60 (23.7)
2015	—/56/67	—/4/4	—/2 (38)/2 (35)	—/1.67 (25.3)/1.74 (24.9)
2016	60/44/62	4/4/5	2 (38)/2 (34)/2 (33)	1.58 (23.9)/1.65 (24.1)/1.71 (25.4)
2017	59/41/60	4/4/4	2 (48)/2 (53)/2 (47)	1.60 (24.7)/1.24 (18.5)/1.38 (20.5)
2018	62/37/64	4/5/4	2 (34)/2 (31)/2 (30)	1.72 (23.1)/1.77 (24.8)/1.75 (23.9)
2019	65/39/59	5/5/5	2 (35)/2 (32)/2 (31)	1.69 (22.4)/1.66 (23.1)/1.70 (23.9)
2021	64/75/77	5/5/5	2 (33)/2 (30)/2 (33)	1.45 (21.2)/1.52 (22.7)/1.48 (21.6)
2023	67/—/—	4/—/—	2 (44)/—/—	1.57 (22.5)/—/—
2024	82/—/—	4/—/—	2 (55)/—/—	1.73 (26.4)/—/—

Таблица 8. Размерно-массовая характеристика проходной микижи *Parasalmo mykiss* (объединённые выборки) из рек Северо-Западной Камчатки в разные годы

Год	Длина тела по Смитту		Обхват тела			Масса тела		
	$M \pm m$ (lim), мм	$Q-Q'$, мм	CV , %	$M \pm m$ (lim), мм	$Q-Q'$, мм	CV , %	$M \pm m$ (lim), г	$Q-Q'$, г
Утхолук								
1971	715.7 ± 3.24 (580–930)	680–745	5.10	417.6 ± 7.85 (320–510)	408–472	12.54	4170 ± 86 (2300–8900)	3800–5300
1995	826.9 ± 9.07 (560–950)	788–865	12.64	410.5 ± 6.29 (300–540)	390–470	14.43	6487 ± 119 (1980–10403)	5540–8060
1996	813.5 ± 9.30 (520–980)	722–853	13.12	410.5 ± 6.29 (300–540)	390–470	14.43	5669 ± 122 (1811–10656)	4280–6970
1997	806.4 ± 8.78 (555–925)	735–847	11.25	411.6 ± 7.24 (340–545)	401–468	12.45	6134 ± 120 (1645–9674)	5520–7960
1998	800.1 ± 9.14 (570–935)	741–856	14.02	406.4 ± 8.36 (350–488)	408–485	10.16	5976 ± 125 (1976–9421)	5510–7870
2000	789.5 ± 9.54 (585–915)	725–838	11.47	405.6 ± 6.32 (357–479)	410–475	13.47	5655 ± 129 (1810–9765)	5960–7980
2001	792.8 ± 8.39 (610–902)	734–857	12.44	409.7 ± 5.48 (361–485)	405–455	13.05	5801 ± 133 (1600–9956)	5800–7740
2002	797.6 ± 9.15 (584–927)	762–851	12.05	410.4 ± 4.38 (317–522)	406–465	9.29	5903 ± 116 (2088–10487)	4890–6820
2003	794.1 ± 8.13 (690–907)	755–815	10.59	411.7 ± 8.35 (325–650)	400–450	12.51	5856 ± 117 (2965–8640)	4660–6280
2004	792.4 ± 9.22 (660–905)	750–813	11.42	412.4 ± 5.77 (330–570)	395–445	12.49	5713 ± 110 (2770–9528)	4750–6320
2005	801.4 ± 9.14 (630–920)	761–831	11.81	411.4 ± 9.54 (320–662)	410–470	16.46	5817 ± 115 (2268–11236)	4870–6610
2006	777.6 ± 10.81 (578–912)	725–833	9.93	403.9 ± 6.69 (293–510)	368–418	12.05	5378 ± 113 (2018–9162)	4030–6020
2007	783.3 ± 9.24 (640–946)	753–825	10.39	412.8 ± 5.91 (294–510)	385–443	10.93	5754 ± 118 (2100–9500)	4780–6540
2016	774.3 ± 9.94 (625–910)	740–838	13.81	435.9 ± 9.81 (315–490)	400–450	12.78	5937 ± 127 (1651–7994)	4620–6440
2017	785.0 ± 6.07 (640–985)	750–820	11.54	442.4 ± 8.77 (310–520)	400–440	11.89	6495 ± 94 (2265–9488)	4730–6150
2018	766.2 ± 10.56 (620–930)	719–834	12.41	436.5 ± 9.87 (320–510)	380–450	9.79	6383 ± 147 (2475–9367)	3810–7110
2019	772.6 ± 8.24 (610–900)	740–846	13.45	425.3 ± 7.70 (280–480)	410–450	10.50	5956 ± 144 (2559–8884)	4910–6550
2021	783.3 ± 8.94 (660–960)	735–860	12.06	440.2 ± 7.99 (350–510)	420–450	9.64	6893 ± 163 (3486–9532)	5430–6550
2023	780.7 ± 6.97 (690–950)	739–865	10.21	433.8 ± 8.39 (330–520)	382–420	9.08	6748 ± 118 (2802–9382)	4110–5620
2024	808.4 ± 6.11 (735–890)	778–855	9.56	449.7 ± 7.65 (355–490)	400–445	8.66	6926 ± 168 (2948–7927)	4870–6430

Таблица 8. Продолжение

Год	Длина тела по Смитту		Обхват тела		Масса тела		
	$M \pm m$ (lim), мм	$Q-Q'$, мм	CV , %	$M \pm m$ (lim), мм	$Q-Q'$, мм	CV , %	$Q-Q'$, г
Снатолвеем							
1971	788.5 $\pm$ 5.87 (610–990)	765–840	7.77				5300–6450
1995	833.3 $\pm$ 10.79 (565–970)	740–830	10.73	422.6 $\pm$ 6.77 (360–550)	410–470	9.56	4650–6700
1996	825.2 $\pm$ 14.51 (535–970)	705–863	12.84	421.5 $\pm$ 9.36 (290–580)	385–465	14.50	4260–6790
1997	826.4 $\pm$ 7.56 (585–950)	741–872	10.45	420.7 $\pm$ 7.46 (310–540)	415–480	12.42	4370–6690
1998	828.3 $\pm$ 9.79 (570–970)	748–869	11.10	422.3 $\pm$ 6.12 (315–545)	410–485	13.12	4410–6740
2000	803.0 $\pm$ 10.32 (550–955)	770–825	13.71	423.3 $\pm$ 7.08 (325–550)	408–476	10.28	4720–6540
2001	795.0 $\pm$ 11.19 (559–920)	760–820	12.17	423.8 $\pm$ 7.27 (375–560)	405–450	8.54	5000–6400
2002	805.6 $\pm$ 8.46 (620–910)	762–850	10.81	424.2 $\pm$ 5.65 (380–552)	406–457	9.44	4910–6770
2003	794.5 $\pm$ 8.46 (633–910)	754–841	12.14	419.6 $\pm$ 8.21 (340–550)	410–453	10.57	4530–6640
2004	793.1 $\pm$ 7.15 (622–890)	748–844	11.56	421.1 $\pm$ 6.33 (335–550)	406–462	12.47	4460–6710
2005	802.2 $\pm$ 10.23 (632–905)	744–867	13.27	420.3 $\pm$ 5.89 (325–545)	409–454	9.98	4380–6680
2006	789.4 $\pm$ 9.46 (610–905)	727–812	10.27	418.5 $\pm$ 6.90 (320–515)	401–451	10.57	4590–6700
2007	803.3 $\pm$ 10.12 (648–910)	735–839	12.64	417.6 $\pm$ 7.15 (325–520)	406–449	11.03	4470–6750
2010	782.4 $\pm$ 10.58 (660–876)	715–838	10.74	414.6 $\pm$ 6.87 (368–470)	405–432	9.83	4570–6420
2011	801.2 $\pm$ 9.12 (633–965)	771–842	12.34	433.8 $\pm$ 6.88 (372–535)	409–445	8.98	4780–6830
2015	798.1 $\pm$ 10.02 (625–950)	765–833	11.24	427.7 $\pm$ 7.03 (375–521)	400–438	9.15	4687–6800
2016	788.6 $\pm$ 9.03 (610–902)	724–790	9.40	428.0 $\pm$ 8.38 (330–460)	400–425	10.70	4640–5390
2017	811.5 $\pm$ 11.24 (650–980)	760–840	8.66	436.1 $\pm$ 5.04 (380–500)	420–460	8.93	5160–6680
2018	768.3 $\pm$ 9.83 (650–900)	740–800	8.35	400.3 $\pm$ 9.64 (270–500)	390–432	12.27	4330–6040
2019	782.9 $\pm$ 10.28 (670–930)	735–820	9.54	426.1 $\pm$ 8.01 (370–540)	400–450	8.11	4550–6390
2021	785.1 $\pm$ 10.48 (650–910)	740–850	8.41	415.1 $\pm$ 8.63 (320–490)	380–450	10.57	4210–6130

Таблица 8. Окончание

Год	Длина тела по Смитту			Обхват тела			Масса тела		
	$M \pm m$ (lim), мм	$Q-Q'$, мм	CV , %	$M \pm m$ (lim), мм	$Q-Q'$, мм	CV , %	$M \pm m$ (lim), г	$Q-Q'$, г	CV , %
Квачина									
1971	779.4 ± 5.64 (540–960)	760–825	6.54				5750 ± 98 (1800–10500)	5100–6300	20.3
1995	814.9 ± 8.74 (590–965)	776–858	9.35	421.9 ± 7.03 (290–523)	417–472	7.03	6267 ± 102 (1934–10088)	5300–7400	27.1
1996	807.0 ± 9.72 (560–930)	702–853	13.01	412.0 ± 8.43 (300–500)	395–450	12.78	5956 ± 143 (1965–8479)	4610–6590	31.9
1997	812.4 ± 10.23 (550–945)	732–861	11.47	419.3 ± 9.54 (310–503)	401–465	11.45	6185 ± 146 (1746–9765)	4870–6810	28.4
1998	795.7 ± 8.96 (557–950)	730–857	12.06	425.7 ± 9.21 (367–486)	390–457	13.06	6259 ± 163 (1835–9864)	4820–6670	25.5
2000	798.9 ± 9.59 (550–965)	700–845	10.47	413.9 ± 5.78 (290–559)	405–465	11.61	6037 ± 167 (1996–11756)	4860–7250	30.3
2001	819.7 ± 11.82 (610–915)	747–856	12.96	416.7 ± 9.39 (340–510)	420–480	11.88	6575 ± 210 (2749–9950)	5640–7360	24.9
2002	793.3 ± 8.62 (600–965)	757–832	10.42	421.9 ± 5.39 (320–535)	408–451	9.67	5851 ± 101 (2378–10768)	4850–6500	26.7
2003	782.6 ± 6.48 (604–940)	737–813	11.48	425.5 ± 6.24 (330–520)	406–455	9.08	5604 ± 86 (2820–9950)	4760–6260	20.7
2004	794.1 ± 8.74 (613–920)	734–820	13.00	420.3 ± 7.32 (320–473)	407–452	10.23	5784 ± 115 (2934–9730)	4020–6540	24.3
2005	788.3 ± 7.68 (624–910)	723–831	12.51	418.6 ± 6.58 (321–481)	409–464	9.15	5843 ± 132 (2856–9670)	4150–6640	27.8
2006	795.5 ± 8.72 (635–915)	731–838	11.48	421.4 ± 7.03 (314–482)	405–471	11.47	5657 ± 145 (2746–9350)	4130–6720	25.1
2007	788.9 ± 9.13 (615–900)	724–816	12.86	424.2 ± 7.12 (308–480)	402–468	9.87	5646 ± 139 (2878–9760)	4310–6780	26.8
2010	775.7 ± 5.74 (698–889)	755–794	9.12	435.4 ± 6.71 (368–495)	405–432	9.16	6115 ± 133 (3490–8493)	4770–5730	17.5
2011	795.7 ± 8.52 (635–930)	765–838	10.44	439.3 ± 6.85 (295–530)	408–440	9.01	6376 ± 157 (2337–9856)	4980–6340	24.6
2015	785.6 ± 8.67 (665–910)	758–825	10.21	443.5 ± 7.16 (316–525)	405–452	10.35	6518 ± 139 (2716–9248)	4765–6614	29.8
2016	781.1 ± 11.78 (630–950)	710–830	14.59	442.6 ± 9.75 (320–530)	400–460	15.38	6617 ± 131 (2534–10404)	4550–6890	32.9
2017	771.8 ± 9.84 (620–910)	740–810	10.87	444.7 ± 7.66 (301–500)	390–430	9.32	6904 ± 119 (2145–9405)	4380–5690	24.2
2018	764.9 ± 11.06 (615–945)	720–787	10.42	440.1 ± 8.88 (324–460)	380–425	10.36	6891 ± 145 (2452–8239)	4300–5540	22.9
2019	776.7 ± 10.88 (640–903)	739–815	8.04	441.4 ± 8.82 (330–475)	385–438	9.51	6885 ± 123 (2913–8923)	4240–6000	24.5
2021	771.5 ± 9.34 (630–905)	730–820	9.97	443.1 ± 8.22 (350–500)	400–430	8.54	6979 ± 183 (3183–8382)	4650–5770	23.1

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, $Q-Q'$ — межквартильная дистанция (пределы варьирования длины тела 50% особей в выборке).

из р. Снатолвеем — её средние длина и масса тела были наибольшими (табл. 8). Достоверные различия по длине и массе тела между самцами и самками во все годы наблюдений не выявлены, за исключением единственного параметра — “масса тела” — в выборке из р. Квачина 1970 и 1971 гг. (критерий Стьюдента 2.03; $0.01 < p < 0.05$).

Самыми мелкими были особи из р. Утхолок в 1970 и 1971 гг., минимальными у них были и средняя длина тела, и средняя масса тела, большинство рыб (>50%) имели размеры 680–745 мм и массу 3800–5250 г. При этом в реках Квачина и Снатолвеем в эти годы длина и масса тела рыб были существенно большими, чем в р. Утхолок. В выборках проходной микижи за 1970 и 1971 гг. из разных рек показатели изменчивости (ошибка среднего значения и коэффициент вариации) были минимальными по сравнению с концом XX—началом XXI вв. (табл. 8).

Начиная с 1995 г. у проходной микижи наблюдалось существенное увеличение длины и массы тела во всех выборках из трёх рек. Хотя пределы варьирования этих признаков в целом были сходны с таковыми 1970 и 1971 гг., средние показатели существенно увеличились, а различия между тремя реками стали незначительными. При этом резко возросли показатели вариации в выборках — почти во всех случаях по длине и массе тела CV составлял >10%, а ошибка среднего значения стала почти вдвое больше, чем в выборках 1970 и 1971 гг. (табл. 8). Большинство рыб начиная с 1990-х гг. достигали более крупных размеров — более 50% особей в выборках имели длину тела 740–850 мм, массу тела — 4800–6500 г. Самые большие размеры во всех реках были свойственны проходной микиже в 1995–1998 гг.

За 30-летний период наблюдений (1995–2024) выявлена сложная картина изменчивости показателей “обхват тела” и “масса тела”. В выборках 1995–2003 гг. эти показатели оставались сходными в каждой из рек в разные годы. Однако начиная с 2004 г. наблюдалось увеличение значений обхвата тела и, соответственно, массы тела (табл. 8), тем самым увеличилась масса тела рыб при сходной длине. Такого рода изменения связи между длиной и массой тела рыб описываются изменениями характера линейной регрессии между показателями. В выборках 2004–2024 гг. коэффициенты уравнения связи стали закономерно увеличиваться по сравнению с предыдущим периодом (табл. 9). Таким

образом, в настоящее время в период морского нагула величина приростов массы тела по сравнению с величиной приростов длины тела стала большей, чем в 1995–2003 гг. (табл. 8, 9). Примечательно, что во все годы во всех реках установлена высокая корреляция (>75%) между длиной и массой тела при применении модели линейной регрессии (табл. 9).

Наибольшая вариабельность соотношения полов в разные годы отмечена в выборках из р. Утхолок. При том что во всех выборках доля самок была >50%, в отдельные годы она варьировала от 51 до 77% (табл. 10). Значительное преобладание самок (>60%) было в 1970, 1971 и в 1995–1998 гг., но в 2000–2007 гг. оно стало не столь выраженным (всего 51–54%). Начиная с 2016 г. доля самок в выборках из р. Утхолок существенно возрастала и в 2023–2024 гг. достигла 76–77%. В реках Квачина и Снатолвеем начиная с 2016 г. также наблюдали увеличение доли самок, которая в 2019–2021 гг. превысила 75%.

Таким образом, в конце 2010-х и начале 2020-х гг. наблюдалась устойчивая тенденция к увеличению доли самок в репродуктивной части популяций проходной микижи во всех трёх реках. Среди повторно нерестующих рыб самки также всегда преобладали над самцами, причём доля самок была всегда выше, чем среди впервые нерестующих рыб. Наиболее существенное преобладание самок среди повторно нерестующих рыб наблюдалось у проходной микижи из р. Квачина (табл. 10). Во все годы особи, идущие на четвёртый–пятый нерест, были самками.

Сравнительный анализ показателей структуры популяции проходной микижи в реках Северо-Западной Камчатки

Полученные данные разных лет свидетельствуют о том, что во всех трёх реках на протяжении всего периода наблюдений в каждый отдельный год в каждой выборке наблюдалось уникальное сочетание текущего состояния параметров структуры популяции. Однофакторный дисперсионный анализ и критерий Краскала–Уоллиса выявили наличие достоверных различий по всем без исключения признакам (табл. 11). Фактически вариабельность параметров структуры популяций проходной микижи в каждой из рек столь велика, что в каждый год картина состояния популяции отличалась от смежных лет.

В то же время оценка сходства/различий по совокупности признаков методами много-

Таблица 9. Параметры линейного уравнения связи длина—масса тела и её сила у проходной микижи *Parasalmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки в разные годы

Год	Утхолок			Квачина			Снатолвеем		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>
1971	−12223.4	22.68	0.89	−12368.2	23.23	0.89	−12548.3	23.56	0.88
1995	−12332.4	22.74	0.83	−12447.3	23.24	0.74	−13278.4	23.58	0.76
1996	−13232.8	23.15	0.86	−12686.4	23.26	0.75	−13215.7	23.59	0.74
1997	−12547.2	23.14	0.84	−12677.8	23.25	0.76	−13156.9	23.58	0.76
1998	−12628.7	23.13	0.81	−12256.3	23.28	0.77	−12864.4	23.56	0.75
2000	−12558.5	23.14	0.78	−12437.5	23.27	0.76	−12781.3	23.57	0.78
2001	−12483.4	23.13	0.86	−12547.7	23.28	0.76	−12858.8	23.59	0.79
2002	−12556.3	23.16	0.79	−12568.7	23.28	0.78	−12856.7	23.55	0.77
2003	−13159.1	23.15	0.83	−12579.8	23.27	0.79	−12846.5	23.56	0.78
2004	−12732.8	23.14	0.87	−12704.1	23.26	0.78	−12976.6	23.57	0.80
2005	−12173.3	22.48	0.83	−12471.6	23.28	0.81	−12946.4	23.55	0.79
2006	−12447.7	23.08	0.85	−12632.2	23.28	0.82	−12825.1	23.58	0.84
2007	−12346.2	23.11	0.82	−12645.6	23.28	0.82	−12945.7	23.58	0.80
2010				−12122.2	23.69	0.81	−12364.3	23.75	0.82
2011				−12345.9	23.68	0.82	−12358.4	23.78	0.81
2015				−12278.8	23.61	0.82	−12294.2	23.69	0.82
2016	−12057.7	23.28	0.78	−11857.4	23.75	0.79	−11804.7	23.81	0.82
2017	−12007.3	23.28	0.80	−11432.3	23.77	0.78	−12302.6	23.84	0.83
2018	−11476.6	23.28	0.81	−11288.7	23.78	0.77	−11444.5	23.85	0.80
2019	−11956.7	23.29	0.77	−11556.4	23.78	0.77	−11756.3	23.85	0.83
2021	−11468.3	23.36	0.76	−11294.6	23.79	0.78	−11782.2	23.86	0.80
2023	−11314.1	23.39	0.79						
2024	−11661.4	23.39	0.79						

Примечание. Уравнение: $W = a + bFL$, где FL — длина тела по Смитту, мм; W — масса тела, г; a , b — константы. r — коэффициент корреляции Пирсона.

мерной статистики показала формирование нескольких объединений выборок (рис. 4). По результатам кластерного анализа во всех реках наиболее удалённое положение заняли выборки 1970 и 1971 гг., аналогичную картину показал анализ главных компонент. Выборки конца XX—начала XXI вв. сформировали несколько кластеров, причём характер кластеризации в разных реках сходен (рис. 4а). Всего во всех реках сформировалось три объединения —

1995–1998, 2000–2007 и 2015–2024 (2016–2024 для р. Утхолок) гг. Кроме того, в реках Квачина и Снатолвеем выделился кластер 2010 и 2011 гг. К сожалению, отсутствие выборок этих лет из р. Утхолок не позволяет сделать однозначный вывод про универсальность выделения данного кластера. Анализ главных компонент подтвердил результаты кластерного анализа — в пространстве главных компонент образованы факторные области, соответствующие указанным выше пе-

Таблица 10. Доля самок среди впервые и повторно нерестующих особей в выборках микижи *Parasalmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки в разные годы, %

Год	Утхолок		Квачина		Снатолвеем	
	Впервые	Повторно	Впервые	Повторно	Впервые	Повторно
1971	62.0	64.4	51.3	54.1	81.5	82.2
1995	62.9	63.1	65.2	66.1	63.9	64.2
1996	66.2	67.4	60.8	65.5	63.6	69.4
1997	65.3	67.2	66.7	72.2	64.1	67.2
1998	62.3	65.7	64.3	73.4	67.4	68.4
2000	51.1	60.4	51.6	70.2	64.2	66.3
2001	52.7	59.7	54.7	64.5	62.3	67.0
2002	51.8	55.7	54.8	66.3	65.1	68.1
2003	51.5	56.1	54.1	64.3	61.4	65.7
2004	53.2	58.5	55.3	64.2	62.4	66.1
2005	54.1	59.4	52.2	65.5	65.1	68.7
2006	53.7	60.3	57.5	66.2	66.5	70.3
2007	51.7	56.8	52.6	60.4	65.4	69.8
2010			51.8	60.3	72.2	75.5
2011			59.1	65.7	82.4	83.3
2015			58.8	64.9	79.3	79.8
2016	67.8	69.7	70.4	74.6	72.9	75.8
2017	68.1	70.3	68.4	73.6	78.8	81.2
2018	68.2	70.7	69.1	75.5	74.1	80.2
2019	69.1	71.1	75.1	77.8	79.4	84.1
2021	69.9	72.1	75.2	79.3	78.1	82.2
2023	76.2	77.3				
2024	77.4	78.2				

риодам. В реках Утхолок и Снатолвеем факторные области компактные, хорошо обособленные от других, в р. Квачина вариабельность оценок сходства/различий по совокупности признаков оказалась выше (рис. 46). Примечательно, что для рек Утхолок и Квачина вклад в дискриминацию внесли почти все, а для р. Снатолвеем — все, привлечённые для анализа признаки (табл. 12).

Характер кластеризации указывает на то, что внутри каждого из выделяющихся временных периодов выборки отдельных лет оказались

сходными между собой. В некоторых случаях степень сходства высокая, как, например, между выборками 1995–1998 гг. из р. Снатолвеем. В то же время для хорошо выделяемого кластера временного периода 2016–2024 гг. (для рек Квачина и Снатолвеем — 2015–2021) характерна высокая гетерогенность — узлы кластеров расположились на уровне, большем, чем таковой для выборок других временных периодов. Кроме того, в р. Утхолок хорошо заметно обособление выборки 2024 г., возможно, из-за резкого увеличения доли повторно нерестующих рыб.

Таблица 11. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и оценки различий по критерию Краскела–Уоллиса (K–W) параметров возрастного состава во временных рядах проходной микижи *Parasaito mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки

Параметр	Утхолок		Квачина		Снатолвеем	
	ANOVA	K–W	ANOVA	K–W	ANOVA	K–W
	<i>p/F</i> -критическое/ <i>F</i> -тест	<i>H/p</i>	<i>p/F</i> -критическое/ <i>F</i> -тест	<i>H/p</i>	<i>p/F</i> -критическое/ <i>F</i> -тест	<i>H/p</i>
<i>Ar</i>	0.002/3.053/4.3273	5.34/0.0002	0.001/3.044/4.0121	4.78/0.0005	0.001/3.075/5.2541	5.62/0.0004
<i>As</i>	0.001/3.079/9.3456	9.77/0.0000	0.001/3.016/10.2237	10.34/0.0000	0.001/3.025/9.8971	11.53/0.0000
<i>Asfm</i>	0.001/3.085/8.7425	9.53/0.0000	0.001/3.062/7.8890	9.02/0.0003	0.001/3.048/8.3241	9.25/0.0003
<i>Aspr</i>	0.003/3.046/12.3325	14.22/0.0000	0.001/3.002/14.2774	15.15/0.0000	0.001/3.010/15.0026	16.42/0.0000
<i>Am</i>	0.001/3.083/8.8562	8.42/0.0001	0.001/3.062/8.8621	9.00/0.0000	0.001/3.074/9.0322	10.44/0.0000
<i>AF</i>	0.001/3.036/8.4973	8.63/0.0001	0.001/3.029/7.9567	9.32/0.0000	0.001/3.083/8.9652	9.84/0.0000
<i>AFfm</i>	0.002/3.087/6.5572	7.65/0.0002	0.001/3.004/6.0243	6.88/0.0003	0.001/3.011/6.5415	7.41/0.0003
<i>Nsw</i>	0.001/3.066/10.2345	9.15/0.0001	0.001/3.057/8.7546	10.54/0.0000	0.001/3.079/13.2415	10.92/0.0000
<i>Rtsw</i>	0.001/3.094/10.1457	10.87/0.0000	0.001/3.085/9.6451	10.96/0.0000	0.001/3.088/12.8751	11.29/0.0000
<i>FL</i>	0.001/3.041/4.3978	4.21/0.0004	0.001/3.044/5.0012	4.31/0.0004	0.001/3.057/4.1125	4.52/0.0004
<i>G</i>	0.001/3.069/5.6472	5.89/0.0002	0.001/3.067/5.7541	5.62/0.0003	0.001/3.080/5.2097	5.45/0.0002
<i>W</i>	0.001/3.070/5.0218	5.10/0.0003	0.001/3.084/5.3321	5.48/0.0003	0.001/3.079/5.3147	5.59/0.0002

Примечание. *p* — уровень значимости различий по использованным критериям (*F* и *H*). Здесь и в табл. 12: *Ar* — длительность речной фазы жизненного цикла — число лет, проведённых в реке до ската в море (возраст смолта); *As* — длительность морской фазы жизненного цикла — число лет, проведённых в море, объединённая выборка впервые и повторно нерестующих особей; *Asfm* — длительность морской фазы жизненного цикла впервые созревающих особей, *Aspr* — длительность морской фазы жизненного цикла повторно созревающих особей, *Am* — возраст полового созревания, *AF* — полный возраст, *AFfm* — полный возраст впервые созревающих особей, *Nsw* — число нерестов, *Rtsw* — суммарная доля повторно нерестующих рыб, *FL* — длина тела, *G* — обхват тела, *W* — масса тела.

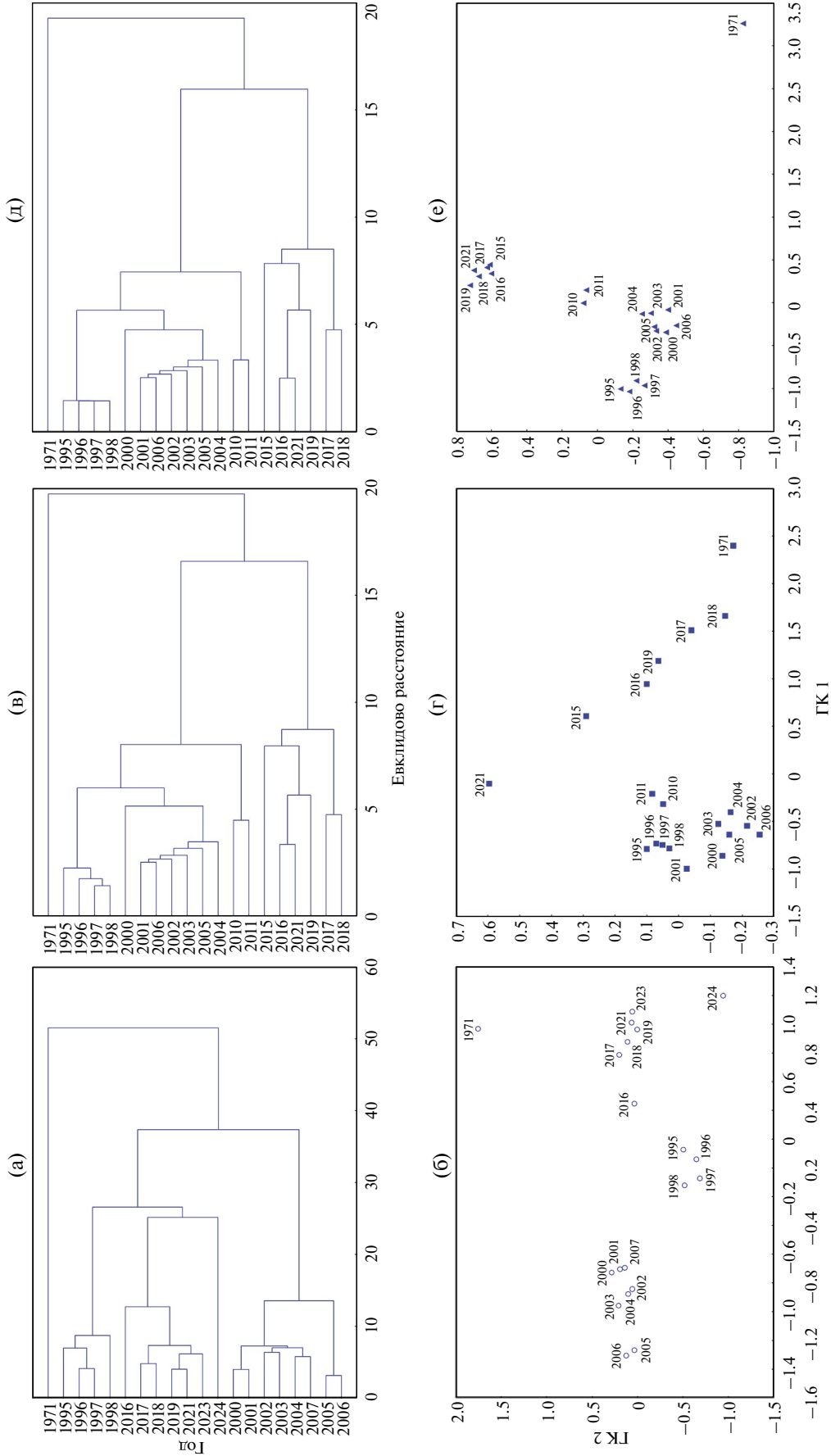


Рис. 4. Результаты кластерного анализа (кластеризация методом невязшенного попарного среднего) (а, в, д) и анализа методом главных компонент (ГК) (б, г, е) выборок проходной микижи *Parasilto mykiss* разных лет из рек Утхолок (а, б), Квачина (в, г) и Снатолвеем (д, е).

Таблица 12. Значения нагрузок на две первые главные компоненты (ГК) собственных векторов параметров структуры популяции проходной микижи *Parasalmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки

Параметр	Утхолок		Квачина		Снатолвеем	
	ГК 1	ГК 2	ГК 1	ГК 2	ГК 1	ГК 2
<i>Ar</i>	0.7756	0.6674	0.7954	0.7986	0.8467	0.7741
<i>As</i>	0.8712	0.7682	0.9621	0.8364	0.8236	0.8364
<i>Asfm</i>	0.8647	0.7812	0.9214	0.9154	0.9326	0.8127
<i>Asrp</i>	0.8365	0.8011	0.8726	0.8863	0.7961	0.9020
<i>Am</i>	0.8795	0.8231	0.7954	0.9354	0.8475	0.8672
<i>AF</i>	0.8645	0.8145	0.8437	0.7628	0.8361	0.8364
<i>AFfm</i>	0.7948	0.8312	0.9054	0.8364	0.7745	0.7755
<i>Nsw</i>	0.9236	0.8471	0.9457	0.8562	0.9465	0.9002
<i>Rrs</i>	0.9045	0.8561	0.8374	0.8196	0.9024	0.8631
<i>FL</i>	0.6621	0.5121	0.7533	0.4215	0.7601	0.7600
<i>G</i>	0.7642	0.5944	0.7895	0.7718	0.7862	0.7892
<i>W</i>	0.7748	0.6214	0.7715	0.7948	0.8012	0.7041

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены признаки, внёсшие значимый вклад в дискриминацию.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменения биологических показателей во времени свойственны разным видам лососей, о чём свидетельствуют результаты мониторинга ряда промысловых видов тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) на основании массива данных, накопленных с начала XX в., при этом приоритетным анализируемым показателем рассматривается численность локальных стад. Значительное внимание уделяется поиску причинно-следственных связей между изменениями численности и другими биологическими показателями и внешними факторами, в том числе такими, как изменение климата и вызванные им сдвиги в пищевых сетях морских экосистем (Бирман, 1985, 2004; Крогиус и др., 1987; Busby et al., 1996, 2000; Myers et al., 2000; Welch et al., 2000; Mantua, Hare, 2002; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Rand et al., 2012; Заволокин, 2015; Кровнин и др., 2016; Schoen et al., 2017; Бугаев и др., 2018; Waples et al., 2022).

В работах североамериканских исследователей большое внимание уделяется оценке состояния популяций стальноголового лосося, имеющего особую роль в культурной и повседневной жизни населения Запада Северной Америки, в последнее десятилетие его стали часто называть

даже “иконой” (icon species) (Hodge et al., 2014; Moore et al., 2014; Clemens, 2015; Hall et al., 2016; Sobocinski et al., 2018, 2020; Dobos et al., 2020). Пристальное внимание к стальноголового лосося вызвано катастрофической деградацией и даже исчезновением его отдельных локальных стад в большинстве рек Запада Северной Америки (Chapman et al., 1994¹; Northcote, Atagi, 1997; Busby et al., 2000; Smith, Ward, 2000; Ward, 2000; Blumm, 2002; Brannon et al., 2004; Butler, O'Connor, 2004; Meengs, Lackey, 2005; Return ..., 2006; Gustafson et al., 2007; Yoshiyama, Moyle, 2010²). Первостепенные усилия по мониторингу сводятся к оценке численности локальных стад как основе мероприятий по их спасению и сохранению, например, в реках, впадающих в зал. Пьюджет-Саунд (штат Вашингтон, США), численность стальноголового лосося в настоящее время составляет 1–4% таковой в начале

¹ Chapman D., Giorgi A., Hillman T. et al. 1994. Status of summer/fall chinook salmon in the mid-Columbia River // Report prepared for the Mid-Columbia PUDs. Boise, ID: Don Chapman Consultants, Inc., 411 p.

² Yoshiyama R.M., Moyle P.B. 2010. Historical review of Eel River anadromous salmonids, with emphasis on chinook salmon, coho salmon and steelhead // A report commissioned by California Trout, 2010. Davis: University of California, Center for Watershed Sciences, 107 p.

XX в. (Gayeski et al., 2011), многие популяции в штатах Орегон и Калифорния насчитывают всего несколько десятков производителей в год (Nielsen E. et al., 1999; Nielsen J. et al., 1999; Heath et al., 2002; Ardren, Kapuscinski, 2003; Blankenship et al., 2009; Benavente et al., 2015; Johnson et al., 2019). Помимо оценок численности другим важным предметом мониторинга популяций стальноголового лосося в Северной Америке стала оценка популяционно-генетических показателей (в том числе и ныне малочисленных локальных группировок), которые, пусть и с определёнными ограничениями, возможны с привлечением выборок пестряток в возрасте 1+ и 2+ и даже сеголеток (Beacham et al., 1999, 2004; Heath et al., 2002; Hendry et al., 2002; Aguilar, Garza, 2007; Pearse et al., 2007; Narum et al., 2008; Collins et al., 2023). В то же время исследования по долговременным изменениям возрастного состава, длительности пресноводной и морской фаз жизненного цикла и повторности нереста в североамериканских популяциях стальноголового лосося встречаются крайне редко. Это во многом основано на трудностях сбора репрезентативных выборок производителей из-за их малочисленности, а также существенным влиянием рыб искусственного происхождения (McGregor, 1986; Beechie et al., 2006; Wade et al., 2013; Moore et al., 2014; Kendall et al., 2015, 2017; Hodge et al., 2016). В целом, по мнению ряда исследователей, из-за катастрофического падения численности современная структура популяций существенно деградировала и рассматривается как значительно упрощённая, в связи с чем оценка межгодовых изменений параметров отдельных группировок затруднительна (Brannon et al., 2004; Moore et al., 2010, 2014; Schindler et al., 2010; Quinones et al., 2014; Thompson, Beauchamp, 2014; Hall et al., 2016; Hodge et al., 2016).

В отличие от большинства популяций стальноголового лосося в реках Северной Америки проходная микижа в трёх изученных нами реках Северо-Западной Камчатки не испытала влияния антропогенной трансформации и сохранила свою природную структуру. Тем самым имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет проанализировать, каким образом изменяются демографические показатели в новейшее время, и оценить характер ответных реакций популяций на климатические изменения в Северной Пацифике.

Проведённый в нашей работе анализ указывает на то, что начиная с 1970 и 1971 гг. и по

настоящее время во всех трёх реках происходят перманентные, значительные и очень сходные по характеру (фактически синхронные) изменения основных популяционных параметров микижи. При этом принципиально важными являются результаты анализа генетической изменчивости популяций микижи в реках Утхолок и Квачина (Кузищин и др., 2025) — обнаружена стабильность генетической структуры в каждой реке и не выявлены признаки редукции генетического разнообразия по микросателлитным локусам, что отражает устойчивое состояние популяций на протяжении длительного современного периода. Тем самым есть веские основания рассматривать межгодовые изменения популяционных параметров микижи как отражение реакции на действия факторов среды. Следовательно, всего вероятнее, причины выявленных перемен обусловлены изменениями в пресноводных и океанических экосистемах, используемых микижей на разных этапах жизненного цикла.

Значительные изменения наблюдаются в проявлении полиморфизма миграционной стратегии. Так, в 1970 и 1971 гг. воспроизводство популяций обеспечивалось исключительно за счёт проходных самок, пресноводная компонента популяций была крайне незначительна и представлена только самцами. К концу XX в. ситуация изменилась: резко возросла доля рыб, ассоциированных с пресными и солоноватыми водами эстуариев рек, особенно примечательным стоит отметить появление самок среди таких особей. После 2016 г. доля эстуарных, речных-эстуарных и речных рыб упала, но при этом самки среди них остались. Тем самым в конце XX—начале XXI вв. в популяциях воспроизводство обеспечивается широким набором особей с разным типом ЖС. Как показали предыдущие исследования, особи с разной степенью выраженности анадромии и резидентности принадлежат к одному генному пулу и являются компонентами одной нерестовой совокупности (McPhee et al., 2007, 2014; Кузищин и др., 2020a). Тем самым локальные популяции микижи демонстрируют высокую пластичность своей структуры как ответ на комплексное воздействие факторов внешней среды. Такого рода полиморфизм в популяциях стальноголового лосося рассматривается как высоко адаптивное свойство, обеспечивающее локальной популяции освоение всего потенциала внешней среды, или “популяционный фитнесс” (Gross, 1987; Waples, 2002; Schindler et al.,

2008, 2010; Greene et al., 2010; Moore et al., 2014; Kendall et al., 2015, 2017; Thompson, Beauchamp, 2014). Многовариантность производителей в локальной популяции, реализующих разную миграционную стратегию, рассматривается как эффективный путь снижения рисков влияния негативных внешних факторов и обеспечения устойчивого существования в нестабильных условиях внешней среды (Stearns, 1992; McElhany et al., 2000; Ruckelshaus et al., 2003; Watters et al., 2003; Beechie et al., 2006; Fox et al., 2007; Greene et al., 2010; Schindler et al., 2010; Moore et al., 2014; Zimmerman et al., 2022).

Особи, нагуливающиеся в солоноватых водах приустьевой зоны рек, в разных популяциях появлялись синхронно. Всего вероятнее, это может быть обусловлено улучшением условий нагула в эстуарной зоне, особенно в р. Утхолок, имеющей наиболее выраженный и большой по площади эстуарий полигалинного типа с умеренным типом прибойности (Пустовит, Пичугин, 2006; Кузищин и др., 2020а). Улучшение условий нагула в эстуарной зоне может быть следствием изменения климата в сторону потепления в районе, включающем водосборные бассейны и эстуарии рек Утхолок, Квачина и Снатолвем, — в 1995–2015 гг. среднемесячные температуры воздуха в летние месяцы были на 3.5–4.0°C выше, чем в 1960–1975 гг. (рис. 5). Известно, что поккатная молодь стальноголового лосося обладает разной степенью готовности к переходу в морскую среду обитания: как правило, более крупные особи с хорошо выраженными признаками смолтификации быстро покидают прибрежную зону и уходят в открытое море, тогда как более мелкие рыбы со слабо выраженными смолтификационными изменениями не готовы к переходу в морскую среду и задерживаются в устьевой зоне рек (Kennedy et al., 2007; Beakes et al., 2010; Hayes, Kocik, 2014; Healy, 2017; Moore, Berejikian, 2017; Xiong et al., 2020). Поккатная молодь микижи в реках Камчатки имеет разную степень выраженности признаков смолтификации: более мелкие младшевозрастные смолты в возрасте 2+ скатываются на стадии “светлой пестрятки” и менее готовы к переходу в среду с морской солёностью (Кузищин и др., 2001, 2002; Pavlov et al., 2005; Павлов и др., 2016). Следовательно, представляется маловероятной реализация эстуарного и речного-эстуарного типов ЖС у такой молоди в 1970-е гг. из-за высокой смертности при переходе из рек в море. При потеплении в регионе младшевозрастные

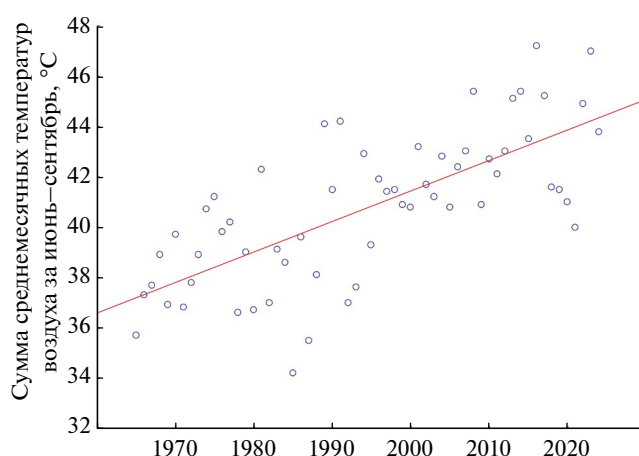


Рис. 5. Динамика температуры воздуха в водосборном бассейне р. Утхолок в разные годы: (o) — сумма среднемесячных температур за июнь–сентябрь, (—) — линия тренда, выстроенная по методу наименьших квадратов. $R=0.7137$, $p=0$. Сведения с сайта <http://www.pogodaiklimat.ru> по данным ближайшей к району работ метеорологической станции в с. Усть-Хайрюзово (индекс Всемирной метеорологической организации 32287; 57°05'43.080" с.ш., 156°44'16.080" в.д.).

смолты микижи получили возможность реализации жизненного цикла без полной трансформации осморегуляторной системы.

Факт понижения смертности мелкой поккатной молоди стальноголового лосося при повышении температуры в весенне-летний период отмечали и североамериканские исследователи для рек “северных” регионов — Британской Колумбии и Аляски (Ward, Slaney, 1988; Lohr, Bryant, 1999³; Magnuson et al., 2000; Isaak et al., 2012; Evans et al., 2014; Sobocinski et al., 2020; Moore et al., 2021). Также есть исследования, в которых появление рыб с короткими прибрежными миграциями в солоноватых водах связывали с большей выживаемостью мелких смолтов в условиях повышения температуры эстуарной зоны рек (Hayes et al., 2011; Healy, 2017; Moore, Berejikian, 2017). В то же время доли эстуарных и речных-эстуарных рыб после 2016 г. снижались на фоне дальнейшего потепления (рис. 5). Скорее всего, уменьшение доли рыб, использующих эстуарную зону для жизни и нагула, является следствием резкого сокращения доли поккатной молоди в возрасте 2+ (табл. 4, рис. 2). В этот

³ Lohr S.C., Bryant M.D. 1999. Biological characteristics and population status of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in Southeast Alaska // Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-407. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 29 p.

период скатывались старшевозрастные смолты (3+ и 4+) на стадии “серебрянки”, которые претерпели полную смолтификацию и имели способность мигрировать сразу в море. Ранее была показана быстрая откочёвка крупных смолтов в открытое море без задержки в эстуарной зоне рек Северной Америки (Bailey et al., 2018; Plumb, 2018; Plumb et al., 2023).

Наиболее изменчивые показатели у микижи исследованных популяций касаются возрастного состава мигрирующих на нерест рыб, изменения этих параметров носят сложный характер. Единственный показатель, который изменялся однонаправленно в течение всего мониторинга — длительность пресноводной фазы жизненного цикла молоди до ската в море. Если в 1970 и 1971 гг. основу покатной молоди (смолтов) составляли особи в возрасте 2+, то в 1990-х преобладающей группой стали покатники в возрасте 3+, хотя значительная часть всё ещё скатывалась и в возрасте 2+, но в XXI в. покатники в возрасте 3+ стали иметь подавляющее превосходство, а особи в возрасте 2+ стали единичными. Это означает, что на протяжении мониторинга длина и масса тела покатников закономерно увеличивались — ранее было показано, что смолты старшего возраста всегда имеют большие размеры (Кузищин и др., 2001, 2002; Pavlov et al., 2005; Павлов и др., 2016). На первый взгляд, возможной причиной таких изменений является потепление в исследуемом районе — между изменениями возрастного состава покатников и температурой воздуха в июне–сентябре в разные годы выявлена достоверная корреляция ($r = 0.68$, $p < 0.01$). Кроме того, ещё одним важным фактором, оказывающим влияние на длительность пресноводного периода жизни проходной микижи является продуктивность рек, определяемая, помимо прочих факторов, численностью заходящих в них на нерест тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. В XX в. на реках существовал промысел, который прекратился лишь в 1996 г., и с этого времени отмечается рост численности горбуши во всех трёх реках, ставший особенно заметным начиная с 2010 г., в том числе и в нечётные годы, которые считаются неурожайными для западного побережья Камчатки (Кузищин и др., 2023). Таким образом, есть все основания полагать, что продуктивность рек возросла за счёт увеличения привнесения биогенов морского происхождения в речные экосистемы, что даёт возможность молоди дольше задерживаться в реке. Анало-

гичная ситуация была описана для одной из рек западного побережья Северной Америки — в условиях более высокой температуры в реке и при большей численности горбуши покатники стальноголового лосося оказываются крупнее и более выносливыми (Bailey et al., 2018). Скат смолтов стальноголового лосося в старшем возрасте при более крупных размерах исследователи рассматривают как несомненно положительное свойство, обеспечивающее снижение смертности при переходе в морскую среду и повышение выживаемости поколения в целом (Ward, Slaney, 1988; Ward et al., 1989; Copeland, Venditti, 2009; Carlson, Satterthwaite, 2011; Evans et al., 2014; Moore et al., 2014; Jones et al., 2015; Kendall et al., 2015, 2017; Hall et al., 2016). Тем самым увеличение длительности пресноводного периода можно рассматривать как проявление способности к эффективной адаптации локальных популяций микижи в меняющихся условиях среды, обеспечивающей большую устойчивость их существования. В то же время приводимые ранее причинно-следственные связи между температурой воды, продуктивностью и длительностью пресноводного периода необходимо принимать с осторожностью. Так, ранее было установлено, что при повышении температуры воздуха и воды в реках молодь стальноголового лосося демонстрировала, наоборот, сокращение длительности пресноводного периода (за счёт увеличения длительности сезона активного роста) и скат в более раннем возрасте (Angilletta et al., 2008; Beer, Anderson, 2011; Isaak et al., 2012; Jones et al., 2015). Другие исследования показывают, что при повышении продуктивности пресноводных нерестово-выростных участков снижается смертность на ранних стадиях развития и повышается численность поколения, что усиливает конкуренцию среди молоди и способствует увеличению продолжительности жизни в реке до ската в море (Copeland, Venditti, 2009; Beakes et al., 2010; McMillan et al., 2011; Tattam et al., 2013; Evans et al., 2014; Thompson, Beauchamp, 2014; Kendall et al., 2015, 2017; Myrvold, Kennedy, 2015). В целом существует мнение, что возраст, размеры и выживаемость молоди стальноголового лосося заключены в очень сложную конфигурацию причинно-следственных связей с температурой, продуктивностью и другими факторами среды, причём имеются хорошо выраженный региональный эффект и своя система зависимостей для конкретной реки и даже притока. Признанным является факт, что в се-

верных участках ареала, в “холодных” районах, повышение температуры положительно влияет на выживаемость молоди (Beer, Anderson, 2001; Bacon et al., 2005; Crozier et al., 2010; Tattam et al., 2013; Jones et al., 2015; Kendall et al., 2015, 2017). Таким образом, есть основания полагать, что повышение возраста поклатной молоди в популяциях микижи рек Утхолок, Квачина и Снатолвем является позитивным явлением.

Более сложный характер межгодовых изменений выявлен у параметров, характеризующих морскую фазу жизненного цикла проходной микижи. С 1970-го и 1971-го к середине 1990-х гг. произошло резкое увеличение периода морского нагула, появились морфы, неизвестные для 1970-х гг.: если в 1970-е нагул в море длился не более четырёх лет, то в конце XX в. его продолжительность возросла до семи–восьми лет. Кроме того, почти вдвое увеличилось модальное значение длительности морского нагула — с одного–двух до трёх–четырёх лет. Однако в XXI в. стали наблюдаться разнонаправленные изменения периода морского нагула. В первое десятилетие XXI в. в целом сократилась максимальная продолжительность морского нагула, при этом неизменными остались модальные показатели. Но наиболее резкие изменения стали наблюдаться со второй половины 2010-х, и они продолжаются по настоящее время. Вместе с тем выявлена закономерность особенностей протекания морской фазы жизненного цикла: постепенное уменьшение доли рыб, которые нагуливаются в море один год, — в 1970 и 1971 гг. таких рыб было ~35%, но начиная с 2001 г. они отсутствовали в выборках из всех трёх рек. Таким образом, на протяжении всего мониторинга установлено увеличение длительности периода нагула камчатской микижи в море. Эта тенденция подтверждается изменениями длительности морского нагула среди впервые нерестующих особей — с начала 2000-х гг. среди них отсутствуют особи с одним годом морского нагула, но появились рыбы, которые созревают после четырёх лет пребывания в море.

Сравнительный анализ длительности морского периода жизни микижи из рек Северо-Западной Камчатки и стальноголового лосося Северной Америки показывает заметную разницу между ними. Так, значительная доля рыб, которые проводили в море до первого нереста один год, была уникальной особенностью проходной микижи Камчатки. В реках Северной Америки

на ареале от Аляски до Калифорнии доля таких рыб составляет ~1%, причём как в середине XX в., так и в настоящее время. В реках Северной Америки длительность морского нагула стальноголового лосося составляет преимущественно два года, а максимальная — не более четырёх. Примечательно, что в отличие от микижи Северо-Западной Камчатки в популяциях стальноголового лосося из рек Северной Америки разные авторы не выявили каких-либо заметных изменений длительности морского нагула за более чем 60-летний период (Withler, 1966; Everest, 1973⁴; Puckett, 1975⁵; Jones, 1980⁶; Barnhart, 1986; Chilcote et al., 1986; Leider et al., 1986; Ward, Slaney, 1988; Burgner et al., 1992; Hopelain, 1998⁷; Brannon et al., 2004; Clemens, 2015; Hall et al., 2016; Hodge et al., 2016; Sobocinski et al., 2018; Dobos и др., 2020).

Как следствие увеличения длительности морского нагула, в популяциях микижи соответствующим образом изменились и такие сопряжённые параметры, как общая продолжительность жизни и возраст наступления полового созревания. С 1970 и 1971 гг. продолжительность жизни увеличилась в 1.7–1.8 раза, возраст полового созревания — в 1.5 раза. И, хотя с 1995-го г. наблюдались разнонаправленные изменения, особенно заметные с 2016 г., общая тенденция сохранилась — в последние годы популяции составлены позднесозревающими старшевозрастными особями, способными доживать до 9–10 лет. В то же время для подавляющего большинства североамериканских популяций стальноголового лосося характерна относительно короткая жизнь — общая её продолжительность составляет не более 6 (чаще 4–5) лет, первый нерест осуществляется чаще всего в возрасте 3–4 года, производители принадлежат к де-

⁴ Everest F.H. 1973. Ecology and management of summer steelhead in the Rogue River // Fishery research report № 7. Project ASF 31. Corvallis: Oregon State Game Commission, 48 p.

⁵ Puckett L.K. 1975. The status of spring-run steelhead (*Salmo gairdneri*) of the Eel River system // Department of Water Resources and Department of Fish and Game Memorandum Report, Yountville: Calif. Dep. Fish Game, 87 p.

⁶ Jones W.E. 1980. Summer steelhead (*Salmo gairdneri*) in the Middle Fork Eel River and their relationship to environmental changes, 1966 through 1978 // Anadromous Fisheries Branch administrative report № 80-2. Sacramento: Calif. Dep. Fish Game, 25 p.

⁷ Hopelain J.S. 1998. Age, growth, and life history of Klamath river basin steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss irideus*) as determined from scale analysis // Inland Fisheries Division Administrative Report № 98-3. Sacramento: Calif. Dep. Fish Game, 23 p.

мографическим группам 2.2+, реже 1.2+ и 3.2+, на юге ареала, в Калифорнии — 2.1+. Для североамериканских популяций стальноголового лосося тенденции изменения полного возраста, возраста полового созревания и продолжительности морского нагула не выявлено, возрастная структура остаётся сходной на протяжении длительного времени примерно с середины XX в. (Withler, 1966; Puckett, 1975⁵; Jones, 1980⁶, 1992⁸; Barnhart, 1986; Leider et al., 1986; Burgner et al., 1992; Evans, 1986; Hopelain, 1998⁷; Nielsen, Fountain, 1999; Brannon et al., 2004; Moore et al., 2010, 2014; Thompson, Beauchamp, 2014; Kendall et al., 2015; Keefer et al., 2018; Sobocinski et al., 2018). В то же время есть сведения, что в историческом прошлом в некоторых крупных реках Британской Колумбии (Скина, Насс) отдельные особи стальноголового лосося доживали до 12 и даже 15 лет (Hopelain, 1998⁷; Gottesfeld, Rabnett, 2008; Hooton, 2011; Beacham et al., 2012; Moore et al., 2014; Hodge et al., 2016).

Наиболее разительные перемены в популяциях микижи рек Северо-Западной Камчатки произошли в структуре повторно нерестующих рыб. Если в 1970 и 1971 гг. резко преобладали (>75%) впервые нерестующие особи, то начиная с 1995 г. наблюдается обратная картина — не менее 2/3 производителей размножаются несколько раз в жизни. Фактически у проходной микижи в исследуемых реках качественно изменилась репродуктивная стратегия, и по настоящее время главную роль в воспроизводстве популяций играют многократно нерестующие в течение жизни самцы и самки. Более того, среди повторно нерестующих производителей микижи Камчатки, хотя и преобладают самки, тем не менее всегда присутствуют и самцы. Такая репродуктивная стратегия камчатской микижи, наблюдаемая с середины 1990-х гг. является уникальной для вида на всём его ареале. В подавляющем большинстве рек западного побережья Северной Америки доля повторно нерестующих рыб варьирует от 6 до 12% всех производителей, а среди повторно нерестующих рыб почти нет самцов (Withler, 1966; Leider et al., 1986; McGregor, 1986; Ward, Slaney, 1988; Burgner et al., 1992; Keefer et al., 2008; Moore et al., 2010, 2014; Clemens, 2015; Wright et al., 2015; Matala et al., 2016; Kendall et al., 2017; Keefer et al., 2018; Dobos

et al., 2020). Исключением являются некоторые (но не все) популяции зимнего стальноголового лосося у северной границы его ареала на Аляске, где доля повторно нерестующих рыб может достигать 38–40% (Савваитова и др., 1999; Lohr, Bryant, 1999³). Некоторые североамериканские исследователи биологии стальноголового лосося считают, что доля повторно нерестующих особей среди производителей зависит от численности репродуктивной части популяции — чем выше численность, тем больше рыб размножаются многократно в течение жизни (Moore et al., 2010, 2014; Beacham et al., 2012; Yeakel et al., 2014; Clemens, 2015), но имеется и противоположное мнение о том, что численность и повторность нереста не связаны между собой (Nagum et al., 2008). Хотя численность стальноголового лосося в реках Северной Америки резко сократилась (Hopelain, 1998⁷; Gayeski et al., 2011; Quinones et al., 2014; Moore et al., 2014; Thompson, Beauchamp, 2014; Kendall et al., 2015, 2017; Hall et al., 2016; Hodge et al., 2016), в большинстве работ указывается на то, что доля повторно нерестующих рыб не претерпела существенных изменений, по крайней мере, с середины XX в. (Maher, Larkin, 1955; Shapovalov, Taft, 1954; Withler, 1966; Leider et al., 1986; McGregor, 1986; Ward, Slaney, 1988; Burgner et al., 1992; Hopelain, 1998⁷; Keefer et al., 2008; Clemens, 2015; Wright et al., 2015; Hodge et al., 2016; Matala et al., 2016). В то же время есть немногочисленные данные о том, что в историческом прошлом доля повторно нерестующих особей в отдельных реках Северной Америки была немного выше, чем во второй половине XX в., — до 17%, что, однако, также составляет меньшинство репродуктивных частей популяций (Busby et al., 1996; Brannon et al., 2004; Gottesfeld, Rabnett, 2008).

Примечательно, что повторно нерестующие производители проходной микижи Северо-Западной Камчатки после достижения половой зрелости и первого нереста размножаются ежегодно, за все годы не установлено факта пропуска нерестового сезона. Однако для стальноголового лосося из рек Северной Америки отмечалось, что нерест **не ежегодный** (!), между событиями нереста проходит не менее одного полного года (Shapovalov, Taft, 1954; Chilcote et al., 1986; Moore et al., 2014). Ещё одним отличием повторно нерестующих особей проходной камчатской микижи по сравнению с североамериканским стальноголовым лососем является возрастной состав. В североамериканских попу-

⁸ Jones W.E. 1992. Historical distribution and recent trends of summer steelhead, *Oncorhynchus mykiss* in the Eel River, California // Report prepared for the Eel River Workshop, held February 6, 1992 in Redding, Sacramento: Calif. Dep. Fish Game, 17 p.

ляциях повторно нерестующими чаще становятся мелкие особи, которые нагуливаются в море один или два года (Busby et al., 1996; Keefer et al., 2008; Narum et al., 2008; Status review ..., 2011). Наоборот, среди проходной микижи Камчатки за все годы не обнаружено ни одной повторно нерестующей особи, которая принадлежала бы к демографической группе г.1+, т.е. выжила бы после первого нереста. Тем самым можно говорить, что для такой демографической группы характерен однократный нерест.

В то же время выживаемость производителей и, соответственно, доля повторно нерестующих рыб в популяции стальноголового лосося Северной Америки в значительной степени зависят от строения речной системы и удалённости нерестилищ от моря. Так, в популяциях стальноголового лосося, размножающегося в удалённых от моря притоках крупных рек (Колумбия, Кламат, Вилламет, Тринити и другие) повторно нерестующие рыбы встречаются редко, их доля <1%, более того, существует мнение, что в таких популяциях действует отбор против повторности нереста. По мнению многих исследователей, покатная миграция в реках предгорного типа, даже относительно коротких, где сильное течение и дно сложено крупными валунами, приводит к быстрому истощению, травматизму и в итоге к высокой смертности рыб после нереста; особенно высок травматизм рыб при низком уровне воды в реках (Withler, 1966; Leider et al., 1986; McGregor, 1986; Brannon et al., 2004; Keefer et al., 2008; Narum et al., 2008; Clemens, 2015; Wright et al., 2015; Hodge et al., 2016). Наоборот, в более коротких реках североамериканского побережья, в которых путь миграции из реки в море короче, доля повторно нерестующих рыб в популяциях стальноголового лосося выше (Leider et al., 1986; Ward, Slaney, 1988; Busby et al., 1996; Wertheimer, 2007; Keefer et al., 2008; Status review ..., 2011; Klimley et al., 2013; Moore et al., 2014; Clemens, 2015; Dobos et al., 2020).

Уникальное свойство популяций проходной микижи рек Северо-Западной Камчатки — воспроизводство за счёт повторно нерестующих особей, наблюдаемое в настоящее время, сформировалось за очень короткий временной промежуток, примерно за 20 лет, с начала 1970-х по середину 1990-х гг. Не исключено, что резкое увеличение доли повторно нерестующих особей может быть следствием тех же причин, которые привели к появлению эстуарных и речных-эсту-

арных особей. Вполне вероятно, что улучшение условий нагула в эстуарной и приустьевой зоне рек, а также в прибрежной зоне моря у западного побережья Камчатского п-ова сложилось в результате изменения климата в сторону потепления, особенно в летние месяцы. Существенное повышение летней температуры воздуха наблюдалось с середины XX в. вдоль всего побережья Западной Камчатки (данные гидрометеорологических станций с сайта <http://www.pogodaiklimat.ru>) от с. Палана (метеостанция “Палана”, индекс Всемирной метеорологической организации 32227) на севере до с. Усть-Большерецк (метеостанция “Большерецк”, индекс 32562) на юге.

Потепление в регионе могло способствовать лучшему выживанию посленерестовых особей (вальчаков) во время их миграции по реке вниз по течению и особенно при переходе из пресных вод в море. Для стальноголового лосося Северной Америки было показано, что выживаемость вальчаков очень сильно зависит от температуры воды и величины стока реки — чем выше температура и чем больше речной сток, тем выше уровень выживаемости посленерестовых рыб (Ward, Slaney, 1988; Gottesfeld, Rabnett, 2008; Hayes et al., 2011; Courtney et al., 2022). Кроме того, более высокие температуры в прибрежной части моря также способствуют успешному восстановительному нагулу вальчаков, их лучшей выживаемости и повышению доли повторно нерестующих рыб в популяции, особенно выраженным этот эффект был для северных участков ареала, в реках, впадающих в зал. Аляска, и на севере Британской Колумбии (Burgner et al., 1992; McKinnell et al., 1997; Welch et al., 1998; Myers et al., 2006; Keefer et al., 2018; Courtney et al., 2022). Исследователи придают большое значение прибрежной шельфовой зоне моря для восстановительного нагула вальчаков стальноголового лосося, так как рыбы не уходят в открытый океан, чаще держатся в участках, подверженных влиянию континентального пресноводного стока, хотя могут совершать “каботажные” (т.е. вдоль береговой линии) миграции на десятки и сотни километров (Teo et al., 2011; Courtney et al., 2022).

Увеличению доли повторно нерестующих рыб в популяциях микижи на Северо-Западе Камчатки могут способствовать несколько факторов. 1) Микижа нерестится в реках Утхолок и Квачина в конце мая—начале июня (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1976; Павлов и др., 2016), выжившие после нереста производители

мигрируют в море в июне, во время весеннего паводка, когда уровень воды в реках поднимается на 2–4 м. Такие условия рассматриваются как наиболее благоприятные для успешной денатантной миграции по руслу рек (Sharovalov, Taft, 1954; Withler, 1966; Ward, Slaney, 1988; Brannon et al., 2004). 2) Реки Северо-Западной Камчатки короткие, нерестилища микижи в них расположены недалеко от моря, примерно в 40–80 км (Павлов и др., 2016), — это существенно меньше, чем в реках Северной Америки, и снижает риски гибели при покатной миграции. 3) Исследуемые реки принадлежат к тундровому типу, имеют относительно небольшой уклон ложа, их дно сложено песком и мелким гравием, что способствует минимальному травматизму ослабленных после нереста рыб, особенно по сравнению с реками Северной Америки (Wydoski, 1977; Jenkins, 2003; Evans et al., 2008; Donaldson et al., 2011; Cooke et al., 2013; Patterson et al., 2017). 4) Вальчаки выходят в море в условиях, когда паводковые воды создают в эстуарной зоне и прилегающих к устьям рек прибрежной части моря обширную зону с пониженной солёностью. В таких условиях вальчаки имеют возможность эффективно адаптироваться к переходу в море без сильного осмотического стресса, часто приводящего к массовой смертности ослабленных после нереста рыб (Busby et al., 1996; Keefer et al., 2008; Hayes et al., 2011; Status review ..., 2011; Teo et al., 2011; Hodge et al., 2014). 5) Вкупе с предыдущими четырьмя особенностями потепление в регионе (рис. 5) и, как следствие, повышение температуры воды в реках и прибрежной части моря могло способствовать существенному увеличению выживаемости вальчаков, повышению эффективности их восстановительного нагула.

Таким образом, за период мониторинга за счёт изменений длительности пресноводного и морского периодов жизни, возраста первого нереста и повторности нереста в трёх популяциях микижи расширились вариационные ряды почти всех биологических параметров. Это привело к тому, что существенно увеличилось разнообразие демографических групп — в 1970 и 1971 гг. их насчитывалось восемь–девять, в 1995–2000 гг. их стало > 20. В дальнейшем это число несколько уменьшилось главным образом за счёт выпадения особей с двумя годами речного нагула и одним годом морского нагула. В североамериканских популяциях стальноголового лосося разные исследователи указывают наличие от 13 до 38 демографических групп, ча-

ще 15–18 (Howell et al., 1985⁹; Chilcote et al., 1986; Leider et al., 1986; Burgner et al., 1992; Mullan et al., 1992; Hopelain, 1998⁷; Brannon et al., 2004; Beacham et al., 2012; Hall et al., 2016; Hodge et al., 2016; Dobos и др., 2020). Однако такие отличия от наших данных обусловлены другим подходом, используемым североамериканскими исследователями, они учитывают все без исключения варианты, включают в общий список проходных и резидентных особей, рыб разных сезонных экотипов (зимний и летний стальноголовый лосось), производителей, происходящих от так называемых “ранних” и “поздних” смолтов и так далее. В нашем исследовании мы учитывали демографические группы только у ТА-микижи и без подразделения на впервые и повторно нерестующих рыб. Однако если учитывать всё наблюдаемое экологическое разнообразие (типично проходной, проходной-Б, эстуарный, речной-эстуарный, речной типы ЖС (Павлов и др., 2001, 2016), а также микижу ярового экотипа (Кузищин и др., 2020б)) и рассматривать отдельно впервые и повторно нерестующих рыб, то в реках Северо-Западной Камчатки полный список демографических групп будет насчитывать 116 вариантов, что существенно выше, чем в реках Северной Америки. При этом в популяциях стальноголового лосося из рек Северной Америки повсеместно наблюдается снижение разнообразия демографических групп, которое происходит одновременно с сокращением численности локальных популяций, этот процесс усилился в конце XX—начале XXI вв., что рассматривается как негативный тревожный тренд и даже как прямая угроза существованию отдельных локальных популяций (Greene et al., 2010; Moore et al., 2010, 2014; Schindler et al., 2010; Carlson, Satterthwaite, 2011; Pearse et al., 2011; Clemens, 2015; Hall et al., 2016; Matala et al., 2016; Sobocinski et al., 2018; Dobos et al., 2020). В связи с этим наблюдаемое у микижи в реках Северо-Западной Камчатки увеличение разнообразия демографических групп следует рассматривать как позитивный тренд.

В связи с выявленной временной динамикой важнейших биологических показателей популяций камчатской микижи возникает зако-

⁹ Howell P., Jones K., Scarnecchia D. et al. 1985. Stock assessment of Columbia River anadromous salmonids. V. II. Steelhead stock summaries stock transfer guidelines — information needs // Report to the U.S. Department of Energy, Bonneville Power Administration, Division of Fish and Wildlife. Contract № DE-AI79-84BP12737, Project № 83-335. Portland: Oregon Department of Fish and Wildlife, 87 p.

номерный вопрос о причинах столь резких изменений. Североамериканские исследователи, которые анализировали изменения параметров структуры популяций стальноголового лосося и тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в реках Северной Америки, указывают на две основные причины изменений — антропогенное воздействие и климатические сдвиги, при этом климатический фактор рассматривается как более значимый (Brett, 1995; Welch et al., 2000; Moore et al., 2010, 2014, 2021; Isaak et al., 2012; Kendall et al., 2015, 2017; Thompson, Beauchamp, 2014; Quinones et al., 2014; Sobocinski et al., 2018, 2020; Siegel, Crozier, 2019). По данным исследователей, в XX в. в Северной Пацифике произошли значительные климатические изменения, отразившиеся на численности и структуре стад лососей, они наблюдались как минимум дважды — в конце 1970-х и в начале 1990-х гг., и оба привели к потеплению в макрорегионе — Северной Пацифике (Beamish, Bouillon, 1993; Francis, Hare, 1994; Hare, Francis, 1995; Kawasaki, Omori, 1995; Deser et al., 1996; Magnuson et al., 2000; Trenberth, Hoar, 1996; Hayward, 1997; Mantua et al., 1997; Sugimoto, Tadokoro, 1997; Finney et al., 2000; McGowan et al., 1998; Watanabe, Nitta, 1999; Welch et al., 2000; Kawasaki, 2002; Beamish et al., 2004). Ещё один климатический сдвиг, продолживший тренд на потепление, случился в XXI в. — в 2014–2016 гг. (Herring et al., 2018; Jacox et al., 2018; Siegel, Crozier, 2019; Sobocinski et al., 2020; Moore et al., 2021; Waples et al., 2022).

Влияние климатических сдвигов на численность и структуру популяций лососей имеет сложный характер. При этом считается, что стальноголовый лосось демонстрирует гораздо более сложную систему ответных реакций на изменения климата по сравнению с лососями рода *Oncorhynchus*, которая имеет очень сильную локальную выраженность (Schindler et al., 2008, 2010; Wade et al., 2013; Kendall et al., 2017; Keefer et al., 2018; Sobocinski et al., 2018, 2020; Moore et al., 2021). Так, в 1970-е гг. в результате потепления температура поверхностного слоя океана повысилась, выживаемость в море и, соответственно, численность популяций стальноголового лосося увеличились, особенно в северной части ареала, что также совпало с ростом численности тихоокеанских лососей (Ward et al., 1989; Ward, 1996; Mantua et al., 1997; Pearcy, 1997; Hare et al., 1999; Welch et al., 2000; Angilletta et al., 2008; Beer, Anderson, 2011; Isaak et al., 2012). В 1990-х и 2014–2016 гг. стальноголовый лосось демонстрировал дифференцированный ответ на климатические

изменения — в северной части ареала, в реках Аляски и Британской Колумбии, выживаемость и общее состояние популяций улучшились, однако в южных участках, в реках штатов Вашингтон, Орегон и Калифорния, наоборот, ухудшились, численность и разнообразие “южных” популяций сократились (Keefer et al., 2018; Sobocinski et al., 2018, 2020; Siegel, Crozier, 2019; Dobos et al., 2020; Moore et al., 2021). Ряд исследователей связывает положительный эффект потепления на состояние стад стальноголового лосося с улучшением условий нагула и зимовки в океане, особенно его “северных” популяций, так как этот вид, по сравнению с лососями рода *Oncorhynchus*, более требователен к условиям в период морского нагула. Он использует ограниченную нагульную зону в южной части распространения лососей в Северной Пацифике, оттого считается, что стальноголовый лосось крайне чувствителен к климатическим изменениям (Burgner et al., 1992; McKinnell et al., 1997; Welch et al., 1998, 2000; Myers et al., 1998, 2000, 2006; Sobocinski et al., 2020; Moore et al., 2021; Courtney et al., 2022). В свете имеющихся данных есть основания полагать, что изменения биологических параметров микижи из рек Северо-Западной Камчатки являются ответом на климатические осцилляции, повлиявшие на условия нагула именно в открытом море. Это представляется обоснованным, так как камчатские популяции микижи обитают в условиях более суровых даже по сравнению с популяциями стальноголового лосося на Аляске и в Британской Колумбии. Так, резкое изменение биологических параметров в середине 1990-х гг. могло стать результатом кумулятивного эффекта двух волн потепления в Северной Пацифике (конца 1970-х и начала 1990-х гг.). А наблюдаемая нестабильность биологических показателей, их ежегодные разнонаправленные флуктуации, выявленные в 2016–2024 гг., отражают изменения в океане в результате климатического сдвига в Северной Пацифике, случившегося в 2014–2016 гг. Дополнительным аргументом в пользу преимущественного влияния условий нагула в океане на биологические показатели рыб может служить факт изменения размерно-массовых показателей — в XXI в. особи проходной микижи возвращаются в реку, имея большую массу и больший обхват тела при сходной длине по сравнению с таковыми в XX в. Вполне вероятно, что прирост мышечной массы и жирности (что свойственно проходной камчатской микиже — по: Zimmerman et al., 2022) могли способствовать большей выживаемости рыб в период зимовки и во время нереста и тем

самым способствовать увеличению доли повторно нерестующих рыб. В то же время в отличие от североамериканского стальноголового лосося состояние популяций камчатской микижи можно рассматривать как благоприятное, а произошедшие изменения, приведшие к усложнению структуры и повышению разнообразия на популяционном уровне организации, как несомненно положительные.

Мониторинг микижи в трёх реках Северо-Западной Камчатки показал, что в популяциях наблюдаются перманентные синхронные сдвиги биологических параметров. Временные изменения характеризуются сложной формой и выделяются несколько периодов, длящихся ~5 лет и более (1995–1998, 2000–2007, 2015–2024 гг.), внутри которых биологические параметры остаются более или менее сходными (рис. 4). В то же время имел место один наиболее значимый, сальтационный, переход — с 1970 и 1971 по 1995 г. За ~25 лет произошли столь существенные изменения, что есть основания говорить о коренном изменении всей стратегии существования популяций камчатской микижи. Так, в начале 1970-х гг. три популяции микижи были представлены короткоцикловыми, ранозревающими, преимущественно однократно нерестящимися в относительно молодом возрасте особями. Начиная с 1995 г. во всех трёх популяциях микижи стала состоять из длиннотелых, позднезревающих, многократно размножающихся рыб, когда “остаток” стал существенно преобладать над “пополнением”. “Драматические” события, повлёкшие столь масштабные перестройки в структуре популяций, произошли в 1980-х гг. (годы рождения большинства выловленных в 1995–1996 гг. рыб — конец 1980-х). Тем самым есть основания говорить о том, что в 1970-е гг. микижа в реках Северо-Западной Камчатки имела выраженные черты того, что может быть названо *r*-стратегией (или *r*-отбором — по: Pianka, 1970), а начиная с середины 1990-х гг. микижа демонстрирует противоположную *K*-стратегию. Случаи, когда у одного и того же вида рыб, в частности у лососёвых, существуют обе стратегии, известны (Adams, 1980; Parker et al., 2001; Reznick et al., 2002; Quinn, 2005; Hale et al., 2013). В то же время для стальноголового лосося Северной Америки *r*-стратегия и *K*-стратегия представляют собой чаще частично или полностью репродуктивно изолированные или аллопатрические группировки с обособленным генным пулом (Thrower,

Joyce, 2004; Nichols et al., 2007; Pearse et al., 2009; Nagum et al., 2011; Limborg et al., 2012). Случаи, когда в одной популяции происходили бы столь кардинальные изменения ЖС, в литературе пока не описаны. Наблюдаемое у камчатской микижи необычайно высокое разнообразие и изменчивость биологических параметров сопровождается её невысоким генетическим разнообразием по сравнению со стальным головным лососем Северной Америки (Павлов С., 2000; Павлов С. и др., 2004, 2011, 2019; Семенова и др., 2010; Кузищин и др., 2025).

Весьма важным представляется, что с 1995 по 2024 г. прошло уже почти 30 лет, но состояние всех трёх популяций камчатской микижи хорошо укладывается в рамки *K*-стратегии. При этом переход к альтернативной стратегии сопровождался значительным усложнением и увеличением разнообразия демографической структуры популяций. Примечательно, что перемены, порой быстрые и разнонаправленные (как в 2016–2024 гг.), происходят на фоне отсутствия изменений генетической структуры начиная с 1995 г. (Кузищин и др., 2025). Следовательно, наблюдаемые вариации биологических показателей не являются результатом отбора или дрейфа генов. Тем самым есть все основания говорить о том, что для камчатской микижи характерна высокая инвариантность генетической программы развития, выражающаяся в возможностях формирования широкого спектра индивидуумов с высоким уровнем миграционного полиморфизма и пластичности онтогенеза. Таким образом, камчатская микижа демонстрирует способность быстрой адаптации (“популяционного фитнеса”) к изменениям среды обитания в пресных водах и в море, при этом проявляемые адаптации не затрагивают генетическую компоненту популяции. Демонстрируемые реакции популяций являются ответами на давление разнонаправленных векторов воздействия внешней среды или “контрбаланса”, что обеспечивает виду состояние эволюционного стазиса в понимании Северцова (1999, 2008).

В настоящее время камчатская микижа, по крайней мере популяции трёх рек Северо-Западной Камчатки, является уникальным исключением на всём ареале вида, включая Северную Америку. В реках североамериканского континента начиная с середины XX в. наблюдаются только однонаправленные негативные изменения параметров стальноголового лосося на по-

пуляционном уровне — происходит падение численности, сокращение разнообразия демографических групп, уменьшение доли повторно нерестующих рыб, а также уменьшение размерно-массовых показателей, популяционной плодovitости и так далее (Tipping, 1991; Hilborn et al., 2003; Mantua, Francis, 2004; Schindler et al., 2008; Healey, 2009; Moore et al., 2010, 2014; Carlson, Satterthwaite, 2011; Pearse et al., 2011; Yeakel et al., 2014). Повсеместно в Северной Америке отмечается уменьшение устойчивости существования локальных популяций стальноголового лосося вплоть до полного исчезновения некоторых из них, при этом во многих случаях утрату демографического разнообразия специалисты рассматривают как невосполнимую (Busby et al., 2000; McElhany et al., 2000; Johnston et al., 2000¹⁰, 2002¹¹; Ruckelshaus et al., 2003; Beechie et al., 2006; Copeland et al., 2017; Stark et al., 2019¹²; Dobos et al., 2020; McCormick et al., 2021; Harbison et al., 2022¹³). Камчатская микижа, наоборот, демонстрирует способность наращивать разнообразие за небольшое число поколений и реализовывать адаптивный потенциал при масштабных изменениях климата Северной Пацифики. В связи с этим возникает вопрос о норме реакции тех или иных признаков во времени. Если принять состояние популяций в 1970 и 1971 гг. за исходное, то при сравнении с таковым начиная с 1995 г. можно сделать вывод о существенном сдвиге вариационных кривых вплоть до выхода значений за пределы варьирования. По некоторым параметрам, например, по числу нерестов в жизни (пять—шесть, до семи), аналогов среди североамериканского стальноголового лосося не известно. Однако вряд ли такого рода сдвиг можно рассматривать как негативное явление, наоборот, стоит говорить об увеличении

устойчивости и улучшении общего состояния локальных популяций камчатской микижи. Среди североамериканских специалистов по стальноголового лосося повторность нереста рассматривается как исключительно важное эволюционное свойство, обеспечивающее увеличение совокупной индивидуальной плодovitости в течение жизни, сглаживание эффекта неблагоприятных для воспроизводства лет, распространение генетической информации по нескольким поколениям с минимальными расходами энергии в каждый нерестовый сезон (Bell, 1980; Willson, 1997; Crespi, Teo, 2002; Fleming, Reynolds, 2004; Keefer et al., 2008; Narum et al., 2008; Halttunen, 2011; Nielsen, Zimmerman, 2011; Status review ..., 2011; Matala et al., 2016). Тем самым появление новых фенотипов, не известных в 1970 и 1971 гг., можно рассматривать как реализацию скрытых потенциальных возможностей вида. В связи с этим нельзя исключать, что в дальнейшем могут быть и другие, неизвестные ранее, формы адаптивного ответа на разного рода внешние изменения. Кроме того, есть основания для критического взгляда на суждение о том, что состояние на 1970 и 1971 гг. является наиболее близким к “природному” и “ненарушенному”. Традиционно считается, что состояние популяций в более отдалённый во времени период от наших дней лучше соответствует понятию “ненарушенного”. Однако применительно к камчатской микиже это требует более внимательного рассмотрения. Хотя в прошлом проходная микижа на Камчатке не была объектом промысла, как в Северной Америке, в середине XX в. она стала объектом целевого вылова как престижный продукт питания на местном уровне и в качестве почётных представительских подарков (личное сообщение К.А. Саввиной, 1994 г.). Необходимо принимать во внимание, что в 1960–1970-е гг. на Западной Камчатке была хорошо развита инфраструктура посёлков, насыщенная внедорожной техники и топливом для неё, что в совокупности обеспечивало сравнительно лёгкий доступ на отдалённые реки и довольно высокий уровень изъятия проходных особей поздней осенью (личное сообщение В.А. Максимова и К.А. Савваитовой, 1994 г.). Своевременное включение проходной микижи в Красную книгу Российской Федерации в 1983 г. позволило резко сократить незаконный её промысел. Вполне вероятно, установление особого природоохранного статуса микижи позволило сократить негативное антропогенное

¹⁰ Johnston N.T., Parkinson E.A., Tautz A.F., Ward B.R. 2000. Biological reference points for the conservation and management of steelhead, *Oncorhynchus mykiss* // Canadian Stock Assessment Secretariat research document 2000/126. Vancouver: Fisheries Management Branch BC Ministry of Agriculture, Food, Fisheries, 96 p.

¹¹ Johnston N.T., Parkinson E.A., Tautz A.F., Ward B.R. 2002. A conceptual framework for the management of steelhead, *Oncorhynchus mykiss* // Fisheries project report № RD101. Vancouver: BC Fisheries Branch Ministry of Water, Land and Air Protection, 21 p.

¹² Stark E.J., Byrne A., Cleary P.J. et al. 2019. Snake River basin 2017–2018 steelhead run reconstruction // Report to Bonneville Power Administration, Portland, Oregon. Boise, ID: IDFG, 37 p.

¹³ Harbison T., Losee J., Ohlberger J., Huff A. 2022. Coastal Steelhead Proviso Implementation Plan. Seattle: Washington Department of Fish and Wildlife. School of Fisheries, 142 p.

воздействие. Более того, незаконный промысел проходной микижи начал сокращаться после 1991 г. по ряду причин (резкое снижение парка внедорожной техники, дороговизна топлива, коллапс централизованного оленеводства и другое), лёгкий доступ человека на отдалённые реки стал затруднён. Тем самым в конце XX—начале XXI в. могли сложиться два благоприятных фактора — улучшение условий существования как в пресных водах, так и в море в результате потепления в Северной Пацифике и снижение антропогенного пресса на популяции. Поэтому нельзя исключать, что в настоящее время наблюдается состояние биологических параметров микижи, которое может быть более близким к “природному”, чем в 1970 и 1971 гг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее мы неоднократно подчёркивали непреходящее значение популяций микижи из рек Северо-Западной Камчатки как природных эталонов, которые продолжают пребывать в благоприятном состоянии (Павлов и др., 2001, 2007, 2016). В значительной степени это обусловлено особым природоохранным статусом камчатской проходной микижи, который подтверждался во всех изданиях Красной книги начиная с 1983 г. Полученные долговременные ряды данных по генетическому и фенетическому разнообразию популяций микижи рек Утхолок, Квачина и Снатолвеем позволяют прийти к заключению, что все они представляют собой уникальную единицу сохранения биоразнообразия вида и приданию им статуса “эталонного кластера популяций особой важности”. Это предполагает не только продолжение научных исследований этих популяций микижи, но и пристальное внимание к вопросам их строгой охраны. Популяции проходной микижи в настоящее время, несмотря на их в целом благополучное состояние в отдалённых реках на северо-западе Камчатского п-ова, нуждаются в эффективной охране из-за высокой уязвимости от незаконного вылова. Оптимальной мерой могло бы стать полное ограничение рыболовства (промыслового и любительского) в период анадромной миграции (середина сентября—середина ноября) и нереста (май—июнь) вида.

Одним из приоритетных направлений научных исследований следует рассматривать продолжение комплексного мониторинга. Выявленные изменения биологических параметров

указывают на гибкую и быструю реакцию вида на перемену внешних условий, в том числе и на продолжающиеся изменения климата региона. Нельзя исключать, что меняющиеся условия жизни в пресных водах и в море могут приводить к дальнейшим изменениям биологических параметров, появлению новых морф, что может быть фактором усиления векторов отбора вплоть до сдвигов ген-компоненты. Поэтому ежегодный мониторинг позволит заблаговременно выявлять негативные тенденции и быть готовыми к оперативному реагированию для предотвращения неблагоприятных последствий. Данное положение в полной мере соответствует взглядам специалистов в области изучения и сохранения стальноголового лосося в водоёмах Северной Америки, которые рассматривают комплексный мониторинг как ключевой элемент мероприятий по обеспечению устойчивого существования вида (Reisenbichler et al., 1992; Laikre et al., 1998; Tessier, Bernatchez, 1999; Garant et al., 2000; Heath et al., 2001, 2002). Таким образом, в свете полученных данных наше исследование следует рассматривать как промежуточный этап и как основу для дальнейшего анализа статуса уникального природного объекта для понимания природных процессов адаптаций, выстраивания полной картины изменчивости и реакции вида на изменения факторов внешней среды, выработки локальных адаптаций и создания прогностических моделей существования вида в условиях масштабных климатических сдвигов в Северной Пацифике.

Помимо исключительного значения исследованных популяций для сохранения природного разнообразия камчатской микижи в целом обращает на себя внимание ещё один аспект. Продемонстрированные микижей из рек Утхолок, Квачина и Снатолвеем способности к выработке эффективных адаптивных свойств свидетельствуют о высоких потенциальных возможностях этого вида. Наши данные говорят о том, что камчатская микижа, обитающая в более суровых условиях по сравнению с североамериканским стальноголовым лососем, обладает свойствами, обеспечивающими ей существование под жёстким действием факторов внешней среды, в частности, холодного субарктического климата Камчатского п-ова. Тем самым нельзя исключать перспективность камчатской микижи как источника генетического материала для биотехнологических разработок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную благодарность всем участникам экспедиций Московского государственного университета и Института проблем экологии и эволюции РАН и партнёрам в 1994–2024 гг. Авторы выражают особую благодарность А.М. Лесину, К.А. Багуровой, В.П. Есиной, Н.П. Бородиной, С.Е. Абрамову, А.С. Кустову, П.А. Рукину (управление Росприроднадзора по Камчатскому краю); А.А. Турушеву, П.А. Козлову, В.А. Козлову, А.А. Андрюхину, Д.С. Навроцкому, (Kamchatka Trophy Hunts, г. Елизово, Камчатский край) за огромную работу по обеспечению и проведению полевых работ. Авторы выражают благодарность Г.Ю. Жаркову, А.Ю. Струлисову и М.В. Ковтун (Ассоциация “Русский лосось”) за логистическую поддержку экспедиций в 2022–2024 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Материал для исследования собран в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (редакция от 31.07.2025 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

Поскольку двое авторов статьи являются членами редакционной коллегии журнала, в её отношении было применено двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило влияние указанных авторов на процесс рецензирования. Кроме того, решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данных авторов. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Бирман И.Б. 2004. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Нац. рыб. ресурсы, 172 с.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. 2018. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Т. 49. С. 5–50.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2018.49.5-50>
- Заволокин А.В. 2015. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Кровнин А.С., Котенёв Б.Н., Кловач Н.В. 2016. Связь “лососевых эпох” в дальневосточном регионе с крупномасштабными изменениями климата в Северной Пацифике // Тр. ВНИРО. Т. 164. С. 22–40.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. 1987. Тихоокеанский лосось-нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 198 с.
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В. 2021. Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (популяция Шантарских островов) // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ Экология. С. 336–337.
- Кузищин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 6. С. 809–818.
- Кузищин К.В., Павлов Д.С., Савваитова К.А. и др. 2001. Покатная миграция молоди проходной камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в реках Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 220–231.
- Кузищин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2002. Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек Западной Камчатки в связи со смолтификацией // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. С. 751–762.
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2013. Основные результаты долговременного мониторинга популяций проходной микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) из реки Квачина (Северо-Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 86–90.
- Кузищин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020а. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая

изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654.

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

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

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

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

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

Кузищин К.В., Семенова А.В., Груздева М.А. 2025. Мониторинг состояния популяций вида Красной Книги России — проходной микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) в реках Северо-Западной Камчатки. 1. Изменчивость генетических параметров во времени // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 6. С. 702–729.

<https://doi.org/10.7868/S3034514625060059>

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.

Максимов В.А. 1976. Экология внутривидовых форм Камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и перспективы её хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 16 с.

Павлов Д.С., Кузищин К.В. 2021. Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (проходная форма = камчатская сёмга) // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ Экология. С. 334–336.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Пустовит О.П., Пичугин М.Ю. 2006. Некоторые особенности динамики рыбного населения в эстуарии р. Утхолок // Матер. VII Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 294–298.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во ВГУ, 120 с.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Груздева М.А. 1988. Динамика морфобиологических показателей микижи *Salmo mykiss* из реки Кишимшина (Камчатка) во временном аспекте // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 2. С. 213–221.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Максимов С.В., Павлов С.Д. 1997. Структура популяции камчатской микижи *Salmo mykiss* в реке Утхолок (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 179–188.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Павлов Д.С. 1999. Структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 501–513.

Савваитова К.А., Тутуков М.А., Кузищин К.В., Павлов Д.С. 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний её численности // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 184–188.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo*

- mykiss* из рек Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Северцов А.С. 1999. Контрбаланс векторов движущего отбора, как причина эволюционного стазиса // Экология в России на рубеже XXI века. М.: Науч. мир. С. 27–53.
- Северцов А.С. 2008. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК; Авторская Академия, 176 с.
- Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Павлов С.Д. 2010. Анализ микросателлитной ДНК у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*). Подбор локусов и оптимизация методики // Генетика. Т. 46. № 7. С. 1004–1008.
- Соколов Л.И. 1983. Проходная форма камчатской микижи или камчатская семга // Красная книга РСФСР (Животные). М.: Россельхозиздат. С. 379–380.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Adams P.B. 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management // Fish. Bull. V. 78. № 1. P. 1–12.
- Aguilar A., Garza J.C. 2006. A comparison of variability and population structure for major histocompatibility complex and microsatellite loci in California coastal steelhead (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) // Mol. Ecol. V. 15. № 4. P. 923–937.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02843.x>
- Angilletta M.J. Jr., Ashley Steel E., Bartz K.K. et al. 2008. Big dams and salmon evolution: changes in thermal regimes and their potential evolutionary consequences // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 286–299.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00032.x>
- Ardren W.R., Kapuscinski A.R. 2003. Demographic and genetic estimates of effective population size (N_e) reveals genetic compensation in steelhead trout // Mol. Ecol. V. 12. № 1. P. 35–49.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01705.x>
- Arlinghaus R., Alós J., Beardmore B. et al. 2017. Understanding and managing freshwater recreational fisheries as complex adaptive social-ecological systems // Rev. Fish. Sci. Aquac. V. 25. № 1. P. 1–41.
<https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1209160>
- Arthington A.H., Dulvy N.K., Gladstone W., Winfield I.J. 2016. Fish conservation in freshwater and marine realms: status, threats and management // Aquat. Conserv. V. 26. № 5. P. 838–857.
<https://doi.org/10.1002/aqc.2712>
- Bacon P.J., Gurney W.S.C., Jones W. et al. 2005. Seasonal growth patterns of wild juvenile fish: partitioning variation among explanatory variables, based on individual growth trajectories of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // J. Anim. Ecol. V. 74. № 1. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00875.x>
- Bailey C.J., Braun D.C., McCubbing D. et al. 2018. The roles of extrinsic and intrinsic factors in the freshwater life-history dynamics of a migratory salmonid // Ecosphere. V. 9. № 9. Article e02397.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2397>
- Baker D.G.L., Eddy T.D., McIver R. et al. 2016. Comparative analysis of different survey methods for monitoring fish assemblages in coastal habitats // PeerJ. V. 4. Article e1832
<https://doi.org/10.7717/peerj.1832>
- Barnhart R.A. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Southwest): Steelhead // U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. № 82 (11.60). 21 p.
- Bartholomew A., Bohnsack J.A. 2005. A Review of catch-and-release angling mortality with implications for no-take reserves // Rev. Fish Biol. Fish. V. 15. № 1. P. 129–154.
<https://doi.org/10.1007/s11160-005-2175-1>
- Beacham T.D., Pollard S., Le K.D. 1999. Population structure and stock identification of steelhead in southern British Columbia, Washington, and the Columbia River based on microsatellite DNA variation // Trans. Am. Fish. Soc. V. 128. № 6. P. 1068–1084.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1999\)128<1068:PSA SIO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1999)128<1068:PSA SIO>2.0.CO;2)
- Beacham T.D., Le K.D., Candy J.R. 2004. Population structure and stock identification of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in British Columbia and the Columbia River based on microsatellite variation // Environ. Biol. Fish. V. 69. № 1. P. 95–109.
<https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000022902.20436.b8>
- Beacham T.D., Wallace C.G., Le K.D., Beere M. 2012. Population structure and run timing of steelhead in the Skeena River, British Columbia // N. Am. J. Fish. Manage. V. 32. № 2. P. 262–275.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2012.675953>
- Beakes M.P., Satterthwaite W.H., Collins E.M. et al. 2010. Smolt transformation in two California steelhead populations: effects of temporal variability in growth // Trans. Am. Fish. Soc. V. 139. № 5. P. 1263–1275.
<https://doi.org/10.1577/T09-146.1>
- Beamish R.J., Bouillon D.R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 5. P. 1002–1016.
<https://doi.org/10.1139/f93-116>
- Beamish R.J., Sweeting R.M., Neville C.M. 2004. Improvement of juvenile Pacific salmon production in a regional ecosystem after the 1998 climatic regime shift // Trans. Am. Fish. Soc. V. 133. № 5. P. 1163–1175.
<https://doi.org/10.1577/T03-170.1>
- Beechie T., Buhle E., Ruckelshaus M. et al. 2006. Hydrologic regime and the conservation of salmon life history diversity // Biol. Conserv. V. 130. № 4. P. 560–572.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.019>

- Beer W.N., Anderson J.J. 2001. Effect of spawning day and temperature on salmon emergence: interpretations of a growth model for Methow River chinook // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 58. № 5. P. 943–949.
<https://doi.org/10.1139/f01-049>
- Beer W.N., Anderson J.J. 2011. Sensitivity of juvenile salmonid growth to future climate trends // *River Res. Appl.* V. 27. № 5. P. 663–669.
<https://doi.org/10.1002/rra.1390>
- Behnke R.J. 1992. Native trout of Western North America // *Am. Fish. Soc. Monogr.* V. 6. 275 p.
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press; Simon and Schuster Inc., 360 p.
- Bell G. 1980. The costs of reproduction and their consequences // *Am. Nat.* V. 116. № 1. P. 45–76.
<https://doi.org/10.1086/283611>
- Benavente J.N., Seeb L.W., Seeb J.E. et al. 2015. Temporal genetic variance and propagule-driven genetic structure characterize naturalized rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) from a Patagonian Lake impacted by trout farming // *PLOS ONE*. V. 10. № 11. Article e0142040.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142040>
- Blankenship S.M., Small M.P., Bumgarner J.D. 2009. Temporal stability of genetic variation within natural populations of summer steelhead receiving mitigation hatchery fish // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 138. № 5. P. 1052–1064.
<https://doi.org/10.1577/T08-165.1>
- Blumm M.C. 2002. Sacrificing the salmon: a legal and policy history of the decline of Columbia Basin salmon. Den Bosch: Book World Publ., 425 p.
- Brannon E.L., Powell M.S., Quinn T.P., Talbot A. 2004. Population structure of Columbia River basin chinook salmon and steelhead trout // *Rev. Fish. Sci.* V. 12. № 2–3. P. 99–232.
<https://doi.org/10.1080/10641260490280313>
- Brett J.R. 1995. Energetics // *Physiological ecology of Pacific salmon*. Vancouver: UBC Press. P. 1–68.
- Burgner R.L., Light J.T., Margolis T. et al. 1992. Distribution and origins of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in offshore waters of the North Pacific Ocean // *INPFC Bull.* № 51. 92 p.
- Busby P.J., Wainwright G.J., Bryant L.J. et al. 1996. Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon, and California // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-27. xiv + 261 p.
- Busby P.J., Wainwright T.C., Bryant G.J. 2000. Status review of steelhead from Washington, Idaho, Oregon and California // *Sustainable fisheries management: Pacific salmon*. Boca Raton: CRC Press. P. 119–132.
<https://doi.org/10.1201/9780429104411-13>
- Butler V.L., O'Connor J.E. 2004. 9000 years of salmon fishing on the Columbia River, North America // *Quaternary Res.* V. 62. № 1. P. 1–8.
<https://doi.org/doi:10.1016/j.yqres.2004.03.002>
- Carlson S.M., Satterthwaite W.H. 2011. Weakened portfolio effect in a collapsed salmon population complex // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 68. № 9. P. 1579–1589.
<https://doi.org/10.1139/f2011-084>
- Casselman S.J. 2005. Catch-and-release angling: a review with guidelines for proper fish handling practices. Peterborough, Ontario: Fish and Wildlife Branch. Ontario Ministry of Natural Resources, 26 p.
- Chilcote M.W., Leider S.A., Loch J.J. 1986. Differential reproductive success of hatchery and wild summer-run steelhead under natural conditions // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 115. № 5. P. 726–735.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1986\)115<726:DRS OHA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1986)115<726:DRS OHA>2.0.CO;2)
- Clemens B.J. 2015. A survey of steelhead age and iteroparity rates from a volunteer angler program in the Willamette River basin, Oregon // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 35. № 5. P. 1046–1054.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2015.1079572>
- Collins E.E., Hess J.E., Bechtol S. et al. 2023. Genetic monitoring of steelhead in the Klickitat River to estimate productivity, straying, and migration timing // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 43. № 4. P. 1000–1016.
<https://doi.org/10.1002/nafm.10921>
- Cooke S.J., Paukert C., Hogan Z. 2012. Endangered river fish: factors hindering conservation and restoration // *Endanger. Species Res.* V. 17. P. 179–191.
<https://doi.org/10.3354/esr00426>
- Cooke S.J., Donaldson M.R., O'Connor C.M. et al. 2013. The physiological consequences of catch-and-release angling: perspectives on experimental design, interpretation, extrapolation and relevance to stakeholders // *Fish. Manag. Ecol.* V. 20. № 2–3. P. 268–287.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2012.00867.x>
- Cooke S.J., Hogan Z.S., Butcher P.A. et al. 2016. Angling for endangered fish: conservation problem or conservation action? // *Fish Fish.* V. 17. № 1. P. 249–265.
<https://doi.org/10.1111/faf.12076>
- Copeland T., Venditti D.A. 2009. Contribution of three life history types to smolt production in a chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) population // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 66. № 10. P. 1658–1665.
<https://doi.org/10.1139/F09-110>
- Copeland T., Ackerman M.W., Wright K.K., Byrne A. 2017. Life history diversity of Snake River steelhead populations between and within management categories // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 37. № 2. P. 395–404.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2016.1264506>
- Copeland T., Hernandez K., Davison M.T., Wright K. 2018. Validation of spawn checks and saltwater age assignments based on scales from known repeat-spawning steelhead // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 38. № 5. P. 1050–1058.
<https://doi.org/10.1002/nafm.10210>
- Courtney M.B., Miller E.A., Boustany A.M. et al. 2022. Ocean migration and behavior of steelhead *Oncorhynchus mykiss* kelts from the Situk River, Alaska // *Environ. Biol. Fish.* V. 105. № 8. P. 1081–1097.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01323-8>

- Cowx I.G., Portocarrero Aya M. 2011. Paradigm shifts in fish conservation: moving to the ecosystem services concept // J. Fish Biol. V. 79. № 6. P. 1663–1680. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03144.x>
- Crespi B.J., Teo R. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes // Evolution. V. 56. № 5. P. 1008–1020. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01412.x>
- Crozier L.G., Zabel R.W., Hockersmith E.E., Achord S. 2010. Interacting effects of density and temperature on body size in multiple populations of chinook salmon // J. Anim. Ecol. V. 79. № 2. P. 342–349. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01641.x>
- Darwall W.R.T., Freyhof J. 2015. Lost fishes, who is counting? The extent of the threat to freshwater fish biodiversity // Conservation of freshwater fishes. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 1–36. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139627085.002>
- Davis N.D., Light J.T. 1985. Steelhead age determination techniques (Document submitted to annual meeting of the INPFC, Tokyo, Japan, November 1985). FRI-UW-8506. Seattle: Univ. Washington, Fish. Res. Inst., 41 p.
- Deser C., Alexander M.A., Timlin M.S. 1996. Upper-ocean thermal variations in the North Pacific during 1970–1991 // J. Clim. V. 9. № 8. P. 1840–1855. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1996\)009<1840:UO TVIT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1996)009<1840:UO TVIT>2.0.CO;2)
- Dobos M.E., Bowersox B.J., Copeland T., Stark E.J. 2020. Understanding life history diversity of a wild steelhead population and managing for resiliency // N. Am. J. Fish. Manage. V. 40. № 5. P. 1087–1099. <https://doi.org/10.1002/nafm.10497>
- Donaldson M.R., Hinch S.G., Patterson D.A. et al. 2011. The consequences of angling, beach seining, and confinement on the physiology, post-release behaviour and survival of adult sockeye salmon during upriver migration // Fish. Res. V. 108. № 1. P. 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.12.011>
- Evans D.J. 1986. Toward the return of pacific salmon and steelhead // Environ. Law. V. 16. № 3. P. 359–362.
- Evans A.F., Wertheimer R.H., Keefer M.L. et al. 2008. Transportation of steelhead kelts to increase iteroparity in the Columbia and Snake rivers // N. Am. J. Fish. Manage. V. 28. № 6. P. 1818–1827. <https://doi.org/10.1577/M08-043.1>
- Evans A.F., Hostetter N.J., Collis K. et al. 2014. Relationship between juvenile fish condition and survival to adulthood in steelhead // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 4. P. 899–909. <https://doi.org/10.1080/00028487.2014.901248>
- Finney B.P., Gregory-Eaves I., Sweetman J. et al. 2000. Impacts of climatic change and fishing on Pacific salmon abundance over the past 300 years // Science. V. 290. № 5492. P. 795–799. <https://doi.org/10.1126/science.290.5492.795>
- Fleming I.A., Reynolds J.D. 2004. Salmonid breeding systems // Evolution illuminated: salmon and their relatives. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 264–294. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195143850.003.0010>
- Francis R.C., Hare S.R. 1994. Decadal-scale regime shifts in the large marine ecosystems of the North-east Pacific: a case for historical science // Fish. Oceanogr. V. 3. № 4. P. 279–291. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1994.tb00105.x>
- Fox M.G., Vila-Gispert A., Copp G.H. 2007. Life-history traits of introduced Iberian pumpkinseed *Lepomis gibbosus* relative to native populations. Can differences explain colonization success? // J. Fish Biol. V. 71. Suppl. D. P. 56–69. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01683.x>
- Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L. 2000. Ecological determinants and temporal stability of the within-river population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Mol. Ecol. V. 9. № 5. P. 615–628. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00909.x>
- Garza J.C., Gilbert-Horvath E.A., Spence B.C. et al. 2014. Population structure of steelhead in coastal California // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 1. P. 134–152. <https://doi.org/10.1080/00028487.2013.822420>
- Gayeski N., McMillan B., Trotter P. 2011. Historical abundance of Puget Sound steelhead, *Oncorhynchus mykiss*, estimated from catch record data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 3. P. 498–510. <https://doi.org/10.1139/F10-166>
- Greene C.M., Hall J.E., Guilbault K.R., Quinn T.P. 2010. Improved viability of populations with diverse life-history portfolios // Biol. Lett. V. 6. № 3. P. 382–386. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0780>
- Gottesfeld A.S., Rabnett K.A. 2008. Skeena River fish and their habitat. Portland: Ecotrust, 352 p.
- Gross M.R. 1987. Evolution of diadromy in fishes // Am. Fish. Soc. Symp. V. 1. P. 14–25.
- Gustafson R.G., Waples R.S., Myers J.M. et al. 2007. Pacific salmon extinctions: quantifying lost and remaining diversity // Conserv. Biol. V. 21. № 4. P. 1009–1020. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00693.x>
- Hale M.C., Thrower F.P., Berntson E.A. et al. 2013. Evaluating adaptive divergence between migratory and nonmigratory ecotypes of a salmonid fish, *Oncorhynchus mykiss* // G3-Genes Genom. Genet. V. 3. № 8. P. 1273–1285. <https://doi.org/10.1534/g3.113.006817>
- Hall J., Roni P., Bennett T. et al. 2016. Life history diversity of steelhead in two coastal Washington watersheds // Trans. Am. Fish. Soc. V. 145. № 5. P. 990–1005. <https://doi.org/10.1080/00028487.2016.1194893>
- Haltnunen E. 2011. Staying alive: the survival and importance of Atlantic salmon post-spawners: Ph.D. Thesis. Tromsø: Univ. Tromsø, 49 p.

- Hare S.R., Francis R.C. 1995. Climate change and salmon production in the Northeast Pacific Ocean // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 121. P. 357–372.
- Hare S.R., Mantua N.J., Francis R.C. 1999. Inverse production regimes: Alaskan and West Coast Pacific salmon // Fisheries. V. 24. № 1. P. 6–14.
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1999\)024<0006:IPR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1999)024<0006:IPR>2.0.CO;2)
- Hayes S.A., Kocik J.F. 2014. Comparative estuarine and marine migration ecology of Atlantic salmon and steelhead: blue highways and open plains // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 3. P. 757–780.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9348-8>
- Hayes S.A., Bond M.H., Hanson C.V. et al. 2011. Down, up, down and “smolting” twice? Seasonal movement patterns by juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in a coastal watershed with a bar closing estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 8. P. 1341–1350.
<https://doi.org/10.1139/f2011-062>
- Hayward T.L. 1997. Pacific Ocean climate change: atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem response // Trends Ecol. Evol. V. 12. № 4. P. 150–154.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01002-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01002-1)
- Healey M.C. 2009. Resilient salmon, resilient fisheries for British Columbia, Canada // Ecol. Soc. V. 14. № 1. Article 2.
<https://doi.org/10.5751/ES-02619-140102>
- Healy S.J. 2017. Physiological and environmental factors influencing migration survival and behaviour of hatchery Seymour River steelhead smolts (*Oncorhynchus mykiss*) in coastal British Columbia: M.S. Thesis. Vancouver: UBC, 109 p.
- Heath D.D., Pollard S., Herlinger C. 2001. Genetic structure and relationships among steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations in British Columbia // Heredity. V. 86. № 5. P. 618–627.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00867.x>
- Heath D.D., Blusch C., Kelly J., Atagi D.Y. 2002. Temporal change in genetic structure and effective population size in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Mol. Ecol. V. 11. № 2. P. 197–214.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01434.x>
- Helfman G.S. 2007. Fish conservation: a guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources. Washington, D.C.: Island Press, xiv + 584 p.
- Helfman G.S. 2013. National “versus” global red lists of imperiled fishes: why the discord? // Environ. Biol. Fish. V. 96. № 10. P. 1159–1168.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9843-x>
- Hendry M.A., Wenburg J.K., Myers K.W., Hendry A.P. 2002. Genetic and phenotypic variation through the migratory season provides evidence for multiple populations of wild steelhead in the Dean River, British Columbia // Trans. Am. Fish. Soc. V. 131. № 3. P. 418–434.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0418:GAP VTT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0418:GAP VTT>2.0.CO;2)
- Herring S.C., Christidis N., Hoel A. et al. 2018. Explaining extreme events of 2016 from a climate perspective // Bull. Am. Meteorol. Soc. V. 99. № 1. P. S1–S157.
<https://doi.org/10.1175/BAMS-ExplainingExtremeEvents2016.1>
- Hilborn R., Quinn T.P., Schindler D.E., Rogers D.E. 2003. Biocomplexity and fisheries sustainability // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 100. № 11. P. 6564–6568.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1037274100>
- Hodge B.W., Wilzbach M.A., Duffy W.G. 2014. Potential fitness benefits of the half-pounder life history in Klamath River steelhead // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 4. P. 864–875.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2014.892536>
- Hodge B.W., Wilzbach M.A., Duffy W.G. et al. 2016. Life history diversity in Klamath River steelhead // Trans. Am. Fish. Soc. V. 145. № 2. P. 227–238.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1111257>
- Hooton R.S. 2011. Skeena steelhead: unknown past, uncertain future. Portland: Frank Amato Publ. Inc., 157 p.
- Isaak D.J., Wollrab S., Horan D., Chandler G. 2012. Climate change effects on stream and river temperatures across the northwest U.S. from 1980–2009 and implications for salmonid fishes // Clim. Change. V. 113. № 2. P. 499–524.
<https://doi.org/10.1007/s10584-011-0326-z>
- Jacox M.G., Alexander M.A., Mantua N.J. et al. 2018. Forcing of multi-year extreme ocean temperatures that impacted California Current living marine resources in 2016 // Bull. Am. Meteorol. Soc. V. 99. № 1. P. S27–S33.
<https://doi.org/10.1175/BAMS-D-17-0119.1>
- James F.C., McCulloch C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics panacea or Pandora’s box? // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 21. P. 129–166.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.001021>
- Jelks H.L., Walsh S.J., Burkhead N.M. et al. 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes // Fisheries. V. 33. № 8. P. 372–407.
<https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.8.372>
- Jenkins T.M. Jr. 2003. Evaluating recent innovations in bait fishing tackle and technique for catch and release of rainbow trout // N. Am. J. Fish. Manage. V. 23. № 4. P. 1098–1107.
<https://doi.org/10.1577/M02-040>
- Jennings S., Smith A.D.M., Fulton E.A., Smith D.C. 2014. The ecosystem approach to fisheries: management at the dynamic interface between biodiversity conservation and sustainable use // Ann. N.Y. Acad. Sci. V. 1322. № 1. P. 48–60.
<https://doi.org/10.1111/nyas.12489>
- Johnson B.M., Johnson M.S., Thorgaard G.H. 2019. Salmon genetics and management in the Columbia River basin // Northw. Sci. V. 92. № sp5. P. 346–353.
<https://doi.org/10.3955/046.092.0505>
- Jones M.H., Seeb J.E., Warheit K.I. et al. 2015. Consequences of emergence timing for the growth and relative survival of steelhead fry from naturally spawning

- wild and hatchery parents // Trans. Am. Fish. Soc. V. 144. № 5. P. 977–989.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1057346>
- Kawasaki T. 2002. Climate change, regime shift and stock management // Fish. Sci. V. 68. Suppl. 1. P. 148–153.
https://doi.org/10.2331/fishsci.68.sup1_148
- Kawasaki T., Omori M. 1995. Possible mechanisms underlying fluctuations in the Far Eastern sardine population inferred from the time series of two biological traits // Fish. Oceanogr. V. 4. № 3. P. 238–242.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1995.tb00147.x>
- Keefer M.L., Wertheimer R.H., Evans A.F. et al. 2008. Iteroparity in Columbia River summer-run steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): implications for conservation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 12. P. 2592–2605.
<https://doi.org/10.1139/F08-160>
- Keefer M.L., Jepson M.A., Clabough T.S. et al. 2018. Sea-to-sea survival of late-run adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) from the Columbia and Snake rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 75. № 3. P. 331–341.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0430>
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R. et al. 2015. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a review of patterns and processes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 3. P. 319–342.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0192>
- Kendall N.W., Marston G.W., Klungle M.M. 2017. Declining patterns of Pacific Northwest steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) adult abundance and smolt survival in the ocean // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 8. P. 1275–1290.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0486>
- Kennedy B.M., Gale W.L., Ostrand K.G. 2007. Relationship between smolt gill Na⁺, K⁺ ATPase activity and migration timing to avian predation risk of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in a large estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 64. № 11. P. 1506–1516.
<https://doi.org/10.1139/f07-117>
- Klimley A.P., MacFarlane R.B., Sandstrom P.T., Lindley S.T. 2013. A summary of the use of electronic tagging to provide insights into salmon migration and survival // Environ. Biol. Fish. V. 96. № 2. P. 419–428.
<https://doi.org/10.1007/s10641-012-0098-y>
- Laikre L., Jorde P.E., Ryman N. 1998. Temporal change of mitochondrial DNA haplotype frequencies and female effective size in a brown trout (*Salmo trutta*) population // Evolution. V. 52. № 3. P. 910–915.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb03716.x>
- Leider S.A., Chilcote M.W., Loch J.J. 1986. Comparative life history characteristics of hatchery and wild steelhead trout (*Salmo gairdneri*) of summer and winter races in the Kalama River, Washington // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. № 7. P. 1398–1409.
<https://doi.org/10.1139/f86-173>
- Limborg M.T., Blankenship S.M., Young S.F. et al. 2012. Signatures of natural selection among lineages and habitats in *Oncorhynchus mykiss* // Ecol. Evol. V. 2. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.1002/ece3.59>
- Love D.C. 2016. Manual for aging steelhead trout scales based on scale sampling from Sitkoh Creek, Big Ratz Creek, and other Southeast Alaska streams, 2003–2011 // Alaska Dept. Fish Game Spec. Publ. № 16-13. 70 p.
- Magnuson J.J., Robertson D.M., Benson B.J. et al. 2000. Historical trends in lake and river ice cover in the Northern Hemisphere // Science. V. 289. № 5485. P. 1743–1746.
<https://doi.org/10.1126/science.289.5485.1743>
- Maher F.P., Larkin P.A. 1955. Life history of the steelhead trout of the Chilliwack River, British Columbia // Trans. Am. Fish. Soc. V. 84. № 1. P. 27–38.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1954\)84\[27:LHOTST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1954)84[27:LHOTST]2.0.CO;2)
- Mantua N.J., Francis R.C. 2004. Natural climate insurance for Pacific northwest salmon and salmon fisheries: finding our way through the entangled bank // Am. Fish. Soc. Symp. V. 43. P. 121–134.
- Mantua N.J., Hare S.R. 2002. The Pacific Decadal Oscillation // J. Oceanogr. V. 58. № 1. P. 35–44.
<https://doi.org/10.1023/A:1015820616384>
- Mantua N.J., Hare S.R., Zhang Y. et al. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production // Bull. Am. Meteorol. Soc. V. 78. № 6. P. 1069–1080.
[https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1997\)078<1069:APICOW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1997)078<1069:APICOW>2.0.CO;2)
- Matala A.P., Douglas R.H., Everett S. et al. 2016. What goes up does not come down: the stock composition and demographic characteristics of upstream migrating steelhead differ from post-spawn emigrating kelts // ICES J. Mar. Sci. V. 73. № 10. P. 2595–2605.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw109>
- McCormick J.L., Dobos M.E., Bowersox B.J., Copeland T. 2021. Evaluation of management strategies for an incidental catch-and-release steelhead fishery // N. Am. J. Fish. Manage. V. 41. № 2. P. 498–512.
<https://doi.org/10.1002/nafm.10558>
- McElhany P., Ruckelshaus M.H., Ford M.J. et al. 2000. Viable salmonids populations and the recovery of evolutionarily significant units // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-42. 156 p.
- McGowan J.A., Cayan D.R., Dorman L.M. 1998. Climate-ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific // Science. V. 281. № 5374. P. 210–217.
<https://doi.org/10.1126/science.281.5374.210>
- McGregor I.A. 1986. The freshwater biology of Thompson River steelhead (*Salmo gairdneri*) as determined by radio telemetry: M.S. Thesis. Victoria, BC: Univ. Victoria, 124 p.
- McKinnell S., Pella J.J., Dahlberg M.L. 1997. Population-specific aggregations of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the North Pacific Ocean // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 10. P. 2368–2376.
<https://doi.org/10.1139/f97-143>

- McMillan J.R., Dunham J.B., Reeves G.H. et al. 2011. Individual condition and stream temperature influence early maturation of rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* // Environ. Biol. Fish. V. 93. № 3. P. 343–355.
https://doi.org/10.1007/s10641-011-9921-0
- McPhee M.V., Utter F., Stanford J.A. et al. 2007. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation strategies around the Pacific Rim // Ecol. Freshw. Fish. V. 16. № 4. P. 539–547.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00248.x
- McPhee M.V., Whited D.C., Kuzishchin K.V., Stanford J.A. 2014. The effects of riverine physical complexity on anadromy and genetic diversity in steelhead or rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* around the Pacific Rim // J. Fish Biol. V. 85. № 1. P. 132–150.
https://doi.org/10.1111/jfb.12286
- Meengs C.C., Lackey R.T. 2005. Estimating the size of historical Oregon salmon runs // Rev. Fish. Sci. V. 13. № 1. P. 51–66.
https://doi.org/10.1080/10641260590921509
- Mertler C.A. 2021. Action research as teacher inquiry: a viable strategy for resolving problems of practice // PARE. V. 26. Article 19.
https://doi.org/10.7275/22014442
- Moore J.W., McClure M., Rogers L.A., Schindler D.E. 2010. Synchronization and portfolio performance of threatened salmon // Conserv. Lett. V. 3. № 5. P. 340–348.
https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00119.x
- Moore J.W., Yeakel J.D., Peard D. et al. 2014. Life-history diversity and its importance to population stability and persistence of a migratory fish: steelhead in two large North American watersheds // J. Anim. Ecol. V. 83. № 5. P. 1035–1046.
https://doi.org/10.1111/1365-2656.12212
- Moore M.E., Berejikian B.A. 2017. Population, habitat, and marine location effects on early marine survival and behavior of Puget Sound steelhead smolts // Ecosphere. V. 8. № 5. Article e01834.
https://doi.org/10.1002/ecs2.1834
- Moore M.E., Berejikian B.A., Greene C.M., Munsch S. 2021. Environmental fluctuation and shifting predation pressure contribute to substantial variation in early marine survival of steelhead // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 662. P. 139–156.
https://doi.org/10.3354/meps13606
- Mullan J.W., Williams K.R., Rhodus G. et al. 1992. Production and habitat of salmonids in mid-Columbia River tributary streams. Monograph I. Leavenworth, WA: U.S. Fish and Wildlife Service, 489 p.
- Myers J.M., Kope R.G., Bryant G.J. et al. 1998. Status review of chinook salmon from Washington, Idaho, Oregon, and California // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-35. 443p.
- Myers K.W., Walker R.V., Carlson H.R., Helle J.H. 2000. Synthesis and review of US research on the physical and biological factors affecting ocean production of salmon // NPAFC Bull. № 2. P. 1–9.
- Myers J.M., Busack C., Rawding D. et al. 2006. Historical population structure of Pacific salmonids in the Willamette River and lower Columbia River basins // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-73. 311 p.
- Myrvold K.M., Kennedy B.P. 2015. Density dependence and its impact on individual growth rates in an age-structured stream salmonid population // Ecosphere. V. 6. № 12. P. 1–16.
https://doi.org/10.1890/ES15-00390.1
- Narum S.R., Zendt J.S., Graves D., Sharp W.R. 2008. Influence of landscape on resident and anadromous life history types of *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 6. P. 1013–1023.
https://doi.org/10.1139/F08-025
- Narum S.R., Zendt J.S., Frederiksen C. et al. 2011. Candidate genetic markers associated with anadromy in *Oncorhynchus mykiss* of the Klickitat river // Trans. Am. Fish. Soc. V. 140. № 3. P. 843–854.
https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588131
- Nichols K.M., Broman K.W., Sundin K. et al. 2007. Quantitative trait loci × maternal cytoplasmic environment interaction for development rate in *Oncorhynchus mykiss* // Genetics. V. 175. № 1. P. 335–347.
https://doi.org/10.1534/genetics.106.064311
- Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschke V. 1999. Analysis of DNA from old scale samples: technical aspects, applications and perspectives for conservation // Hereditas. V. 130. № 3. P. 265–276.
https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00265.x
- Nielsen J.L., Fountain M.C. 1999. Microsatellite diversity in sympatric reproductive ecotypes of Pacific steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) from the Middle Fork Eel River, California // Ecol. Freshw. Fish. V. 8. № 3. P. 159–168.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1999.tb00067.x
- Nielsen J.L., Crow K.D., Fountain M.C. 1999. Microsatellite diversity and conservation of a relic trout population: McCloud River redband trout // Mol. Ecol. V. 8. Suppl. 1. P. S129–S142.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00817.x
- Nielsen J.L., Turner S.M., Zimmerman C.E. 2011. Electronic tags and genetics explore variation in migrating steelhead kelts (*Oncorhynchus mykiss*), Ninilchik River, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 1. P. 1–16.
https://doi.org/10.1139/F10-124
- Northcote T.G., Atagi D.Y. 1997. Pacific salmon abundance trends in the Fraser River watershed compared with other British Columbia systems // Pacific salmon and their ecosystems. Boston: Springer. P. 199–219.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6375-4_14
- Parker H.H., Noonburg E.G., Nisbet R.M. 2001. Models of alternative life-history strategies, population structure and potential speciation in salmonid fish stocks // J. Anim. Ecol. V. 70. № 2. C. 260–272.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00488.x

- Patterson D.A., Robinson K.A., Lennox R.J. et al. 2017. Review and evaluation of fishing-related incidental mortality for Pacific salmon // DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2017/010. Ottawa: CSAS, ix +155 p.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatkan mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.
- Pearcy W.G. 1997. Salmon production in changing ocean domains // Pacific salmon and their ecosystems. Boston: Springer. P. 331–352.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6375-4_19
- Pearse D.E., Donohoe C.J., Garza J.C. 2007. Population genetics of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in the Klamath River // Environ. Biol. Fish. V. 80. № 4. P. 377–387.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9135-z>
- Pearse D.E., Hayes S.A., Bond M.H. et al. 2009. Over the falls? Rapid evolution of ecotypic differentiation in steelhead/rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Hered. V. 100. № 5. P. 515–525.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esp040>
- Pearse D.E., Martinez E., Garza J.C. 2011. Disruption of historical patterns of isolation by distance in coastal steelhead // Conserv. Genet. V. 12. № 3. P. 691–700.
<https://doi.org/10.1007/s10592-010-0175-8>
- Pianka E.R. 1970. On *r*- and *K*-selection // Am. Nat. V. 104. № 940. P. 592–597.
<https://doi.org/10.1086/282697>
- Plumb J.A. 2018. Health maintenance of cultured fishes: principal microbial diseases. Boca Raton: CRC Press, 264 p.
<https://doi.org/10.1201/9781351073141>
- Plumb J.M., Perry R.W., Hatton T.W. et al. 2023. Application of the Stream Salmonid Simulator (S3) model to assess fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) production in the American River, California // U.S. Geological Survey open-file report 2023-1060. Reston: USGS, 35 p.
<https://doi.org/10.3133/ofr20231060>
- Quinn T.P. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. Bethesda: Am. Fish. Soc., 378 p.
- Quinn T.P., Myers K.W. 2006. Patterns of anadromy and migrations of Pacific salmon and trout at sea // Sea trout: biology, conservation and management. Singapore: Blackwell Publ. P. 9–24.
<https://doi.org/10.1002/9780470996027.ch2>
- Quinones R.M., Holyoak M., Johnson M.L., Moyle P.B. 2014. Potential factors affecting survival differ by run-timing and location: linear mixed-effects models of Pacific salmonids (*Oncorhynchus* spp.) in the Klamath River, California // PLOS ONE. V. 9. № 5. Article e98392.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098392>
- Radinger J., Britton J.R., Carlson S.M. et al. 2019. Effective monitoring of freshwater fish // Fish Fish. V. 20. № 4. P. 729–747.
<https://doi.org/10.1111/faf.12373>
- Rand P.S., Berejikian B.A., Pearsons T.N., Noakes D.L.G. 2012. Ecological interactions between wild and hatchery salmonids: an introduction to the special issue // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 1. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1007/s10641-012-9987-3>
- Reisenbichler R.R., McIntyre J.D., Solazzi M.F., Landino S.W. 1992. Genetic variation in steelhead of Oregon and Northern California // Trans. Am. Fish. Soc. V. 121. № 2. P. 158–169.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1992\)121<0158:GVI SOO>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0158:GVI SOO>2.3.CO;2)
- Return to the river: restoring salmon to the Columbia River. 2006. Amsterdam et al.: Acad. Press, 699 p.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088414-8.X5000-0>
- Reznick D., Bryant M.J., Bashey F. 2002. *r*- and *K*-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // Ecology. V. 83. № 6. P. 1509–1520.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1509:RAK SRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1509:RAK SRT]2.0.CO;2)
- Rohlf J.F. 2009. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.2. N.Y.: Exeter Softw. Publ., 43 p.
- Rice J., Ridgeway L. 2010. Conservation of biodiversity and fisheries management // Handbook of marine fisheries conservation and management. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 139–149.
- Ruckelshaus M., McElhany P., Ford M.J. 2003. Recovering species of conservation concern — are populations expendable // The importance of species: perspectives on expendability and triage. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 305–329.
- Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Maximov S.V. 2000. Kamchatka steelhead: population trends and life history variations // Sustainable fisheries management. Pacific salmon. Boca Raton: CRC Press. P. 195–203.
<https://doi.org/10.1201/9780429104411-16>
- Schindler D.E., Augerot X., Fleishman E. et al. 2008. Climate change, ecosystem impacts, and management for Pacific salmon // Fisheries. V. 33. № 10. P. 502–506.
<https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.10.502>
- Schindler D.E., Hilborn R., Chasco B. et al. 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species // Nature. V. 465. № 7298. P. 609–612.
<https://doi.org/10.1038/nature09060>
- Schoen E.R., Wipfli M.S., Trammell E.J. et al. 2017. Future of Pacific salmon in the face of environmental change: lessons from one of the world's remaining productive salmon regions // Fisheries. V. 42. № 10. P. 538–553.
<https://doi.org/10.1080/03632415.2017.1374251>
- Schultz J.A., Darling E.S., Côté I.M. 2013. What is an endangered species worth? Threshold costs for protecting imperilled fishes in Canada // Mar. Policy. V. 42. P. 125–132.
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.01.021>
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and

- silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Calif. Dept. Fish Game Bull. № 98. 375 p.
- Siegel J., Crozier L. 2019. Impacts of climate change on salmon of the Pacific Northwest: a review of the scientific literature published in 2018. Seattle, WA: U.S. National Marine Fisheries Service, Northwest Region, 67 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.35382.04164>
- Smith B.D., Ward B.R. 2000. Trends in wild adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) abundance for coastal regions of British Columbia support for the variable marine survival hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 2. P. 271–284. <https://doi.org/10.1139/f99-254>
- Sobocinski K.L., Greene C.M., Schmidt M.W. 2018. Using a qualitative model to explore the relative impacts of ecosystem and anthropogenic drivers in declining marine survival in Pacific salmon // Environ. Conserv. V. 45. № 3. P. 278–290. <https://doi.org/10.1017/S0376892917000509>
- Sobocinski K.L., Kendall N.W., Greene C.M., Schmidt M.W. 2020. Ecosystem indicators of marine survival in Puget Sound steelhead trout // Prog. Oceanogr. V. 188. Article 102419. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102419>
- Status review update for Pacific salmon and steelhead listed under the Endangered Species Act: Pacific Northwest. 2011 // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-113. 281 p.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press, xii + 249 p. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198577416.001.0001>
- Sugimoto T., Tadokoro K. 1997. Interannual–interdecadal variations in zooplankton biomass, chlorophyll concentration and physical environment in the subarctic Pacific and Bering Sea // Fish. Oceanogr. V. 6. № 2. P. 74–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1997.00031.x>
- Tattam I.A., Ruzycski J.R., Li H.W., Giannico G.R. 2013. Body size and growth rate influence emigration timing of *Oncorhynchus mykiss* // Trans. Am. Fish. Soc. V. 142. № 5. P. 1406–1414. <https://doi.org/10.1080/00028487.2013.815661>
- Teo S.L.H., Sandstrom P.T., Chapman E.D. et al. 2011. Archival and acoustic tags reveal the post-spawning migrations, diving behavior, and thermal habitat of hatchery-origin Sacramento River steelhead kelts (*Oncorhynchus mykiss*) // Environ. Biol. Fish. V. 96. № 2. P. 175–187. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9938-4>
- Tessier N., Bernatchez L. 1999. Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Mol. Ecol. V. 8. № 2. P. 169–179. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00547.x>
- Thompson J.N., Beauchamp D.A. 2014. Size-selective mortality of steelhead during freshwater and marine life stages related to freshwater growth in the Skagit River, Washington // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 4. P. 910–925. <https://doi.org/10.1080/00028487.2014.901253>
- Thrower F.P., Joyce J.E. 2004. Effects of 70 years of freshwater residency on survival, growth, early maturation, and smolting in a stock of anadromous rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) from Southeast Alaska // Am. Fish. Soc. Symp. V. 44. P. 485–496. <https://doi.org/10.47886/9781888569698.ch40>
- Tipping J.M. 1991. Management briefs: heritability of age at maturity in steelhead // N. Am. J. Fish. Manage. V. 11. № 1. P. 105–108. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1991\)011<0105:MBHOAA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1991)011<0105:MBHOAA>2.3.CO;2)
- Trenberth K.E., Hoar T.J. 1996. The 1990–1995 El Niño–Southern oscillation event: longest on record // Geophys. Res. Lett. V. 23. № 1. P. 57–60. <https://doi.org/10.1029/95GL03602>
- Twardek W.M., Gagne T.O., Elmer L.K. et al. 2018. Consequences of catch-and-release angling on the physiology, behaviour and survival of wild steelhead *Oncorhynchus mykiss* in the Bulkley River, British Columbia // Fish. Res. V. 206. P. 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.05.019>
- Wade A.A., Beechie T.J., Fleishman E. et al. 2013. Steelhead vulnerability to climate change in the Pacific Northwest // J. Appl. Ecol. V. 50. № 5. P. 1093–1104. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12137>
- Waples R.S. 2002. Life history diversity, marine survival, and viability of Pacific salmon // NPAFC Tech. Rept. № 4. P. 39–41.
- Waples R.S., Ford M.J., Nichols K. et al. 2022. Implications of large-effect loci for conservation: a review and case study with Pacific salmon // J. Hered. V. 113. № 2. P. 121–144. <https://doi.org/10.1093/jhered/esab069>
- Ward B.R. 1996. Population dynamics of steelhead in a coastal stream, the Keogh River, British Columbia // Stock assessment in inland fisheries. Oxford: Fishing News Books. P. 308–323.
- Ward B.R. 2000. Declivity in steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) recruitment at the Keogh River over the past decade // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 2. P. 298–306. <https://doi.org/10.1139/f99-243>
- Ward B.R., Slaney P.A. 1988. Life history and smolt-to-adult survival of Keogh River steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and the relationship to smolt size // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. № 7. P. 1110–1122. <https://doi.org/10.1139/f88-135>
- Ward B.R., Slaney P.A., Facchin A.R., Land R.W. 1989. Size-biased survival in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): back-calculated lengths from adults' scales compared to migrating smolts at the Keogh River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. № 11. P. 1853–1858. <https://doi.org/10.1139/f89-233>

- Watanabe M., Nitta T.* 1999. Decadal changes in the atmospheric circulation and associated surface climate variations in the Northern Hemisphere winter // *J. Clim.* V. 12. № 2. P. 494–510.
[https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1999\)012<0494:DCITAC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1999)012<0494:DCITAC>2.0.CO;2)
- Watters J.V., Lema S.C., Nevitt G.A.* 2003. Phenotype management: a new approach to habitat restoration // *Biol. Conserv.* V. 112. № 3. P. 435–445.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00343-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00343-9)
- Welch D.W., Ishida Y., Nagasawa K., Eveson J.P.* 1998. Thermal limits on the ocean distribution of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *NPAFC Bull.* № 1. P. 396–404.
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Eveson J.P.* 2000. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // *Fish. Oceanogr.* V. 9. № 1. P. 17–32.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2000.00119.x>
- Wertheimer R.H.* 2007. Evaluation of a surface flow bypass system for steelhead kelt steelhead passage at Bonneville Dam, Washington // *N. Am. J. Fish. Manage.* V. 27. № 1. P. 21–29.
<https://doi.org/10.1577/M05-216.1>
- Willson M.F.* 1997. Variation in salmonid life histories: patterns and perspectives. Portland: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 50 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.87885>
- Withler I.L.* 1966. Variability in life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) along the Pacific coast of North America // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 23. № 3. P. 365–393.
<https://doi.org/10.1139/f66-031>
- Wright K.K., Schrader W., Reinhardt L. et al.* 2015. Process and methods for assigning ages to anadromous salmonids from scale samples // *IDFG Report Number 15-03*. Boise: IDFG, 48 p.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4862.0241>
- Wydoski R.S.* 1977. Relation of hooking mortality and sublethal hooking stress to quality fishery management // *Catch-and-release fishing as a management tool*. Arcata: Humboldt State Univ. P. 43–87.
- Xiong Y., Huang M., Zhou Y. et al.* 2020. Growth, osmoregulation and energy budget of rainbow and steelhead trout under different salinity acclimation methods and the best transition size of steelhead trout // *Aquac. Res.* V. 51. № 6. P. 2369–2378.
<https://doi.org/10.1111/are.14580>
- Yeakel J.D., Moore J.W., Guimarães P.R. Jr., de Aguiar M.A.M.* 2014. Synchronisation and stability in river metapopulation networks // *Ecol. Lett.* V. 17. № 3. P. 273–283.
<https://doi.org/10.1111/ele.12228>
- Zimmerman M.S., Sloat M.R., Kuzishchin K.V. et al.* 2022. Diversity of life history traits, growth, and lipid storage in migratory variants of steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kamchatka, Russia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 79. № 10. P. 1620–1640.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0357>

MONITORING THE STATUS OF A RUSSIAN RED DATA BOOK SPECIES, MIKIZHA *PARASALMO MYKISS* (SALMONIDAE), IN RIVERS OF NORTHWESTERN KAMCHATKA. 2. LONG-TERM CHANGES IN INTRAPOPULATION STRUCTURE

K. V. Kuzishchin^{1,2,*}, M. A. Gruzdeva¹, A. V. Semenova^{1,3}, and D. S. Pavlov^{1,2}

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

³*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*E-mail: KK_office@mail.ru

Long-term changes in the intrapopulation structure of mikizha *Parasalmo mykiss* from three rivers in northwestern Kamchatka were studied over the period 1970–2024. Analysis of archival and original data revealed persistent and largely synchronous changes in a basic biological parameters, which have become increasingly pronounced in recent years. In 1970–1971, reproduction was supported mainly by typically anadromous fish; by the late 20th and early 21st centuries, the proportion of individuals associated with freshwater and brackish estuarine habitats had increased markedly. The durations of the freshwater and marine periods of life cycle, age at sexual maturation, and life span also increased. The pattern of repeat spawning changed substantially; at present, reproduction in these populations is driven primarily by repeat-spawning males and females. Temporal changes followed a complex pattern, with several quasi-stationary periods lasting approximately 5 years or longer (1995–1998, 2000–2007, and 2015–2024). At the same time, a pronounced saltational transition occurred between 1970–1971 and 1995. The life-history strategy of Kamchatkan mikizha populations changed fundamentally over approximately 25 years. In the early 1970s, the three populations consisted of short-cycle, early-maturing individuals that spawned predominantly once and at a relatively young age. Since 1995, all three populations have been dominated by long-cycle, late-maturing, iteroparous fish. These substantial changes in population structure are most likely an adaptive response to large-scale climatic shifts in the North Pacific that occurred in the late 1970s, early 1990s, and 2014–2016.

Keywords: Kamchatkan mikizha, natural populations, interannual variability, migratory polymorphism, life-history strategy, age, growth, repeat spawning.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.5

НОВЫЙ ВИД РОДА *ONEIRODES* И ПЕРВАЯ НАХОДКА *O. MICRONEMA* (*ONEIRODIDAE*) В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ

© 2026 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}, С. Г. Кобылянский^{2, **}

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

²Институт океанологии РАН — ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

**E-mail: kobylianskysg@gmail.com

Поступила в редакцию 04.12.2025 г.

После доработки 23.01.2026 г.

Принята к публикации 29.01.2026 г.

Описан новый вид — *Oneirodes logachevi* sp. nova, близкий к *O. macrosteus*, но отличающийся наличием среднего отростка эски, высокой терминальной папиллой и характером её пигментации, отсутствием дистального ветвления переднего, переднебоковых и заднего отростков эски, но наличием коротких вторичных веточек по всей длине заднего отростка. *Oneirodes micronema*, прежде известный лишь по двум экземплярам типовой серии из моря Банда, впервые отмечен в Атлантическом океане. Новый экземпляр отличается от типовых, главным образом, наличием ответвлений у переднебоковых и средних отростков эски, что может быть связано с индивидуальной изменчивостью.

Ключевые слова: цератионидные удильщики, морфология, систематика, тропическая Атлантика.

DOI: 10.7868/S3034514626040079

Среди всех удильщиков подотряда Ceratioidei род *Oneirodes* Lütken, 1871 характеризуется наибольшим видовым разнообразием и представлен в настоящее время 43 валидными видами, что составляет более четверти всего видового разнообразия подотряда. Из их числа 17 видов отмечены в Атлантическом океане (Pietsch, 1974, 2009; Fricke et al., 2025). Коллекция мезо- и батипелагических рыб, собранная в 39-м рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Профессор Логачев” в феврале–марте 2018 г. на трёх полигонах над тропической частью Срединно-Атлантического хребта севернее и южнее разлома Зелёного Мыса, включает 2 экз., принадлежащих роду *Oneirodes*, видовой идентификация которых вызвала затруднение. Один из этих экземпляров описан в нашей работе как новый вид, второй отнесён к *O. micronema* Grobecker, 1978, который до сих пор был известен лишь по 2 экз. типовой серии, пойманным в море Банда (Индо-Австралийский архипелаг) (Grobecker, 1978; Pietsch, 2009).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы изучения и терминология соответствуют приведённым в работах Питча (Pietsch, 1974, 2009). Описанные экземпляры хранятся в Институте океанологии (ИО) РАН, Москва. В тексте используются сокращения: *D*, *A*, *P*, *C* — спинной, анальный, грудной и хвостовой плавники; *SL* — стандартная длина, РТАКСА — разноглубинный трал Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева, ст. — океанографическая станция.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Oneirodes logachevi Prokofiev et Kobylansky, sp. nova
рис. 1, 2

Материал. ИО РАН № 3676 (рис. 1a) — ювенильная самка *SL* 23 мм, голотип, НИС “Профессор Логачев”, ст. 39L192RT, проба 10, 13°46.831′–13°55.116′ с.ш., 44°58.096′–45°01.844′ з.д., РТАКСА 2500–0 м, 01:55–06:31, 02.03.2018 г.

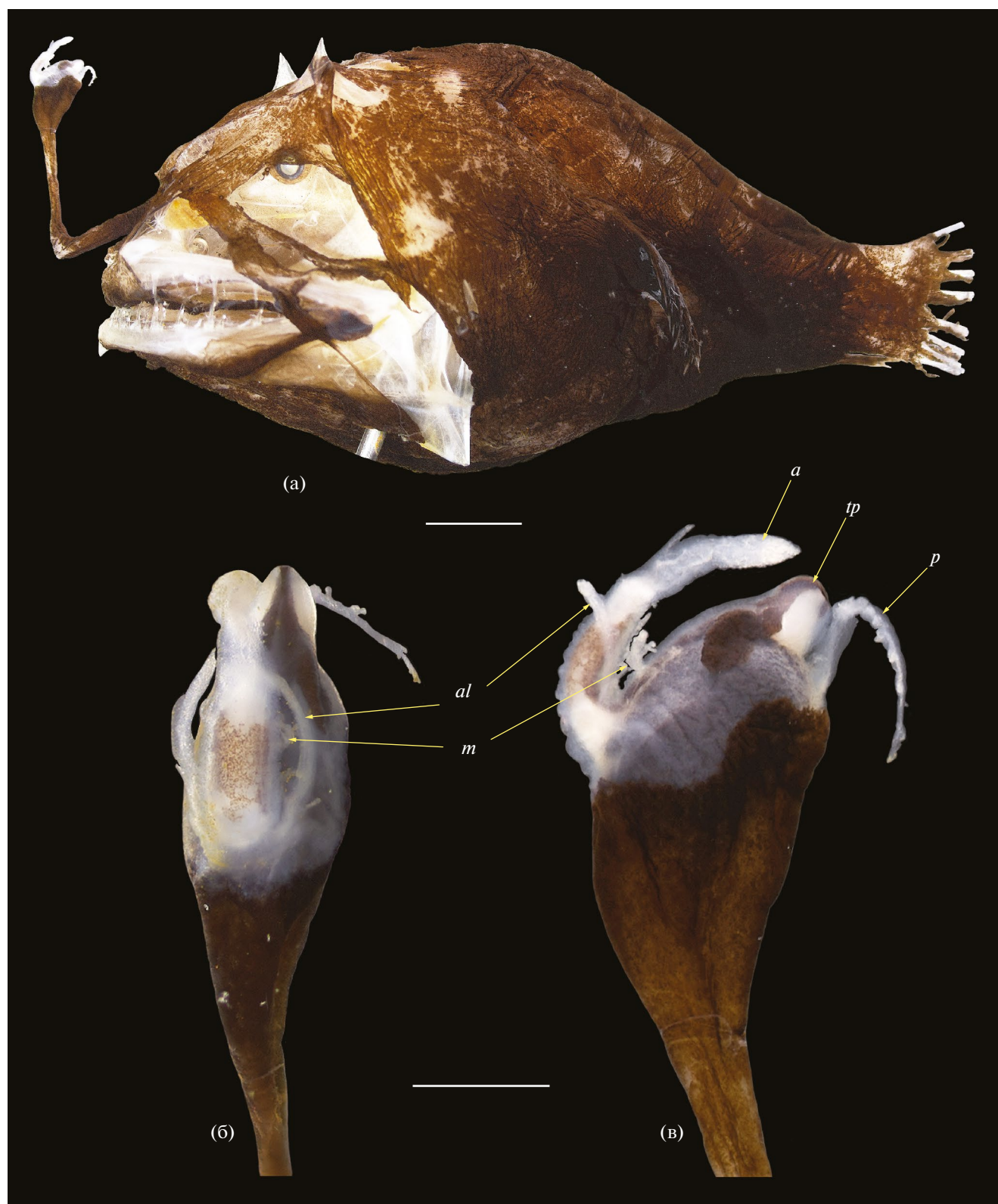


Рис. 1. *Oniroides logachevi* sp. nova, голотип SL 23 мм, ИО РАН № 3676: а – общий вид; б, в – эска (соответственно вид спереди и сбоку): отростки эски: *a* – передний, *al* – переднебоковой, *m* – средний, *p* – задний; *tp* – терминальная папилла. Масштаб, мм: а – 2; б, в (линейка общая) – 1.

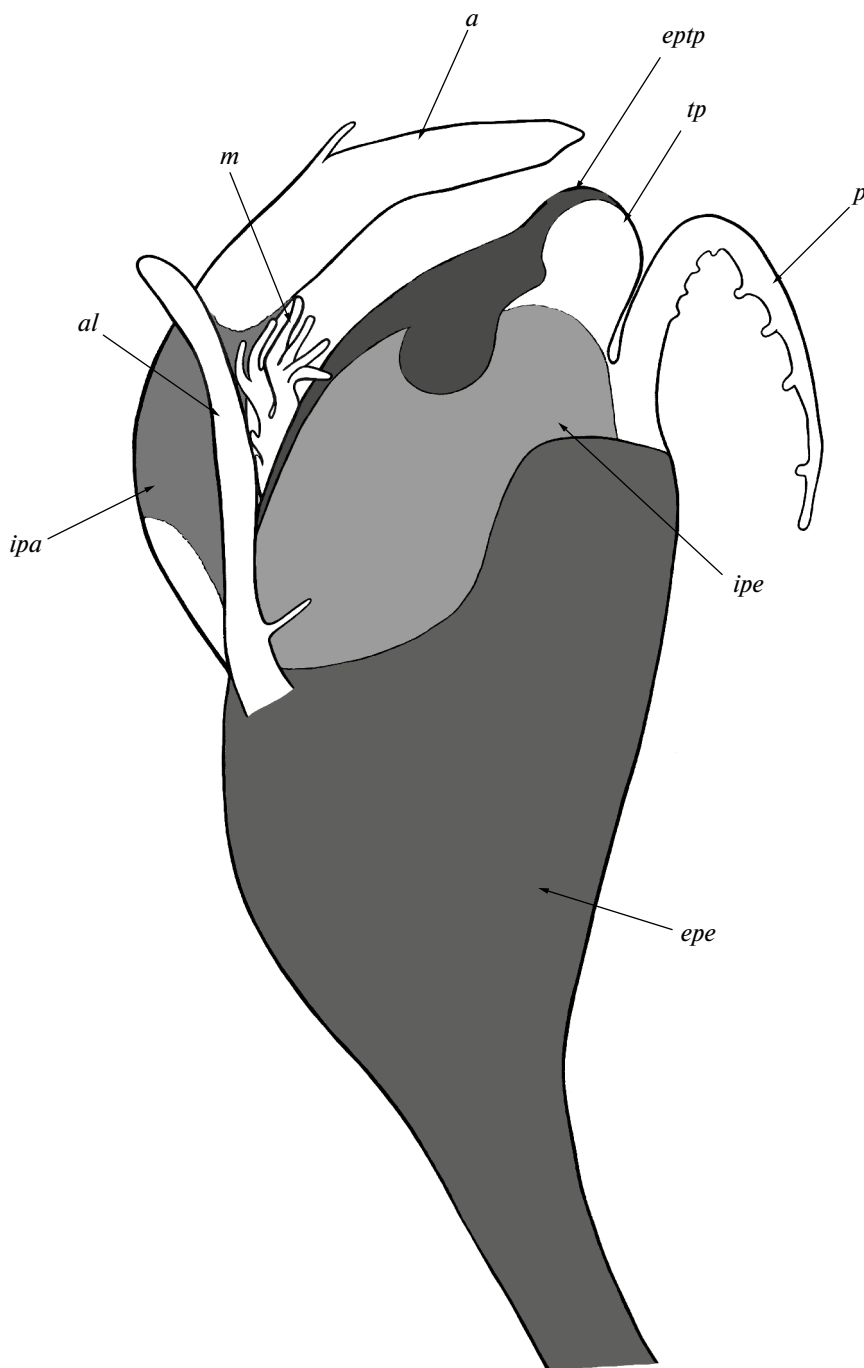


Рис. 2. Схема строения эски голотипа *Oneirodes logachevi* sp. nova ИО РАН № 3677: *epe* — наружная (кожная) пигментация эски и иллиция, *eprp* — наружная пигментация эски, *ipa* — внутренняя пигментация переднего отростка, *ipe* — внутренняя пигментация тела эски. Ост. обозначения см. на рис. 1.

Диагноз. Вид рода *Oneirodes* с крупным утолщённым передним отростком эски, пигментированным в базальной половине; одной парой переднебоковых отростков, непарным ветвящимся средним отростком и нитевидным задним отростком с короткими ответвлениями по всей длине, без боковых отростков, с высокой конической терминальной папиллой с характер-

ной пигментацией, иллицием умеренной длины (39.1% *SL*) и узким, удлинённым suboperculum.

Описание. *D* 6, *A* 4, *P* 14, *C* 4 + 4.

Эска (рис. 1б, 1в, 2) вытянута дорсовентрально и сжата с боков, её высота вдвое больше длины. Терминальная папилла высокая, коническая, содержится ~5 раз в высоте эски; интен-

сивно пигментирована вдоль всего переднего края от задней стороны основания переднего отростка до вершины и имеет два супротивно расположенных пигментных пятна на боковых сторонах, вместе соединяющихся в стрелообразный рисунок. Расположение придатков эски по типу В (Pietsch, 1974. Р. 35. Fig. 60В). Имеются непарные передний, средний и задний отростки, одна пара переднебоковых отростков; боковые отростки отсутствуют. Передний отросток крупный, почти равномерно утолщённый, лишь у вершины конически сужен, пигментирован в базальной половине, несёт единственный маленький филамент, отходящий от переднего края немногим ближе к середине его длины, чем к вершине; вершина простая. Переднебоковые отростки узкие, лентовидные, составляют около половины длины переднего отростка, непигментированные, простые, с единственным коротким филаментом, отходящим назад, немного отступая от основания отростка. Средний отросток множественно ветвится, короткий (около трети длины переднего отростка), непигментированный. Задний отросток тонкий, сжатый с боков, немногим короче переднего, со множественными короткими боковыми веточками по всей своей длине, непигментирован.

Сфенотикальные шипы крупные, острые, длина шипа от основания до вершины составляет почти половину межглазничного промежутка. Симфиз нижней челюсти образует небольшой направленный вниз шип. Ретроартикулярный шип широкотреугольной формы. Преоперкулярный шип острый, дорсовентрально уплощённый. Suboperculum узкое, в форме прямоугольной пластинки, ширина которой вчетверо меньше длины. Зубов на верхней и нижней челюстях соответственно 23 и 27, на сошнике — 2 + 2, эпибранхиальных зубов нет.

Измерения, в % SL: длина головы 65.2, максимальная и минимальная высоты тела 50.0 и 10.9, длина рыла 19.6, диаметр глаза 3.2, ширина межглазничного промежутка 15.2, длина сфенотикального шипа 7.8, длины верхней и нижней челюстей 32.6 и 43.5, длина иллиция 39.1, длина и высота эски 5.6 и 10.9.

Этимология. Вид назван по названию судна, в рейсе которого был пойман голотип.

Сравнение. По отсутствию боковых отростков эски, наличию крупного утолщённого пигментированного в базальной половине переднего отростка, а также удлинённого

suboperculum новый вид наиболее близок к *O. macrosteus* Pietsch, 1974, известному из вод Северной и Экваториальной Атлантики. Однако новый вид хорошо отличается от *O. macrosteus* наличием среднего отростка эски (отсутствует у *O. macrosteus*), высокой конической терминальной папиллой с характерной пигментацией (у сравниваемого вида она короткая, усечённая и имеет лишь супротивно расположенные боковые пятна) и отсутствием множественного ветвления переднего, переднебоковых и заднего отростков в дистальной части (Pietsch, 1974, 2009). Последний признак можно было бы связать с малыми размерами голотипа нового вида, однако у *O. macrosteus* ветвление отростков описано уже у самых мелких экземпляров (SL 11.5 мм), кроме того, задний отросток у нового вида несёт разбошённые вторичные веточки по всей своей длине, тогда как у *O. macrosteus* он множественно ветвится лишь на вершине. При сходных размерах новый вид имеет меньше зубов на верхней и нижней челюстях и на сошнике (соответственно 23, 27 и 4 против 38, 38 и 6 у *O. macrosteus* SL 20 мм — по: Pietsch, 1974. Table 15).

Oneirodes micronema Grobecker, 1978

рис. 3, 4

Материал. ИО РАН № 3677 (рис. 3а) — ювенильная самка SL 12 мм, НИС “Профессор Логачев”, ст. 39L228RT, проба 24, 15°52.915′–15°58.468′ с.ш., 46°40.016′–46°40.011′ з.д., РТАК-СА 1500–0 м, 01:50–04:24, 12.03.2018 г.

Описание. *D*? (повреждён), A4, P 16, C 4 + 4.

Эска (рис. 3б, 3в, 4) овальная, с высокой и широкой, чётко обособленной терминальной папиллой (около трети высоты тела эски, содержится 3.7 раза в высоте всей эски), седловидно вогнутой на вершине. Вершина терминальной папиллы пигментированная, эта пигментация обособлена от пигментации с каждой стороны близ основания папиллы. Расположение придатков эски по типу С (Pietsch, 1974. Р. 35. Fig. 60С). Имеются непарные передний и задний и парные средние и переднебоковые отростки, боковые отростки отсутствуют. Все отростки эски не пигментированы, но в основании переднего отростка имеется маленькое пятно внутренней пигментации, подобное изображённому для *O. alius* Seigel et Pietsch, 1978 (Orr, 1991. Fig. 4D). Все отростки эски короткие (заметно меньше высоты эски), довольно толстые (особенно передний и переднебоковые, которые

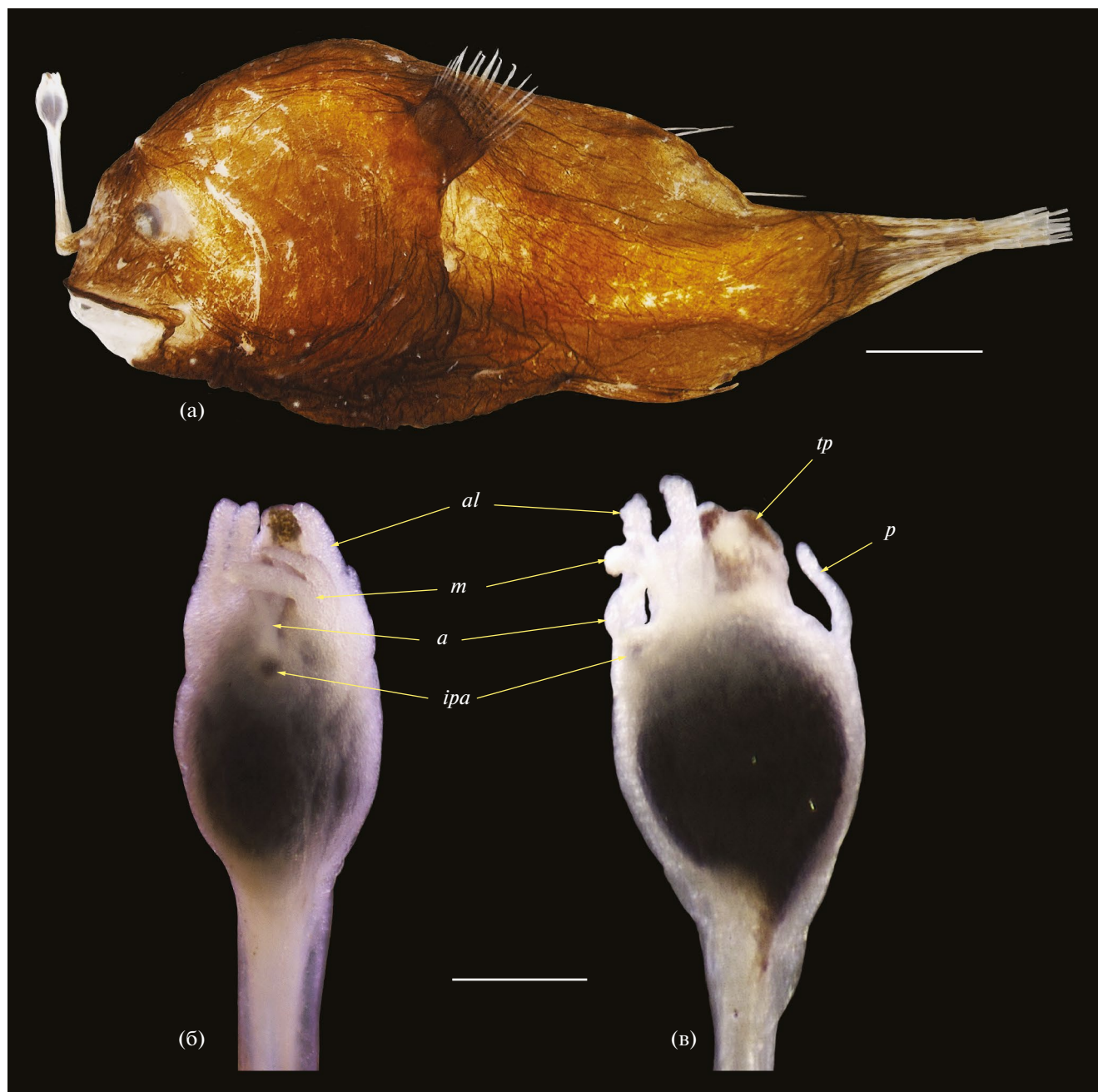


Рис. 3. *Oneiroides micronema* SL 12 мм, ИО РАН № 3677: а — общий вид; б, в — эска (соответственно вид спереди и сбоку). Обозначения см. на рис. 1, 2. Масштаб, мм: а — 2.5; б, в (линейка общая) — 0.5.

ещё и слегка расширены у вершин). Передний отросток почти вдвое короче переднебоковых, слегка расщеплён на вершине. Переднебоковые отростки каждый с дополнительной веточкой, отходящей назад ниже середины длины отростка, на вершине простые. Средние отростки короче переднебоковых, но немного длиннее переднего, разделены справа на две почти равные по длине, слева на три разноразмерные веточки. Задний отросток короткий, соизмерим с вы-

сотой терминальной папиллы, простой. Кожа иллиция и эски не пигментирована (вероятно, постларвальная черта).

Сфенотикальные шипы короткие и притуплённые, длина шипа от основания до вершины в полтора раза меньше диаметра глаза. Симфиз нижней челюсти образует маленький шип. Ретроартикулярный шип широкотреугольной формы. Преоперкулярный шип маленький, острый, едва выступает из кожи. Suboperculum несколько

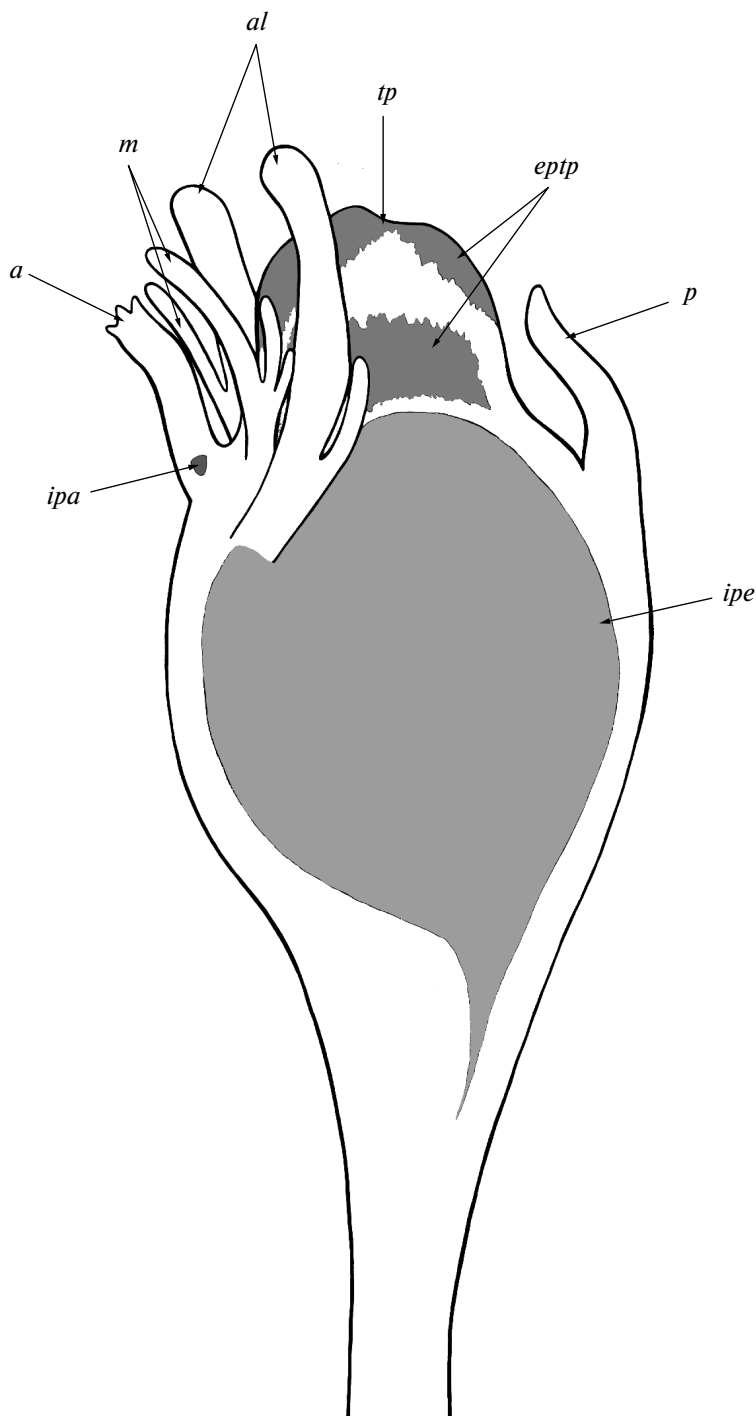


Рис. 4. Схема строения эски *Oneirodes micronema* ИО РАН № 3677. Обозначения см. на рис. 1, 2.

расширено на вентральном конце, его ширина втрое меньше длины. Зубы на верхней и нижней челюстях большей частью утрачены из-за повреждения, их подсчёт невозможен. На сошнике по одному зубу в задней части с каждой стороны, эпибранхиальных зубов нет.

Измерения, в % *SL*: длина головы 50.0, максимальная и минимальная высоты тела 45.8

и 14.6, длина рыла 16.7, диаметр глаза 4.2, ширина межглазничного промежутка 16.7, длина сфенотикального шипа 2.5, длины верхней и нижней челюстей 31.25 и 41.7, длина иллиция 37.5, длина и высота эски 8.3 и 4.2.

З а м е ч а н и я. Описанный экземпляр хорошо соответствует диагностическим признакам *O. micronema*, в частности, непигментирован-

ным передним отростком эски, одной парой переднебоковых отростков и парным средним отростком эски, короткими (менее высоты эски) отростками без множественного ветвления и пигментированной вершиной терминальной папиллы (Grobecker, 1978; Pietsch, 2009). Характерные для *O. micronema* утолщения вершин отростков эски у нашего экземпляра слабо прослеживаются лишь у переднего и переднебоковых отростков, однако это, вероятно, связано с его малыми размерами. Основным отличием от типовых экземпляров *O. micronema* является ветвление переднебоковых и средних отростков эски у изученного экземпляра, к тому же проявляющееся очень рано, при *SL* всего 12 мм. Учитывая крайне скудный материал по данному виду и отсутствие других значимых различий, уместнее считать это отличие проявлением индивидуальной изменчивости.

Вид ранее был известен только по голотипу и паратипу *SL* 89 и 17 мм, пойманным в море Банда в 1975 г. Находка нового экземпляра в бассейне другого океана (в тропической Атлантике) позволяет предполагать панокеанический ареал этого вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН № FFER-2024-0017 (А.М. Прокофьев) и Института океанологии РАН № FMWE-2024-0022 (А.М. Прокофьев, С.Г. Кобылянский).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данные получены при изучении фиксированных музейных экземпляров. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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 11/2025).
- Grobecker D.B. 1978. A new species of anglerfish, genus *Oneirodes* (Oneirodidae), from the Banda Sea // *Copeia*. V. 1978. № 4. P. 567–568. <https://doi.org/10.2307/1443682>
- Orr J.W. 1991. A new species of the ceratioid anglerfish genus *Oneirodes* (Oneirodidae) from the western North Atlantic, with a revised key to the genus // *Copeia*. V. 1991. № 4. P. 1024–1031. <https://doi.org/10.2307/1446097>
- Pietsch T.W. 1974. Osteology and relationships of ceratioid anglerfishes of the family Oneirodidae, with a review of the genus *Oneirodes* Lütken // *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Count. Sci. Bull.* № 18. 113 p.
- Pietsch T.W. 2009. Oceanic anglerfishes: extraordinary diversity in the deep sea. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press, 557 p. <https://doi.org/10.1525/9780520942554>

A NEW SPECIES OF THE GENUS *ONEIRODES* AND THE FIRST RECORD OF *O. MICRONEMA* (ONEIRODIDAE) IN THE ATLANTIC OCEAN

A. M. Prokofiev^{1, 2, *} and S. G. Kobylansky^{2, **}

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

²*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

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

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

A new species, *Oneirodes logachevi* sp. nova, is described. It is closely related to *O. macrosteus* but differs in the presence of a median esca appendage, a tall terminal papilla and the details of its pigmentation, the lack of distal branching of the anterior, anterolateral, and posterior esca appendages, but the presence of short secondary branches along the entire length of the posterior appendage. *Oneirodes micronema*, previously known only from two specimens of the type series from the Banda Sea, is recorded for the first time in the Atlantic Ocean. The new specimen differs from the type specimens primarily in the presence of branches on the anterolateral and median esca appendages, which may be associated with the individual variability.

Keywords: ceratioid anglerfishes, morphology, systematics, tropical Atlantic.