

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



Российская Академия Наук

2026, том 66, номер 5

Сентябрь—Октябрь



ВОПРОСЫ
ИХТИОЛОГИИ

JOURNAL
OF ICHTHYOLOGY



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 66, Номер 5, 2026

Новый вид липаровых рыб рода *Paraliparis* (Liparidae) из моря Содружества (Антарктика)

Н. В. Чернова, А. М. Прокофьев 521

Внутривидовая морфологическая изменчивость амурской широколобки *Mesocottus haitei* (Cottidae) с замечаниями о формировании ареала

П. А. Савельев, С. Е. Кульбачный 530

Морфология органа обоняния кольчужных сомов *Pterygoplichthys disjunctivus* и *P. pardalis* (Loricariidae)

Н. И. Пащенко, И. А. Столбунов, Ч. Д. Зьен, Л. Т. К. Оань, А. О. Касумян 547

Фенотипические группировки ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Leuciscidae) озера Глубокое, Московская область

Д. С. Павлов, В. В. Костин, А. Г. Буш 562

Родственные отношения полчешуйных бычков (*Hemilepidotus*: Cottidae) по генетическим данным

О. А. Радченко, И. Н. Морева, А. В. Петровская 572

Миграционный полиморфизм симпатричных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae): особенности распределения в морских и прибрежных водах Камчатки мальмы *S. malma*, кунджи *S. leucomaenis* и их гибридов по данным микрохимического состава отолиров

К. В. Кузицин, М. А. Груздева, А. Г. Буш, Л. А. Пельгунова, П. И. Кириллов,
Е. А. Кирилова, Д. С. Павлов 587

Основные черты сезонного распределения демерсальных рыб у южных Курильских островов

Ким Сен Ток 612

Сезонные миграции окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) и динамика
размерно-полового состава его уловов в Норвежском море

А. А. Филин

627

О встречаемости пластика в желудочно-кишечном тракте атлантической трески
Gadus morhua (Gadidae) прибрежной зоны Баренцева моря

Д. А. Манухова, О. В. Ильина, О. Н. Светочева, В. В. Ильинский, И. А. Жданов,
М. И. Виноградская, А. А. Поярков

641

Вкусовые предпочтения и пищевое поведение баррамунди *Lates calcarifer* (Latidae).

1. Карбоновые кислоты

А. О. Касумян, О. М. Исаева, Л. Т. К. Оань

651

УДК 597.58 Liparidae

НОВЫЙ ВИД ЛИПАРОВЫХ РЫБ РОДА *PARALIPARIS* (LIPARIDAE) ИЗ МОРЯ СОДРУЖЕСТВА (АНТАРКТИКА)

© 2026 г. Н. В. Чернова^{1, *}, А. М. Прокофьев^{2, 3}

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

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

³Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: chernova@zin.ru

Поступила в редакцию 31.03.2026 г.

После доработки 29.04.2026 г.

Принята к публикации 02.05.2026 г.

По трём экземплярам, пойманным в море Содружества у берегов Восточной Антарктиды на глубине 808 м, описан новый вид *Paraliparis sodalitas* sp. nov. из группы видов с многорядными зубами и не поровидным жаберным отверстием. Новый вид не проявляет очевидной близости к какому-либо из ранее описанных видов региона и характеризуется комплексом счётных признаков (69–71 позвонков, 62–64 луча в спинном, 21–23 в грудном, 7 в хвостовом плавниках), нечленистыми лучами вертикальных плавников, не сближенными подбородочными порами. Верхний луч грудного плавника расположен ниже уровня глаза, три–четыре удлинённых луча его нижней лопасти разделены почти до основания. Конец хвостовой части тела заметно утончён. Тело светлое, розовато-коричневое, брюшко тёмное, перитонеум чёрный.

Ключевые слова: морские слизни, *Paraliparis*, новый вид, систематика, Южный океан, море Содружества.

DOI: 10.7868/S3034514626050011

В неразобранных сборах Института океанологии РАН обнаружилась банка, в которой содержались 3 экз. липаровых рыб, пойманных в районе российской антарктической станции “Прогресс” в море Содружества (Восточная Антарктида).

При определении оказалось, что экземпляры относятся к роду *Paraliparis* Collett, 1879. Этот обширный род липаровых, насчитывающий ~150 видов, характеризуется полной редукцией вентрального диска, отсутствием псевдобранхий, плевральных рёбер, наличием лишь одной пары ноздрей; зубы обычно простые, в хвостовом комплексе гипуральная пластинка одна. В фаунистической сводке по липаровым рыбам Южного океана приведены подробные

сведения по 44 видам *Paraliparis* этого региона (Андряшев, 2003). Позднее были описаны ещё 19 видов *Paraliparis* из антарктических вод (Duhamel, King, 2007; Чернова, Прутько, 2011; Stein, 2012). Сравнительный анализ показал наличие уникального комплекса признаков у наших экземпляров, что не позволяет отнести их к известным видам региона.

Цель статьи — описать новый вид рода *Paraliparis* и сравнить его с близкими представителями этого рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовали обычные для исследуемой группы рыб методы, включая рентгенографию и схему измерений (Андряшев, 2003).

В число хвостовых позвонков входит уростиль. Формула пор включает число носовых, подглазничных (считая заглазничную), преоперкуло-мандибулярных и супрабранхиальных пор (Burke, 1930; Андрияшев, 2003). Учитывая заметные отличия нового вида от других видов региона по комплексу признаков, плечевой пояс не исследовали, чтобы не нарушать целостность типовых экземпляров.

Измерения приведены в процентах стандартной длины (*SL*) и/или длины головы (*с*). Стандартную длину измеряли от кончика рыла до основания лучей хвостового плавника, длину головы — до вершины оперкулярной лопасти, антедорсальное и антеанальное расстояния — до основания первого луча спинного и анального плавников. Ширину и высоту головы измеряли наибольшие. Длину верхней и нижней лопастей грудного плавника определяли по длине наиболее длинных (величину выемки плавника — по длине наиболее короткого) их лучей. Длину рыла измеряли до переднего края глаза, заглазничное расстояние — от заднего края глаза до вершины оперкулярной лопасти.

Использованы сокращения: *D*, *A*, *P*, *C* — соответственно спинной, анальный, грудной, хвостовой плавники и их лучи.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Paraliparis sodalitas sp. nov. — паралипарис содружества (рисунок)

Голотип ЗИН 57287 — самка абсолютной длиной (*TL*) 171 мм, *SL* 156 мм. Залив Прюдс в море Содружества, район российской антарктической станции “Прогресс” (Восточная Антарктида), глубина 808 м. Этикетка: “Станция Прогресс, 808 м”.

Паратипы ЗИН 57288 — две самки *TL* 158 мм, *SL* 144 мм и *TL* 145 мм, *SL* 130 мм. Пойманы вместе с голотипом.

Диагноз. *Paraliparis* с комбинацией счётных признаков: позвонков 69–71, лучей *D* 62–64, *A* 56–58, *C* 7. Лучей *P* 21–23, из них три–четыре луча выемки укорочены, но не рудиментарны, три–четыре луча нижней лопасти заметно удлинены, верхний луч расположен ниже уровня глаза. Рот конечный. Зубы простые, многорядные, образуют 20–22 ряда на половине каждой челюсти. Жаберное отверстие не поровидное, по длине не меньше диаметра глаза, вниз достигает верхнего луча *P*. Тело не горбатое, конец хвостовой части заметно утончён. Тело светлое, розовато-коричневое; края плавников, низ головы и губы чёрноватые; ротовая полость тёмная, перитонеум чёрный.

Описание голотипа (самка *SL* 156 мм), далее в скобках указаны данные паратипов (*SL* 144 и 130 мм). Счетные признаки и результаты измерений приведены в табл. 1 и 2.

Голова небольшая, её длина содержится 4.7 (5.0, 5.4) раза в *SL*, высота немного превышает ширину. Рыло тупое, не выдается над верхней челюстью, по длине равно диаметру орбиты. Глаз немного меньше орбиты, его диаметр укладывается 4.0 (3.6, 4.0) раза в *с*. Межглазничное расстояние в 1.6 (1.6, 1.8) раза больше глаза. Жаберное отверстие короткое, но не поровидное, по длине составляет 1.1 (0.8, 0.8) диаметра глаза; его верхний конец на уровне середины глаза, нижний достигает верхнего луча *P*. Оперкулярная лопасть хорошо выражена, треугольная, её вершина на уровне нижнего края глаза. Рот горизонтальный, конечный; нижняя челюсть входит в верхнюю. Угол рта на вертикали зрачка, задний конец верхней челюсти — под задним краем орбиты. Зубы простые, заостренные, в



Paraliparis sodalitas sp. nov., голотип, самка *TL* 171 мм, *SL* 156 мм.

Таблица 1. Счётные признаки *Paraliparis sodalitas* sp. nov.

Признак	Голотип	Паратипы		min–max (<i>M</i>)
	<i>SL</i> 156 мм	<i>SL</i> 144 мм	<i>SL</i> 130 мм	
Число позвонков:				
туловищных	11	11	11	11 (11.0)
хвостовых	59	58	60	58–60 (59.0)
всего	70	69	71	69–71 (70.0)
Число лучей в плавнике:				
спинном	63	62	64	62–64 (63.0)
анальном	57	56	58	56–58 (57.0)
грудном	23	22	21	21–23 (22.0)
в том числе:				
в верхней лопасти	17	15	14	14–17 (15.3)
в выемке	3	3	4	3–4 (3.3)
в нижней лопасти	3	4	3	3–4 (3.3)
Число основных лучей в хвостовом плавнике	7	7	7	7 (7.0)
Число рядов зубов на челюсти:				
верхней	21	20	20	20–21 (20.3)
нижней	22	22	20	20–22 (21.3)
Число зубов в передних рядах челюсти:				
верхней	8	8	5	5–8 (7.0)
нижней	7	8	5	5–8 (6.7)

Примечание. Здесь и в табл. 2: *SL* — стандартная длина тела, min–max — пределы варьирования признака, *M* — среднее значение.

многочисленных косых рядах — 21 (20, 20) ряд на верхней и 22 (22, 20) ряда на нижней челюстях, по восемь (восемь, пять) и семь (восемь, пять) зубов в полных рядах у челюстного симфизиса. Зубные пластинки разделены диастемой, на верхней челюсти немного более широкой, чем на нижней. Формула сейсмоденситивных пор: 2–6–7–1, подбородочные поры не сближены и не в общей ямке.

Тело не горбатое, дорсальный контур не повышается за головой. Туловищная часть превышает треть длины тела, составляя 39 (37, 32)% *SL*. Вы-

сота тела над началом *A* составляет 0.8 (0.8, 1.0) *с*. Последняя треть хвостовой части тела заметно сужена.

Грудной плавник с глубокой выемкой, его верхняя лопасть включает 17 (15, 14) лучей, три (три, четыре) коротких луча выемки шире представлены. В нижней лопасти три (четыре, три) удлинённых луча, почти до основания разделённых (из них третий снизу наиболее длинный). Верхняя лопасть *P* составляет 70 (72, 71)% *с*, нижняя — 76 (62, 79)% *с*. Верхний луч *P* расположен немного ниже уровня глаза, симфизис

Таблица 3. Антарктические виды *Paraliparis*, сходные по числу позвонков с *P. sodalitas* sp. nov., и их признаки

Вид или подвид	Число позвонков	Зубы	Лучи выемки <i>P</i>	Число лучей <i>P</i>	Жаберное отверстие		Оперкулярная лопасть	Подбородочные поры	Ротовая полость, окраска
					форма и/или размер	расположение			
<i>P. sodalitas</i> sp. nov.	69–71	Многорядные	Не рудиментарные	21–23	Не меньше глаза	Выше основания <i>P</i>	Хорошо выражена	Две, не сближены	Тёмная
<i>P. capinus</i> Chernova et Prut'ko, 2011	69–70	Преимущественно однорядные*	Рудиментарные*	17–19*	Меньше глаза*	То же	Выражена	Две в одной ямке*	Серая
<i>P. vipera</i> Chernova et Prut'ko, 2011	70	То же	Не рудиментарные	19*	То же	»	То же	Две, сближены*	То же
<i>P. corpei wilsoni</i> Richards, 1966	65–70	Однорядные*	То же	21–23	Поровидное, меньше глаза*	»	Отсутствует*	То же*	Синевато-чёрная*
<i>P. corpei gibbericeps</i> Andriashev, 1982	67–71	То же	»	21–22	То же	»	То же	»	Неизвестно
<i>P. neelovi</i> Andriashev, 1982	67–71	Преимущественно однорядные*	»	19–21	Меньше глаза*	»	Выражена	Две, сильно сближены*	Тёмная
<i>P. stehmanni</i> Andriashev, 1986	69–71	То же	Рудиментарные*	20–21	То же	»	Слабо выражена*	Две в одной ямке*	То же
<i>P. alius</i> Stein, 2012	71	»	То же	20	»	»	Выражена	Неизвестно	Светлая*
<i>P. camilarus</i> Stein, 2012	68	»	»	21	Поровидное, меньше глаза*	»	Не выражена*	Две, не сближены	Тёмная
<i>P. ekaoporus</i> Stein, 2012	67	»	»	20	Меньше глаза*	»	Выражена	Одна*	То же
<i>P. erastrognathus</i> Stein, 2012,	67	»	»	21	То же	»	Слабо выражена*	Две, сближены*	»
<i>P. longicaecus</i> Stein, 2012	69	»	Не рудиментарные	21	»	»	То же	Две, не сближены	»
<i>P. mentikoilon</i> Stein, 2012	71	»	Укорочены до рудиментарных*	21–22	»	»	Выражена	Две в общей ямке*	Серая

Таблица 3. Окончание.

Вид или подвид	Число позвонков	Зубы	Лучи выемки <i>P</i>	Число лучей <i>P</i>	Жаберное отверстие		Оперкулярная лопасть	Подбородочные поры	Ротовая полость, окраска
					форма и/или размер	расположение			
<i>P. nullansa</i> Stein, 2012	71	»	То же	21	»	»	Не выражена*	Две, не сближены	Тёмная
<i>P. parviradialis</i> Stein, 2012	68	»	Не рудиментарные	21–22	Поровидное, меньше глаза*	»	То же	Две, сближены*	То же
<i>P. posteroporus</i> Stein, 2012	69	»	То же	20	Меньше глаза*	»	Слабо выражена*	Две, немного сближены	»
<i>P. tangaroa</i> Stein, 2012	Неизвестно	»	Рудиментарные*	19–20	То же	»	Выражена	Две, сближены*	Серая
<i>P. voroninorum</i> Stein, 2012	69	»	Укорочены до рудиментарных*	20	»	»	Хорошо выражена	Две, не сближены	Тёмная
<i>P. antarcticus</i> Regan, 1914	67–74	Многорядные	То же	23–28	Больше глаза	Достигает 15–20-го луча <i>P</i> *	Выражена	Две, сближены*	Светлая*
<i>P. gracilis</i> Norman, 1930	67–74	То же	Почти не укорочены*	15–17*	Меньше глаза *	Достигает 1–3-го луча <i>P</i> *	Хорошо выражена	Две, мало сближены	Тёмная
<i>P. krefftii</i> Andriashev, 1986	71–77	»	Не рудиментарные	16–18*	»	То же	То же	Две, не сближены	Синевато-чёрная*
<i>P. magnoculus</i> Stein, 2012	>61	»	Почти не укорочены*	23–24	Не меньше глаза	Достигает 4–5-го луча <i>P</i> *	»	Дымчатая	
<i>P. devriesi</i> Andriashev, 1980	68–76	»	Не рудиментарные	22–25	Меньше глаза *	Выше основания <i>P</i>	Слабо выражена*	Две, в одной ямке*	Светлая*
<i>P. monopus</i> Andriashev et Neyelov, 1979	72–74	»	То же	22–25	То же	То же	Выражена	Одна*	То же
<i>P. mawsoni</i> Andriashev, 1986	65–75	1. Многорядные; 2. Очень мелкие и тупые*	»	23–24	»	»	Хорошо выражена	Две, сильно сближены*	»

Примечание. Виды перечислены вслед за новым в порядке описания различий в тексте; * признаки, отличающиеся от признаков нового вида. Источники информации: Андрияшев, 2003; Duhamel et al, 2010; Чернова, Прутько, 2011; Stein, 2012.

жаберное отверстие длинное, вниз достигает четвёртого—пятого луча *P* (у *P. sodalitas* sp. nov. достигает верхнего луча *P*), составляя 32 против 21–27% *c*, орбита глаза больше (36–39 против 29–35% *c*).

У оставшихся трёх видов — *P. devriesi*, *P. mawsoni* и *P. monoporus* — окраска ротовой полости светлая (у *P. sodalitas* sp. nov. — тёмная), подбородочные поры сильно сближены, сидят в одной ямке или сливаются в одну пору (у *P. sodalitas* sp. nov. две подбородочные поры не сближены). Кроме того, у всех трёх видов *P* высоко посажен — его верхний луч на уровне верхней части глаза (ниже уровня глаза у *P. sodalitas* sp. nov.); длина жаберного отверстия меньше — 13–19 у *P. devriesi*, 17–21 у *P. mawsoni* и 10–11 у *P. monoporus* против 21–27% *c* у *P. sodalitas* sp. nov. Также у *P. devriesi* и *P. monoporus* рот нижний (у *P. sodalitas* sp. nov. конечный), а рыло заметно выступает вперёд (у *P. sodalitas* sp. nov. не выступает), его длина составляет соответственно 34–38 и 33–35 против 29–31% *c*. Кроме того, у *P. monoporus* и *P. mawsoni* высота тела позади головы (26–28 и 20–21% *SL*) заметно выше, чем над началом *A* (22–25 и 16–18% *SL*), тогда как у *P. sodalitas* sp. nov. высота у затылка (19–22% *SL*) примерно равна высоте над началом *A* (17–18% *SL*). Таким образом, *P. sodalitas* sp. nov. отличается от всех видов Южного океана.

К характерным признакам *P. sodalitas* sp. nov. можно, видимо, отнести нечленистые лучи *D* и *A* (у всех трёх экземпляров). Нечленистые (“not serrated”) лучи непарных плавников, как необычный признак, были указаны у *P. amerismos* Stein, 2012 из моря Росса (Stein, 2012). Однако значение этого признака для систематики *Paraliparis* в настоящее время трудно оценить, поскольку ранее на него не обращали внимания.

Из моря Содружества и сопредельных районов приконтинентальных вод Антарктики известно четыре вида *Paraliparis*: *P. antarcticus* Regan, 1914, *P. leobergi* Andriashev, 1982, *P. neelovi* Andriashev, 1982, *P. thalassobathyalis thalassobathyalis* Andriashev, 1986 (Андрияшев, 2003). Из них у *P. antarcticus* длинное жаберное отверстие, достигающее 15–20-го луча *P*, перитонеум светлый. У *P. leobergi* нижняя лопасть *P* выглядит почти полностью изолированной от верхней лопасти, так как лучи выемки плавника укорочены до рудиментарных, перитонеум светлый. У *P. neelovi* голова мала (16–18% *SL*),

зубы преимущественно однорядные (лишь у симфизиса в несколько коротких рядов), жаберное отверстие очень маленькое, размером с диаметр зрачка, лучей *C* шесть. У *P. th. thalassobathyalis* мало позвонков (56–59), лучей *D* (49–53), *P* (15–17) и *C* (5); жаберное отверстие маленькое, размером около диаметра зрачка. Все перечисленные признаки позволяют легко отличить эти виды от *P. sodalitas* sp. nov.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность хранителю коллекции ЗИН В.В. Розовой за помощь в работе с коллекционным материалом. Авторы благодарны рецензентам за внимательное прочтение рукописи и замечания, работа над которыми помогла существенно улучшить работу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджетных тем: № 125012800885-4 Зоологического института РАН (Н.В. Чернова), № FFER-2024-0017 Института проблем экологии и эволюции РАН и FMWE-2024-0022 Института океанологии РАН (А.М. Прокофьев). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использовали музейные экземпляры, одобрения подобных исследований комиссией по биоэтике не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. 2003. Липаровые рыбы (Liparidae, Scorpaeniformes) Южного океана и сопредельных вод. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 478 с.

Чернова Н.В., Прутько В.Г. 2011. Два новых вида *Paraliparis* (Scorpaeniformes: Liparidae) из моря Росса (Антарктика) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 3. С. 293–302.

Burke V. 1930. Revision of the fishes of the family Liparidae // Bull. US Natl. Mus. № 150. 204 p. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.150.1>

Duhamel G., King N. 2007. Deep-sea snailfish (Scorpaeniformes: Liparidae) of genera *Careproctus* and *Paraliparis* from the Crozet Basin (Southern Ocean) // Cybium. V. 31. № 3. P. 379–387. <https://doi.org/10.26028/cybium/2007-313-007>

Duhamel G., Hautecoeur M., Dettai A. et al. 2010. Liparids from the Eastern sector of Southern Ocean

and first information from molecular studies // Cybium. V. 34. № 4. P. 319–343. <https://doi.org/10.26028/cybium/2010-344-001>

Stein D.L. 2012. Snailfishes (Family Liparidae) of the Ross Sea, Antarctica, and closely adjacent waters // Zootaxa. V. 3285. № 1. P. 1–120. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3285.1.1>

A NEW SPECIES OF SNAILFISH OF THE GENUS *PARALIPARIS* (LIPARIDAE) FROM THE COMMONWEALTH SEA (ANTARCTIC)

N. V. Chernova^{1,*} and A. M. Prokofiev^{2,3}

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

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

³Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: chernova@zin.ru

A new species, *Paraliparis sodalitas* sp. nov., is described based on three specimens caught in the Commonwealth Sea off the coast of East Antarctica at a depth of 808 m. It belongs to a group of species with multi-row teeth and gill opening not pore-like. The new species shows no obvious affinity to any of the previously described species of the region and is characterized by a complex of meristic features (69–71 vertebrae, 62–64 rays in the dorsal fin, 21–23 in the pectoral fin, 7 in the caudal fin), unsegmented rays of the vertical fins, and chin pores not closely paired. The upper ray of the pectoral fin is located below the level of the eye, and three or four elongated rays of its lower lobe are separated almost to the base. The end of the caudal part of the body is noticeably thinned. The body is light, pinkish-brown, the abdomen is dark, and the peritoneum is black.

Keywords: snailfishes, *Paraliparis*, new species, taxonomy, Southern Ocean, Commonwealth Sea.

УДК 597.556.31:591.15.591.522

ВНУТРИВИДОВАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМУРСКОЙ ШИРОКОЛОБКИ *MESOCOTTUS HAITEJ* (COTTIDAE) С ЗАМЕЧАНИЯМИ О ФОРМИРОВАНИИ АРЕАЛА

© 2026 г. П. А. Савельев¹, *, С. Е. Кульбачный²

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

²Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – Хабаровск НИРО, Хабаровск, Россия

*E-mail: tomthumb@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2025 г.
После доработки 12.02.2026 г.
Принята к публикации 13.02.2026 г.

Представлены результаты детального сравнительного исследования фенотипа двух географически изолированных популяций амурской широколобки *Mesocottus haitej* (Dybowski). Обширный ареал и оседлый образ жизни этого вида подразумевают дифференциацию популяций. Ковариационный анализ одноразмерных особей из бассейнов рек Уссури и Тугур показал большое число достоверных различий, наиболее явные из которых связаны с длиной и высотой хвостового стебля, высотой основания грудного плавника, отражающей большую высоту туловища. Большинство признаков особей обеих популяций значительно трансгрессируют по своим значениям. Обнаружены различия в форме шипиков, степени распространения последних на брюшной стороне тела. Дискретны различия по числу пор в глазничном канале сейсмосенсорной системы. Путем описания морфологии шипиков дана предварительная оценка степени однородности вида в пределах бассейна р. Амур. Среди изученных выделяются особи из верховьев Уссури, представляющие наименее изменившуюся морфологически популяцию.

Ключевые слова: *Mesocottus*, морфологическая изменчивость, направление эволюции, Амур.

DOI: 10.7868/S3034514626050029

Амурская широколобка *Mesocottus haitej* (Dybowski) повсеместно распространена в бассейне р. Амур от верховьев (реки Онон, Ингода) до Амурского лимана. Вид также известен из некоторых рек Северного Сахалина, примыкающих к этому лиману (Берг, 1949; Никольский, 1956). За пределами бассейна Амура найден в р. Тугур (Таранец, 1938; Савельев и др., 2017). Долгое время как составную часть ареала вида указывали и р. Ялуцзян (Республика Корея) (Берг, 1949; Никольский, 1956). Эта ошибка перешла в другие публикации (Карасев, 1987; Сиделева, 2003; Долганов, Савельев, 2022). В оригинале указана ст. Барим (ныне ст. Балинь в 470 км к западу от г. Харбин) на р. Ялухэ (приток второго порядка р. Сунгари в бассейне Амура), стекающей с восточного склона хр. Большой Хинган (Никольский,

Таранец, 1939). Более того, отсутствие вида в р. Ялуцзян, в которой обитает катадромный *Trachidermus fasciatus* Heckel, подтверждено документально (Wang et al., 2024). В реках Шилка, Аргунь, Онон и Ингода *M. haitej* населяет участки преимущественно нижнего и среднего течений, придерживается основного русла, в верховьях Ингоды не встречается, в верховьях Онона редок (Никольский, 1956; Карасев, 1987).

Широкий ареал *M. haitej* и оседлый образ жизни (Никольский, 1956), как и у других бычков-подкаменщиков (Cottidae) (Hendricks, 1997¹; Freyhof et al., 2005), по-видимому, спо-

¹ Hendricks P. 1997. Status, distribution, and biology of sculpins (Cottidae) in Montana: a review // Unpublished report to USDA Forest Service. Helena: Montana Natural Heritage Program, 29 p.

собствуют дифференциации популяций, что предполагал ещё Никольский (1956). Некоторые свидетельства морфологической неоднородности популяций *M. haitej* известны лишь по материалам из верхнего Амура (Карасев, 1987). Оценка внутривидовой морфологической изменчивости полезна не только для выявления закономерностей морфологической эволюции, но и для понимания популяционной структуры вида.

Цель нашей работы – рассмотреть внутривидовую морфологическую изменчивость географически удалённых популяций *M. haitej* и в контексте палеогеографии региона обсудить процесс формирования ареала вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованные образцы хранятся в музее Национального научного центра морской биологии ДВО РАН (ММВ, Владивосток) и музее Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург). Всего изучено 120 экз. *M. haitej* стандартной длиной тела (SL) 43–235 мм. Хабаровский край, Тугуро-Чумиканский р-н, р. Тугур: ММВ 33119 –

3 экз.; ММВ 33116 – 2 экз.; ММВ 33117 – 6 экз.; ММВ 33118 – 1 экз.; ММВ 49738 – 8 экз.; ММВ 49739 – 9 экз.; ММВ 49740 – 5 экз.; ММВ 49741 – 6 экз.; ММВ 49742 – 16 экз.; ММВ 49743 – 2 экз.; ЗИН 57128 – 5 экз. Приморский край, Чугуевский р-н, реки Арсеньевка и Матвеевка (верховья р. Уссури): ММВ 49733 – 11 экз.; ММВ 49734 – 6 экз.; ММВ 49735 – 20 экз.; ММВ 49736 – 2 экз.; ЗИН 57129 – 5 экз. Бассейн Амура (кроме указанных выше районов): ЗИН 3210 – 3 экз., Забайкальский край, р. Онон; ЗИН 14603 – 1 экз., Забайкальский край, р. Ингода; ММВ 49732 – 1 экз., Еврейская автономная обл., у с. Радде; ММВ 49737 – 2 экз., Хабаровский край, р-ним. Лазо, р. Хор; ЗИН 18490 – 3 экз., Хабаровский край, Ульчский р-н, р. Ната у пос. Циммермановка; ЗИН 19409 – 3 экз., Амурский лиман у м. Пронге. Перечисленные географические объекты обозначены на рис. 1. Материал в верховьях р. Уссури (в таблицах – р. Уссури) собран в октябре–ноябре 2015–2017 гг. жаберной сетью ячеей 30 мм, в июне 2019 г. сачком ячеей 3 мм, на р. Тугур – в июне 2014 и июне–июле 2021 гг. закидным неводом длиной 20 м и ячеей 3 мм в кутце.

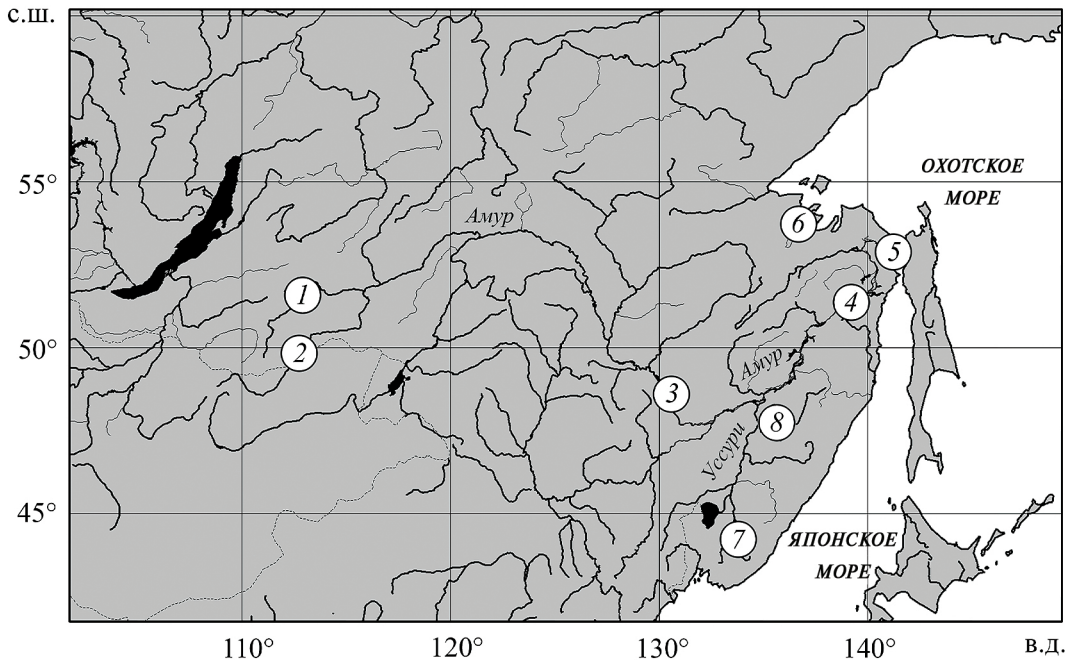


Рис. 1. Районы сбора материала и соответствующие географические объекты (при отсутствии точных сведений указано примерное расположение районов): 1 – р. Ингода, 2 – р. Онон, 3 – с. Радде, 4 – пос. Циммермановка, 5 – м. Пронге, 6 – р. Тугур, 7 – реки Матвеевка и Арсеньевка (верховья р. Уссури), 8 – р. Хор.

Морфометрический анализ фиксированных спиртовых образцов проводили по схеме Талиева (1955). Таким образом обработаны репрезентативные и сравнимые выборки из рек Уссури и Тугур. Длину головы измеряли полностью от вершины верхней челюсти до заднего края перепонки жаберной крышки (Hubbs, Lagler, 1964). В первом спинном плавнике наибольший луч четвёртый, во втором спинном и анальном – шестой или седьмой. Результаты промеров тела выражали в процентах *SL* и длины головы (*c*) (переводили в размерные индексы). Число позвонков (с уростилем) и лучей в плавниках подсчитывали по рентгенограммам (цифровой рентген-аппарат Faxitron MX-20, “Faxitron X-Ray Corp.”, США). Для соблюдения сопоставимости результатов статистические расчёты, за исключением исследования размерной изменчивости, проводили на неполовозрелых особях абсолютной длиной (*TL*) 51.0–129.0 мм (*SL* 41.5–107.0 мм) – в дисперсионном анализе и при расчёте коэффициентов вариации использовали данные по 26 экз. из Уссури и 51 экз. из Тугура, в анализе методом главных компонент – соответственно 27 и 54 экз. Обработку данных проводили в пакете прикладных программ Statistica 12 (“StatSoft, Inc.”, США).

Положение выборок из рек Уссури и Тугур в многомерном пространстве установлено с использованием метода главных компонент (МГК). Главные компоненты (ГК) рассчитаны из ковариационной матрицы трансформированных в логарифмы абсолютных значений признаков (Pimentel, 1979). Первая ГК обычно отражает размерную изменчивость (в нашем случае коэффициент её корреляции (*r*) с *SL* составил –0.974 (*p* < 0.001)) в отличие от второй, описывающей форму и минимально коррелирующей с длиной тела (*r* = –0.095, *p* < 0.410).

Различия между выборками из Тугура и Уссури исследовали путём ковариационного анализа (ANCOVA) индексов с использованием *SL* в качестве ковариаты (Sokal, Rohlf, 1995), что позволило уменьшить изменчивость внутри групп, связанную с ковариатой. Различия между разноразмерными особями из р. Уссури (молодь, половозрелые) оценивали с применением критерия Стьюдента для неравных выборок. Достоверными считали различия при уровне значимости < 0.001.

Для выявления степени изменчивости признаков и получения характеристики изменчивости популяций по исходным результатам промеров каждого морфометрического признака рассчитывали коэффициент вариации (*CV*) (Яблоков, 1966; Коряков, 1972). Графики сравнительной изменчивости признаков (потоков изменчивости) строили в порядке убывания абсолютной величины признака. Сравнение потоков изменчивости проводили визуально и с использованием критерия χ^2 .

Для сопоставления образцов из разных частей ареала, в том числе представленных единичными особями, изучили морфологию покровного вооружения (шипиков). Препараты шипиков готовили по стандартной методике (Potthoff, 1984; Saveliev, 2024), их изображения получены под стереомикроскопом Zeiss SteREO Discovery.V12 (“Carl Zeiss AG”, Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрия. Внешне особи из Уссури выглядят более грузно за счёт толстого туловища и массивной головы по сравнению с одноразмерными рыбами из р. Тугур (рис. 2). Выборки, представляющие исследуемые локальные популяции, достоверно (ANCOVA: *p* < 0.001) различаются по 14 из 29 размерных индексов (табл. 1), хотя даже при столь высоком уровне значимости эти различия слабо заметны без статистического анализа. Прослеживается трансгрессия большинства признаков по своим значениям. Довольно значительны различия, связанные с размерными индексами длины и высоты хвостового стебля, высоты головы у затылка, высоты основания грудного плавника, то есть те, которые заметны визуально. Построенная на основе многомерного статистического анализа диаграмма рассеивания показывает, что выборки разделяются в многомерном пространстве, хотя и с небольшим перекрытием (рис. 3а). Первая ГК охватывает 88.9% изменчивости и отражает её размерную составляющую. С ней сильно коррелирует подавляющее большинство признаков (табл. 2). Вторая ГК охватывает ~2.5% наблюдаемой изменчивости и в нашем случае отражает её географическую составляющую, подтверждая приведённые выше результаты ковариационного анализа и попарного сравнения обеих выборок – длина и высота хвостового стебля, а также высота головы у затылка наиболее сильно связаны со второй ГК.

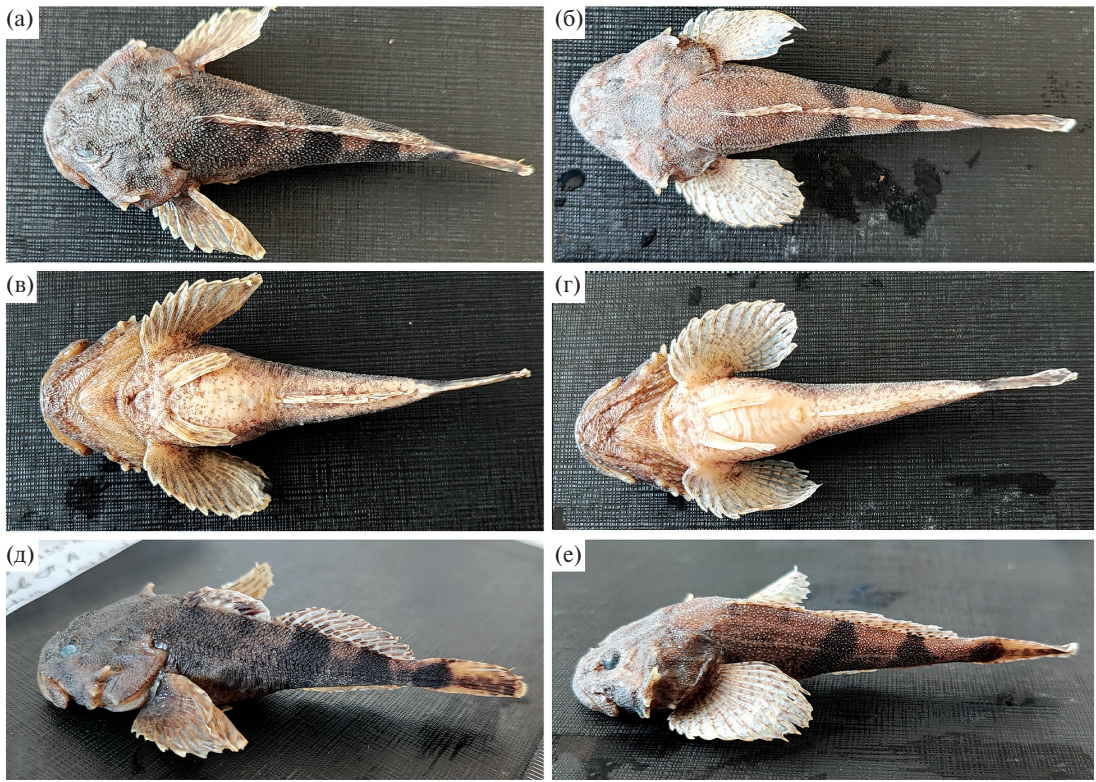


Рис. 2. Амурские широколобки *Mesocottus haitei* из верховьев р. Уссури, MIMB 49735 *SL* 80.3 мм (а, в, д) и р. Тугур, MIMB 49742 *SL* 79.1 мм (б, г, е).

Таблица 1. Ковариационный анализ и результаты морфометрии амурской широколобки *Mesocottus haitei* из рек Уссури и Тугур

Признак	<i>F</i> -критерий <i>df</i> 2, 74	<i>p</i>	Уссури <i>n</i> = 27	Тугур <i>n</i> = 54
<i>TL</i> , мм			82.9 ± 14.6 (64.0–127.0)	84.7 ± 15.6 (51.0–129.0)
<i>SL</i> , мм			67.6 ± 12.2 (52.5–105.0)	69.1 ± 13.1 (41.5–107.0)
В % <i>SL</i>				
<i>c</i>	20.61	<0.001	40.3 ± 1.4 (37.5–42.9)	38.5 ± 1.5 (34.9–41.6)
<i>aD1</i>	17.86	<0.001	40.7 ± 1.1 (38.2–42.9)	39.0 ± 1.3 (36.5–41.6)
<i>aD2</i>	13.63	<0.001	58.7 ± 1.7 (56.0–62.0)	56.8 ± 1.7 (53.0–62.1)
<i>aA</i>	8.69	<0.001	60.8 ± 1.5 (57.4–64.0)	59.5 ± 1.7 (55.9–63.8)
<i>aV</i>	0.76	0.475	32.5 ± 1.8 (28.3–36.1)	32.1 ± 1.9 (28.0–36.5)
<i>lD1</i>	3.58	0.033	20.8 ± 1.2 (18.3–22.8)	20.1 ± 1.2 (17.5–22.5)
<i>lD2</i>	2.46	0.093	34.2 ± 2.4 (29.8–38.7)	33.2 ± 2.1 (28.5–38.0)
<i>lA</i>	12.43	<0.001	26.7 ± 1.3 (23.4–29.6)	27.4 ± 1.4 (23.9–30.2)
<i>hD1</i>	3.16	0.048	10.0 ± 1.0 (7.7–12.3)	9.4 ± 0.9 (7.3–11.7)
<i>hD2</i>	1.72	0.186	14.4 ± 1.2 (11.9–16.9)	14.9 ± 1.0 (11.9–17.3)
<i>hA</i>	0.22	0.809	13.8 ± 0.8 (12.5–15.6)	13.7 ± 1.1 (11.3–16.4)
<i>lV</i>	2.16	0.123	20.3 ± 1.2 (18.0–22.9)	19.6 ± 1.3 (16.0–23.3)
<i>lVext</i>	2.22	0.116	17.6 ± 1.1 (15.8–19.6)	17.3 ± 1.0 (15.2–19.6)
<i>lA</i>	3.90	0.025	28.3 ± 1.8 (25.0–32.7)	27.4 ± 1.6 (23.3–30.2)

Таблица 1. Окончание.

Признак	<i>F</i> -критерий <i>df</i> 2, 74	<i>p</i>	Уссури <i>n</i> = 27	Тугур <i>n</i> = 54
<i>lP</i>	1.63	0.204	27.0 ± 1.4 (23.7–29.4)	26.9 ± 1.6 (23.8–30.2)
<i>hP</i>	36.67	<0.001	15.8 ± 0.9 (14.0–17.2)	14.3 ± 0.9 (12.5–15.8)
<i>lC</i>	8.68	<0.001	22.7 ± 1.1 (20.5–25.7)	22.9 ± 1.5 (20.1–26.2)
<i>lpc</i>	15.96	<0.001	13.2 ± 1.0 (11.0–14.8)	14.9 ± 1.5 (12.4–17.7)
<i>h</i>	50.84	<0.001	7.1 ± 0.5 (5.9–8.2)	6.1 ± 0.4 (5.4–7.0)
В % <i>c</i>				
<i>ao</i>	4.52	0.014	30.9 ± 1.8 (26.7–34.0)	29.5 ± 1.8 (25.0–32.8)
<i>o</i>	15.65	<0.001	18.0 ± 1.7 (14.6–21.5)	18.9 ± 2.1 (14.8–23.7)
<i>io</i>	20.05	<0.001	19.8 ± 2.2 (16.0–24.2)	18.5 ± 2.0 (12.8–22.7)
<i>po</i>	7.70	0.001	51.3 ± 2.4 (47.3–56.7)	51.7 ± 2.7 (44.3–57.7)
<i>lmx</i>	1.53	0.225	45.1 ± 2.7 (38.3–51.2)	45.4 ± 2.1 (40.0–50.0)
<i>lmd</i>	3.87	0.025	36.0 ± 1.7 (33.4–40.0)	37.3 ± 1.9 (33.4–41.7)
<i>cH</i>	31.02	<0.001	55.6 ± 3.6 (44.5–60.5)	50.2 ± 3.2 (44.5–57.7)
<i>wc</i>	3.96	0.023	69.1 ± 6.2 (53.4–79.2)	68.4 ± 4.3 (60.0–84.9)
<i>lpc</i>	26.36	<0.001	32.7 ± 2.6 (27.0–37.5)	38.7 ± 4.3 (31.6–46.7)
<i>h</i>	29.68	<0.001	17.5 ± 1.5 (14.2–20.0)	15.8 ± 1.2 (13.6–18.8)

Примечание. *df* – число степеней свободы. Здесь и в табл. 3: величины признаков представлены в виде средних значений и стандартных отклонений, в скобках – минимальные и максимальные значения, *p* – уровень значимости различий. Здесь и в табл. 2, 3: *TL*, *SL* – абсолютная и стандартная длины тела; *c* – длина головы; *aD1*, *aD2* – антедорсальные расстояния 1, 2; *aA*, *aV* – антеанальное и антевентральное расстояния; *ID1*, *ID2*, *lA* – длины оснований соответственно первого и второго спинных и анального плавников; *hD1*, *hD2*, *hA* – высоты соответственно первого и второго спинных и анального плавников; *lV* – длина брюшного плавника, *lVext* – длина внешнего луча брюшного плавника, *lA* – вентроанальное расстояние, *lP* – длина грудного плавника, *hP* – высота основания грудного плавника, *lC* – длина хвостового плавника; *lpc*, *h* – длина и высота хвостового стебля; *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза; *io*, *po* – межглазничное и заглазничное расстояния; *lmx*, *lmd* – длины верхней и нижней челюстей; *cH* – высота головы у затылка, *wc* – наибольшая ширина головы. Здесь и в табл. 3–6, 8: *n* – объем выборки, экз.

Из диаграммы (рис. 3а) ясно видно, что чем выше значение второй ГК, тем выше вероятность, что эта особь поймана в р. Тугур и наоборот. Соответственно, одновременный анализ расположения выборок на диаграмме, знака при коэффициентах корреляции и значений последних (табл. 2) указывает направление изменения признака с юга на север. Отрицательное значение коэффициента корреляции признака с ГК 2 указывает на то, что значение соответствующего признака с юга на север убывает, что согласуется со значениями размерных индексов этих признаков (табл. 1) за некоторыми исключениями, вызванными, вероятно, вычислительными особенностями МГК.

Ранжированные потоки изменчивости демонстрируют большое сходство, в том числе по признакам малой размерности, в результатах измерений которых обычно больше ошибок (рис. 3б). В некоторых случаях *CV* одного и того же признака значительно различаются. Если рассчитать разность между значениями *CV* по

каждому признаку у сравниваемых популяций, а затем определить верхнюю границу 95%-ного доверительного интервала по всем полученным значениям (2.84%), то наиболее высокой (до-стоверной) (в нашем случае от 3.2% и выше) является разница между *CV* антеанального (4.9%) и антевентрального (6.6%) расстояний, ширины (6.2%) и высоты (6.5%) головы, длины основания первого спинного плавника (3.3%), длины грудного плавника (3.2%) и верхней челюсти (3.6%). Рассчитанная степень сопряженности между потоками изменчивости такова, что можно считать имеющиеся расхождения в профилях статистически недостоверными ($\chi^2 = 10.03$, степеней свободы 26, $p < 0.998$).

Размерная изменчивость показана в табл. 3. Достоверно с возрастом увеличивается длина передней части туловища (антедорсальные и антеанальное расстояния), длина нижней челюсти, высота основания грудного плавника, ширина лобных костей (судя по индексу межглазничного расстояния), но уменьшается высота головы.

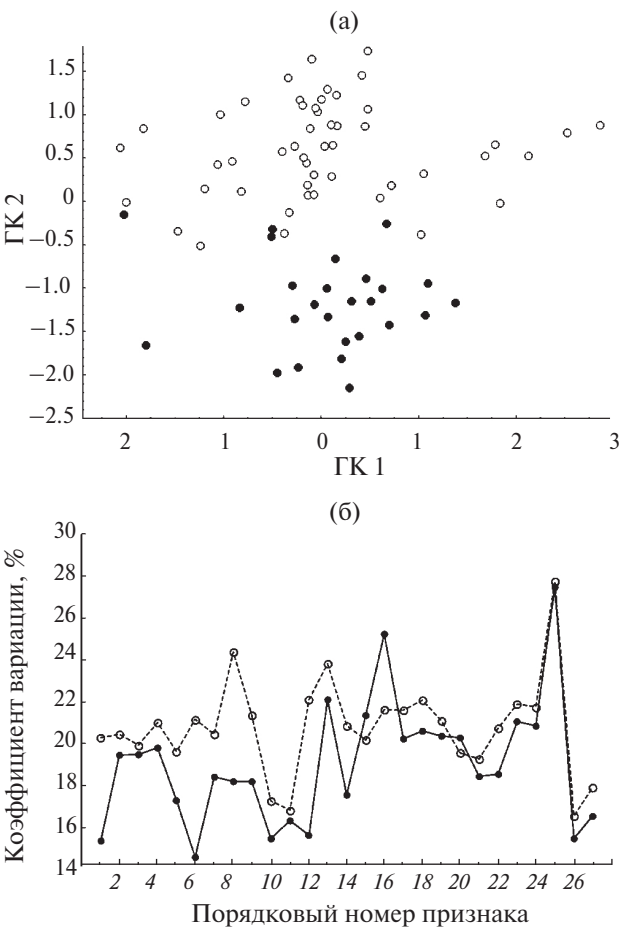


Рис. 3. Диаграмма рассеивания выборок амурской широколобки *Mesocottus haitei* в пространстве первых двух главных компонент (ГК) (а) и потоки изменчивости двух популяций (б) по результатам морфометрии особей из верховьев р. Уссури (—●—) и р. Тугур (---○---): 1 – антеанальное расстояние, 2 – преддорсальное расстояние 2, 3 – преддорсальное расстояние 1, 4 – длина головы, 5 – длина основания второго спинного плавника, 6 – антевентральное расстояние, 7 – вентроанальное расстояние, 8 – наибольшая ширина головы, 9 – длина грудного плавника, 10 – длина основания анального плавника, 11 – длина хвостового плавника, 12 – высота головы у затылка, 13 – заглазничное расстояние, 14 – длина основания первого спинного плавника, 15 – длина брюшного плавника, 16 – длина верхней челюсти, 17 – длина внешнего луча брюшного плавника, 18 – высота основания грудного плавника, 19 – длина нижней челюсти, 20 – высота второго спинного плавника, 21 – высота анального плавника, 22 – длина хвостового стебля, 23 – длина рыла, 24 – высота первого спинного плавника, 25 – межглазничное расстояние, 26 – диаметр глаза, 27 – высота хвостового стебля.

Уменьшаются высота хвостового стебля, длина внешнего луча брюшных плавников, диаметр глаза.

Таблица 2. Факторные нагрузки (корреляции) пластических признаков амурской широколобки *Mesocottus haitei* на первые две главные компоненты (ГК)

Признак	ГК 1	ГК 2
<i>c</i>	–0.991	–0.035
<i>ao</i>	–0.938	–0.151
<i>o</i>	–0.838	0.065
<i>io</i>	–0.938	–0.147
<i>po</i>	–0.965	0.002
<i>lmx</i>	–0.972	0.022
<i>lmd</i>	–0.971	0.055
<i>cH</i>	–0.915	–0.324
<i>wc</i>	–0.954	–0.071
<i>aD1</i>	–0.992	–0.035
<i>aD2</i>	–0.994	–0.003
<i>aA</i>	–0.990	0.006
<i>aV</i>	–0.949	–0.046
<i>lD1</i>	–0.968	–0.009
<i>lD2</i>	–0.939	–0.038
<i>lA</i>	–0.949	0.145
<i>hD1</i>	–0.881	–0.064
<i>hD2</i>	–0.923	0.177
<i>hA</i>	–0.932	0.114
<i>lV</i>	–0.958	0.045
<i>lVext</i>	–0.966	0.082
<i>lA</i>	–0.957	0.060
<i>lP</i>	–0.961	0.103
<i>hP</i>	–0.957	–0.150
<i>lC</i>	–0.952	0.122
<i>lpc</i>	–0.814	0.480
<i>h</i>	–0.871	–0.376

Счётные признаки. Некоторые особенности локальных популяций удалось выявить по счётным признакам. У рыб из р. Уссури большее число лучей в первом спинном плавнике (мода 8 преобладает четырёхкратно), грудном (есть особи с 18 лучами) и меньшее в анальном (мода 12) в сравнении с рыбами из р. Тугур (табл. 4). У последних большее число позвонков (табл. 5) и во втором спинном плавнике чаще встречаются два последних луча, опирающихся на один птеригиофор (табл. 6). По числу пор в туловищном канале при различающихся модах – 33 (Тугур) против 34 (Уссури) – средние значения одинаковы (33.1). Затылочная комиссура у рыб из Уссури обычно более полная в отличие от рыб из Тугура, у

Таблица 3. Размерная изменчивость амурской широколобки *Mesocottus haitej* в бассейне р. Уссури (реки Матвеевка и Арсеньевка), размерные индексы ранжированы в порядке увеличения значения *p*

Признак	Молодь <i>n</i> = 27	Половозрелые <i>n</i> = 18	<i>p</i>
<i>TL</i> , мм	82.9 ± 14.6 (64.0–127.0)	151.7 ± 12.5 (133.0–174.0)	
<i>SL</i> , мм	67.6 ± 12.2 (52.5–105.0)	126.7 ± 10.7 (111.0–146.0)	
В % <i>SL</i>			
<i>aD2</i>	58.7 ± 1.7 (56.0–62.0)	61.8 ± 1.8 (59.1–64.7)	<0.001
<i>aA</i>	60.8 ± 1.5 (57.4–64.0)	66.7 ± 2.2 (63.0–69.5)	<0.001
<i>lA</i>	26.7 ± 1.4 (23.4–29.6)	24.3 ± 1.3 (22.1–26.7)	<0.001
<i>VA</i>	28.3 ± 1.8 (25.0–32.7)	33.8 ± 2.5 (28.0–35.9)	<0.001
<i>hP</i>	15.8 ± 0.9 (14.0–17.2)	17.4 ± 0.8 (16.1–18.5)	<0.001
<i>lC</i>	22.7 ± 1.1 (20.5–25.7)	19.8 ± 0.8 (18.9–21.7)	<0.001
<i>h</i>	7.1 ± 0.6 (5.9–8.2)	6.4 ± 0.6 (5.6–7.4)	<0.001
<i>o</i>	18.0 ± 1.8 (14.6–21.5)	14.7 ± 1.0 (13.4–16.4)	<0.001
<i>io</i>	19.8 ± 2.3 (16.0–24.2)	23.1 ± 1.3 (21.3–26.0)	<0.001
<i>po</i>	51.3 ± 2.4 (47.3–56.7)	54.3 ± 2.3 (50.0–59.7)	<0.001
<i>lmx</i>	45.1 ± 2.7 (38.3–51.2)	49.3 ± 3.1 (43.9–53.1)	<0.001
<i>cH</i>	55.6 ± 3.7 (44.5–60.5)	50.2 ± 3.8 (43.9–55.8)	<0.001
<i>aD1</i>	40.7 ± 1.2 (38.2–42.9)	42.0 ± 1.2 (40.6–44.2)	0.001
<i>IVext</i>	17.6 ± 1.2 (15.8–19.6)	16.1 ± 1.5 (13.8–19.2)	0.001
<i>c</i>	40.3 ± 1.4 (37.5–42.9)	41.6 ± 1.4 (38.7–44.2)	0.002
<i>lP</i>	27.0 ± 1.4 (23.7–29.4)	28.5 ± 1.8 (24.3–31.7)	0.004
<i>lpc</i>	13.2 ± 1.0 (11.0–14.8)	12.4 ± 0.9 (10.8–13.8)	0.007
<i>lD2</i>	34.2 ± 2.4 (29.8–38.7)	32.5 ± 2.0 (29.2–35.5)	0.012
<i>wc</i>	69.1 ± 6.2 (53.4–79.2)	72.0 ± 3.3 (63.3–76.6)	0.043
<i>hA</i>	13.8 ± 0.8 (12.5–15.6)	13.3 ± 1.1 (11.9–15.5)	0.055
<i>lmd</i>	36.0 ± 1.7 (33.4–40.0)	37.0 ± 2.1 (34.0–40.7)	0.118
<i>lV</i>	20.3 ± 1.3 (18.0–22.9)	19.8 ± 1.4 (17.9–22.6)	0.212
<i>hD1</i>	10.0 ± 1.1 (7.7–12.3)	9.7 ± 1.2 (8.2–12.5)	0.365
<i>lD1</i>	20.8 ± 1.2 (18.3–22.8)	20.5 ± 1.4 (18.8–23.6)	0.375
<i>aV</i>	32.5 ± 1.9 (28.3–36.1)	32.9 ± 2.0 (29.3–36.4)	0.513
<i>ao</i>	30.8 ± 1.7 (26.7–34.0)	31.0 ± 2.1 (26.3–34.0)	0.683
<i>hD2</i>	14.4 ± 1.3 (11.9–16.9)	14.6 ± 1.2 (13.0–16.9)	0.693

которых полное отсутствие пор в этом канале обычно (табл. 7). Важным признаком, чётко разделяющим обе популяции, можно считать число пор в затылочном канале сейсмосенсорной системы: у рыб из р. Тугур с обеих сторон почти всегда четыре поры, а из Уссури — пять. Число пор в предкрышечно-нижнечелюстном и подглазничном каналах более постоянно у рыб из р. Уссури (табл. 8).

Окраска. Особям обеих популяций присуща характерная для вида окраска. Основной фон тела живых и фиксированных в формалине рыб светло-коричневый, на котором заметны пять темных седловидных полос, более широких у особей из верховьев Уссури. Первые две полосы на первом спинном плавнике едва заметны, три следующие довольно широкие и выделяются очень контрастно. Нижняя часть тела светлая

Таблица 4. Распределение особей амурской широколобки *Mesocottus haitej* из бассейнов рек Тугур и Уссури по числу лучей в плавниках

Плавник	Число лучей	Тугур <i>n</i> = 50		Уссури <i>n</i> = 45	
		Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %
Первый спинной	6	1	2.0		
	7	17	34.0	9	20.0
	8	32	64.0	35	77.8
Второй спинной	9			1	2.2
	13	1	2.0	2	4.5
	14	17	34.0	15	33.3
	15	27	54.0	28	62.2
Анальный	16	5	10.0		
	11	4	8.0	6	13.3
	12	16	32.0	34	75.6
	13	29	58.0	5	11.1
Грудной	14	1	2.0		
	16	12	24.0	6	13.3
	17	38	76.0	36	80.0
	18			3	6.7

Таблица 5. Распределение особей амурской широколобки *Mesocottus haitej* из бассейнов рек Тугур и Уссури по числу позвонков

Число позвонков	Тугур <i>n</i> = 18		Уссури <i>n</i> = 9	
	Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %
31			3	33.3
32	10	55.6	5	55.6
33	8	44.4	1	11.1

Таблица 6. Встречаемость последних двух сближенных лучей в анальном и втором спинном плавниках амурской широколобки *Mesocottus haitej* из бассейнов рек Тугур и Уссури

Плавник	Тугур <i>n</i> = 50		Уссури <i>n</i> = 45	
	Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %
Анальный	31	62.0	32	71.1
Второй спинной	11	22.0	3	6.7

со множеством коричневых мелких пятен. У рыб из Тугура брюхо от оснований брюшных плавников до начала основания анального обычно светлое, почти без пятен, в отличие от рыб из верховьев Уссури. Все плавники окрашены мозаично — на лучах присутствуют пятна, сгруппированные в косые полосы, мембраны полупрозрачные.

Морфология и расположение шипиков (рис. 4, 5). В популяции из верховьев Уссури (реки Матвеевка и Арсеньевка) бо́льшая часть шипиков (даже самые крупные) выше и ниже боковой

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 66 № 5 2026

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 66 № 5 2026

Таблица 7. Распределение особей амурской широколобки *Mesocottus haitei* из бассейнов рек Тугур и Уссури по числу пор в каналах сеймосенсорной системы

Число пор	Тугур		Уссури	
	Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %
Туловищный канал				
30	1	2.0	2	5.9
31	1	2.0	3	8.8
32	10	20.5	7	20.6
33	26	53.1	7	20.6
34	5	10.2	10	29.4
35	5	10.2	4	11.8
36			1	2.9
37	1	2.0		
Вся выборка	49	100	34	100
Затылочная комиссура				
0	11	23.9		
1 слева	1	2.2	1	3.9
1 справа	3	6.5	1	3.9
1 центральная	11	23.9	5	19.2
1 слева + 1 справа	4	8.7		
1 слева + 1 центральная	4	8.7	3	11.5
1 справа + 1 центральная	3	6.5	5	19.2
2 центральные	1	2.2		
3	8	17.4	11	42.3
Вся выборка	46	100	26	100

линии имеет базальную пластину в виде многогранника с хорошо выраженным неровным (пальцевидно расходящимся или зазубренным, с заострёнными кончиками выступов) краем. У особей из Тугура похожую форму базальной пластины имеют только мелкие шипики, у крупных она овальная, обычно с ровным краем. Граница распространения покровного вооружения на теле довольно чёткая, особенно на спинной стороне. Спереди она несколько отстоит от заднего края костей черепа головы. Непосредственно на боковой линии, несколько выше и ниже неё шипики отсутствуют. У особей из Уссури они переходят на брюшную сторону, покрывая кожу у основания анального плавника и область брюха перед анальным отверстием, где их насчитывается несколько рядов. У основания брюшных и под основанием грудных плавников они образуют до трёх рядов. У особей из Тугура

непосредственно у основания анального плавника шипики отсутствуют. Так же, как и у рыб из Уссури, они распространяются вперёд от анального отверстия, но не смыкаются с рядами, расположенными на боку тела, отчего в этой области заметно пятно голой кожи. На нижней части основания хвостового плавника шипиков нет в обеих популяциях.

Сопоставление морфологии покровного вооружения показало сравнительное единообразие этого признака на большей исследованной части ареала (рис. 1, 5). От Шилки до лимана Амура у рыб выше боковой линии преобладают шипики с овальной или округлой базальной пластиной с ровным краем, среди которых встречаются шипики меньшего размера с многогранной базальной пластиной с пальцевидно расходящимся или зазубренным краем. Исключение представляет популяция из верховьев р. Уссури

Таблица 8. Распределение особей амурской широколобки *Mesocottus haitei* из бассейнов рек Тугур и Уссури по числу пор в каналах сеймосенсорной системы головы

Число пор, слева/справа	Тугур <i>n</i> = 48		Уссури <i>n</i> = 26	
	Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %
Затылочный канал				
4/4	46	95.8		
4/5	1	2.1		
5/5	1	2.1	26	100
Предкрышечно-нижнечелюстной канал				
10/10	39	81.2	25	96.2
10/11	3	6.3	1	3.8
11/10	1	2.1		
11/9	1	2.1		
9/9	4	8.3		
Подглазничный канал				
10/9	1	2.1		
8/9	2	4.1	3	11.5
9/9	44	91.7	23	88.5
9/8	1	2.1		

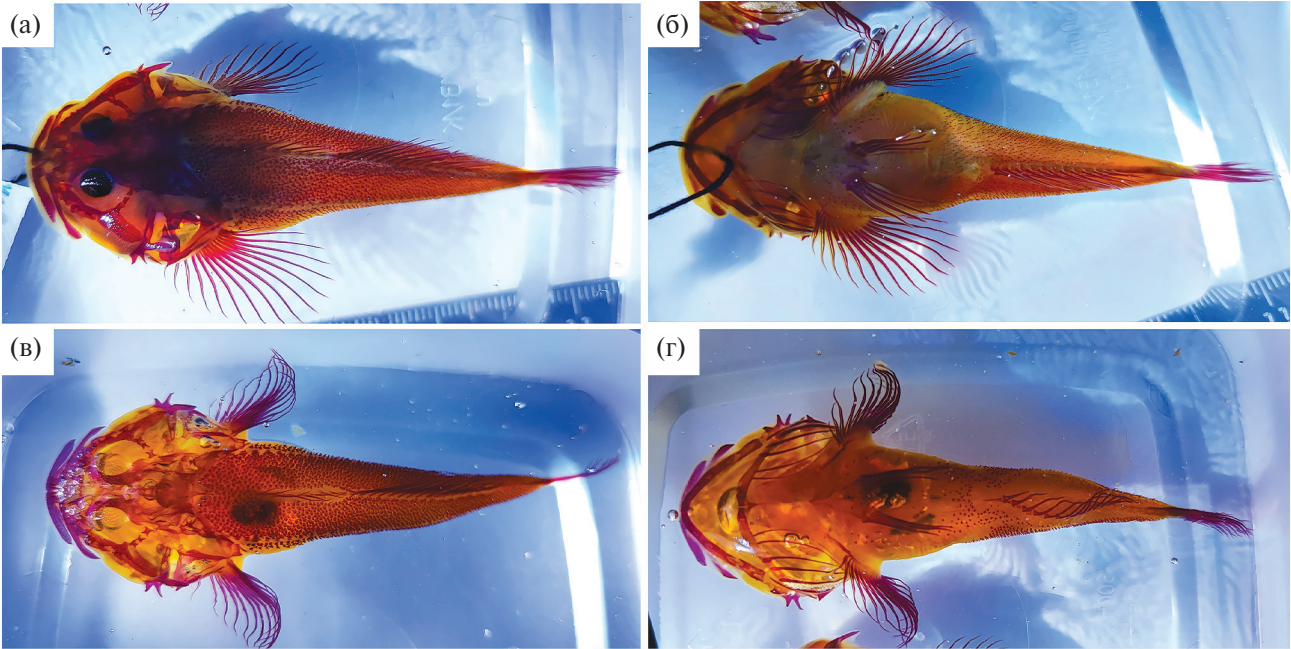


Рис. 4. Окрашенные ализарином амурские широколобки *Mesocottus haitei* из верховьев р. Уссури, MIMB 49735 SL 66.0 мм (а, б) и р. Тугур, MIMB 49742 SL 71.0 мм (в, г).

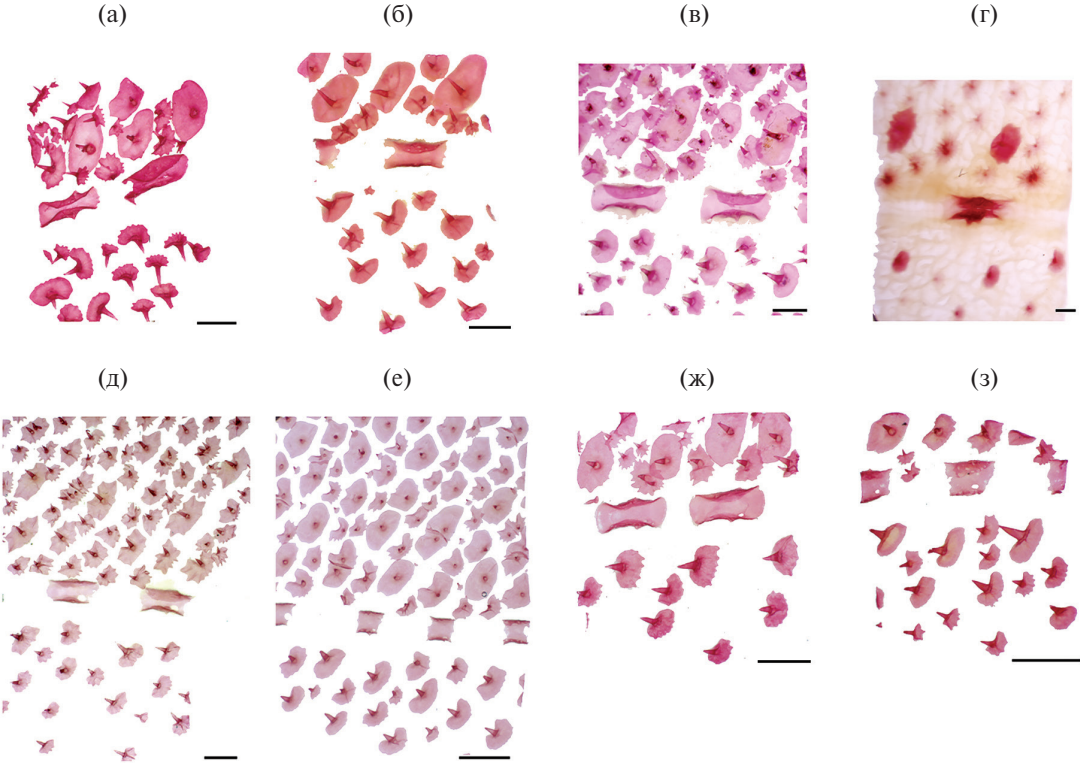


Рис. 5. Шипики амурской широколобки *Mesocottus haitei* из разных частей ареала: а – р. Онон, ЗИН 3210 *SL* 120 мм; б – р. Ингода, ЗИН 14603 *SL* 102 мм; в – р. Амур у с. Радде, МІМВ 49732 *SL* 124 мм; г – р. Хор, МІМВ 49737 *SL* 215 мм; д – верховья р. Уссури, МІМВ 49736 *SL* 123 мм; е – р. Тугур, МІМВ 49739 *SL* 69 мм, ж – р. Ната у пос. Циммермановка, ЗИН 18490 *SL* 63 мм; з – лиман р. Амур у м. Пронге, ЗИН 19409 *SL* 88 мм. Масштаб: 1 мм.

(реки Арсеньевка и Матвеевка), характерные особенности покровного вооружения особей которой описаны выше.

Все изученные особи являются типичными *M. haitei* и обладают характерными для вида чертами (табл. 9). Рыб из рек Уссури и Тугур даже при имеющихся между ними различиях можно рассматривать лишь как представителей географически изолированных локальных популяций. Далее по объединённым выборкам из этих рек приведены новые данные, дополняющие сведения по морфологии вида. В первом спинном плавнике VI–IX лучей (обычно VII–VIII), во втором 13–16 (14–15), в анальном 11–14 (12–13), в грудном 16–18 (16–17), 23–24 *interneuralia*, позвонков 31–33 (32–33, 11–13 туловищных + +19–22 хвостовых), формула хвостового плавника (9–11) + I–II + 8–9 + I–II + (9–11), пило-рических придатков 3–5 (4), два последних луча второго спинного плавника чаще расположены на разных птеригофорах, анального – чаще опираются на общее основание. Число пор в бо-

ковой линии 30–37 (32–34), из них от одной до трёх (обычно две) заходят за основание хвостового плавника, в подглазничном канале обычно девять пор, в заглазничном четыре–пять, в предкрышечно-нижнечелюстном 10 (левый и правый разъединены, на подбородке две поры²). Число пор в затылочной комиссуре весьма изменчиво (табл. 7) – обычно канал полный или присутствует только центральная пора, реже встречаются комбинации центральная и правая либо центральная и левая. Число тычинок на внешней стороне первой жаберной дуги 0 + 2–6 (4–5), на внутренней 0–2 + 4–7 (4–6). Кожа головы покрыта рядами многочисленных папилл (напоминающих ряды поверхностных невромастов органа боковой линии некоторых глубоководных рогатковых (*Cottidae*) Байкала), по-видимому, выполняющих осязательную функцию (рис. 6).

² Указание на наличие одной подбородочной поры у *M. haitei* (Савельев и др., 2017) является опечаткой.

Таблица 9. Морфологические признаки амурской широколобки *Mesocottus haitei* из разных частей ареала по опубликованным данным

Признак	Тугур ¹	Амур ²	Нижний Амур ³	Верхний Амур ⁴	Устье Амура ⁵
Число позвонков:					
туловищных	11–12 (11.5)	12–13	11	12–13	
хвостовых	20–22 (20.8)		21	19–21	
всего	32–33 (32.3)	32–33	32	32–33	
Число лучей в плавнике:					
первом спинном	7–8 (7.7)	8–9	7–8	8–9	
втором спинном	14–16 (14.8)	12–15	15–16	13–15	
анальном	12–14 (12.9)	10–13	11–12	11–13	
грудном	16–17 (16.4)	16–17	16–17	16–17	
хвостовом*	(7–10) I + 10 + + I (6–9)	(8–10) I + 10 + + I (8–10)	(10) + II + 8–9 + + I + (8–9)		
Число тычинок на первой жаберной дуге				4–6	
Число пор в каналах:					
надглазничном					3
темпоральном					5
подглазничном					9
затылочной комиссуре					2
туловищном					35
Покровное вооружение (весь Амур)		Все тело, особенно спина и бока, покрыты мелкими шипиками ⁶ ; бока тела и спина сплошь покрыты мелкими, густо сидящими шипиками ⁷ ; кожа густо покрыта костными шипиками, которые отсутствуют только на брюшной стороне тела ⁸			

Примечание. Значения признаков, кроме покровного вооружения, приведены по: ¹Савельев и др., 2017; ²Берг, 1949; Талиев, 1955; Никольский, 1956; ³Природина, Цветков, 2016; ⁴Карасев, 1987; ⁵Сиделева, 1982. Описание покровного вооружения приведено по: ⁶Никольский, 1956; ⁷Берг, 1949; ⁸Сиделева, 2003. * В скобках – число зачаточных неветвистых лучей; вне скобок: римские цифры – число хорошо развитых неветвистых лучей, арабские цифры – число ветвистых лучей.

Верхняя часть и бока тела кроме области под грудными плавниками плотно покрыты шипиками. Брюшная сторона тела покрыта редко расположенными шипиками и лишь частично – в области основания анального и брюшных плавников, под основаниями грудных. Базальная пластина шипиков выше боковой линии многогранная с неровным краем или овальная с ровным краем, ниже боковой линии многогранная, полукруглая или овальная, но всегда широкая. От неё отходит короткий мощный шип. Считается, что у *M. haitei* рот конечный, в то время как у рыб *TL* > 150 мм из коллекции МІМВ нижняя челюсть слегка выдаётся вперёд. Два экземпляра МІМВ 49737, пойманные в

р. Хор (Хабаровский край, правый приток Уссури) достигают *TL* 255–280 мм (самый крупный образец мацерирован, сохранился череп и некоторые кости спланхнокраниума).

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматривая внутривидовую изменчивость *M. haitei*, Карасев (1987) впервые показывает различия отдельных популяций из Шилки, Онона (по собственным данным) и остальной части Амура (Никольский, 1956): верхнеамурские популяции характеризуются меньшими размерами головы, рыла и особенно диаметра глаза, особи более широколобы, с укороченными грудным,



Рис. 6. Голова амурской широколобки *Mesocottus haitei* MIMB 57128 SL 70.5 мм из р. Тугур.

брюшным и анальным плавниками, меньшим антедорсальным расстоянием. Однако здесь необходимо заметить, что у Никольского (1956), с данными которого проведено сравнение, представлен материал со всего Амура (от Шилки до лимана), при этом статистические оценки, необходимые для определения достоверности отличий выборок друг от друга, отсутствуют (приведены только пределы изменчивости и средние величины). Тем не менее, это не снижает вероятность внутривидовой дифференциации, которая может быть установлена при корректном сравнении.

Наши расчёты по материалам Карасева (1987) показывают, что между выборками из Онона (30 экз.) и Шилки (40 экз.) из 22 пластических признаков по шести были различия с разницей между средними значениями в пределах 1.0–2.0% SL: у рыб из Онона больше высота головы у затылка, длина хвостового стебля (критерий Стьюдента: $p < 0.001$), длина грудного плавника ($p < 0.05$), меньше антедорсальное расстояние, длина основания анального плавника ($p < 0.001$), антепекторальное расстояние ($p < 0.01$). В этом же диапазоне (1.0–1.9% SL) различаются средние значения пластических признаков популяций из рек Уссури и Тугур (табл. 1), хотя список достоверных различий в нашем случае оказался длиннее. Таким образом, при сохранении масштабов расхождений по отдельным признакам (в процентном отношении)

уровень географической изоляции сравниваемых популяций (слабо изолированы Онон и Шилка, значительно Уссури и Тугур), видимо, определяет число различий. При этом профили потоков изменчивости популяций из Уссури и Тугура друг от друга значимо не отличаются (рис. 3б). Можно полагать, что обе популяции по изученному набору пластических признаков сохранили сходный генетический ответ в отношении естественного отбора в местах обитания.

Более отчётливо расхождение популяций по счётным признакам и морфологии покровного вооружения. Явно прослеживается увеличение числа позвонков, лучей во втором спинном и анальном плавниках у рыб из р. Тугур в сравнении с особями из Уссури (табл. 3, 4). Обе популяции дискретно различаются по числу пор в заглазничном канале и довольно значительно числом пор в затылочной комиссуре сейсмочувствительной системы, особенностями морфологии шипиков и степенью их распространения на брюшной стороне. Указанные различия в числе элементов осевого скелета отчасти связаны с разными региональными температурными условиями в ходе раннего развития, а по другим перечисленным признакам расхождения могут определяться также и наследственными факторами, вероятно, обусловленными путями расселения в геологическом прошлом.

Анализ степени однородности *M. haitei* в пределах ареала, основанный на морфологии покровного вооружения, демонстрирует относительно высокое единообразие исследованных выборок из бассейна Амура (от Онона до лимана), за исключением верховьев р. Уссури. Учитывая, что разные системы органов обычно скоррелированы друг с другом (Шмальгаузен, 1982), морфология исследованных костных структур здесь рассматривается как косвенный признак общего морфологического сходства или различия между популяциями, которые представлены изученными выборками или образцами. Справедливость этого гипотетического утверждения была подтверждена ранее (Saveliev, 2024).

С нашей точки зрения, популяция из верховьев р. Уссури сохранила более древние морфологические черты в сравнении с таковой из р. Тугур (Талиев, 1955; Неелов, 1979; Сиделева, 1982; Saveliev, 2024): грузное тело и окраску с более широкими тёмными полосами, соответствующие таковым морских рогатковых рода *Myoxocephalus*; особенности формы шипиков, пять пор в заглазничном канале сейсмочувствительной системы, обычно более полную затылочную комиссуру.

Чем же могут быть обусловлены морфологические различия (в том числе покровного вооружения) популяций *M. haitei* из рек Уссури и Тугура и предполагаемая “древность” первой, с одной стороны, и в то же время относительное единообразие морфологии шипиков из других выборок вида в пределах бассейна Амура и географически изолированной в настоящее время от бассейна Амура р. Тугур? Показано, что *M. haitei* в начале плейстоцена под давлением сильнейшего похолодания полностью перешёл к пресноводному образу жизни через освоение солоноватых вод огромного и богатого пищевой эстуария р. Амур (Долганов, Савельев, 2022). В плиоцене и большей части плейстоцена шельф дальневосточных морей представлял собою сушу (Кулаков, 1973; Короткий и др., 1997). Амур в то время впадал в Охотское море у восточного побережья Сахалина (Гладенков и др., 2002), а ближайшие реки западной части Охотского моря (в том числе Уда, Тугур), по-видимому, были его притоками или, по крайней мере, имели с ним общий эстуарий (Худяков и др., 1972; Черешнев, 1998; Froufe et al., 2008).

Ареал *M. haitei* в начале плейстоцена, вероятно, охватывал палео-Амур и ближайшие реки. Известно, что в ледниковые периоды в прилега-

ющих к Охотскому морю районах условия обитания были крайне суровы даже по сравнению с современной Арктикой. Средние температуры самого холодного месяца были ниже современных на 8–15°C (Короткий и др., 1996, 1997), что приводило к коренному изменению состава водных сообществ вследствие значительного смещения границ распространения представителей фауны и флоры (на 1000–3000 км) (Гладенков, 1972; Кафанов, 1982; Короткий и др., 1997). По-видимому, *M. haitei* вынужден был покидать нижнее течение и расселяться вверх по Амуру и в южные его притоки (Сунгари и Уссури), в которых условия для обитания (главным образом, размножения) были, по крайней мере, приемлемы. Таким образом формировались теплолюбивые и холодолюбивые популяции, отрезанные друг от друга в области основного русла. При потеплении холодолюбивые расселялись более широко вниз по Амуру, будучи преадаптированными к обитанию в северных районах, чем, видимо, и обусловлена сравнительная однообразность морфологии покровного вооружения у особей от верховьев до устья Амура и в р. Тугур. Южные (на примере верховьев р. Уссури) не могли составить им конкуренцию в дальности послеледникового расселения, и за счёт некоторой экологической изоляции представляют сейчас наиболее древние популяции, сохранившие предковые черты.

Среди пресноводных рогатковых рыб по большинству внешних признаков, а также по генетическим маркерам (Balakirev et al., 2017) *M. haitei* наиболее близок к *T. fasciatus* и *Rheopresbe kazika* (Jordan et Starks), что согласуется с гипотезой о происхождении этих трёх форм от общего предка у азиатского побережья на границе плиоцена и плейстоцена (Долганов, Савельев, 2022). В то же время у *M. haitei* обнаружены некоторые черты специализации, сближающие его с родом *Cottus* (Природина, Цветков, 2016), что, с нашей точки зрения, следует рассматривать как вторичное явление, вызванное сверхспециализацией (Myers, 1960) при адаптации к пресным водам. Довольно интересно отмеченное ранее (Saveliev, 2024) значительное сходство некоторых костей черепа (массивных frontalia и особенно характерная форма праеопрекулум) и крупных шипиков с широкой базальной пластиной и мощным шипом *M. haitei* и представителей ископаемого североамериканского *Kerocottus*, населявших палеозеро Айдахо 3.5–2.4 млн лет назад (Smith, 1975, 1987). Указанный период соответствует первому мощнейшему плейстоценовому олед-

нению Северного полушария (Mudelsee, Raymo, 2005), на который пришлось завершающие стадии адаптации *M. haitej* в бассейне Амура (Долганов, Савельев, 2022). По-видимому, аналогичные процессы происходили и на территории Северной Америки, где фауна была сдвинута на юг Лаврентийским ледниковым щитом, правда, намного ранее (Balco et al., 2005; Balco, Rovey, 2010), чем это предполагалось на примере рогатковых рыб (McAllister, 1961). Таким образом, результаты морфологического исследования и факты из области исторической биогеографии (Долганов, Савельев, 2022) хорошо согласуются и свидетельствуют в пользу того, что ископаемые виды *Kerocottus* и *M. haitej* представляют собой разные линии общего плиоценового предка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах большей части исследованной области обитания *M. haitej* единообразие покровного вооружения позволяет предполагать общую морфологическую однородность изученных популяций в основном русле Амура (от р. Онон до устья) и в бывшем его охотоморском притоке — р. Тугур. Сохранившая древние признаки популяция из верховьев р. Уссури несколько выделяется среди прочих по форме шипиков. При сравнении её с рыбами из р. Тугур удалось установить и другие отличия, которые, однако, не выходят за рамки внутривидовой изменчивости. Причина сходства популяций от верховьев до устья Амура и отличия популяции р. Уссури, по-видимому, обусловлена особенностями палеоклимата и геологическим прошлым региона, когда в ледниковые периоды *M. haitej* вынужден был покидать нижний Амур и часть среднего Амура, в результате отрезанные друг от друга популяции до наступления интерстадиалов развивались независимо. В ледниковые периоды плейстоцена шельф осушался на значительную глубину и ближайшие к устью Амура реки побережья Охотского моря становились частью его бассейна. На начальных этапах потепления, до разрыва между прилегающими реками (такими, как Тугур) и Амуром указанное обстоятельство позволяло *M. haitej* расселяться более широко. При дальнейшем потеплении уровень моря продолжал подниматься и приводил к разрыву временно объединившихся речных систем. Популяции южных, более тёплых притоков, таких как Уссури, очевидно, обитали в более стабильных условиях и не совершали длительных миграций при потеплении. Будучи таким образом

географически изолированными, они сохранили некоторые древние морфологические черты. Выявленная на примере изученных популяций *M. haitej* дифференциация свидетельствует об их пространственной разобщенности в геологическом прошлом и, по-видимому, настоящем и подлежит дальнейшему изучению.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.И. Белолиценко (Приморский край, пос. Чугуевка) и Е.С. Белолиценко (ННЦМБ ДВО РАН) за помощь в сборе материала в верховьях р. Уссури, С.Ф. Золотухину (ХабаровскНИРО) за образцы из рек Хор и Тугур (собранные в июне 2014 г.), Е.И. Барабаншикову за образец от с. Радде, В.Г. Сиделевой и О.С. Воскобойниковой (ЗИН РАН) за всестороннее содействие в работе с коллекцией, а также рецензентам за конструктивную критику.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике Национального научного центра морской биологии ДВО РАН считает, что предусмотренные в проекте манипуляции с рыбами соответствуют действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований животных (Протокол № 23 от 27.10.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 927–1382.

Гладенков Ю.Б. 1972. Неоген Камчатки (вопросы биостратиграфии и палеоэкологии). М.: Наука, 251 с.

Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. 2002. Кайнозой Сахалина и его нефтегазонасность. М.: ГЕОС, 225 с.

Долганов В.Н., Савельев П.А. 2022. Формирование биологического разнообразия амфидромных и пресноводных бычков-подкаменщиков (Cottoidei: Cottidae) юга Дальнего Востока // Биология моря. Т. 48. № 1. С. 3–11. <https://doi.org/10.31857/S0134347522010041>

Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 295 с.

Кафанов А.И. 1982. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // Морская биогеография. М.: Наука. С. 134–175.

Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарёв В.С. и др. 1996. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). Владивосток: Изд-во ДВГУ, 56 с.

Короткий А.М., Пушкарёв В.С., Гребенникова Т.А. и др. 1997. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина. Владивосток: Дальнаука, 229 с.

Коряков Е.А. 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука, 156 с.

Кулаков А.П. 1973. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. Новосибирск: Наука, 188 с.

Неелов А.В. 1979. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muoxocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 208 с.

Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.

Никольский Г.В., Таранец А.Я. 1939. Некоторые данные по рыбам рек Сунгари и Ялу // Сб. тр. Гос. зоол. муз. при МГУ. Т. 5. С. 151–154.

Природина В.П., Цветков И.Б. 2016. Остеологическая характеристика осевого скелета и пояса грудных плавников некоторых видов евразийских пресноводных рыб семейства Cottidae // Тр. ЗИН РАН. Т. 320. № 1. С. 71–83. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.1.71>

Савельев П.А., Золотухин С.Ф., Канзепарова А.Н. 2017. О нахождении амурской широколобкой *Mesocottus haitej* и амурского подкаменщика

Cottus szanaga (Cottidae) в бассейне реки Тугур (Хабаровский край) // Вopr. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 481–484. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040142>

Сиделева В.Г. 1982. Сейсмодатированная система и экология байкальских подкаменщичковых рыб (Cottoidei). Новосибирск: Наука, 149 с.

Сиделева В.Г. 2003. *Mesocottus haitej* (Dybowski, 1869) — амурская широколобка // Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука. С. 173–174.

Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 603 с.

Таранец А.Я. 1938. К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вopr. ДВФ АН СССР. Т. 32. № 5. С. 99–115.

Худяков Г.И., Кулаков А.П., Короткий А.М. 1972. Позднекайнозойские перестройки гидрографической сети в южной части советского Дальнего Востока // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука. С. 419–430.

Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.

Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука, 383 с.

Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 363 с.

Balakirev E.S., Saveliev P.A., Ayala F.J. 2017. Complete mitochondrial genome of the Volk's sculpin *Cottus volki* (Cottoidei: Cottidae) // MtDNA. B. V. 2. № 1. P. 185–186. <https://doi.org/10.1080/23802359.2017.1307705>

Balco G., Rovey C.W. 2010. Absolute chronology for major Pleistocene advances of the Laurentide Ice Sheet // Geology. V. 38. № 9. P. 795–798. <https://doi.org/10.1130/G30946.1>

Balco G., Rovey C.W., Stone J.O.H. 2005. The first glacial maximum in North America // Science. V. 307. № 5707. P. 222. <https://doi.org/10.1126/science.1103406>

Freyhof J., Kottelat M., Nolte A. 2005. Taxonomic diversity of European *Cottus* with description of eight new species (Teleostei: Cottidae) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 16. № 2. P. 107–172.

Froufe E., Alekseyev S., Alexandrino P., Weiss S. 2008. The evolutionary history of sharp- and blunt-

- snouted lenok (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)) and its implications for the paleo-hydrological history of Siberia // BMC Evol. Biol. V. 8. № 1. Article 40. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-40>
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1964. Fishes of the Great Lakes region. Ann Arbor: Univ. Michigan Press, 213 p.
<https://doi.org/10.3998/mpub.12946839>
- McAllister D.E. 1961. The origin and status of the deepwater sculpin, *Myoxocephalus thompsonii*, a Nearctic glacial relict // Natl. Mus. Can. Bull. № 172. P. 44–65.
- Mudelsee M., Raymo M.E. 2005. Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation // Paleoceanography. V. 20. № 4. Article PA4022. <https://doi.org/10.1029/2005PA001153>
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories // Evolution. V. 14. № 3. P. 323–333. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1960.tb03094.x>
- Pimentel R.A. 1979. Morphometrics: the multivariate analysis of biological data. Dubuque: Kendall/Hunt Pub. Co., 276 p.
- Potthoff T. 1984. Clearing and staining techniques // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 35–37.
- Saveliev P.A. 2024. Morphology of skin armament of the diadromous and freshwater sculpins (Actinopterygii, Scorpaeniformes, Cottidae) of Eurasia // Zool. Anz. V. 310. P. 43–52.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2024.04.001>
- Smith G.R. 1975. Fishes of the pliocene Glens Ferry Formation, southwest Idaho // Pap. Paleontol. Mus. Paleontol. Univ. Mich. № 14. P. 1–68.
- Smith G.R. 1987. Fish speciation in a western North American pliocene rift lake // Palaios. V. 2. № 5. P. 436–445.
<https://doi.org/10.2307/3514615>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 887 p.
- Wang D., Li X., Song J., Wang X. 2024. Fish diversity in Dandong section of Yalu River basin in summer based on environmental DNA // J. South. Agric. V. 55. № 6. P. 1549–1560.
<https://doi.org/10.3969/j.issn.2095-1191.2024.06.001>

INTRASPECIFIC MORPHOLOGICAL VARIATION IN THE AMUR SCULPIN *MESOCOTTUS HAITEJ* (COTTIDAE), WITH REMARKS ON RANGE FORMATION

P. A. Saveliev^{1, *} and S. E. Kul'bachnyi²

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

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

*E-mail: tomthumb@mail.ru

The results of a detailed comparative study of the phenotype of two geographically isolated populations of the Amur sculpin *Mesocottus haitej* (Dybowski) are presented. The broad range and sedentary lifestyle of this species imply population differentiation. Analysis of covariance performed on equal-sized individuals from the Ussuri and Tugur river basins revealed numerous reliable differences, the most pronounced of which concerned caudal-peduncle length and depth and pectoral-fin-base height; together, these differences indicate a deeper-bodied phenotype. Most characters in individuals of the two populations substantially overlap in their values. Differences were found in prickles shape and in the extent of prickles distribution on the ventral side of the body. Differences in the number of pores in the postorbital canal of the seismosensory system are discrete. Prickle morphology was used for a preliminary assessment of morphological homogeneity among populations within the Amur River basin. The specimens from the upper Ussuri appear to represent the morphologically least modified population among those examined.

Keywords: *Mesocottus*, morphological variation, direction of evolution, Amur.

УДК 597.551.4:591.486

МОРФОЛОГИЯ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ КОЛЬЧУЖНЫХ СОМОВ *PTERYGOPlichthys DISJUNCTIVUS* И *P. PARDALIS* (LORICARIIDAE)

© 2026 г. Н. И. Пашенко^{1,*}, И. А. Столбунов^{2,4}, Ч. Д. Зьен³,
Л. Т. К. Оань³, А. О. Касумян^{1,4}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

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

⁴Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 05.12.2025 г.

После доработки 16.01.2026 г.

Принята к публикации 21.01.2026 г.

Представлены результаты исследования строения органа обоняния у кольчужных сомов *Pterygoplichthys disjunctivus* и *P. pardalis*, отловленных в водоёмах Вьетнама. Передняя (входная) ноздря у обоих видов, как и у многих сомов, представлена короткой и неширокой трубкой. От задней (выходной) ноздри она отделена возвышающимся над её отверстием гребнем, расположенным на носовом мостике. У *P. disjunctivus* задняя часть отверстия передней ноздри сливается вровень с поверхностью гребня, а у крупных особей *P. pardalis* её фестончатый край рельефно выделяется на нём. Складки-клапаны в обеих ноздрях отсутствуют. Обонятельная розетка стреловидного типа (тип G), у *P. pardalis* она более пигментированная. С ростом рыб число складок в розетке увеличивается, их максимальное число у исследованных особей *P. disjunctivus* — 37, у *P. pardalis* — 38. Новые складки возникают в роstralной части розетки; чем каудальнее они располагаются в розетке, тем они крупнее и тем больше у них дистальный языкообразный вырост. Вторичная складчатость отсутствует. Вентиляционных мешков нет. Различия в морфологии органа обоняния у самок и самцов и у индивидуумов, относящихся к разным географическим группировкам, не выявлены. Выполненное исследование показало, что орган обоняния у *Pterygoplichthys* имеет строение, общее со многими Siluriformes, но уступает некоторым из них по числу обонятельных складок.

Ключевые слова: кольчужные сомы, *Pterygoplichthys*, орган обоняния, ноздри, обонятельные складки, инвазионные виды, Вьетнам.

DOI: 10.7868/S3034514626050037

Сомы рода *Pterygoplichthys* принадлежат к семейству кольчужных, или лорикариевых, (Loricariidae) — одному из наиболее крупных и специализированных в отряде сомообразных (Siluriformes) (Gosline, 1947; Ferraris, 2007; Armbruster, 2011). Естественный ареал сомов *Pterygoplichthys* охватывает умеренные и тропические районы Южной Америки, особенно многочисленны они в бассейне р. Амазонка (Wakida-

Kusunoki, del Angel, 2011). Благодаря популярности у аквариумистов кольчужные сомы начали попадать в природные водоёмы, расположенные в тропической и субтропической зоне далеко за пределами ареала.

Во внутренних водах Вьетнама кольчужные сомы *Pterygoplichthys* впервые обнаружены в 2000 г. в системе р. Донгнай и водохранилище Триан

(Столбунов и др., 2021; Dien et al., 2023). Высокая адаптивная способность кольчужных сомов (Armbruster, 1998; Nico, Fuller, 1999; Rueda-Jasso et al., 2013) позволила им в новых местообитаниях быстро осваивать пространственные и трофические ниши, вытесняя аборигенные виды рыб (Столбунов, Зьен, 2019). В настоящее время кольчужные сомы *Pterygoplichthys* встречаются во всех основных речных системах страны (Gusakov et al., 2018; Stolbunov et al., 2020, 2021). На основании данных морфологического и молекулярно-генетического анализов, а также характера окраски установлено, что в водах Вьетнама встречаются кольчужные сомы двух видов — *P. pardalis* и *P. disjunctivus*, а также их гибрид *P. pardalis* × *P. disjunctivus* (Stolbunov et al., 2021). В условиях Вьетнама плодовитость кольчужных сомов высокая, размножаются они в течение всего года с основным периодом нереста в апреле—октябре (Dien et al., 2023). Очевидно, что многочисленные популяции вселенцев вступают в тесные конкурентные отношения с аборигенными видами рыб, в том числе за пищевые ресурсы. В водоёмах Вьетнама кольчужные сомы ведут себя как типичные детритофаги-собиратели (Столбунов и др., 2021), подобно тому, что наблюдается в их естественном (первичном) ареале, где за ними укоренилось название “рыба-дворник” (“janitor fish”) (Lujan et al., 2012; Froese, Pauly, 2026). В водах Вьетнама спектр питания кольчужных сомов широкий, он включает разнообразные растительные и животные объекты и детрит. При высокой численности кольчужные сомы могут составлять значительную пищевую конкуренцию местным рыбам-детритофагам и, возможно, бентофагам (Столбунов и др., 2021).

Успешная экспансия инвазионных видов рыб в новых местах обитания может достигаться за счёт особых сенсорных возможностей. Например, быстрой натурализации и увеличению численности ерша *Gymnocephalus cernua* в Великих Американских озёрах способствовала, как полагают, более развитая, по сравнению с аборигенным близкородственным жёлтым окунем *Perca flavescens*, сейсмочувствительная система. Каналы боковой линии и расположенные в них невромасты у ерша более крупные, а поры каналов закрыты отсутствующими у жёлтого окуня эластичными мембранами, отсеивающими низкочастотный гидродинамический “шум”. Благодаря этим особенностям пищевой поиск и питание у ерша в сумеречные и ночные часы более эффективные и конкурентные: ёрш обнаруживает планктонных жертв не только с большего, чем жёлтый окунь,

расстояния, но и может делать это при движении вперёд по инерции. Жёлтый окунь схватывает планктонных жертв в темноте не только с более короткой дистанции, но и лишь после полной остановки (Jakubowski, 1967; Janssen, 1997).

В поиске пищи и обнаружении опасности, в выборе партнёра для нереста и в разнообразных социальных контактах, при локальных перемещениях и протяжённых миграциях важную роль в жизни многих рыб играет обонятельная система (Døving, 1986; Kasumyan, 2004). У большинства исследованных Siluriformes орган обоняния морфологически и функционально хорошо развит. В обонятельной розетке у многих Siluriformes имеются многочисленные складки, а в обонятельном эпителии присутствуют все типы рецепторных нейронов (Yamamoto, Ueda, 1978; Theisen et al., 1991; Hansen et al., 2003; Ghosh, Chakrabarti, 2013; Ghosh, 2019), что, согласно последним данным, коррелирует с количеством функционирующих OR-генов, кодирующих обонятельные рецепторы (Policarpo et al., 2021, 2022). Обонятельная чувствительность, установленная электрофизиологическими методами с использованием аминокислот и некоторых других веществ, достигает у сомов рекордного уровня в 10^{-9} М (Boudreau, 1962; Caprio, 1980; Resink et al., 1989; Theisen et al., 1991). Обонятельное чувство играет у сомов важную роль в пищевом поведении и хемокоммуникации (Todd et al., 1967; Todd, 1971). Благодаря этим и другим особенностям Siluriformes стали удобными объектами для выявления базовых механизмов функционирования обонятельной системы у рыб (Ngai et al., 1993; Gao et al., 2017).

Найти в доступной литературе какие-либо сведения об обонятельной системе кольчужных сомов *Pterygoplichthys* нам не удалось. Поскольку развитая обонятельная система может быть одной из причин, позволившей *Pterygoplichthys* легко натурализоваться в водоёмах, расположенных за границами их естественного ареала, и успешно конкурировать с местными видами рыб за пищевые и иные ресурсы, целью нашей работы было изучить морфологию органа обоняния у *P. pardalis* и *P. disjunctivus*, заселивших водоёмы Вьетнама.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовано 16 экз. *P. disjunctivus* абсолютной длиной тела (TL) 17.0–44.0 см и 5 экз. *P. pardalis* TL 22.5–33.5 см. Рыбы отловлены сетными

орудиями в октябре—ноябре 2024 г. в р. Кай (12°15'52" с.ш., 109°08'03" в.д.), р. Кон (13°53'53" с.ш., 109°13'01" в.д.) и водохранилище Суоичау (12°30'18" с.ш., 109°02'42" в.д.). Пойманных рыб фиксировали в 10%-ном формалине, затем переводили в 70%-ный этанол. В лаборатории Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг) измеряли длину рыб и определяли их половую принадлежность. Головы рыб перевезены в Москву, где их анатомировали и исследовали морфологию органа обоняния под бинокулярным микроскопом МБС-9 (“SCOPICA”, Россия). Фотографии и рисунки выполнены с использованием цифровых фотокамер Levenhuk M500 Base и Levenhuk M800 PLUS (“Levenhuk, Inc.”, Китай). Для определения размеров

органа обоняния и его морфологических структур использовали окулярный микрометр.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Орган обоняния у обоих видов устроен сходным образом. Левый и правый органы расположены на дорсальной стороне головы вперёд и медиальнее глаз на значительном расстоянии от окончания роstrума (рис. 1). Они локализованы в небольшой неправильной по форме выемке с гладкой поверхностью и окружённой покровными костными пластинками, усеянными мелкими твёрдыми бугорками (рис. 1–3). Обонятельная полость помещается в капсуле, образованной прилегающими костями черепа, сверху полость накрывает соединительнотканная крыша с двумя отверстиями — передней входной и задней выходной ноздрями. Передняя ноздря представляет собой коническую

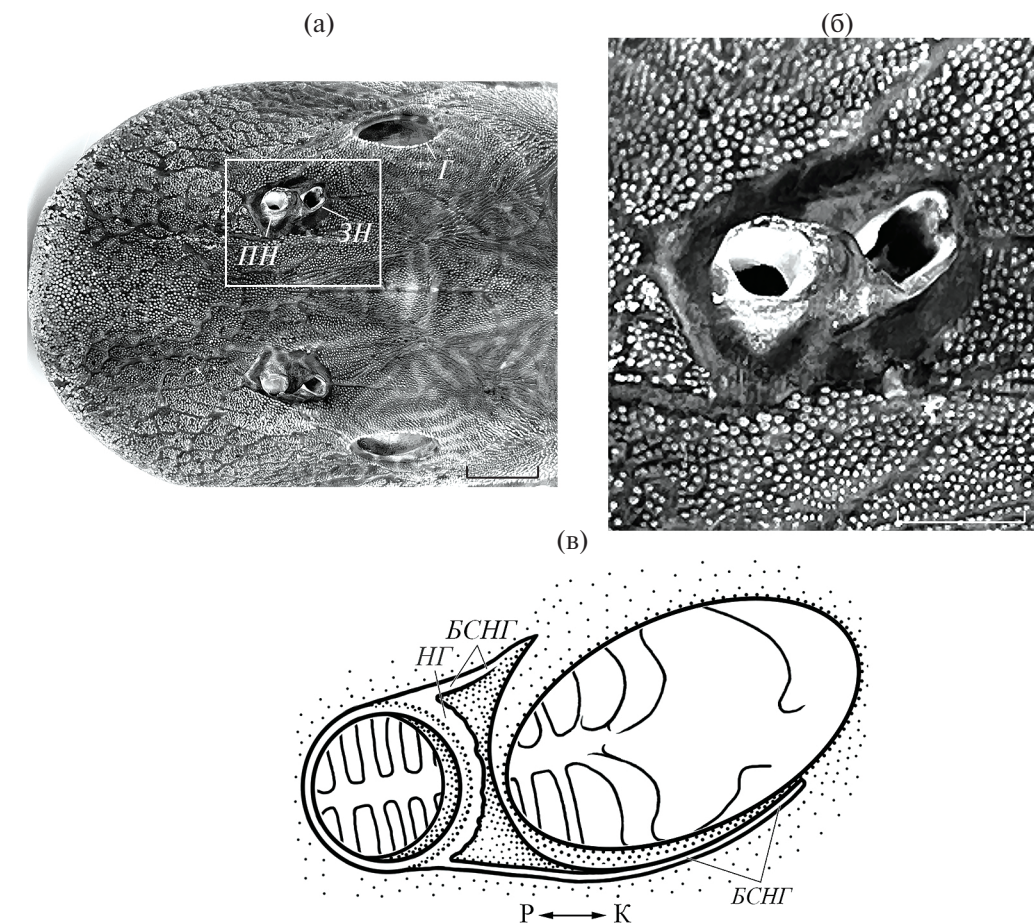


Рис. 1. Кольчужный сом *Pterygoplichthys disjunctivus*: а — голова, вид сверху, отмечен правый орган обоняния; б — правый орган обоняния при большем увеличении; в — схема расположения ноздрей, носового гребня и его боковых стенок (изображён правый орган обоняния). ПН, ЗН — передняя и задняя ноздри, Г — глаз, НГ — носовой гребень, БСНГ — боковые стенки носового гребня, (↔) — рострально-каудальное направление. Масштаб, см: а — 1.0; б — 0.5.

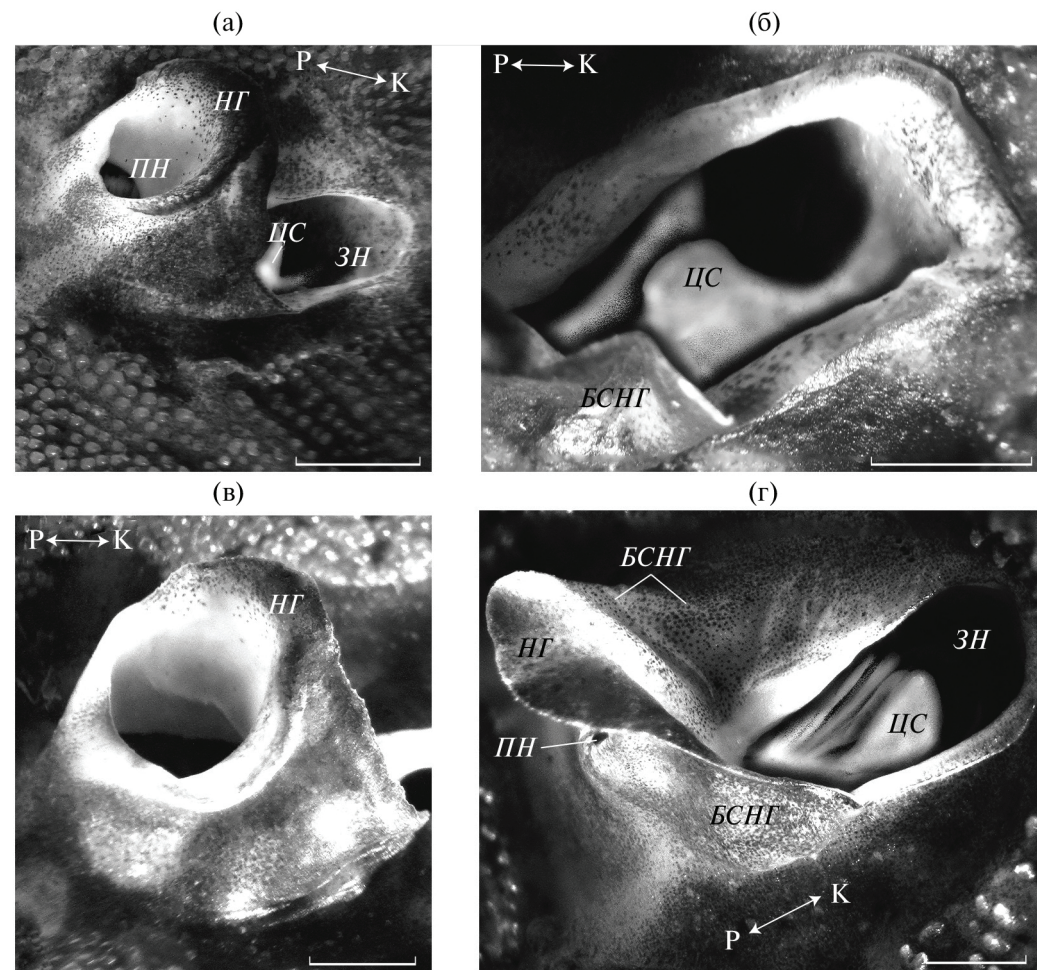


Рис. 2. Ноздри у кольчужных сомов *Pterygoplichthys disjunctivus* абсолютной длины (TL) 44.0 (а, б), 19.0 (в) и 31.5 (г) см (правый орган обоняния): а — внешний вид с ростромедиальной стороны, б — задняя ноздря; в — передняя ноздря, ростральный край отверстия примят; г — вид органа обоняния снаружи с дорсомедиальной стороны. ЦС — центральная складка. Ост. обозначения см. на рис 1. Масштаб: 1.0 мм.

короткую трубку, отходящую от окружающей поверхности вверх почти под прямым углом. Её задняя сторона соединяется с гребнем на носовом мостике, разделяющем ноздри. У *P. disjunctivus* задний верхний край трубки передней ноздри не выделяется на фоне гребня и может иметь фестончатый или гладкий край (рис. 2). У мелких особей *P. pardalis* он гладкий и также слит с гребнем, у крупных — фестончатый, рельефно выступающий под увеличившимся в размерах, фестончатого же, края гребня носового мостика (рис. 3). Продолжаясь внутрь органа, передняя ноздря конически расширяется, её удлинённая задняя сторона отделяет ростральную часть обонятельной полости от каудальной (рис. 3г). Позади гребня располагается задняя ноздря — отверстие с приподнятыми краями и удлинённое в рострокаудальном направлении. Перед

ней с латеральной и медиальной сторон дугой расположены ответвления гребня носовой перемычки, отводящие внешние потоки воды от попадания в обонятельную полость (рис. 2, 3). Медиальное ответвление гребня прикрывает переднюю часть отверстия у *P. disjunctivus*, а у *P. pardalis* охватывает весь медиальный край задней ноздри. Просвет у задней ноздри существенно больше, чем у передней. Отверстия обеих ноздрей без клапанов-складок. Задняя ноздря расположена латеральнее относительно передней, поэтому их осевые линии, параллельные друг другу, не совпадают (рис. 1).

Обонятельная полость у обоих видов эллипсоидная по форме и вытянута в рострокаудальном направлении. Её размеры относительно TL у обоих видов примерно одинаковые

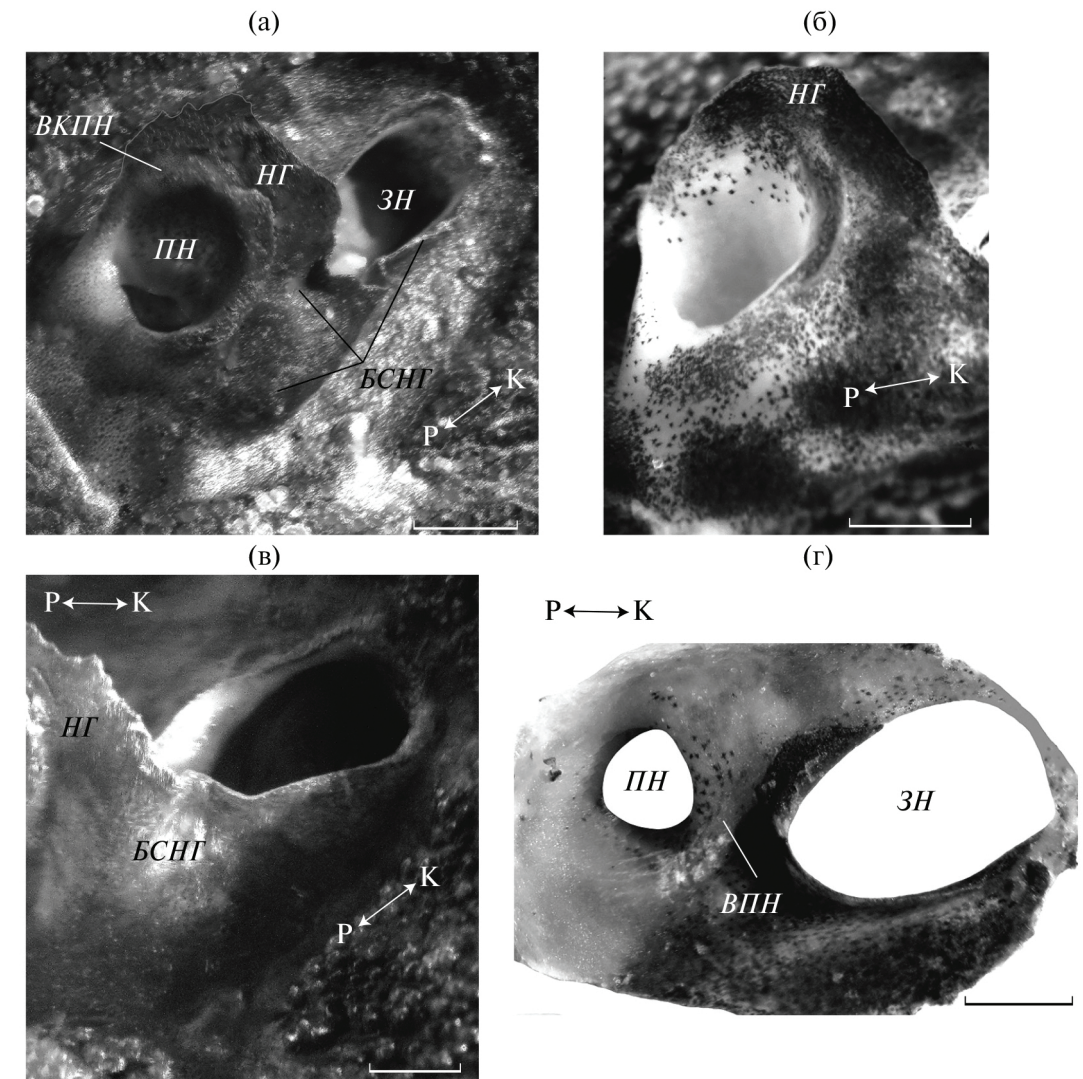


Рис. 3. Ноздри у кольчужных сомов *Pterygoplichthys pardalis* TL 32.5 (а), 19.0 (б) и 35.5 (в, г) см (правый орган обоняния): а — вид с ростродорсальной стороны, б — передняя ноздря, в — задняя ноздря, г — вид ноздрей изнутри обонятельной полости. ВКПН — верхний край передней ноздри, ВПН — внутренний край передней ноздри. Ост. обозначения см. на рис 2, 3. Масштаб: 1.0 мм.

и по мере роста рыб закономерно уменьшаются (таблица). Вентиляционных мешков нет.

Обонятельная розетка у исследованных видов стреловидного типа и овальная по форме. Она располагается вентрально на дне обонятельной полости и ориентирована рострокаудально. Розетку образуют плоские боковые складки, отходящие парами симметрично в обе стороны от септы — длинной ростральной части центральной складки. У *P. disjunctivus* в розетке исследованных особей присутствует от 25 до 37 складок толщиной ~ 90—100 мкм, у *P. pardalis* — от 33 до 38 складок толщиной ~ 85—95 мкм (таблица). Вторичная

складчатость на складках отсутствует. Ростральный край центральной складки расширен и плавно соединяется со стенкой обонятельной полости. Её основная часть (септа) имеет ширину до ~275—300 мкм у *P. disjunctivus* и до ~375—400 мкм у *P. pardalis* (рис. 4). У обоих видов свободная часть каудального края центральной складки больше по размерам, чем свободные части боковых складок. Поскольку складки с медиальной стороны розетки несколько крупнее, чем с латеральной, она не выглядит строго симметричной. У обоих видов сомов число складок на медиальной и латеральной сторонах розетки у одной и той же особи может различаться на 1—4 шт.,

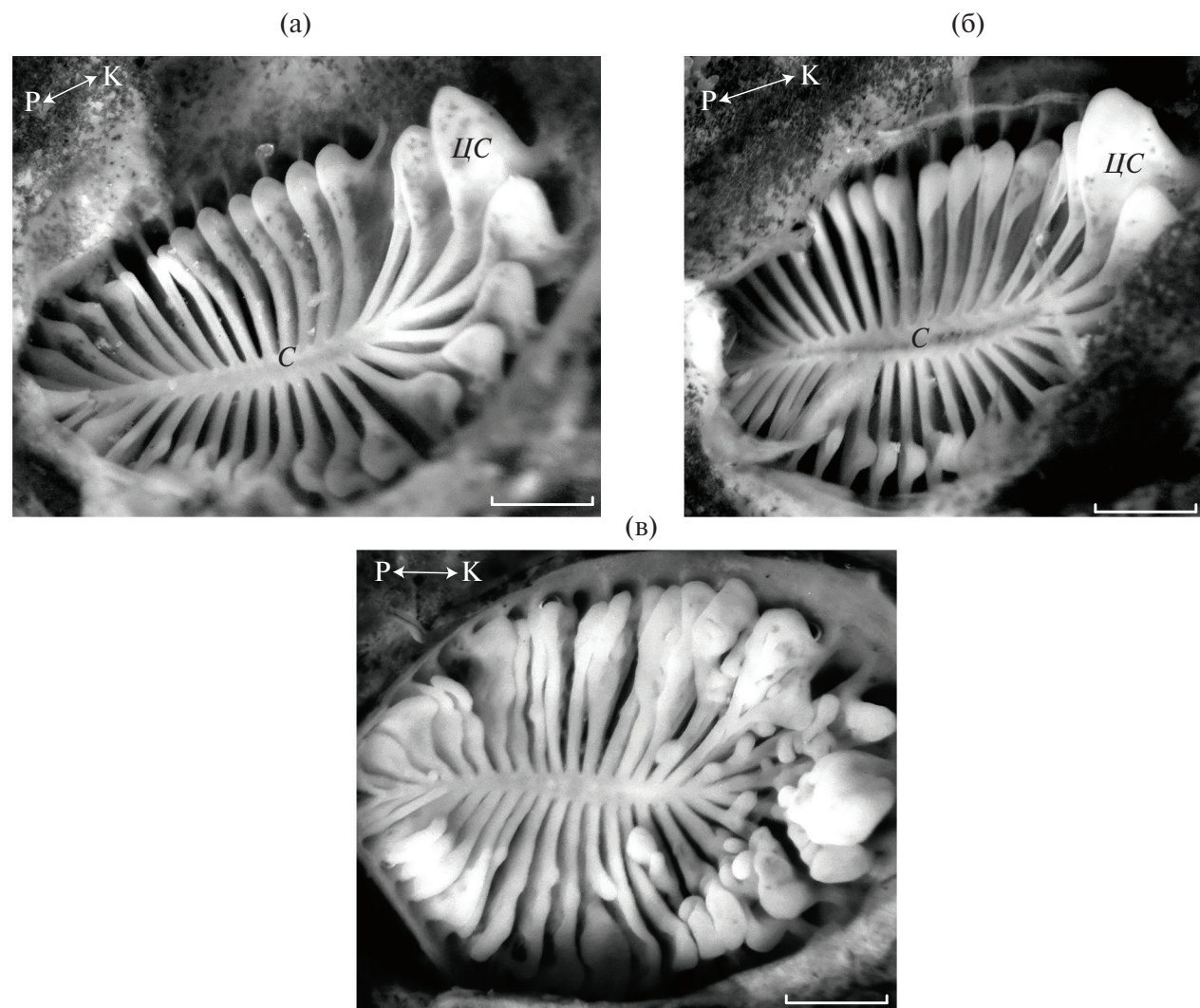


Рис. 4. Обонятельная розетка у кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys*: а — *P. disjunctivus* TL 34.0 см, б — *P. pardalis* TL 31.5 см, в — уродливые складки в розетке у *P. disjunctivus* TL 29.5 см. С — септа. Ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб: 1.0 мм.

так же, как и их число в правом и левом органах обоняния.

Складки в розетке различаются по размерам и форме. В рostrальной части розетки наиболее мелкие складки, их форма прямоугольная. Чем каудальнее расположены складки, тем они крупнее и тем сильнее у них выражен свободный дистальный конец-вырост, постепенно принимающий удлинённый языкообразный вид. Эти выросты шире у *P. pardalis*, чем у *P. disjunctivus*. Складки, отходящие от септы в передней части розетки, ориентированы под углом к ней в рostrальную сторону; отходящие в средней части розетки расположены перпендикулярно к септе; отходящие в задней части розетки ориентирова-

ны назад под углом к ней. Складки рostrальной части розетки хорошо видны снаружи сквозь переднюю ноздрю, дистальные концы центральной и рядом лежащих складок — сквозь заднюю.

Боковая поверхность складок у обоих видов пигментирована меланиновыми клетками. Из-за пигментации розетка у *P. pardalis* выглядит темнее, чем у *P. disjunctivus*, у некоторых особей сильно пигментирована и септа, отчего розетка кажется ещё темнее. Но языкообразные выросты складок у *P. pardalis* почти лишены пигментации, отчего кажутся светлыми.

С увеличением длины тела рыб растут число складок и их абсолютные линейные размеры,

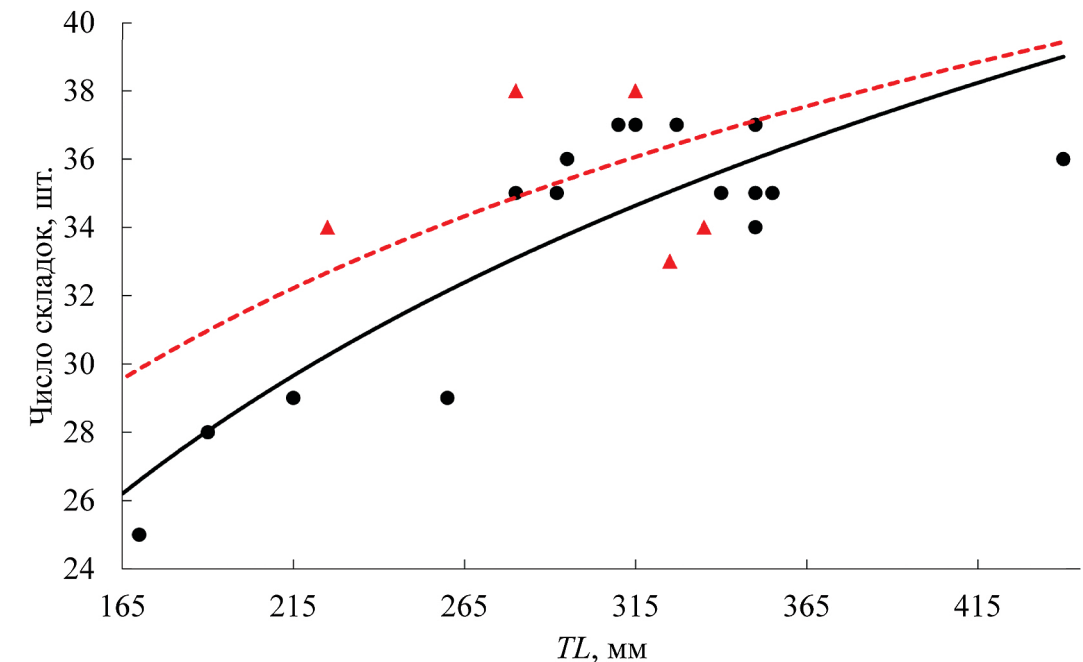


Рис. 5. Число складок в обонятельной розетке у кольчужных сомов *Pterygoplichthys disjunctivus* (•, —) и *P. pardalis* (▲, —) в зависимости от абсолютной длины тела (TL).

размер розетки и всех других структур органа обоняния (рис. 5, таблица).

Различий в морфологии органа обоняния у самок и самцов и у рыб из разных мест поймки мы не выявили. У одной особи *P. disjunctivus*, отловленной в р. Кон (самец TL 29.5 см), обнаружено, что розетка в левом органе обоняния полностью состоит из уродливых складок с изменёнными длиной, толщиной и формой, с утолщениями неправильной формы и наличием разнообразных отростков на поверхности (рис. 4в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённое исследование показало, что орган обоняния у *P. disjunctivus* и *P. pardalis* имеет строение сходное с тем, что наблюдается у многих Siluriformes. Наличие двух ноздрей, близко расположенных, но разделённых между собой носовым мостиком и носовым гребнем, позволяет уверенно относить орган обоняния у *Pterygoplichthys* к дитремному типу. Близко друг к другу ноздри расположены у относящихся к тому же семейству Loricariidae *Ancistrus dolichopterus* и видов рода *Parotocinclus* (Tytiuk, Stepanyuk, 2018; Silva-Junior, Zanata, 2022), а также у сомов ряда других семейств, например, у морского сома *Ariopsis* (= *Arius*) *felis* (Ariidae) (Zeiske et al., 1994) и у *Eutropiichthys vacha* (Schilbeidae) (Ghosh, 2021).

Но среди сомов есть и такие, у которых расстояние между передней и задней ноздрями иное — ноздри заметно разнесены у мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* (Heteropneustidae), ещё заметнее разнесены у *Ameiurus* (= *Ictalurus*) *nebulosus* (Ictaluridae) (Holl, 1965; Goel, 1978). У эндемичных корейских сомов рода *Liobagrus* (Amblycipitidae) переднюю и заднюю ноздри разделяет основание носового уса (Kim, Park, 2020). У разных групп сомов различается и расположение ноздрей относительно других структур — у *P. disjunctivus* и *P. pardalis*, как и у лорикариевых *A. dolichopterus* и *Parotocinclus* spp., ноздри отстоят от конца рostrума и приближены к глазам, тогда как у *H. fossilis*, *A. felis*, а также у *Uegitglanis zammaranoi* (Clariidae) расположены у окончания рostrума (Bianchi et al., 1978; Goel, 1978; Zeiske et al., 1994).

Передняя (входная) ноздря у *P. disjunctivus* и *P. pardalis*, как и у многих других сомов, представляет собой короткую неширокую трубку. Передняя ноздря в виде узкой трубки свойственна преимущественно донным и придонным рыбам, обитающим в заиленных водоёмах и отыскивающим пищу в толще грунта или на его поверхности (Kasumyan, 2004; Kuciel et al., 2011; Van Tassell et al., 2015; Пащенко, Касумян, 2017; Kim, Park, 2018, 2020, 2021; Kim, 2024). Такая ноздря ограничивает или препятствует

у *Pseudoplatystoma corruscans* (Pimelodidae) (Alexander, 1966; Ojha, Kapoor, 1972; Девицына, 1977; Bianchi et al., 1978; Caprio, Raderman-Little, 1978; Yamamoto, Ueda, 1978; Jakubowski, 1981; Theisen et al., 1991; Cox, 2008; Ghosh, Chakrabarti, 2012; Ghosh, 2018a, 2018b, 2020; Kim, Park, 2020).

У исследованных *P. disjunctivus* не выявили признаков полового диморфизма по размеру передней ноздри и числу складок в розетке, что отмечено у ряда других Loricariidae (Martins, Langeani, 2011; Gamarra et al., 2019; Silva-Junior, Zanata, 2022). Так, у самцов *Parotocinclus pukuixe* передняя ноздря примерно в три раза шире, чем у самок (Silva-Junior, Zanata, 2022). Интересно, что половой диморфизм по размеру передней ноздри может быть выражен у одних видов Loricariidae (*Microlepidogaster dimorpha*), но отсутствовать у других близкородственных видов (*M. perforatus*, *M. longicolla*) (Martins, Langeani, 2011).

Число обонятельных складок у *P. disjunctivus* и *P. pardalis* увеличивается с ростом рыб (рис. 5). Новые складки возникают в роstralной части розетки; чем каудальнее они располагаются в розетке, тем складки старше и крупнее и тем больше у них дистальный языкообразный вырост. Увеличение числа складок вместе с размерами рыб присуще также другим сомам и остальным рыбам, у которых на обонятельных складках отсутствует вторичная складчатость, например, таким как карповые (Cyprinidae) (Goel, 1978; Пащенко, Касумян, 2017; Ghosh, 2018a, 2018b, 2020, 2021). Благодаря нарастанию числа складок достигается увеличение площади обонятельного эпителия и, соответственно, повышение общей численности рецепторных клеток, расширение спектра улавливаемых рыбами запахов и усиление чувствительности к ним (Døving, Kasumyan, 2008; Пащенко, Касумян, 2015).

Несмотря на то, что строение органа обоняния у *P. disjunctivus* и *P. pardalis* похоже, некоторые структурные различия всё же имеются. Так, у *P. disjunctivus* носовой гребень выше трубки передней ноздри, и поэтому значение пассивной вентиляции органа обоняния у этого вида может быть выше, чем у *P. pardalis*. Возможно, *P. disjunctivus* в большей мере, чем *P. pardalis* адаптирован к обитанию в речных условиях. Можно также сделать осторожное предположение о том, что у *P. pardalis* обонятельных складок несколько больше, чем у *P. disjunctivus*, при равной длине тела особей. Различается пигментация обонятельной розетки у сравниваемых видов, но

скрыты ли за этим функциональные или иные особенности обонятельной системы этих рыб, неясно. Различия между морфологией органа обоняния у индивидуумов, относящихся к разным географическим группировкам *P. disjunctivus*, также не выявлены. Это вполне ожидаемо, учитывая морфологический консерватизм органа обоняния у рыб, проявляющийся в сходстве его строения у близкородственных видов (Yamamoto, 1982; Zeiske et al., 1992; Пащенко, Касумян, 2017; Kim, Park, 2020).

Ранее у *Pterygoplichthys* из водоёмов Вьетнама, некоторые из которых подвержены высоким техногенным нагрузкам, были отмечены морфологические аномалии развития и аберрации — отсутствие глаз, усов, жирового плавника, носовой перемычки и другие (Stolbunov et al., 2020). Мы среди исследованных *P. disjunctivus*, отловленных в р. Кон, обнаружили особь, у которой обонятельные складки в одном из органов обоняния были уродливыми (рис. 4в). В провинции Биньдинь, по территории которой протекает р. Кон, имеются промышленные деревообрабатывающие и химические предприятия, развито сельское хозяйство. Является ли загрязнение р. Кон причиной образования уродливых складок, неясно, поскольку отсутствуют сведения об экологическом благополучии и качестве воды в реке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наше исследование показало, что орган обоняния у *Pterygoplichthys* имеет общее с другими Siluriformes строение, но уступает некоторым из них по морфологическому развитию, прежде всего, по числу обонятельных складок. Поскольку площадь обонятельного эпителия, покрывающего складки, является косвенным признаком сенсорной оснащённости органа обоняния, функциональное развитие обонятельной системы у *P. disjunctivus* и *P. pardalis* не может считаться высоким сравнительно с другими Siluriformes. Для более обоснованных предположений о функциональных характеристиках обонятельной системы и её значении в успешных инвазиях *Pterygoplichthys* необходимы сведения об ультраструктуре обонятельного эпителия, широте спектра воспринимаемых запаховых стимулов и уровне чувствительности к ним, особенностях поведения, хемоориентации и хемокоммуникации. К сожалению, сведения, касающиеся обонятельной функции у Loricariidae, ограничены кратким упоминанием о реагировании этих рыб

на вещества, входящие в состав половых феромонов (Stacey, Sorensen, 2009).

Насколько развиты у *Pterygoplichthys* другие сенсорные системы, также известно мало. Стридуляционные звуки за счёт трения крупного переднего луча в грудном плавнике о кости плечевого пояса издаёт *P. pardalis*, а также *P. gibbiceps* и *Otocinclus affinis*, но предназначение этих звуков остаётся не выясненным (McAdams, Smith, 2023). Некоторые из близкородственных Loricariidae (*Hypostomus*, *Loricaria*) тоже генерируют звуки, по-видимому, для предупреждения об опасности или в связи с нерестом (Eric et al., 1982; Raick et al., 2022). Слуховая чувствительность у Loricariidae ниже, чем у других Siluriformes (Lechner, Ladich, 2008), как и число вкусовых почек на поверхности тела (Оно, 1980). Зрачок у Loricariidae прикрывает меняющий свои размеры отросток радужной оболочки, что, как полагают, камуфлирует глаз, но не влияет на зрительные возможности рыбы (Douglas et al., 2002). Сведений о боковой линии, электрорецепции и других органах чувств у *Pterygoplichthys* и других Loricariidae найти в доступной литературе не удалось. Учитывая высокий инвазионный потенциал *Pterygoplichthys*, дальнейшие исследования сенсорных систем и многих сторон биологии этих малоизученных рыб являются актуальными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в поиске литературных источников и оформлении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (тема Э-3.1, задача 9 и тема Э-3.2, задача 6). Обработка материала, его исследование, анализ результатов и подготовка статьи выполнены в рамках научных проектов государственного задания Московского государственного университета № 121032300100-5 и Института биологии внутренних вод № 124032100075-5 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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>). Рыбы были отловлены в природных водоёмах и умерщвлены повышенной дозой анестетика MS-222. Протокол исследований одобрен Совместным российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (разрешение № 2116 от 09.06.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку среди авторов статьи присутствует член редакционной коллегии журнала, рукопись статьи прошла через двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило возможное влияние данного автора на процесс рецензирования. Решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Девицына Г.В. 1977. Сравнительное исследование морфологии обонятельного анализатора рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 17. № 1. С. 129—139.

Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2015. Исследование формирования органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* с помощью сканирующей электронной микроскопии // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 692—712. <https://doi.org/10.7868/S004287521506017X>

Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 96—111. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>

Столбунов И.А., Зьен Ч.Д. 2019. Массовые чужеродные виды в рыбном населении внутренних вод Центрального Вьетнама // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 101—104. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040351>

Столбунов И.А., Гусаков В.А., Зьен Ч.Д., Тхань Н.Т.Х. 2021. Спектр питания, трофические и размерно-массовые характеристики чужеродных кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. (Lo-

ricariidae) Вьетнама // Биология внутр. вод. № 5. С. 518–526.
https://doi.org/10.31857/S0320965221050211

Alexander R. McN. 1966. Structure and function in the catfish // J. Zool. V. 148. № 1. P. 88–152.
https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02943.x

Armbruster J.W. 1998. Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scoloplacid catfishes // Copeia. V. 1998. № 3. P. 663–675.
https://doi.org/10.2307/1447796

Armbruster J.W. 2011. Global catfish biodiversity // Am. Fish. Soc. Symp. V. 77. P. 15–37.
https://doi.org/10.47886/9781934874257.ch3

Bianchi S., Delfino G., Ercolini A. 1978. Morphology and fine structure of the olfactory organ in *Uegitglanis zammaranoi* Gianferrari (Claridae, Siluriformes), anophthalmic phreatic fish from Somalia // Monit. Zool. Ital. V. 10. № 1. P. 157–171.
https://doi.org/10.1080/03749444.1978.10736866

Boudreau J.C. 1962. Electrical activity in the olfactory tract of the catfish // Jpn. J. Physiol. V. 12. № 3. P. 272–278.
https://doi.org/10.2170/jjphysiol.12.272

Caprio J. 1980. Similarity of olfactory receptor responses (EOG) of freshwater and marine catfish to amino acids // Can. J. Zool. V. 58. № 10. P. 1778–1784.
https://doi.org/10.1139/z80-245

Caprio J., Raderman-Little R. 1978. Scanning electron microscopy of the channel catfish olfactory lamellae // Tissue Cell. V. 10. № 1. P. 1–9.
https://doi.org/10.1016/0040-8166(78)90002-2

Cox J.P.L. 2008. Hydrodynamic aspects of fish olfaction // J. R. Soc. Interface. V. 5. № 23. P. 575–593.
https://doi.org/10.1098/rsif.2007.1281

Denny M.W. 1993. Air and water: the biology and physics of life's media. Princeton: Princeton Univ. Press, 341p.

Dien T.D., Ha V.T., Dang M. et al. 2023. Phenotypic divergences in growth and reproduction underpin the invasion of suckermouth armored catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* (Loricariidae) into lotic and lentic habitats in Vietnam // Water. V. 15. № 20. Article 3616.
https://doi.org/10.3390/w15203616

Douglas R.H., Collin S.P., Corrigan J. 2002. The eyes of suckermouth armoured catfish (Loricariidae, subfamily *Hypostomus*): pupil response, lenticular longitudinal spherical aberration and retinal topogra-

phy // J. Exp. Biol. V. 205. № 22. P. 3425–3433.
https://doi.org/10.1242/jeb.205.22.3425

Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progress in sensory physiology. V. 6. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 39–104.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-70411-6_2

Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish larval physiology. Boca Raton: CRC Press. P. 331–394.
https://doi.org/10.1201/9780429061608-15

Døving K.B., Dubois-Dauphin M., Holley A., Jourdan F. 1977. Functional anatomy of the olfactory organ of fish and the ciliary mechanism of water transport // Acta Zool. V. 58. № 4. P. 245–255.
https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1977.tb00260.x

Eric G., Moodie E., Power M. 1982. The reproductive biology of an armored catfish, *Loricaria uracantha*, from Central America // Environ. Biol. Fish. V. 7. № 2. P. 143–148.
https://doi.org/10.1007/bf00001784

Ferraris C.J. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types // Zootaxa. V. 1418. № 1. 628 p.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.1418.1.1

Froese R., Froese R., Pauly D. (eds.). 2026. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 01/2026).

Gamarra S.P., Calegari B.B., Reis R.E. 2019. A new species of *Curculionichthys* (Siluriformes: Loricariidae) from the north edge of the Brazilian Shield, lower Amazon basin // Neotrop. Ichthyol. V. 17. № 2. Article e190001.
https://doi.org/10.1590/1982-0224-20190001

Gao S., Liu S., Yao J. et al. 2017. Genomic organization and evolution of olfactory receptors and trace amine-associated receptors in channel catfish, *Ictalurus punctatus* // BBA-Gen. Subjects. V. 1861. № 3. P. 644–651.
https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2016.10.017

Ghosh S.K. 2018a. Anatomical and histological studies on the olfactory organ of riverine catfish, *Eutropiichthys vacha* (Hamilton, 1822) // Asian J. Anim. Vet. Adv. V. 13. № 3. P. 245–252.
https://doi.org/10.3923/ajava.2018.245.252

Ghosh S.K. 2018b. Histological characterization of the olfactory organ in schilbid catfish, *Clupisoma garua* (Hamilton, 1822) // Int. J. Aquat. Biol. V. 6.

№ 5. P. 281–287.
https://doi.org/10.22034/ijab.v6i5.543

Ghosh S.K. 2019. Histology and surface morphology of the olfactory epithelium in the freshwater teleost *Clupisoma garua* (Hamilton, 1822) // Fish. Aquat. Life. V. 27. № 3. P. 122–129.
https://doi.org/10.2478/aopf-2019-0014

Ghosh S.K. 2020. The olfactory organ in the Gangetic catfish *Ailia coila* (Hamilton, 1822): structural and functional aspects // J. Fish. V. 8. № 2. P. 843–849.
https://doi.org/10.17017/j.fish.239

Ghosh S.K. 2021. The olfactory organ of schilbid catfish *Eutropiichthys vacha* (Hamilton, 1822): morphological and ultrastructural studies // J. Basic Appl. Zool. V. 82. № 1. Article 4.
https://doi.org/10.1186/s41936-020-00200-z

Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2012. Histological organization and microarchitecture of various cell lining olfactory epithelium of *Rita rita* (Hamilton, 1822) (Siluriformes: Bagridae) // Biol. Lett. 2012. V. 49. № 2. P. 89–96.
https://doi.org/10.2478/v10120-012-0005-4

Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2013. Architectural pattern of different cells lining the olfactory epithelium of long-whiskered catfish, *Sperata aor* (Hamilton) // Mesop. J. Mar. Sci. V. 28. № 1. P. 69–80.
https://doi.org/10.58629/mjms.v28i1.156

Goel H.R. 1978. Functional anatomy of the olfactory organ in the fresh water teleost, *Heteropneustes fossilis* (BL.) // Okajimas Folia Anat. Jpn. V. 55. № 5. P. 289–299.
https://doi.org/10.2535/ofaj1936.55.5_289

Gosline W.A. 1947. Contributions to the classification of the Loricariid catfishes // Arq. Mus. Nac. Rio de Janeiro. V. 41. P. 79–134.

Gusakov V.A., Stolbunov I.A., Dien T.D. 2018. Modern distribution of armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Central Vietnam // Inland Water Biol. V. 11. № 2. P. 179–183.
https://doi.org/10.1134/S1995082918020050

Hansen A., Rolén S.H., Anderson K. et al. 2003. Correlation between olfactory receptor cell type and function in the channel catfish // J. Neurosci. V. 23. № 28. P. 9328–9339.
https://doi.org/10.1523/jneurosci.23-28-09328.2003

Holl A. 1965. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische // Z. Morph. Ökol. Tiere. V. 54. № 6.

P. 707–782.
https://doi.org/10.1007/bf00429940

Jakubowski M. 1967. Cutaneous sense organs of fishes. Part VII. The structure of the system of lateral-line canal organs in the Percidae // Acta Biol. Cracov. Ser. Zool. V. 10. № 1. P. 69–81.

Jakubowski M. 1981. Ultrastructure (SEM, TEM) of the olfactory epithelium in the wels, *Silurus glanis* L. (Siluridae, Pisces) // Z. Mikrosk. Anat. Forsch. V. 95. № 3. P. 337–352.

Janssen J. 1997. Comparison of response distance to prey via the lateral line in the ruffe and yellow perch // J. Fish Biol. V. 51. № 5. P. 921–930.
https://doi.org/10.1006/jfbi.1997.0496

Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.

Kim H.T. 2024. Anatomy and histology of the olfactory organ of the javelin goby *Synechogobius hasta* (Gobiiformes, Gobiidae) // Appl. Microsc. V. 54. № 1. Article 12.
https://doi.org/10.1186/s42649-024-00105-z

Kim H.T., Park J.Y. 2018. Functional anatomy of the olfactory organ in the torrent catfish, *Liobagrus somjinensis* (Siluriformes, Amblycipitidae) // Korean J. Ichthyol. V. 30. № 1. P. 65–68.
https://doi.org/10.35399/ISK.30.1.8

Kim H.T., Park J.Y. 2020. Comparative morphology and morphometry of the olfactory organ in the five Korean torrent catfishes, genus *Liobagrus*, with a taxonomic view // Zool. Sci. V. 37. № 6. P. 575–579.
https://doi.org/10.2108/zs200046

Kim H.T., Park J.Y. 2021. Microscopic characteristics of the olfactory organ in the gluttonous goby *Chaenogobius gulosus* (Pisces, Gobiidae), compared to sympatric intertidal gobies // Korean J. Ichthyol. V. 33. № 1. P. 1–7.
https://doi.org/10.35399/ISK.33.1.1

Kuciel M., Żuwała K., Jakubowski M. 2011. A new type of fish olfactory organ structure in *Periophthalmus barbarus* (Oxudercinae) // Acta Zool. V. 92. № 3. P. 276–280.
https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2010.00459.x

Lechner W., Ladich F. 2008. Size matters: diversity in swimbladders and Weberian ossicles affects hearing in catfishes // J. Exp. Biol. V. 211. № 10. P. 1681–1689.
https://doi.org/10.1242/jeb.016436

Lujan N.K., Winemiller K.O., Armbruster J.W. 2012. Trophic diversity in the evolution and community assembly of loricariid catfishes // BMC Evol. Biol. V. 12. № 1. Article 124. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-124>

Martins F.O., Langeani F. 2011. *Microlepidogaster dimorpha*, a new species of Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) from the upper rio Paraná system // Neotrop. Ichthyol. V. 9. № 1. P. 79–86. <https://doi.org/10.1590/s1679-62252011000100005>

McAdams A.L.W., Smith M.E. 2023. The relationship between body size and stridulatory sound production in loricariid catfishes // J. Acoust. Soc. Am. V. 154. № 6. P. 3672–3683. <https://doi.org/10.1121/10.0022575>

Ngai J., Chess A., Dowling M.M., Axel R. 1993. Expression of odorant receptor genes in the catfish olfactory // Chem. Senses. V. 18. № 2. P. 209–216. <https://doi.org/10.1093/chemse/18.2.209>

Nico L.G., Fuller P.L. 1999. Spatial and temporal patterns of nonindigenous fish introductions in the United States // Fisheries. V. 24. № 1. P. 16–27. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1999\)024<0016:SA TPON>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1999)024<0016:SA TPON>2.0.CO;2)

Nico L.G., Jelks H.L., Tuten T. 2009. Non-native suckermouth armored catfishes in Florida: description of nest burrows and burrow colonies with assessment of shoreline conditions // Aquat. Nuisance Spec. Res. Prog. Bull. V. 9-1. 30 p.

Ojha P.P., Kapoor A.S. 1972. Functional anatomy of the nose in the teleost *Wallago attu* Bl. & Schn // Arch. Biol. (Liège). V. 83. № 1. P. 105–116.

Ono R.D. 1980. Fine structure and distribution of epidermal projections associated with taste buds on the oral papillae in some Loricariid catfishes (Siluroidei: Loricariidae) // J. Morphol. V. 164. № 2. P. 139–159. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051640204>

Polcarpo M., Bemis K.E., Tyler J.C. et al. 2021. Evolutionary dynamics of the OR gene repertoire in teleost fishes: evidence of an association with changes in olfactory epithelium shape // Mol. Biol. Evol. V. 38. № 9. P. 3742–3753. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab145>

Polcarpo M., Bemis K.E., Laurenti P. et al. 2022. Coevolution of the olfactory organ and its receptor repertoire in ray-finned fishes // BMC Biol. V. 20. № 1. Article 195. <https://doi.org/10.1186/s12915-022-01397-x>

Raick X., Koussa A., Zawadzki C.H. et al. 2022. Sounds and associated morphology of *Hypostomus* species from South-East Brazil // J. Zool. V. 317. № 2. P. 77–91. <https://doi.org/10.1111/jzo.12967>

Resink J.W., Voorthuis P.K., van den Hurk R. et al. 1989. Steroid glucuronides of the seminal vesicle as olfactory stimuli in African catfish, *Clarias gariepinus* // Aquaculture. V. 83. № 1–2. P. 153–166. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90068-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90068-9)

Rueda-Jasso R.A., Campos-Mendoza A., Arreguín-Sánchez F. et al. 2013. The biological and reproductive parameters of the invasive armored catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* from Adolfo López Mateos El Infiernillo Reservoir, Michoacán-Guerrero, Mexico // Rev. Mex. Biodiv. V. 84. № 1. P. 318–326. <https://doi.org/10.7550/rmb.26091>

Silva-Junior D.E., Zanata A.M. 2022. A new species of *Parotocinclus* (Loricariidae: Hypoptopomatinae) from the rio Pardo basin, Bahia State, Brazil, with comments on the sexually dimorphic traits of the nares and olfactory lamellae // J. Fish Biol. V. 101. № 6. P. 1582–1590. <https://doi.org/10.1111/jfb.15235>

Stacey N., Sorensen P.W. 2009. Hormonal pheromones in fish // Hormones, Brain, and Behavior. Pt. II. San Diego: Acad Press. P. 639–681. <https://doi.org/10.1016/b978-008088783-8.00018-8>

Stolbunov I.A., Dien T.D., Armbruster J.W. 2020. Suckermouth-armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) of Central and Southern Vietnam // Inland Water Biol. V. 13. № 4. P. 627–639. <https://doi.org/10.1134/S1995082920040100>

Stolbunov I.A., Dien T.D., Karabanov D.P. 2021. Taxonomic composition and distribution of alien suckermouth armored Catfish (Siluriformes: Loricariidae) in Southern Vietnam // Inland Water Biol. V. 14. № 3. P. 263–273. <https://doi.org/10.1134/S1995082921030123>

Theisen B., Zeiske E., Silver W.L. et al. 1991. Morphological and physiological studies on the olfactory organ of the striped eel catfish, *Plotosus lineatus* // Mar. Biol. V. 110. № 1. P. 127–135. <https://doi.org/10.1007/BF01313099>

Todd J.H. 1971. The chemical languages of fishes // Sci. Am. V. 224. № 5. P. 98–108. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0571-98>

Todd J.H., Atema J., Bardach J.E. 1967. Chemical communication in social behavior of a fish, the yellow bullhead (*Ictalurus natalis*) // Science.

V. 158. № 3801. P. 672–673. <https://doi.org/10.1126/science.158.3801.672>

Tytiuk O., Stepanyuk Y. 2018. New type of development of olfactory rosette of bushymouth catfish *Ancistrus dolichopterus* // Notes Curr. Biol. V. 4. № 377. P. 77–85. <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2018-377-77-85>

Van Tassell J.L., Joyeux J.-C., Macieira R.M., Tornabene L. 2015. Status of *Gobiosoma* (Teleostei: Gobiidae) from Brazil: description of a new species, redescription of *G. hemigymnum*, molecular phylogeny of the genus, and key to Atlantic species // Zootaxa. V. 4007. № 4. P. 451–480. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4007.4.1>

Wakida-Kusunoki A.T., Amador-del Ángel L.E. 2011. Aspectos biológicos del pleco invasor *Pterygoplichthys pardalis* (Teleostei: Loricariidae) en el río Palizada, Campeche, México // Rev. Mex. Biodiv. V. 82.

№ 3. P. 870–878. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.3.739>

Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // Chemoreception in fishes. N.Y.: Elsevier. P. 39–59.

Yamamoto M., Ueda K. 1978. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. VI. Siluriformes // Zool. Mag. V. 87. № 3. P. 254–261. <https://doi.org/10.34435/zm004754>

Zeiske E., Theisen B., Breucker H. 1992. Structure, development and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system // Fish chemoreception. Dordrecht: Springer. P. 13–39. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_2

Zeiske E., Theisen H., Breucker B. 1994. Olfactory organ of the hardhead sea catfish, *Arius felis* (L.): gross morphology and fine structure // Acta Zool. V. 75. № 2. P. 115–123. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1994.tb01116.x>

MORPHOLOGY OF THE OLFATORY ORGAN IN ARMORED CATFISHES *PTERYGOPLICHTHYS DISJUNCTIVUS* AND *P. PARDALIS* (LORICARIIDAE)

N. I. Pashchenko^{1,*}, I. A. Stolbunov^{2,4}, T. D. Dien³, L. T. K. Oanh³,
and A. O. Kasumyan^{1,4}

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskiy District, Yaroslavl Oblast, Russia

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

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: visitgrusha@gmail.com

The structure of the olfactory organ in the armored catfishes *Pterygoplichthys disjunctivus* and *P. pardalis*, caught in the water bodies of various types of Vietnam, has been studied. The anterior (inlet) nostril in both species, as well as in many catfish, is represented by a short and narrow tube. It is separated from the posterior (outlet) nostril by a nasal bridge with a nasal crest, which located behind the anterior nostril tube opening and rising above it. In *P. disjunctivus*, the posterior part of the anterior nostril opening merges flush with the surface of the crest wall, but in the large individuals of *P. pardalis*, its scalloped edge stands out in relief on it. There are no valves in both nostrils. The olfactory rosette is of the arrow-shaped type (type G); in *P. pardalis*, it is more pigmented comparing to *P. disjunctivus*. As the fish grows, the number of lamellae in the rosette increases; their maximum number reaches 37 in *P. disjunctivus* and 38 in *P. pardalis*. New lamellae appear in the rostral part of the rosette; more caudal they are located in it, the larger they are and the larger their distal tongue-shaped outgrowths are. Secondary folding is absent. Accessory ventilation sacs are absent, too. No differences have been found in the morphology of the olfactory organ between females and males or among individuals belonging to different geographical groups. The olfactory organ in *Pterygoplichthys* has a structure common to many Siluriformes; however, it differs from some of them in morphological structures, primarily in the number of olfactory lamellae.

Keywords: armored catfish *Pterygoplichthys*, olfactory organ, nostrils, olfactory lamellae, invasive species, Vietnam.

УДК 597.551.2:577.175.82.575.21

ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ РАННЕЙ МОЛОДИ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (LEUCISCIDAE) ОЗЕРА ГЛУБОКОЕ, МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ

© 2026 г. Д. С. Павлов¹, В. В. Костин¹ *, А. Г. Буш¹¹Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.01.2026 г.
После доработки 26.02.2026 г.
Принята к публикации 27.02.2026 г.

Представлены результаты исследования содержания моноаминов (дофамина, серотонина, норадреналина) и ряда их метаболитов в теле личинок плотвы *Rutilus rutilus* из побережья оз. Глубокое. Впервые у ранних личинок в водоёме с замедленным водообменом выявлена биохимическая дифференциация на две группы — с высоким и низким содержанием моноаминов и их метаболитов. Выявленные различия позволяют предположить активное перемещение личинок с высоким содержанием гормонов из резидентного биотопа (прибрежье) в миграционный (пелагиаль).

Ключевые слова: рыбы, *Rutilus rutilus*, моноамины, дофамин, серотонин, норадреналин, перемещения личинок, миграционный полиморфизм, водоём с замедленным водообменом.

DOI: 10.7868/S3034514626050045

Молодь многих видов рыб обладает разнообразным арсеналом адаптивного поведения, позволяющим им успешно существовать в структурированной среде с неоднородным размещением ресурсов (Elliot, 1990; Михеев, 2006). Эффективное использование ресурсов может осуществляться на основе адаптаций, в том числе таких, как модификации миграционного поведения, способствующие поиску благоприятных биотопов (Pavlov et al., 2001; Павлов, Савваитова, 2008; Dodson et al., 2013). В результате возникает фенотипическая дифференциация, проявляющаяся в формировании в рамках одного поколения группировок, различающихся по морфологическим, физиолого-биохимическим и поведенческим признакам. Среди последних основную роль играет разделение поколения или популяции на фенотипические группы с разным участием в миграции — миграционный полиморфизм.

Наиболее полно этот полиморфизм изучен при исследовании механизмов покатной миграции

молоди лососёвых (Jonsson, 1985; Björnsson et al., 1989, 2011; McCormick, 2001; Ebbesson et al., 2003; Klemetsen et al., 2003; Cucherousset et al., 2005; Павлов и др., 2010a, 2011; Dolomatov et al., 2013; Choi et al., 2016; Махров и др., 2018).

В формировании фенотипических группировок важную роль играют как внутренние, так и внешние факторы. Среди первых следует выделить нейрогуморальные регуляторные механизмы, среди вторых — физико-химическую и биотопическую гетерогенность среды (Southwood, 1988; Михеев, 2006; Павлов и др., 2019). Исследования этих факторов касаются преимущественно мальковых и более поздних периодов онтогенеза рыб. В то же время важным этапом их жизненного цикла является первичное расселение — миграция ранней молоди с мест нереста производителей. О дифференциации физиолого-биохимической (разный статус — гормональный, липидный и другие) и поведенческой (миграционный полиморфизм) в этот период есть только единичные

публикации о ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus*, окуня *Perca fluviatilis*, кижуча *Oncorhynchus kisutch*, микижи *Parasalmo mykiss* и атлантического лосося *Salmo salar* (Павлов и др., 2001, 2007, 2010a, 2010b, 2023; Pavlov et al., 2001; Нечаев и др., 2006). Данных о наличии аналогичной дифференциации у личинок других видов пресноводных рыб в литературе мы не обнаружили.

подавляющее большинство исследований первичного расселения молоди рыб проводили в реках. Однако в водоёмах с замедленным водообменом (озёрах и водохранилищах) наблюдаются существенно иные условия миграции молоди, в том числе и миграции на ранних этапах развития при первичном расселении. Наибольшим отличием является отсутствие постоянного однонаправленного течения, что существенно затрудняет переходы молоди между резидентным (прибрежье) и миграционным (пелагиаль) биотопами (Павлов и др., 2019, 2020; Pavlov et al., 2021, 2022). В литературе данные о наличии сопутствующей первичному расселению физиолого-биохимической дифференциации у личинок рыб из озёр и водохранилищ мы не нашли, поэтому исследования такой дифференциации актуальны.

Наиболее полные материалы о поведении, морфологических и физиолого-биохимических особенностях есть о плотве из речных условий, для корректного сравнения её и выбрали как объект исследования в озере. Ранее у речной плотвы были обнаружены группировки молоди, различающиеся по миграционному поведению в период первичного расселения (мигранты и резиденты) (Нечаев и др., 1994, 2000; Pavlov et al., 1997, 2001; Павлов и др., 1998, 2001, 2007). У мигрантов и резидентов плотвы из 11 исследованных гормонов и метаболитов наиболее наглядны были различия по содержанию моноаминов. Их концентрация была выше у мигрантов, чем у резидентов. Моноамины — важнейший компонент нервной и эндокринной систем организма, регулирующий его развитие, поведение и взаимодействие с окружающей средой (Сахаров, 1990; Воронежская и др., 2021; Нельсон, Кокс, 2022). Следовательно, они могут служить естественными метками принадлежности к фенотипическим группам мигрантов и резидентов, поэтому мы их выбрали для выявления фенотипических группировок плотвы в озере.

В реке ночью у мигрантов и резидентов было отмечено пространственное разобщение — мигранты пребывали в русловом потоке (миграционный биотоп) и их сносило течением, а резиденты

располагались вблизи берега и сохраняли место обитания. Днём и мигранты, и резиденты обитали в прибрежье (резидентном биотопе). В результате покидания мигрантами прибрежья реки концентрация моноаминов у личинок в прибрежье оказывалась ниже в ночной выборке, чем в дневной (Павлов и др., 2007). Поэтому мы провели отбор проб личинок плотвы на этапе развития C₁ (по: Макеева и др., 2011) в прибрежье озера и днём, и ночью.

Цель работы — выявить наличие фенотипических группировок по содержанию моноаминов у предличинок и личинок плотвы из водоёма с замедленным водообменом на примере оз. Глубокое.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собрали на оз. Глубокое (Рузский городской округ, Московская область, Россия) в мае 2023 г. Размеры озера 1.2 × 0.8 км, площадь 0.56 км², длина береговой линии ~3.5 км, средняя глубина 9.3 м, наибольшая глубина 32 м, водосборная площадь 25.9 км², из озера вытекает р. Малая Истра (Ресурсы поверхностных вод ..., 1966; Глубокое ..., 2026¹; Государственный водный реестр, 2026). Исток и русло вытекающей реки на протяжении 1 км заболочены.

Предличинок рыб отловили днём 05.05.2023 г. мокрым сачком при освещённости >30000 лк под выступающими корнями береговой растительности. Личинок выловили тем же сачком 16.05.2023 г. днём и следующей ночью (при освещённости <0.1 лк) в прибрежье озера — в окнах растительности при глубине воды ≤ 120 см и на расстоянии от уреза воды ≤ 5 м. После отлова предличинок и личинок умерщвляли переменным электротоком от сети 220 В, идентифицировали до вида, измеряли, выбирали особей плотвы, раскладывали их по одной в пробирку типа Эппендорф и замораживали при –20°C.

Предличинки плотвы на этапе развития В (по: Коблицкая, 1981) имели частично рассосавшийся желточный мешок и зачаток плавательного пузыря (рис. 1а.). Личинки на этапе C₁ (рис. 1б) имели заполненный воздухом плавательный пузырь, сгущения мезенхимы в плавниковой складке на месте закладок непарных плавников, желточный мешок отсутствовал. Предличинки были длиной (от начала рыла до конца хорды) в

¹ Глубокое (озеро, Московская область). 2026. (<https://verum.icu/w/index.php?curid=699550>. Version 01/2026).



Рис. 1. Ранняя молодь плотвы *Rutilus rutilus*: а — предличинка, этап В (по: Коблицкая, 1981); б — ранняя личинка, этап С₁ (по: Макеева и др., 2011).

среднем (± ошибка среднего значения) 6.2 мм ± ± 0.04 мм, личинки — 7.1 мм ± 0.05 мм.

Для исследования выбрали вещества, для которых ранее была показана связь с миграционным полиморфизмом у личинок плотвы (Павлов и др., 2007): дофамин, норадреналин, серотонин и их метаболит — гомованилиновая кислота (ГВК). Кроме того, исследовали содержание других метаболитов указанных гормонов в теле рыб — 3,4 диоксифенилуксусной кислоты (ДОФУК), 3-метокситирамина (3-МТ), и 5-оксииндолуксусной кислоты (5-ОИУК). Определение содержания всех этих веществ в организме проводили индивидуально у каждой предличинки или личинки.

Биохимические исследования проведены в НИИ фармакологии имени В.В. Закусова при участии сотрудника этого института В.С. Кудрина. Для взвешивания рыб использовали весы ОНАУS Adventurer AX124 (“ОНАУS Corporation”, США) с точностью 0.1 мг. Пробы гомогенизировали в 0.5 мл 0.1%-ной НСlО₄ с добавлением 250 пикомоль/мл дигидроксibenзиламина в качестве внутреннего стандарта. Пробы 10 мин центрифугировали при 12 000 g на рефрижераторной центрифуге Eppendorf Centrifuge 5415R (“Eppendorf”, Германия). Надосадочную жидкость в количестве 20 мкл наносили на аналитическую колонку методом прямой инъекции. Дофамин, норадреналин, серотонин, ДОФУК, 3-МТ, ГВК и 5-ОИУК разделяли на обращённо-фазной колонке ReproSil-Pur, ODS-3, 4 × 100 мм (“Dr. Ma-jsch GMBH”, Германия), размер частиц 3 мкм с использованием в качестве подвижной фазы цитратно-фосфатного буфера рН 3.85, содержащего 0.03 М Na₂PO₄ × 2Н₂О, 0.025 М безводной лимонной кислоты, 0.6 мМ октансульфоната натрия, 0.02 мМ этилендиаминтетрауксусной кислоты и 8% ацетонитрила. Определение моноаминов и их метаболитов осуществляли на стеклоуглеродном электроде при потенциале + 0.85 В против Ag/AgCl электрода сравнения. Скорость потока подвижной фазы составляла 1.0 мл/мин (на изо-

кратическом хроматографе с использованием насоса РМ-80 и электрохимического детектора LC-4В (“BASi”, США)).

Исследование образцов проводили с применением аппаратно-программного комплекса МультиХром 1.5 (“АМПЕРСЕНД”, Россия). Все реактивы были высокой степени чистоты — особо чистые (ос.ч.), химически чистые (х.ч.) или чистые для анализа (ч.д.а.). Для калибровки хроматографа использовали смеси рабочих стандартов определяемых веществ в концентрации 500 пикомоль/мл. Величины концентрации моноаминов в опытных образцах рассчитывали методом “внутреннего стандарта”, исходя из отношений площади пиков в стандартной смеси и в образце.

Статистический анализ проводили с использованием пакета программ STATISTICA 10.0 (“Stat-Soft, Inc.”, США). Сравнение средних значений выборок проводили методом Манна—Уитни. Выборки значений содержания каждого вещества в теле рыб с использованием критериев Колмогорова—Смирнова проверяли на отличия эмпирического частотного распределения от теоретических — унимодального (нормального) и бимодального. Далее проверяли наличие бимодальности в выборках с распределением, отличающимся от нормального. Для расчёта бимодального распределения выборку разбивали на две группы по методу наименьших квадратов (Печеровый, 2005; Borovkov, Savyolova, 2007). Для этих групп определяли параметры нормального распределения. Бимодальное распределение рассчитывали как сумму полученных двух нормальных распределений. Сравнение теоретических частот унимодального и бимодального распределений проводили по функциям правдоподобия распределения частот с использованием критерия χ² (Гурский, 1971). Таким образом вывод о наличии двух групп делали только при выполнении всех трёх условий: 1) фактическое распределение отличалось от нормального; 2) оно не отличалось от бимодального; 3) нормальное и бимодальное распределения различались.

Таблица 1. Группировки предличинок плотвы *Rutilus rutilus* (этап В) по содержанию исследованных веществ

Вещество	Значимость различий	Число групп	Содержание вещества, нмоль/г ткани (число рыб, экз.)		
			Вся выборка	Группа 1	Группа 2
Дофамин	н/—/—	1	0.57 ± 0.06 (43)	Нет	Нет
Норадреналин	н/—/—	1	0.43 ± 0.05 (41)	Нет	Нет
Серотонин	н/—/—	1	0.11 ± 0.01 (40)	Нет	Нет
ДОФУК	н/—/—	1	1.16 ± 0.11 (43)	Нет	Нет
3-МТ	**/н/**	2	0.36 ± 0.05 (41)	0.25 ± 0.03 (34)	0.92 ± 0.06 (7)
ГВК	**/н/***	2	0.79 ± 0.09 (45)	0.45 ± 0.04 (32)	1.61 ± 0.11 (13)
5-ОИУК	*/н/**	2	0.43 ± 0.04 (41)	0.27 ± 0.02 (28)	0.77 ± 0.05 (13)

Примечание. Здесь и в табл. 2: приведены средние значения содержания веществ и их ошибки; ДОФУК — 3,4 диоксифенилуксусная кислота, 3-МТ — 3-метокситирамин (3-метокси-4-гидроксифениламин), ГВК — гомованилиновая кислота, 5-ОИУК — 5-оксииндолуксусная кислота; различия индивидуальных распределений (фактическое и нормальное/фактическое и бимодальное/нормальное и бимодальное) значимы при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; “н” — различия не значимы (*p* > 0.05); “—” — сравнение не проводили, так как число групп уже определено.

Таблица 2. Группировки ранних личинок плотвы *Rutilus rutilus* (этап С₁) по содержанию исследованных веществ

Период отлова	Вещество	Значимость различий	Число групп	Содержание вещества, нмоль/г ткани (число рыб, экз.)	
				Группа 1	Группа 2
День	Дофамин	*/н/**	2	2.30 ± 0.24 (32)	8.97 ± 0.64 (16)
	Норадреналин	*/н/**	2	2.37 ± 0.26 (38)	7.99 ± 0.27 (7)
	Серотонин	**/н/***	2	0.32 ± 0.05 (35)	2.35 ± 0.21 (13)
	ДОФУК	**/н/***	2	2.45 ± 0.42 (42)	18.67 ± 1.45 (7)
	3-МТ	**/н/***	2	1.62 ± 0.25 (42)	8.09 ± 0.65 (7)
	ГВК	**/н/***	2	1.78 ± 0.18 (41)	6.07 ± 0.29 (4)
	5-ОИУК	**/н/***	2	1.52 ± 0.15 (34)	5.45 ± 0.33 (9)
	Дофамин	**/н/***	2	0.38 ± 0.04 (29)	1.91 ± 0.25 (17)
Ночь	Норадреналин	*/н/**	2	0.58 ± 0.07 (29)	2.59 ± 0.30 (16)
	Серотонин	**/н/***	2	1.10 ± 0.15 (29)	7.33 ± 0.97 (12)
	ДОФУК	**/н/***	2	1.04 ± 0.14 (29)	5.71 ± 0.59 (19)
	3-МТ	***/***/—	1	1.37 ± 0.46 (48)	
	ГВК	**/н/*	2	2.40 ± 0.22 (25)	8.27 ± 0.90 (8)
	5-ОИУК	**/н/***	2	1.09 ± 0.12 (29)	5.62 ± 0.59 (16)
	Дофамин	*/н/**	2	0.38 ± 0.04 (29)	1.91 ± 0.25 (17)

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предличинки (этап В)

Дифференциацию у предличинок обнаружили только по метаболитам дофамина (3-МТ, ГВК) и серотонина (5-ОИУК) (табл. 1). По самим гормонам (дофамин, норадреналин, серотонин) и

метаболиту дофамина ДОФУК дифференциация не обнаружена — выявили только одну группу.

Ранние личинки (этап С₁)

В дневной и ночной выборках (табл. 2) разделение личинок на две группы обнаружили по

всем исследованным веществам за исключением 3-МТ у особей, выловленных ночью.

Пример частотного распределения индивидуальных значений содержания дофамина в теле личинок приведён на рис. 2. На нём отчётливо видно отсутствие личинок с повышенным содержанием дофамина (≥ 5 нмоль/г ткани) в выборке из ночных уловов в прибрежье озера.

Для проверки значимости различий не только по дофамину, но и по другим гормонам и их метаболитам сравнили средние значения содержания

исследованных веществ в теле личинок плотвы из дневных и ночных уловов (рис. 3).

Содержание дофамина, норадреналина и 3-МТ в теле личинок было выше днём, чем ночью, а серотонина, наоборот, выше ночью, чем днём. Эти различия статистически значимы при $p < 0.001$ (критерий Манна–Уитни), по остальным метаболитам различия не достоверны.

Для выявления возрастной динамики содержания гормонов сравнили средние значения содержания исследованных веществ у предличи-

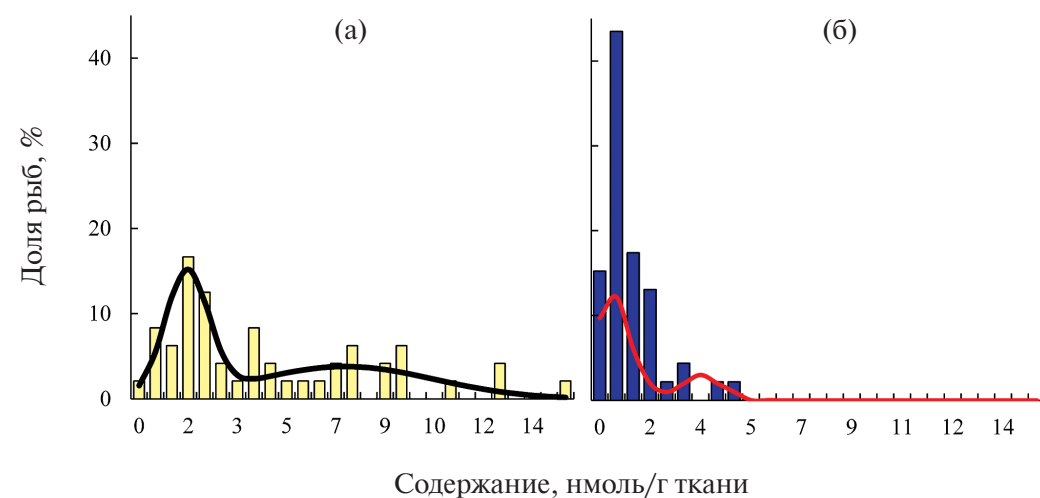


Рис. 2. Распределение частот индивидуальных значений содержания дофамина в теле ранних личинок плотвы *Rutilus rutilus* (этап C_1) из прибрежья оз. Глубокое: а — днём, б — ночью; (■), (■) — эмпирические частоты; (—), (—) — рассчитанные теоретические частоты бимодального распределения.

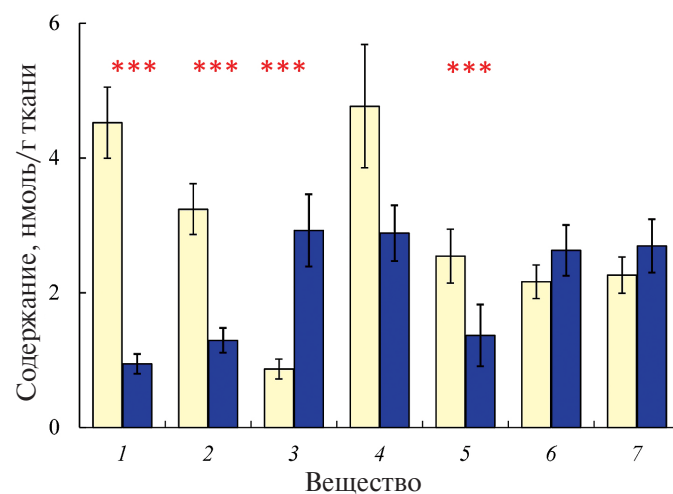


Рис. 3. Среднее содержание моноаминов и их метаболитов в теле ранних личинок плотвы *Rutilus rutilus* (этап C_1) из прибрежья оз. Глубокое: 1 — дофамин, 2 — норадреналин, 3 — серотонин, 4 — 3,4 диоксифенилуксусная кислота, 5 — 3-метокситирамин(3-метокси-4-гидроксифенетиламин), 6 — гомованилиновая кислота, 7 — 5-оксииндолуксусная кислота; (■), (■) — соответственно дневная и ночная выборки; (I) — ошибка среднего значения; (***) — различия значимы по критерию Манна–Уитни при $p < 0.001$.

нок на этапе В (табл. 1) и аналогичные значения у личинок на этапе C_1 (рис. 3). Статистический анализ по критерию Манна–Уитни показал, что различия значимы ($p < 0.001$) при сравнении предличинок из дневной выборки с личинками как из дневной, так и из ночной выборок. То есть содержание каждого из исследованных веществ в теле плотвы увеличилось от этапа В к этапу C_1 .

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные признаки дифференциации по моноаминам у предличинок плотвы (этап В) оказались выражены только для части метаболитов. Возможно, это связано с низким, по сравнению с личинками (этап C_1), содержанием гормонов у предличинок в целом, а также с особенностями питания рыб — смешанным на этапе В и полностью внешним на этапе C_1 (Крыжановский, 1949; Ланге, 1962; Васнецов, 1953). Этот вопрос требует дальнейших исследований.

Биохимическая дифференциация концентраций моноаминов и кортикостероидов была ранее выявлена у ранних личинок плотвы (этапы C_1 , C_2 , D_1) из реки (Павлов и др., 2007). Эта дифференциация связана с миграционным полиморфизмом — разделением поколения на две фенотипические группировки. Концентрация дофамина, норадреналина, ГВК и серотонина у мигрантов была выше, чем у резидентов. У личинок плотвы из прибрежья озера выявлена дифференциация на две группы — с высоким и низким уровнем гормонов. Эта дифференциация сходна с аналогичной у плотвы в реке. То есть можно утверждать, что у озёрной плотвы наблюдаются биохимические признаки миграционного полиморфизма, как и у личинок этого вида из реки.

Обязательным признаком миграционного полиморфизма является разное миграционное поведение мигрантов и резидентов. В реке днём и мигранты, и резиденты пребывают в резидентном биотопе (прибрежье) (Павлов и др., 2007). Вечером мигранты за счёт специфических поведенческих реакций (Pavlov et al., 1997; Павлов и др., 2007) перемещаются из резидентного биотопа в миграционный (русловой поток), а резиденты проявляют указанные реакции противоположной направленности и отдаляются от границы руслового потока ближе к берегу. В утренние сумерки мигранты возвращаются в прибрежье, а резиденты смещаются на границу с русловым потоком для питания (Павлов и др., 2007). Исследования распределения личинок плотвы в водо-

ёмах с замедленным водообменом показали, что в водохранилищах и озёрах первичное расселение личинок плотвы и ряда других фитофильных рыб осуществляется в результате их переноса в пелагиали ветровыми и стоковыми течениями по акватории водоёма (Конобеева, Поддубный, 1982; Конобеева, 1983; Горин, 1985; Павлов и др., 2019, 2020), то есть в озёрах и водохранилищах пелагиаль является миграционным биотопом для личинок плотвы, а прибрежье — резидентным. При этом переходы между этими биотопами тоже есть, но они затруднены — утром часть рыб не может вернуться из пелагиали в прибрежье и вынуждена круглые сутки пребывать в миграционном биотопе (Павлов и др., 2020; Pavlov et al., 2021), где и продолжается её расселение.

В дневных выборках личинок плотвы из резидентного биотопа оз. Глубокое содержание гормонов было выше, чем в ночных (рис. 2, 3). Учитывая, что в реке концентрация моноаминов и у мигрантов, и у резидентов стабильна в течение минимум 48 ч (Павлов и др., 2007), суточные изменения средней концентрации этих гормонов у личинок в резидентном биотопе указывают на перемещения мигрантов в миграционный биотоп и обратно. Это даёт основания предполагать, что и в озере изменение среднего содержания гормонов у личинок из прибрежья от дня к ночи связано с покиданием резидентного биотопа рыбами с высоким уровнем гормонов. В отличие от реки, в озере, как и в водохранилище, не все личинки могут вернуться утром из пелагиали в прибрежье. Возможно, поэтому днём и в прибрежье озера мала численность личинок с высоким гормональным статусом. Однако нельзя исключить и другие причины изменения среднего содержания гормонов у личинок в резидентном биотопе, например, суточную динамику гормонов у молоди рыб (Ганжа, Павлов, 2019).

В целом различия в гормональном статусе личинок (C_1) из дневной и ночной выборок можно интерпретировать как косвенные признаки вечернего перемещения личинок с высоким содержанием гормонов из прибрежья (резидентный биотоп) в пелагиаль (миграционный биотоп).

Миграционный полиморфизм при первичном расселении наблюдается короткое время — уже у поздних личинок (этапы D_2 , Е) резко снижается интенсивность поклатной миграции (прекращается первичное расселение) и исчезает разделение молоди на мигрантов и резидентов как по биохимическим, так и по поведенческим признакам (Павлов и др., 2007). То есть дифференциация

при первичном расселении рыб является первой в ряду последующих дифференциаций (на планктоноядную и бентосоядную, жилую и проходную формы и другие варианты). Как уже неоднократно было отмечено в литературе (Бигон и др., 1989; Jonsson, Jonsson, 1993; Павлов и др., 2007; Павлов, Савваитова, 2008; Chapman et al., 2012; Dodson et al., 2013), разделение поколения на группировки с противоположными стратегиями расселения на ранних этапах онтогенеза носит адаптивный характер. Преимущество существования таких стратегий — это расширение области обитания поколения, что снижает плотность личинок и конкуренцию за ресурсы, а также уменьшает воздействие на потомство локальных экстремальных изменений внешних условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании плотвы из побережья озера впервые в водоёме с замедленным водообменом обнаружена дифференциация ранних личинок на две группы — с высоким и низким гормональным статусом по содержанию моноаминов. Различия в гормональном статусе личинок (этап С₁) из дневной и ночной выборки можно рассматривать как косвенные признаки суточного перемещения особей из группы с высоким гормональным статусом между резидентным (прибрежье) и миграционным (пелагиаль) биотопами. Это позволяет выдвинуть гипотезу о связи гормональной дифференциации у личинок плотвы в озере с миграционным полиморфизмом в период первичного расселения молоди. Такая гипотеза должна быть проверена в будущих исследованиях поведенческих признаков полиморфизма у личинок — суточной динамики пространственного перераспределения личинок между миграционным (пелагиаль) и резидентным (прибрежье) биотопами озера. Результаты исследования позволят уточнить роль ранней молоди рыб в функционировании экосистемы озера. Кроме того, такие знания о пространственном перераспределении личинок необходимы для корректной разработки и применения мер по их защите от попадания в водозаборы разного назначения, включая нужды ГЭС.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.О. Касумяну (МГУ) и В.Н. Михееву (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по тексту рукописи, а также А.И. Бородачу, Н.М. Коровчинскому и А.Н. Решетникову (ИПЭЭ РАН) за помощь в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор проб выполнен при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П (<https://rscf.ru/project/19-14-00015/>). Обработка проб, анализ полученных данных, написание статьи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Протоколы с использованием животных одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (идентификатор одобрения № 91 от 22.04.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку один из авторов статьи является членом редакционной коллегии журнала, в её отношении было применено двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило влияние указанного автора на процесс рецензирования. Кроме того, решении о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 546 с.
- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 207–217.
- Воронежская Е.Е., Мельникова В.И., Ивашкин Е.Г. 2021. Моноамины как адаптивные регуляторы развития: феномен и механизмы действия // Журн. высш. нерв. деятельности. Т. 71. № 3. С. 295–305. <https://doi.org/10.31857/S0044467721030126>
- Ганжа Е.В., Павлов Е.Д. 2019. Суточная динамика тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови молоди радужной форели // Биология внутр. вод. № 3. С. 80–83. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040065>

Горин А.Н. 1985. Распределение ранней молоди рыб в Воткинском водохранилище // Покатная миграция рыб. М.: Изд-во ИЭМЭЖ АН СССР. С. 155–171.

Государственный водный реестр РФ. 2026. (<https://goo.su/L3kYL>. Version 01/2026).

Гурский Е.И. 1971. Теория вероятностей с элементами математической статистики. М.: Высш. шк., 328 с.

Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 208 с.

Конобеева В.К. 1983. Влияние течений на распределение молоди рыб в водохранилищах // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 1. С. 108–114.

Конобеева В.К., Поддубный А.Г. 1982. К прогнозированию распределения ранней молоди рыб в водоеме // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 619–625.

Крыжановский С.Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 1. С. 5–332.

Ланге Н.О. 1962. Развитие кишечника плотвы *Rutilus rutilus* (L.) // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 2. С. 336–349.

Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 383 с.

Махров А.А., Артамонова В.С., Мурза И.Г. и др. 2018. Экологические формы черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) реки Мзымты как проявление пластичности онтогенеза // Онтогенез. Т. 49. № 2. С. 133–144. <https://doi.org/10.7868/S0475145018020064>

Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.

Нельсон Д., Кокс М. 2022. Основы биохимии Ленинджера. Т. 2. Биоэнергетика и метаболизм. М.: Лаборатория знаний, 646 с.

Нечаев И.В., Легкий Б.П., Попова И.К. 1994. Динамика катехоламинов и поведение в раннем онтогенезе личинок *Rutilus rutilus* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 30. № 1. С. 96–100.

Нечаев И.В., Павлов Д.С., Глухова Е.В. 2000. Эффект взаимодействия эмбрионов плотвы (*Rutilus rutilus*) в кладке и постэмбриональные последствия этих взаимодействий // Докл. РАН. Т. 374. № 6. С. 839–842.

Нечаев И.В., Дихнич А.В., Костин В.В., Романенко В.О. 2006. Динамика кортизола и развитие

глюкокортикоидной функции в раннем онтогенезе атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 398–411.

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

Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лупандин А.И. и др. 1998. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 257–266.

Павлов Д.С., Золотарева Н.Н., Лупандин А.И., Костин В.В. 2001. Физиолого-биохимический статус молоди плотвы (*Rutilus rutilus* L.) из двух фенотипических группировок // Докл. РАН. Т. 381. № 5. С. 713–717.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010а. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (Северо-Западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.

Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010б. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 548–553.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2011. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (Северо-Западная Камчатка). Сообщение 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 27–73.

Павлов Д.С., Михеев В.Н., Костин В.В. 2019. Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Роль экологических барьеров // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 2. С. 204–215. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020188>

Павлов Д.С., Михеев В.Н., Костин В.В. 2020. Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Эффекты экологических фильтров (обзор) // Биология внутр. вод. № 2. С. 145–155. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020126>

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

Печеровый А.В. 2005. К вопросу определения площадей неразделенных пиков в автоматизированных системах обработки хроматограмм // Исследовано в России. Т. 8. С. 366–373.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1966. Т. 10. Верхне-Волжский район. Л.: Гидрометеиздат, 528 с.

Сахаров Д.А. 1990. Множественность нейротрансмиттеров: функциональное значение // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 26. № 5. С. 733–740.

Björnsson B.Th., Thorarensen H., Hirano T. et al. 1989. Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation // Aquaculture. V. 82. № 1–4. P. 77–91. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90397-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90397-9)

Björnsson B.Th., Stefansson S.O., McCormick S.D. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. № 2. P. 290–298. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.003>

Borovkov M., Savyolova T. 2007. The computational approaches to calculate normal distributions on the rotation group // J. Appl. Cryst. V. 40. Pt. 3. P. 449–455. <https://doi.org/10.1107/S0021889807005626>

Chapman B.B., Hulthén K., Brodersen J. et al. 2012. Partial migration in fishes: causes and consequences // J. Fish Biol. V. 81. № 2. P. 456–478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03342.x>

Choi Y.J., Kim N.N., Choi Y.-U., Choi C.Y. 2016. Changes of physiological rhythms of N-methyl-D-aspartate receptors in the chum salmon *Oncorhynchus keta*: effect of seawater acclimation during the parr-smolt transformation // Biol. Rhythm Res. V. 47. № 1. P. 77–91. <https://doi.org/10.1080/09291016.2015.1084155>

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

Dodson J.J., Aubin-Horth N., Thériault V., Páez D.J. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes // Biol. Rev. V. 88. № 3. P. 602–625. <https://doi.org/10.1111/brv.12019>

Dolomatov S.I., Kubyshkin A.V., Kutia S.A., Zulkow W. 2013. Role of thyroid hormones in fishes // J. Health Sci. V. 3. № 9. P. 279–296.

Ebbesson L.O.E., Ekström P., Ebbesson S.O.E. et al. 2003. Neural circuits and their structural and chemical reorganization in the light–brain–pituitary axis during parr–smolt transformation in salmon // Aquaculture. V. 222. № 1–4. P. 59–70. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00102-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00102-9)

Elliot J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour // J. Anim. Ecol. V. 59. № 3. P. 803–818. <https://doi.org/10.2307/5015>

Jonsson B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway // Trans. Am. Fish. Soc. V. 114. № 2. P. 182–194. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1985\)114<182:LHPOFR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)114<182:LHPOFR>2.0.CO;2)

Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 3. № 4. P. 348–365. <https://doi.org/10.1007/BF00043384>

Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshw. Fish. V. 12. № 1. P. 1–59. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>

McCormick S.D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // Am. Zool. V. 41. № 4. P. 781–794. <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>

Pavlov D.S., Kostin V.V., Lupandin A.L. 1997. Development of downstream migration in roach larvae (*Rutilus rutilus* L.): the role of locomotor activity // Russ. J. Aquatic Ecol. V. 7. № 1. P. 75–82.

Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V. et al. 2001. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // J. Ichthyol. V. 41. Suppl. 2. P. S133–S179.

Pavlov D.S., Kostin V.V., Mikheev V.N. 2021. Migrations of young fish in anthropogenically transformed rivers: responses of cyprinids and percids to ecological filters and barriers // Water. V. 13. № 9. Article 1291. <https://doi.org/10.3390/w13091291>

Pavlov D.S., Kostin V.V., Mikheev V.N. 2022. Selective removal of fish from reservoirs and lakes: interaction of hydraulic and ecological factors // Water. V. 14. № 10. Article 1615. <https://doi.org/10.3390/w14101615>

Southwood T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets // Oikos. V. 52. № 1. P. 3–18. <https://doi.org/10.2307/3565974>

PHENOTYPIC GROUPS OF COMMON ROACH *RUTILUS RUTILUS* (LEUCISCIDAE) LARVAE IN LAKE GLUBOKOE, MOSCOW OBLAST, RUSSIA

D. S. Pavlov¹, V. V. Kostin^{1, *}, and A. G. Bush¹

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

*E-mail: povedenie@yandex.ru

The level of monoamines (dopamine, serotonin, norepinephrine) and that of a number of their metabolites were studied in common roach *Rutilus rutilus* larvae from the coastal area of Lake Glubokoe. For the first time, early larvae, inhabiting lentic water, had significantly different biochemical parameters, allowing attributing the fish to the two groups, characterized by high and low levels of monoamines and their metabolites, respectively. These differences suggest active migration of larvae with high hormone levels from their resident (coastal) biotope to migratory (pelagic) habitat.

Keywords: fish, *Rutilus rutilus*, monoamines, dopamine, serotonin, norepinephrine, larval movements, migratory polymorphism, lentic reservoir.

УДК 597.556.31.575.832

РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПОЛУЧЕШУЙНЫХ БЫЧКОВ (*HEMILEPIDOTUS*: COTTIDAE) ПО ГЕНЕТИЧЕСКИМ ДАННЫМ

© 2026 г. О. А. Радченко^{1,*}, И. Н. Морева^{1,2}, А. В. Петровская¹

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

²Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН,
Владивосток, Россия

*E-mail: mradchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 09.02.2026 г.
После доработки 23.02.2026 г.
Принята к публикации 24.02.2026 г.

Представлены результаты исследования дифференциации и родственных связей морских рыб рода *Hemilepidotus* с использованием данных о митохондриальной ДНК и кариотипах. Показано монофилетическое происхождение рода, близкое родство *H. gilberti*, *H. papilio*, *H. jordani* и обособленное положение *H. spinosus*. Опровергнута точка зрения о валидности рода *Melletes* и вида *M. papilio*, подтверждена валидность *H. papilio*.

Ключевые слова: *Hemilepidotus*, митохондриальная ДНК, кариотип, генетическая дивергенция, молекулярная филогения.

DOI: 10.7868/S3034514626050052

Получешуйные бычки – представители рода *Hemilepidotus* Cuvier, 1829 – морские рыбы семейства Cottidae, обитающие в северной части Тихого океана (Froese, Pauly, 2026). Род включает шесть видов – *H. gilberti* Jordan et Starks, 1904, *H. jordani* Bean, 1881, *H. hemilepidotus* (Tilesius, 1811), *H. (Melletes) papilio* (Bean, 1880), *H. zapus* Gilbert et Burke, 1912, *H. spinosus* Ayres, 1854. В семействе Cottidae эти виды образуют естественную группу (подсемейство Hemilepidotinae), которая характеризуется определёнными морфологическими особенностями – вдоль тела имеются дорсальная и вентральная полосы из нескольких рядов чешуевидных пластинок, два верхних предкрышечных шипа примерно равной длины, в брюшном плавнике четыре членистых луча (Токранов и др., 2003).

Hemilepidotus gilberti обитает в Беринговом море; в Охотском море у побережий п-ова Камчатка, о-ва Сахалин, северной части о-ва Хок-

кайдо; в Японском море от Татарского пролива до г. Пусан; в Тихом океане у Восточной и Юго-Восточной Камчатки, Командорских, Курильских, Японских (Хоккайдо и север Хонсю) о-вов (Федоров и др., 2003). *Hemilepidotus jordani* распространён по всему шельфу Берингова моря, у Восточной и Юго-Восточной Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских о-вов, встречается в южной части Охотского моря, отмечен в зал. Аляска (Mecklenburg et al., 2016; Dyldin, Orlov, 2022). *Hemilepidotus (Melletes) papilio* обитает в Охотском и Беринговом морях, до южной части Чукотского моря, у тихоокеанских берегов Хоккайдо, Курильских о-вов, Камчатки, Командорско-Алеутского архипелага. *Hemilepidotus zapus* встречается у Алеутских, Командорских и северных Курильских о-вов (от о-ва Парамушир до о-ва Кетой), *H. hemilepidotus* – от Командорских о-вов до зал. Монтерей в центральной Калифорнии, *H. spinosus* – от западной

части зал. Аляска до о-вов Санта-Барбара в южной Калифорнии (Токранов и др., 2003).

Морфологические и биологические особенности видов рода *Hemilepidotus* относительно хорошо изучены (Peden, 1979; Токранов и др., 2003; Токранов, 2014). Однако вопросы распространения, таксономического статуса, систематического положения некоторых видов, а также родственные взаимоотношения в пределах рода остаются нерешёнными. Некоторые морфологические признаки, используемые для идентификации видов рода *Hemilepidotus*, подвержены возрастной и индивидуальной изменчивости, поэтому видовые границы не всегда легко определяются. Так, *H. papilio* иногда путают с *H. gilberti*, *H. hemilepidotus*, *H. zapus*, а *H. gilberti* и *H. jordani* – с *H. hemilepidotus* (Токранов и др., 2003). В соответствии с проведённой Педеном (Peden, 1979) детальной ревизией подсемейство Hemilepidotinae включает три подрода: *Calycilepidotus* с видом *H. spinosus*, *Melletes* с видом *H. papilio* и *Hemilepidotus* с видами *H. gilberti*, *H. jordani*, *H. hemilepidotus*, *H. zapus*. Большинство авторов придерживаются иной точки зрения – не выделяют подроды и определяют все виды в один род *Hemilepidotus* (Fishes of Japan ..., 2002; Nelson, 2006; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016; Dyldin, Orlov, 2022). Дискуссионным остаётся таксономическое положение *H. papilio*, поскольку некоторые исследователи относят его к монотипическому роду *Melletes*, как первоначально предложил Бин (Bean, 1880) (Федоров и др., 2003; Токранов, 2014).

Цель представленного исследования – определить уровень дифференциации и филогенетические связи получешуйных бычков с использованием данных об изменчивости генов митохондриальной ДНК и кариотипов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Районы сбора и объём изученного материала представлены в табл. 1. Экземпляры рыб и образцы тканей хранятся в коллекции лаборатории ихтиологии Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (ИБПС ДВО РАН).

Молекулярно-генетический анализ

Проведён анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов *COI* длиной 1132 пар нуклеотидов (п.н.), *Cyt b* (840 п.н.), 16S рРНК (613 п.н.) митохондриальной ДНК (мтДНК) *H. gilberti* (6 экз.), *H. jordani* (4 экз.), *H. papilio* (3 экз.). Для сравнительного анализа использовали данные из

GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) и Barcode of Life Data System (BOLD; <http://www.boldsystems.org>) по пяти видам рода *Hemilepidotus*, в том числе по *H. hemilepidotus* (гены *COI*, *Cyt b*, 16S рРНК) и *H. spinosus* (участок гена *COI* длиной 601 п.н.), экземпляры которых отсутствовали в нашей коллекции. *Hemilepidotus zapus* также отсутствовал в коллекции, но, к сожалению, наш анализ показал, что единственная последовательность участка гена *COI*, зарегистрированная для этого вида в GenBank под номером HQ712450, принадлежит другому виду – *H. hemilepidotus*. Внешняя группа представлена шестью видами семейства Cottidae для тестирования монофилии рода *Hemilepidotus*, а также одним видом из удалённого семейства Stichaeidae для укоренения филогенетических деревьев.

Геномную ДНК выделяли из мышечной ткани по стандартной методике, которая включает лизис ткани 1%-ным додецилсульфатом натрия в присутствии протеиназы К (0.2 мг/мл) и депротеинизацию фенолом (Maniatis et al., 1982). Условия амплификации и секвенирования ДНК, последовательности олигонуклеотидных праймеров соответствовали предыдущим исследованиям (Meyer, 1993; Радченко, 2005; Морева и др., 2017). Секвенирование ДНК проводили на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3500XL Genetic Analyzer (“Applied Biosystems”, США) в ИБПС ДВО РАН.

В пакете программ MEGA 12 (Kumar et al., 2024) выполняли следующие манипуляции: выравнивание нуклеотидных последовательностей, оценку параметров изменчивости генетических маркеров, расчёт генетических дистанций с использованием метода максимального правдоподобия (с учётом гетерогенности скорости нуклеотидных замен), подбор оптимальных моделей нуклеотидных замен для каждого гена с использованием байесовского информационного критерия.

С использованием байесовского анализа в программе MrBayes v. 3.2.1 (Ronquist et al., 2012) реконструировали филогенетические деревья отдельно для объединённых последовательностей мтДНК (гены *COI*, *Cyt b*, 16S рРНК) и последовательностей короткого фрагмента гена *COI*. Для контроля байесовского анализа использовали программу Tracer v. 1.7 (Rambaut et al., 2018). Применяли следующие установки для анализа методом Монте-Карло по схеме цепей Маркова: четыре цепи, 1000000 генераций, отбор деревьев через каждые 100 генераций. Значения вероятности достигали плато в течение 14000–20000 гене-

раций. Значения логарифмической вероятности увеличивались с менее чем —6673.325 до примерно —3533.517 в первых 5000 генераций, затем примерно до —2697.795 после 500000 генераций. Из 10001 дерева первые 1001 с нестабильными параметрами моделей нуклеотидных замен были отброшены, остальные использовали для получения консенсусных деревьев и апостериорных вероятностей их ветвления. Узлы ветвления с оценкой вероятности ≥0.95 принимали как значимые (Leachée, Reeder, 2002).

Кариологический анализ

Изучены кариотипы трёх самок и одного самца *H. jordani*, двух самок и трёх самцов *H. gilberti* (табл. 1).

Хромосомную суспензию готовили по методике Клигермана и Блума (Kligerman, Bloom, 1977). После этого суспензию фиксировали на предметные стекла и окрашивали 4%-ным раствором азура-эозина по Романовскому. Препараты анализировали под микроскопом AXIO Imager. Z2. Для фотодокументации лучших метафазных пластинок использовали CCD-камеру AxioCam HR (“Carl Zeiss MicroImaging GmbH”, Германия) с программным обеспечением AXIOVISION. Все исследования выполнены на оборудовании, предоставленном отделом электронной и световой микроскопии Национального научного центра морской биологии ДВО РАН (г. Владивосток).

Для анализа кариологических признаков использовали 450 метафазных пластинок от *H. jordani* и 300 — от *H. gilberti*. Классификацию хромосом проводили в соответствии с общепринятой системой (Levan et al., 1964), согласно которой к двуплечим хромосомам относили метацентрики и субметацентрики; к одноплечим — субтелоцентрики и акроцентрики при условии наличия очень короткого второго плеча или его отсутствия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Молекулярно-генетический анализ

Нуклеотидные последовательности участков генов *COI*, *Cyt b* и 16S рРНК размещены в GenBank под регистрационными номерами, указанными в табл. 1.

В пределах рода *Hemilepidotus* обнаружены следующие параметры изменчивости молекулярных маркеров. Для гена *COI*: 90 нуклеотидных замен и 87 полиморфных сайтов, 73 филогенети-

чески информативны, из 377 кодируемых аминокислотных остатков три переменных. Для гена *Cyt b*: 75 замен и 73 полиморфных сайта, 40 филогенетически информативны, из 280 кодируемых аминокислотных остатков четыре переменных и один филогенетически информативный. Для гена 16S рРНК: 17 нуклеотидных замен и 17 полиморфных сайтов, восемь филогенетически информативны.

В ходе сравнительного анализа митохондриальных генов выявлены замены нуклеотидов, маркирующие род *Hemilepidotus*. Для рода зафиксировано 9, 14 и 3 таких замены соответственно в генах *COI*, *Cyt b* и 16S рРНК. Установлены замены нуклеотидов, которые дифференцируют каждый вид рода. У *H. gilberti* по девять маркирующих замен в генах *COI* и *Cyt b* и одна в гене 16S рРНК. У *H. jordani* — 15, 7 и 1 замена в генах *COI*, *Cyt b* и 16S рРНК. У *H. papilio* — 8 и 11 замен в генах *COI* и *Cyt b*. У *H. hemilepidotus* — по 32 маркирующих замены в генах *COI* и *Cyt b*.

В соответствии с данными табл. 2 значения генетических дистанций между мтДНК представителей рода *Hemilepidotus* и внешней группы из семейства Cottidae варьировали от 12.00 (*H. papilio/Bero elegans*) до 14.92% (*H. hemilepidotus/Muoxocephalus ochotensis*). Между видами в пределах рода *Hemilepidotus* минимальное значение составило 2.05 (*H. gilberti/H. papilio*), максимальное — 3.80% (*H. papilio/H. hemilepidotus*). Внутривидовые генетические дистанции варьировали следующим образом: 0—0.31, 0—0.35 и 0.19—0.43% соответственно у *H. gilberti*, *H. jordani* и *H. papilio*.

На основе данных об объединённых последовательностях мтДНК, а также о последовательностях фрагмента гена *COI* (601 п.н.) реконструированы филогенетические деревья (рис. 1, 2). В основании деревьев расположены виды внешней группы, затем следует макрокластер рода *Hemilepidotus*, который включает кластер близкородственных видов (*H. gilberti*, *H. papilio* и *H. jordani*), объединяющихся с высокой вероятностью (PP ≥ 0.95), а также кластеры *H. hemilepidotus* и *H. spinosus*. Узлы ветвления в пределах кластера *Hemilepidotus* имеют хорошую статистическую поддержку, за исключением положения *H. papilio*, взаимосвязи которого остаются неопределёнными.

Кариологический анализ

Проведённый анализ показал, что диплоидные наборы *H. jordani* и *H. gilberti* состоят из 48 хромосом (2n), число хромосомных плеч (NF) — 72 (рис. 3).

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

Вид	№ образца или источник данных	Район сбора	Ген*		
			<i>COI</i>	16S рРНК	<i>Cyt b</i>
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	1744	Тихий океан, о. Шикотан, бух. Крабовая	KY062756	KY062667	MW562148
	2162	Японское море, Северное Приморье, устье р. Амгу	PX682641	PX682551	PX698582
	2175	Охотское море, Тайская губа, о. Завьялова	PX682642	PX682552	PX698583
	2371	Охотское море, Северные Курилы	PX682643	PX682553	PX698584
	2373	Охотское море, Юго-Восточный Сахалин, м. Острый	PX682644	PX682554	PX698585
	2447 ^a	Тихий океан, п-ов Камчатка, Авачинский залив	PX682646	PX682556	PX698587
	2 ^a	То же	—	—	—
	3 ^a	»	—	—	—
	4 ^a	»	—	—	—
	5 ^a	»	—	—	—
<i>H. jordani</i>	gb	Японское море, побережье п-ова Корея		NC034653	
	2454 ^a	Тихий океан, п-ов Камчатка, Авачинский залив	PX945576	PX945544	PX967090
	2456 ^a	То же	PX945577	PX945545	PX967091
	2463 ^a	»	PX945578	PX945546	PX967092
	2465 ^a	»	PX945579	PX945547	PX967093
<i>H. papilio</i>	gb	Берингово море, Алеутские о-ва, о. Уналашка		NC082782	
	1813	Охотское море, Тайская губа, м. Чирикова	PX945580	PX945548	PX967094
	2165	Охотское море, Тайская губа	PX682649	PX682559	PX698590
	2423	То же	PX945581	PX945549	PX967095
	gb	Берингово море, США, шт. Аляска		NC082785	

Таблица 1. Окончание

Вид	№ образца или источник данных	Район сбора	Ген*		
			COI	16S pPHK	Cyt b
<i>H. hemilepidotus</i>	gb	США, шт. Вашингтон, Пьюджет-Саунд	NC082813	OK172096	—
	gb	Канада, Британская Колумбия, о. Фин		JQ354113	—
	gb	США, шт. Вашингтон, арх. Сан-Хуан		DSFIB225-12	—
	BOLD	США, юго-восток зал. Аляска, Ти-Харбор		FNAK262-21	—
	BOLD	Канада, Британская Колумбия, о. Утиный		HQ712450	—
	gb	США, шт. Аляска, о-ва Семиди		GU440336	—
	gb	США, шт. Вашингтон, Пьюджет-Саунд		JQ354118	—
	<i>H. zarus</i>			То же	
Внешняя группа					
Отряд Scorpaeniformes, семейство Cottidae					
<i>Myoxocephalus ochotensis</i>	1950	Охотское море, Тауйская губа, о. Недоразумения	MN877727	MN871879	MN877752
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	1860	Охотское море, Тауйская губа, о. Спафарьева	PV022313	PV022252	PV033729
<i>Triglops pingelii</i>	2275	Белое море, Кандалакшский залив	PQ517317	PQ517284	PQ536824
<i>Artediellus ochotensis</i>	2224	Тихий океан, о. Шикотан, бух. Отрадная	MW555251	PQ517285	MW562147
<i>Bero elegans</i>	1757	Японское море, Татарский пролив, о. Монерон	PQ517316	PQ517282	PQ536823
<i>Radulinopsis derjavini</i>	2313	Японское море, о. Русский, бух. Жидкова	PX945582	PX945550	PX967096
Отряд Perciformes, семейство Stichaeidae					
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	1097	Охотское море, Тауйская губа, о. Талан	JF343922	JF343944	JF343933

Примечание. Систематическое положение и названия видов приведены по: Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016; Froese, Pauly, 2026. Источники данных: gb – GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), BOLD – Barcode of Life Data System (<https://www.boldsystems.org/>). *Для наших образцов приведён номер из GenBank, для остальных – номер из указанного источника данных. ^a Образцы карiotипированы. Здесь и в табл. 3: “—” – нет данных.

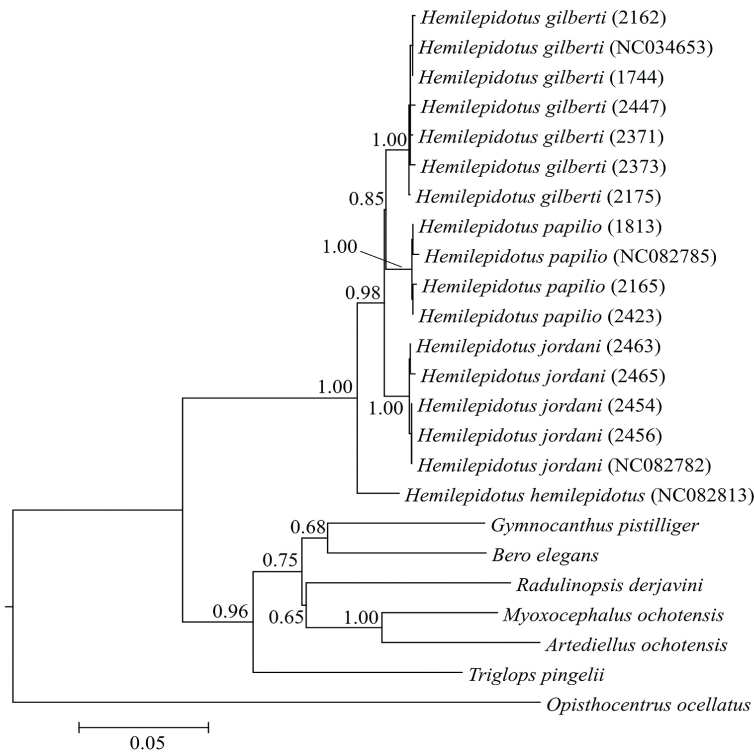


Рис. 1. Байесовское дерево по данным об объединённых нуклеотидных последовательностях генов *COI* длиной 1132 пары нуклеотидов (п.н.), *Cyt b* (840 п.н.), 16S рРНК (613 п.н.) митохондриальной ДНК. Здесь и на рис. 2: после названия вида в скобках указан номер нашего образца или номер в базе данных (см. табл. 1), у узлов приведены значения апостериорной вероятности, масштаб длины ветвей указан в числе замен на сайт.

Двуплечие хромосомы видов представлены 14 метацентриками (пары 1–7) и десятью субметацентриками (пары 8–12), одноплечие хромосомы – 24 субтелоцентриками и акроцентриками (пары 13–24). Поскольку короткие плечи субтелоцентриков выражены очень слабо, мы объединили их с акроцентриками в один ряд. В кариограммах хромосомы сгруппированы по указанным типам и расположены внутри каждой группы в порядке убывания их относительной длины.

Кариотип *H. jordanii* (рис. 3а) включает крупные метацентрические (пары 1, 2) и субметацентрические (пары 8, 9) хромосомы. В кариотипе *H. gilberti* (рис. 3б) все двуплечие хромосомы (пары 1–12) – средние и мелкие. При этом относительные размеры крупных хромосом у *H. jordanii* сходны с размерами крупных субтелоцентриков, которые обнаружены у обоих видов (пара 13 у *H. jordanii* и пары 13, 14 у *H. gilberti*). Внутривидовая хромосомная изменчивость, а также различия по 2n и NF между самцами и самками у исследованных экземпляров не обнаружены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Дифференциация видов рода *Hemilepidotus* по молекулярно-генетическим данным

Целенаправленные исследования филогенетических отношений в роде *Hemilepidotus* на основе молекулярно-генетического анализа ранее не проводили. Из предшествующих работ, посвящённых более крупным таксонам, известно следующее. ДНК-баркодирование определил *H. jordanii* как сестринский вид с *H. papilio*, и они более сходны друг с другом, чем каждый из них с *H. zapus* (Mecklenburg et al., 2011. Online Res. 3). Данные об изменчивости гена *Cyt b* и интрона гена 7S рРНК показали, что все шесть видов рода образуют монофилетическую кладу, в пределах которой *H. hemilepidotus* и *H. spinosus*, а также *H. papilio* и *H. zapus* выглядят как две группы сестринских видов; остальные виды (*H. jordanii* и *H. gilberti*) близки ко второй группе, однако взаимосвязи *H. gilberti*, *H. papilio*, *H. zapus* друг с другом и с остальными видами не определены, поскольку имеют низкую статистическую поддержку (Кноре, 2013. Fig. 1). Таким образом, не-

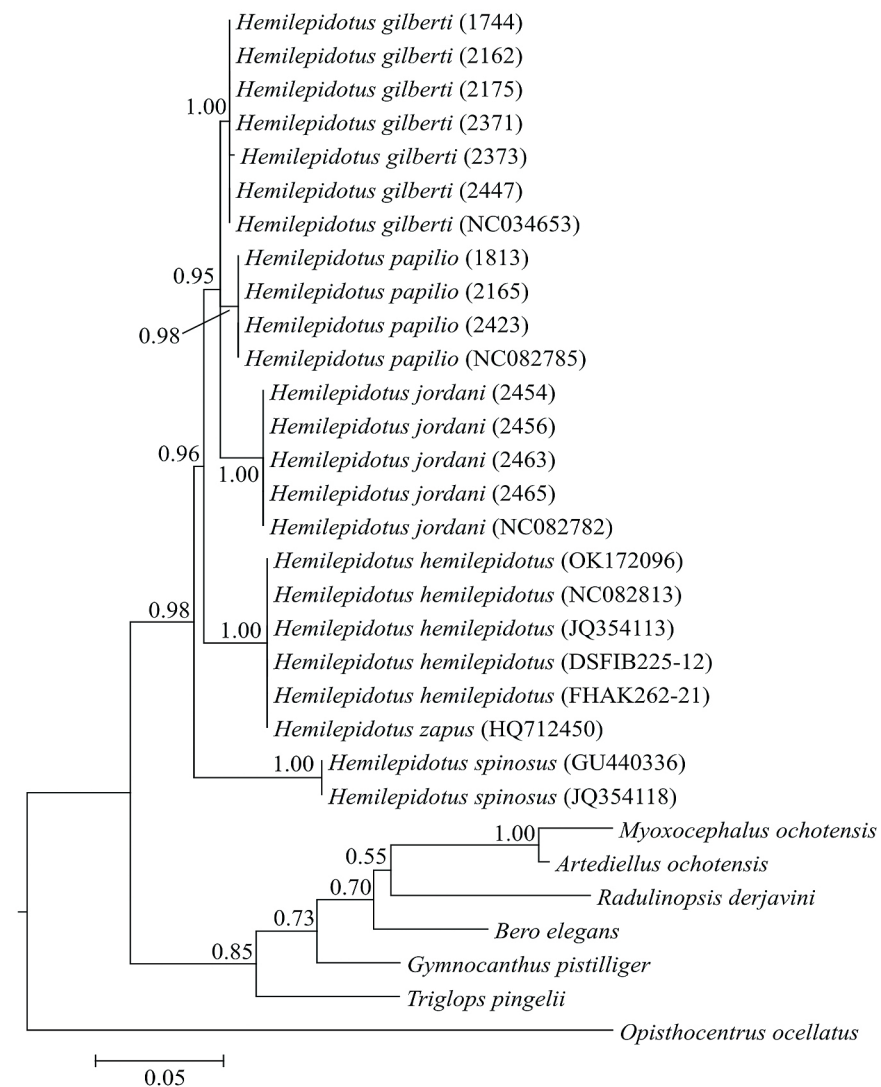


Рис. 2. Байесовское дерево по данным о нуклеотидных последовательностях участка гена *COI* митохондриальной ДНК (длина 601 п.н.).

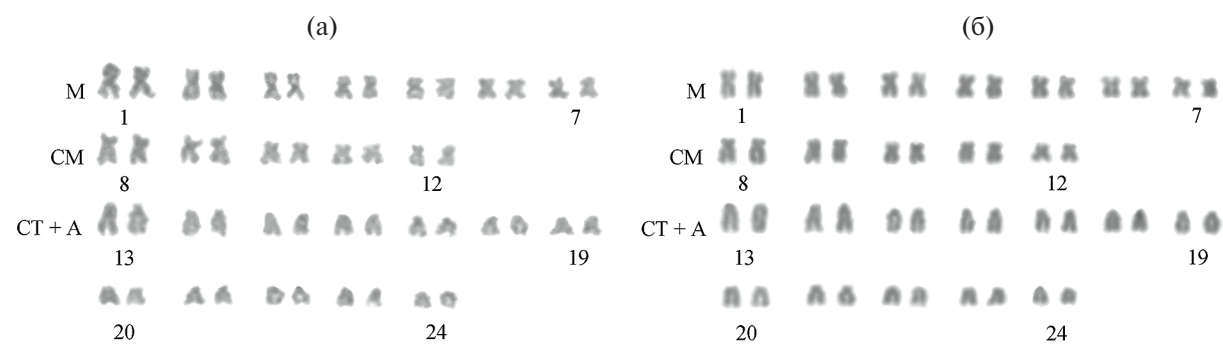


Рис. 3. Кариограммы видов рода *Hemilepidotus* из Авачинского залива ($2n = 48$, $NF = 72$): а – *H. jordani*, б – *H. gilberti*; М – метацентрики, СМ – субметацентрики, СТ + А – субтело- и акроцентрики; числа – порядковые номера пар хромосом. Увеличение: 10×100 .

многочисленные сведения о филогенетических связях в пределах рода *Hemilepidotus*, основанные на молекулярно-генетическом анализе, противоречивы и не дают ясной картины родства видов.

В нашем исследовании получены доказательства близкородственных отношений *H. gilberti*, *H. papilio* и *H. jordani*. Эти виды распространены в Северо-Западной Пацифике и их ареалы пересекаются в южной части Берингова моря, у юго-восточного и восточного побережий Камчатки, в районе Командорских и Курильских о-вов. В последовательностях генов мтДНК *H. gilberti*, *H. papilio* и *H. jordani* выявлены 52 общие замены нуклеотидов, которые можно считать маркерами данной группы. Генетические дистанции между ними имеют невысокие значения, которые тем не менее соответствуют уровню различий близких видов. При этом все три вида примерно одинаково дифференцированы друг от друга – *H. gilberti* и *H. jordani* в среднем на 2.32% (с максимальным и минимальным значениями соответственно 2.14 и 2.53%), *H. gilberti* и *H. papilio* на 2.19 (2.05–2.34)%, *H. jordani* и *H. papilio* на 2.26 (2.13–2.41)%.

Другие изученные виды рода, обитающие главным образом в северо-восточной части Тихого океана, дифференцированы существенно. *Hemilepidotus hemilepidotus*, северная граница распространения которого находится у Командорско-Алеутской гряды и частично совпадает с ареалами *H. gilberti*, *H. jordani* и *H. papilio*, отличается от этих видов соответственно на 3.50, 3.64 и 3.76% (табл. 2). Генетические дистанции *H. spinosus*, исключительно северо-восточно-тихоокеанского вида, имеют максимальные для рода *Hemilepidotus* значения – от 5.19 с *H. papilio* до 7.13% с *H. hemilepidotus* (значения генетических дистанций по фрагменту гена *COI* мтДНК в виде таблицы не приведены).

Топология филогенетических деревьев, построенных по данным об объединённых последовательностях генов мтДНК (рис. 1) и о фрагменте гена *COI* (рис. 2), однозначно и с высокой достоверностью подтверждает монофилию рода и определяет родственные связи между его видами. Типы ДНК видов рода *Hemilepidotus* группируются следующим образом. Базальную позицию занимает линия *H. spinosus*, которая значительно дифференцирована от других видов (в среднем на 6.16%). Затем обособляется *H. hemilepidotus* со средней генетической дистанцией от остальных трёх видов 3.61%. Наконец, *H. gilberti*, *H. papilio*

и *H. jordani* образуют общий кластер, в котором первые два вида объединяются друг с другом и к ним присоединяется линия последнего вида. На филогенетическом дереве по фрагменту *COI* (рис. 2) кластер *H. gilberti* + *H. papilio* + *H. jordani* характеризуется политомической топологией, которая отражает неопределённость взаимоотношений этих видов; вероятной причиной политомии можно считать низкую информационную ёмкость короткого участка гена *COI*, имеющего длину всего 601 п.н.

Дифференциация *H. jordani* и *H. gilberti* по кариологическим данным

Цитогенетические исследования рода *Hemilepidotus* до настоящего времени ограничены изучением кариотипов *H. jordani* и *H. gilberti*. Сравнение хромосомных наборов видов из зоны их симпатрии (Авачинская губа) не выявило различий по диплоидному числу хромосом и числу хромосомных плеч (рис. 3). Однако образование статистически хорошо поддержанных самостоятельных кластеров *H. jordani* и *H. gilberti* по молекулярно-генетическим данным (рис. 1, 2) свидетельствует об их генетической обособленности. Сопоставление этих данных с кариологическими результатами позволяет предположить, что видообразование у *H. jordani* и *H. gilberti* не привело к изменению их кариотипов по основным макроструктурным признакам ($2n$, NF). Отсутствие кариологической дифференциации при наличии генетической и морфологической обособленности – распространённое явление у морских рыб как на уровне видов одного рода, так и среди близких родов (сводка по: Arai, 2011. Table 6). Например, сходные кариотипы описаны у пар видов в семействах Cottidae (*Porocottus allisi*/*P. minutus*, *Megalocottus platycephalus*/*Myoxocephalus ochotensis*) (Radchenko et al., 2021) и Stichaeidae (*Stichaeus nozawae*/*S. grigorjewi*) (Морева и др., 2016). Подобные примеры демонстрируют возможность видовой дивергенции при сохранении сходной организации кариотипа (King, 1993).

Вместе с тем сходство $2n$ и NF не исключает присутствия в кариотипах *H. jordani* и *H. gilberti* различий по другим признакам. Попарное сравнение хромосом выявило, что кариотипы этих бычков различаются по размерам мета- и субметацентриков. Также обнаружено различие по числу крупных субтелоцентриков (рис. 3а: пара 13; рис. 3б: пары 13, 14). Учитывая значительное сходство структуры кариотипов и одинаковое число

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

Вид	Номер образца	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	1744	1																							
<i>H. gilberti</i>	2162	2	0.08																						
<i>H. gilberti</i>	2175	3	0.16	0.23																					
<i>H. gilberti</i>	2371	4	0.16	0.24	0.16																				
<i>H. gilberti</i>	2373	5	0.23	0.31	0.23	0.23																			
<i>H. gilberti</i>	2447	6	0.19	0.27	0.23	0.23	0.31																		
<i>H. gilberti</i>	NC034653	7	0	0.08	0.15	0.15	0.23	0.19																	
<i>H. jordani</i>	2454	8	2.32	2.41	2.23	2.31	2.32	2.40	2.31																
<i>H. jordani</i>	2456	9	2.32	2.41	2.23	2.31	2.32	2.40	2.31	0															
<i>H. jordani</i>	2463	10	2.28	2.37	2.19	2.27	2.28	2.36	2.27	0.12	0.12														
<i>H. jordani</i>	2465	11	2.43	2.53	2.34	2.42	2.43	2.51	2.42	0.27	0.27	0.16													
<i>H. jordani</i>	NC082782	12	2.22	2.32	2.14	2.22	2.22	2.30	2.22	0.08	0.08	0.19	0.35												
<i>H. papilio</i>	1813	13	2.18	2.28	2.13	2.22	2.30	2.22	2.17	2.27	2.26	2.22	2.38	2.17											
<i>H. papilio</i>	2165	14	2.10	2.19	2.05	2.13	2.22	2.14	2.09	2.26	2.26	2.22	2.37	2.17	0.31										
<i>H. papilio</i>	2423	15	2.14	2.24	2.09	2.17	2.26	2.18	2.13	2.22	2.22	2.18	2.33	2.13	0.19	0.19									
<i>H. papilio</i>	NC082785	16	2.22	2.32	2.17	2.26	2.34	2.26	2.21	2.31	2.30	2.26	2.41	2.21	0.27	0.43	0.31								
<i>H. hemilepidotus</i>	NC082813	17	3.49	3.60	3.48	3.48	3.40	3.57	3.48	3.62	3.62	3.62	3.77	3.56	3.77	3.76	3.72	3.80							
<i>Myoxocephalus ochotensis</i>	1950	18	14.39	14.46	14.29	14.50	14.27	14.38	14.43	14.47	14.51	14.57	14.68	14.52	14.20	14.08	14.13	14.13	14.92						
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	1860	19	12.80	12.90	12.80	12.90	12.73	12.79	12.84	12.43	12.42	12.37	12.64	12.44	12.51	12.45	12.55	12.60	12.47	11.98					
<i>Triglops pingelii</i>	2275	20	13.76	13.77	13.56	13.76	13.64	13.80	13.75	13.48	13.42	13.58	13.75	13.44	13.48	13.32	13.46	13.51	13.58	12.85	11.07				
<i>Artediiellus ochotensis</i>	2224	21	13.40	13.55	13.35	13.46	13.28	13.48	13.45	13.37	13.36	13.38	13.56	13.35	13.47	13.25	13.30	13.36	13.77	8.23	12.07	11.61			
<i>Bero elegans</i>	1757	22	12.30	12.34	12.15	12.31	12.08	12.03	12.24	12.13	12.07	12.07	12.30	12.09	12.16	12.14	12.10	12.00	12.41	10.45	9.27	11.66	10.31		
<i>Radulinopsis derjavini</i>	2313	23	13.12	13.23	13.02	13.17	12.91	13.05	13.11	13.15	13.18	13.14	13.35	13.21	13.34	13.12	13.18	13.23	13.52	11.89	11.29	12.64	11.68	10.49	
<i>Opishocentrus ocellatus</i>	1097	24	18.02	18.27	17.95	18.22	18.09	18.38	18.09	18.29	18.22	18.23	18.55	18.37	18.09	18.28	18.28	18.18	18.57	18.04	17.96	18.18	17.76	18.05	17.70

хромосомных плеч у обоих видов (NF = 72), есть основания полагать, что мета- и субметацентрики у *H. jordani* и *H. gilberti* (рис. 3а, 3б: пары 1, 2, 8, 9) образовались в результате робертсоновских транслокаций, но с участием разных одноплечих хромосом. Отсутствие в кариотипе *H. jordani* второй пары крупных субтелоцентриков, вероятно, связано с вовлечением этой пары в такой же тип перестройки.

При сравнении с гипотетическим предковым кариотипом костистых рыб (2n = 48, NF = 48 – по: Molina, 2007) установлено, что *H. jordani* и *H. gilberti* имеют значительно большее число NF. Наиболее распространённым механизмом эволюции кариотипов рыб, в том числе и морских Cottidae, являются робертсоновские транслокации (Terashima, Ida, 1991; Molina, 2007; Radchenko et al., 2021). Однако изменение NF при сохранении 2n у изученных видов свидетельствует о том, что в формировании их кариотипов участвовали и другие хромосомные перестройки. Наблюдаемые кариологические особенности *H. jordani* и *H. gilberti* могли сформироваться в результате перичентрических инверсий, обусловивших увеличение числа двуплечих хромосом, а также робертсоновских транслокаций, которые привели к различиям в размерах хромосом у изученных видов.

Установленные видоспецифические различия кариотипов позволяют проводить цитогенетическую диагностику по следующим маркерным признакам: для *H. jordani* – наличие крупных мета-/субметацентриков и одной пары крупных субтелоцентриков; для *H. gilberti* – отсутствие крупных двуплечих хромосом и наличие двух пар крупных субтелоцентриков.

Филогения рода *Hemilepidotus* по морфологическим и генетическим данным

Филогенетические отношения рода *Hemilepidotus* на основе морфологических данных проанализированы в единичных работах прошлого века. Болин (Bolin, 1947) в публикации об эволюции семейства Cottidae указывает на примитивность рода *Hemilepidotus*, имеющего предковые характеристики формы тела, спинного плавника, лучей плавников, чешуи, сошника и нёба, жабр, шипов на голове. По мнению автора, эта ветвь Cottidae дала начало пяти видам, которые подразделяются на три эволюционные линии, демонстрирующие примерно равную степень родства друг с другом. Одна из линий представлена *H. spinosus*, отличающимся от близ-

ких родственников бóльшим числом чешуй вокруг спинного плавника, а также узкой складкой жаберной перепонки поперёк истмуса. Остальные четыре формы с меньшим числом чешуй на спине и широкой складкой жаберной перепонки разделяются на две близкородственные пары видов: *H. gilberti* и *H. zapus* с увеличенными, усеянными мелкими бугорками брюшными плавниками у самцов; *H. hemilepidotus* и *H. jordani* без видоизменённых брюшных плавников (рис. 4а).

Педен (Peden, 1979) провёл обстоятельную ревизию *Hemilepidotus*, содержащую морфологический анализ всех шести видов, обсуждение родственных, экологических и зоогеографических связей между ними, в которой подтвердил, что род является предковой группой семейства Cottidae. В соответствии с филогенетической гипотезой такие признаки, как ветвистые лучи плавников, число позвонков, число рядов чешуи и её размер, число шипиков на элементах боковой линии, число лучей плавников, обилие усиков указывают на следующий эволюционно-морфологический ряд от генерализованных к модифицированным видам: *H. spinosus*, *H. hemilepidotus*, *H. zapus*, *H. jordani*, *H. gilberti* и *H. papilio*. Автор считает, что род *Hemilepidotus* имеет три филогенетические линии, которые заслуживают статуса подродов. Наиболее генерализованный подрод *Calycilepidotus* и наиболее модифицированный подрод *Melletes* включают по одному виду – соответственно *H. spinosus* и *H. papilio*. Остальные виды представляют подрод *Hemilepidotus*, в котором раньше других отделяется линия *H. hemilepidotus*, а близкородственные *H. zapus*, *H. jordani* и *H. gilberti*, вероятно, имеют трифилетическое происхождение (рис. 4б).

Молекулярно-генетические реконструкции родственных отношений рода *Hemilepidotus*, довольно скудно представленные в мировых публикациях, свидетельствуют об однородности и монофилетическом происхождении этой группы. Кроме того, они показывают близкое родство *H. hemilepidotus* и *H. spinosus*, а также *H. jordani*, *H. gilberti*, *H. papilio* и *H. zapus* (рис. 4в, 4г), что в целом противоречит филогенетическим гипотезам на основе анализа морфологических признаков. Схема филогенетических отношений, построенная в нашей работе (рис. 4д), подтверждает морфологические гипотезы в следующих позициях: происхождение рода *Hemilepidotus* от одного предка; давняя дивергенция от общего ствола *H. spinosus* и последующее

отделение *H. hemilepidotus*, линии которых имеют обособленное положение; более поздняя дивергенция близкородственных *H. jordani* и *H. gilberti*, линии которых формируют общий кластер. Надёжность этих позиций подтверждается хорошей статистической поддержкой (рис. 1, 2).

Близость *H. jordani* и *H. gilberti*, установленная на основе филогенетических и морфологических данных, подтверждается сходством кариотипов (2n и NF). В то же время их кариотипы по NF значительно отличаются от гипотетического предкового костистых рыб (Molina, 2007). Отсутствие макроструктурных различий на фоне накопленных молекулярно-генетических и морфологических изменений позволяет предположить, что значительные хромосомные преобразования предшествовали разделению видов, а дивергенция *H. jordani* и *H. gilberti* произошла относительно недавно.

Главное несоответствие филогенетических гипотез заключается в позиции *H. papilio*, который по молекулярно-генетическим признакам определяется как сестринский вид с *H. gilberti*, а по морфологическим признакам занимает отдельное, отдалённое от остальных видов рода положение.

Таксономическое положение *H. papilio*

Вопрос о таксономическом статусе *H. (Melletes) papilio*, которого рассматривают в составе самостоятельного рода *Melletes* подсемейства Hemilepidotinae, подрода *Melletes* или рода *Hemilepidotus*, до настоящего времени не решён.

Первоначально монотипический род *Melletes* и вид *M. papilio* описал Бин (Bean, 1880) по единственному экземпляру из Берингова моря (архипелаг Прибылова, о. Святого Павла). В своей

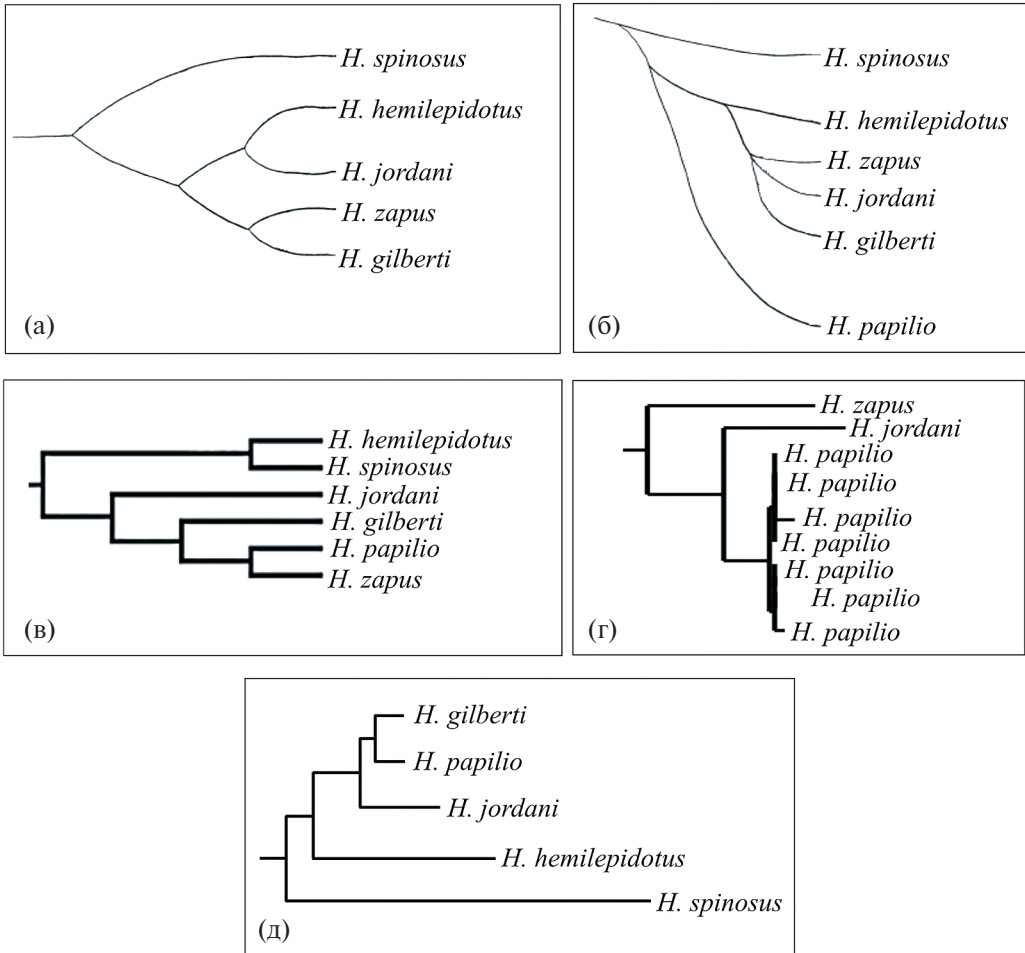


Рис. 4. Гипотезы филогенетических связей в пределах рода *Hemilepidotus* по признакам: а, б – морфологическим; в–д – молекулярно-генетическим. д – наши данные, ост. иллюстрации (с изменениями) приведены по: а – Bolin, 1947; б – Peden, 1979; в – Knope, 2013, г – Mecklenburg et al., 2011.

Таблица 3. Некоторые морфологические признаки, отличающие *H. papilio* от остальных видов рода *Hemilepidotus*, по литературным данным

Признак	Остальные виды рода <i>Hemilepidotus</i>			
	Токранов и др., 2003	Mecklenburg, 2002	Peden, 1979	Токранов и др., 2003
Размер и форма чешуевидных пластинок вентральной полосы*	Треугольной формы, мелкие, редко расположены	Намного меньше, чем пластинки других полос	В два раза меньше дорсальных	Округлые, крупные, часто расположены
Размер и форма чешуевидных пластинок дорсальной полосы	Округлые, крупные	–	В два раза больше вентральных	Округлые, крупные, часто расположены
Число рядов чешуевидных пластинок в дорсальной полосе под серединой первого спинного плавника	Обычно три (два–четыре) ряда	Обычно три (два–четыре) ряда	Два–четыре ряда	Четыре и более рядов
Наличие, форма и расположение чешуевидных пластинок на горле и груди	Треугольные, хорошо выражены	–	На грудь переходит ряд пластинок, идущий от ануса	Чаще нет или мало-заметные, буторковидные
Форма первого спинного плавника*	Последовательное увеличение длины 2–4-го лучей, вырезки нет	Длина первых трёх лучей последовательно возрастает, без заметной выемки между 3-м и 4-м лучами	Длина первых трёх лучей последовательно возрастает, видимой выемки нет	2-й луч длиннее 3-го (или чуть короче), 4-й намного длиннее 3-го, вырезка есть
Наличие, размер и форма бугров на голове	Хорошо выражены	Выпуклые и закругленные	Выступающие, низкие, длинные и округлые	Бугры отсутствуют, есть гребни (у <i>H. spinosus</i>)
Наличие, размер и форма выростов на внутренней стороне брюшных плавников у самцов	Длинные, волосовидные	Заметные выросты на очень длинных плавниках	Отчётливые	Короткие, неволосовидные или отсутствуют

Примечание. * Диагностический признак с хиатусом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

работе автор привёл основные морфологические признаки новых рода и вида: узкая полоса чешуи следует вдоль спинного контура тела и соединяется с парной полосой у основания колючего спинного плавника; два смежных спинных плавника разделены выемкой, первый (колючий) спинной плавник выше второго; мембрана между вторым, третьим и четвёртым колючими лучами спинного плавника глубоко рассечена; брюшные плавники с щетинками на внутренней поверхности вдоль хода лучей (Bean, 1880. P. 354). Род *Melletes* и вид *M. papilio* признавали некоторые ихтиологи (Линдберг, Красюкова, 1987; Parin et al., 2002; Токранов и др., 2003; Федоров и др., 2003; Токранов, 2014).

Melletes как подрод и его вид *Hemilepidotus (Melletes) papilio* обосновал Педен (Peden, 1979) и подтвердили другие авторы (Mecklenburg et al., 2002). В этих работах подроды (*Calycilepidotus*, *Hemilepidotus* и *Melletes*) определены по числу рядов чешуи в дорсальной полосе, идущей вдоль тела, особенностям прикрепления жаберных перепонки к истмусу и строению первого спинного плавника, при этом по двум первым признакам подроды *Hemilepidotus* и *Melletes* оказываются относительно сходны друг с другом.

В других работах рассматривают вид *H. (Melletes) papilio* в составе рода *Hemilepidotus* без выделения каких-либо подродов (Fishes of Japan ..., 2002; Nelson, 2006; Page et al., 2013; Mecklenburg et al., 2016). Для понимания степени морфологической дифференциации *H. papilio* от остальных видов рода мы сравнили данные разных авторов по отдельным диагностическим признакам (табл. 3). Проведённый анализ выявил только два признака, состояния которых не перекрываются и однозначно отличают *H. papilio*, — это размер и форма чешуевидных пластинок вентральной полосы и форма первого спинного плавника.

Полученные ранее молекулярно-генетические сведения, а также результаты нашей работы подтверждают, что *H. (Melletes) papilio* следует рассматривать в составе рода *Hemilepidotus*. Все филогенетические гипотезы, выдвинутые на основе результатов использования разных данных и различных методов, показывают, что ДНК-линия *H. papilio* располагается внутри кластера *Hemilepidotus* (рис. 4в–4д). Генетические дистанции (табл. 2) свидетельствуют о близком родстве *H. papilio* с *H. gilberti* и *H. jordani*, а топология филогенетического дерева указывает на сестринские отношения *H. papilio* и *H. gilberti* (рис. 1).

В результате проведённого исследования установлены молекулярно-генетические признаки, позволяющие определять виды *H. papilio*, *H. gilberti*, *H. jordani*, а также кариологические признаки, пригодные для идентификации *H. gilberti* и *H. jordani* на основе стабильных видоспецифичных различий в хромосомах. Полученные данные подтверждают происхождение видов рода *Hemilepidotus* от единого предка, раннюю дивергенцию от общего ствола *H. spinosus* и последующее отделение *H. hemilepidotus*, более позднюю дивергенцию близкородственных *H. jordani*, *H. papilio* и *H. gilberti*. Сестринские отношения *H. jordani* и *H. gilberti* подтверждаются их кариотипическим сходством и совместным отличием от предкового кариотипа, что согласуется с гипотезой об относительно недавней дивергенции видов. Молекулярно-генетическая филогения рода *Hemilepidotus* соответствует морфологическим филогенетическим гипотезам, за исключением положения *H. papilio*, который по молекулярно-генетическим признакам определяется как сестринский вид с *H. gilberti*, а по морфологическим признакам занимает отдалённую от остальных видов позицию. Получены доказательства принадлежности *H. papilio* к роду *Hemilepidotus*, а не к роду *Melletes*, валидность которого не подтверждается молекулярно-генетическими данными.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в рамках государственных заданий Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 122041900012-6 (Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН) и № 24021900011-9 (Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утверждённым правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и одобрены решением Комиссии по соблюдению норм ответственного обращения с животными (соблюдению норм биоэтики) Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (закл. № 1/2025 от 01.04.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Морева И.Н., Радченко О.А., Незнанова С.Ю. и др. 2016. Родственные отношения *Stichaeus pozawae* (Jordan et Snyder, 1902) и *Stichaeus grigorievi* (Herzenstein, 1890) (Pisces: Stichaeidae) по данным молекулярно-генетического, кариологического анализа и ультраструктурного исследования сперматозоидов // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 359–367.

Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. 2017. Молекулярно-генетический и кариологический анализ двурогах бычков группы *Enophrys diceraus* (Cottidae) // Генетика. Т. 53. № 9. С. 1086–1097. <https://doi.org/10.7868/S0016675817090119>

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

Радченко О.А. 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 153 с.

Токранов А.М. 2014. Некоторые черты биологии бычка-бабочки *Melletes papilio* (Cottidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 566–573. <https://doi.org/10.7868/S0042875214050129>

Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2003. Краткий обзор родов *Hemilepidotus* и *Melletes* (Cottidae) и некоторые черты биологии нового для фауны России вида — чешуехвостого полужелтунника *Hemilepidotus zapus* из тихоокеанских вод северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 293–310.

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

Arai R. 2011. Fish karyotypes. Tokyo: Springer, 347 p. <https://doi.org/10.1007/978-4-431-53877-6>

Bean T.H. 1880. Descriptions of some genera and species of Alaskan fishes // Proc. U.S. Natl. Mus.

V. 2. № 100. P. 353–359. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.2-100.353>

Bolin R.L. 1947. The evolution of the marine Cottidae of California with a discussion of the genus as a systematic category // Stanford Ichthyol. Bull. V. 3. № 3. P. 153–168.

Dyldin Yu.V., Orlov A.M. 2022. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 4. Families Triglidae–Agonidae // J. Ichthyol. V. 62. № 1. P. 34–68. <https://doi.org/10.1134/S0032945222010039>

Fishes of Japan with pictorial keys and species. 2002. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, 866 p.

Froese R., Pauly D. (eds.). 2026. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2026).

King M. 1993. Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 336 p.

Kligerman A.D., Bloom S.E. 1977. Rapid chromosome preparations from solid tissues of fishes // J. Fish. Res. Board Can. V. 34. № 2. P. 266–269. <https://doi.org/10.1139/f77-039>

Knope M.L. 2013. Phylogenetics of the marine sculpins (Teleostei: Cottidae) of the North American Pacific Coast // Mol. Phylogenet. Evol. V. 66. № 1. P. 341–349. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.008>

Kumar S., Stecher G., Suleski M. et al. 2024. MEGA12: Molecular Evolutionary Genetic Analysis version 12 for adaptive and green computing // Mol. Biol. Evol. V. 41. № 12. Article msae263. <https://doi.org/10.1093/molbev/msae263>

Leaché A.D., Reeder T.W. 2002. Molecular systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches // Syst. Biol. V. 51. № 1. P. 44–68. <https://doi.org/10.1080/106351502753475871>

Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. V. 52. № 2. P. 201–220. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1964.tb01953.x>

Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. 1982. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab., 545 p.

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

- Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of Arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // *Mar. Biodivers.* V. 41. № 1. P. 109–140.
<https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Conservation of Arctic flora and fauna. Akureyri: CAFF, 406 p.
- Meyer A. 1993. Evolution of mitochondrial DNA in fishes // *Biochemistry and molecular biology of fishes*. V. 2. Amsterdam: Elsevier Press. P. 1–38.
- Molina W.F. 2007. Chromosomal changes and stasis in marine fish groups // *Fish Cytogenetics*. Enfield: Sci. Publ. P. 69–110.
<https://doi.org/10.1201/b10746-4>
- Nelson J.S. 2006. *Fishes of the World*. Hoboken: John Wiley and Sons, 601 p.
- Page L.M., Espinoza-Pérez H., Findley L.T. et al. 2013. Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico // *Am. Fish. Soc. Spec. Publ.* № 34. 384 p.
<https://doi.org/10.47886/9781934874318>
- Parin N.V., Fedorov V.V., Sheiko B.A. 2002. An annotated catalogue of fish-like vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Pt. 2. Order Scorpaeniformes // *J. Ichthyol.* V. 42. Suppl. 1. P. S60–S135.
- Peden A.E. 1979. A systematic revision of the hemilepidotine fishes (Cottidae) // *Syesis*. V. 11. P. 11–49.
- Radchenko O.A., Moreva I.N., Petrovskaya A.V. 2021. The subfamily Myoxocephalinae of cottid fishes (Cottidae): genetic divergence and phylogenetic relationships // *J. Fish Biol.* V. 99. № 6. P. 1857–1868.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14886>
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Syst. Biol.* V. 67. № 5. P. 901–904.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Syst. Biol.* V. 61. № 3. P. 539–542.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Terashima H., Ida H. 1991. Karyotypes of three species of the family Cottidae (Scorpaeniformes) // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 37. № 4. P. 358–362.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.37.358>

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AMONG SCULPINS OF THE GENUS *HEMILEPIDOTUS* (COTTIDAE) BASED ON GENETIC DATA

O. A. Radchenko^{1,*}, I. N. Moreva^{1,2}, and A. V. Petrovskaya¹

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

² *Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

*E-mail: mradchenko@mail.ru

This study analyzes genetic differentiation and phylogenetic relationships among marine fishes of the genus *Hemilepidotus* based on mitochondrial DNA and karyotype data. The monophyly of the genus, close relationships among *H. gilberti*, *H. papilio*, and *H. jordani*, and the distinct phylogenetic position of *H. spinosus* are demonstrated. The treatment of *Melletes* as a valid genus and of *M. papilio* as the valid species name is not supported, whereas the validity of *H. papilio* is confirmed.

Keywords: *Hemilepidotus*, mitochondrial DNA, karyotype, genetic divergence, molecular phylogeny.

УДК 597.553.2.591.471.444.574.24/.91.575.21

МИГРАЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ СИМПАТРИЧНЫХ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE): ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В МОРСКИХ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КАМЧАТКИ МАЛЬМЫ *S. MALMA*, КУНДЖИ *S. LEUCOMAENIS* И ИХ ГИБРИДОВ ПО ДАННЫМ МИКРОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ОТОЛИТОВ

© 2026 г. К. В. Кузищин^{1,2,*}, М. А. Груздева², А. Г. Буш¹, Л. А. Пельгунова¹,
П. И. Кириллов¹, Е. А. Кириллова^{1,3}, Д. С. Павлов¹

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

²Московский государственный университет, Москва, Россия

³Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 19.03.2026 г.

После доработки 31.03.2026 г.

Принята к публикации 08.04.2026 г.

По итогам исследования с помощью метода рентгенофлуоресцентной спектроскопии содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолидах мальмы *Salvelinus malma*, кунджи *S. leucomaenis* и их гибридов из р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) проведён ретроспективный анализ жизненного цикла этих гольцов. Выявлена носящая ярко выраженный видоспецифический характер сложная картина миграций и пространственного распределения изученных рыб. Особенности накопления Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолидах указывают на пространственное разобщение гольцов в период морского нагула. У мальмы миграционный полиморфизм выражен в сосуществовании особей с длительными морскими миграциями (типично проходной тип) и короткими прибрежными (прибрежно-проходной тип). У кунджи обнаружен только один миграционный тип, так называемый “челночный”, когда в течение летнего периода рыбы совершают множественные регулярные переходы из эстуария в море и обратно. Гибриды демонстрируют полупроходной тип миграций, их нагул ограничен распреснённым эстуарием. Показано, что родительские виды и гибриды придерживаются специфических биотопов в морских участках. Различия в миграционной стратегии могут указывать на “закрепление” гибридов в сообществе рыб р. Утхолок, следовательно, можно предположить, что это результат выработки адаптаций к освоению жизненного пространства. Установленный факт пространственного разобщения мальмы, кунджи и их гибридов может служить хорошим примером формирования у последних собственной ниши и подтверждением успешного протекания ретикулярного видообразования. Полученные результаты расширяют представления о проблеме ретикулярного видообразования и существования природной гибридной зоны гольцов рода *Salvelinus* в реках Северо-Западной Камчатки.

Ключевые слова: мальма, кунджа, гибриды, морские миграции, миграционный полиморфизм, микрохимия отолидов, рентгенофлуоресцентный анализ, Северо-Западная Камчатка.

DOI: 10.7868/S3034514626050060

Изучение внутривидового разнообразия рыб, изменчивости на ареале и жизненного цикла, экологических механизмов поддержания структуры и целостности популяций требует знаний их экологии и поведения.

Одним из важнейших аспектов биологии рыб является миграционное поведение как одна из ведущих форм адаптации, которая обеспечивает видам и популяциям существование и расселение в условиях неоднородной среды (Павлов, Скоробогатов, 2014; Касумян, Павлов, 2018). Анализ миграционного поведения имеет важное фундаментальное и прикладное значение, особенно в связи с необходимостью сохранения природного биоразнообразия и рационального использования водных биоресурсов. Особую актуальность эти исследования имеют при изучении рыб, совершающих переходы из пресных вод в морские и обратно. В связи с этим одними из наиболее перспективных объектов анализа разнообразия миграционного полиморфизма являются лососёвые рыбы (Salmonidae), демонстрирующие высокую пластичность в выборе жизненной стратегии, выражающуюся в существовании особей с разными продолжительностью жизни в реке и в море и дальностью морских миграций (Klemetsen et al., 2003; Павлов, Савваитова, 2008).

В настоящее время для решения вопросов, связанных с ретроспективной расшифровкой жизненного цикла анадромных рыб, успешно применяют методы микрохимического анализа отолитов, которые позволяют довольно точно определить наличие пресноводного, эстуарного или морского периодов в онтогенезе особи (Radtke, 1989; Kalish, 1990; Rieman et al., 1994; Radtke et al., 1997; Volk et al., 2000; Зиммерман и др., 2003; Павлов и др., 2013). В основе методов выявления пресноводного, эстуарного и морского периодов жизненного цикла лежит особенность накопления двухвалентных ионов металлов в отолитах пропорционально их содержанию в окружающей среде. В частности, в пресных водах накапливаются в основном Ca^{2+} и Ba^{2+} , тогда как в солоноватых и особенно в морских возрастает доля Sr^{2+} (Kalish, 1990; Rieman et al., 1994; Radtke et al., 1996, 1997; Walther, Limburg, 2012).

Эффективность методов “микрохимии отолитов” неоднократно подтверждена на разных группах костистых рыб (Teleostei) (Meyer-Rochow et al., 1992; Otake et al., 1994; Rieman et al., 1994; Arai et al., 1997, 2004; Otake, Uchida, 1998; Зиммерман и др., 2003). Однако большинство такого рода

исследований выполнены на одной—двух популяциях одного вида и на небольших выборках. Кроме того, пока ещё исследователи не уделяют должного внимания анализу миграций нескольких видов в случаях их совместного обитания.

Разнообразие миграционного поведения у гольцов рода *Salvelinus* изучено неполно. Имеются результаты работ на некоторых популяциях мальмы *S. malma* Аляски и моря Бофорта (Armstrong, 1974; DeCicco, 1992; Morita et al., 2009; Courtney et al., 2016, 2018) и кунджи *S. leucomaenis* из водоёмов Японских о-вов (Morita, 2001; Arai, Morita, 2005; Arai et al., 2005; Morita et al., 2013), а также пилотные исследования жизненного цикла мальмы и кунджи Камчатки (Павлов и др., 2013, 2014). В то же время известно, что мальма и кунджа — виды лососёвых рыб, особи которых в пределах речных систем сосуществуют с разной степенью выраженности анадромии и резидентности, среди них есть рано- и поздносозревающие, причём половозрелости они достигают как в результате морских миграций, так и без таковых (Савваитова, 1989; Гудков, 1991, 1996; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007; Груздева и др., 2017; Кузищин и др., 2022). Однако биология мальмы и кунджи в морской период жизни изучена крайне слабо, остаются не рассмотренными сравнительные особенности морских миграций этих видов.

Для понимания межвидовых отношений гольцов в роде *Salvelinus* представляется целесообразным изучение вариаций их жизненного цикла и разнообразия миграционного поведения у разных видов в условиях симпатрии. Одним из удовлетворяющих таким требованиям водоёмов является р. Утхолок на Северо-Западе Камчатки. В этой речной системе обитают и мальма, и кунджа, а также сформировалась зона гибридизации этих видов. В результате массовой перманентной гибридизации встречаются межвидовые гибриды кунджа × мальма, ставшие здесь постоянным компонентом ихтиофауны (Груздева и др., 2018, 2020). В результате в р. Утхолок в настоящее время обитают три группировки гольцов. Ранее было установлено, что кунджа, мальма и их гибриды в речной период жизни осваивают разные биотопы (Кузищин, Груздева, 2024), но морской период их жизни оставался неизученным.

В связи с этим, цель нашего исследования — на основании ретроспективной оценки жизненного цикла по содержанию Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолитах половозрелых производителей сравнительно изучить миграционный полиморфизм

трёх симпатричных группировок гольцов речной системы Утхолока, проанализировать их пространственное распределение в период морских миграций и межвидовые отношения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2004—2007 и 2016—2024 гг. в р. Утхолок (северо-западная часть п-ова Камчатка). Длина реки ~140 км, её истоки расположены в отрогах и распадах Медвежьего хребта, она имеет множество притоков разного типа (горные и тундровые ручьи), носит предгорный характер в верхнем течении, тундровый — в среднем и нижнем. Устье Утхолока (57°42'45.42"с.ш., 156°51'37.75" в.д.) расположено у южного основания прибрежного хребта Мыс Утхолок. Подробное описание строения этой реки приведено в наших прежних работах (Павлов и др., 2001, 2016а; Кузищин и др., 2020, 2023; Кузищин, Груздева, 2024). Нерестилища гольцов и гибридов расположены в притоках и верховьях реки, русло половозрелые и неполовозрелые особи используют как зону зимовки, мигрирующие — как транзитную зону (Павлов и др., 2016а; Кузищин, Груздева, 2024).

При впадении в море р. Утхолок образует эстуарий, глубоко врезающийся в сушу. Эстуарий этой реки по совокупности гидрологических характеристик относится к типу макроприливных воронкообразных (Коваль, 2024), имеет строение расширенного речного русла, подверженного воздействию морского прилива, относится к сильно стратифицированному полигалинному типу с длинным клином солёной воды (Carleton Ray, 1975; Hayden et al., 1984; Карпенко, 1998). Прибрежный участок Охотского моря имеет 3-й (умеренный) тип прибойности (Кусакин, 1977). В связи с таким строением зона подпора в зависимости от силы прилива распространяется (течение поворачивает вспять) на расстояние до 25 км вверх по реке от створа географического устья, зона солоноватых вод — до 9.5—10.1 км. В отлив солоноватая вода в эстуарии сохраняется на удалении до 6 км от створа географического устья, в тихую погоду в прилегающей части моря формируется зона солоноватых вод на участке длиной ~7 км вдоль берега по обе стороны от устья и на удалении 5—6 км от берега. В эстуарии р. Утхолок температура и солёность воды постоянно изменяются: в течение суток солёность варьирует от 3 до 27‰, температура — от 6 до 12°C в июле и от 12 до 20°C в августе. Кроме того, наблюдается вертикальная стратификация

воды в эстуарии: в прилив в верхнем слое воды до глубины 1.5—2.0 м солёность варьирует от 7 до 12‰ (июль и август), в слое от 2.0 до 8.0 м — 18—24‰. В отлив сходная вертикальная стратификация наблюдается в прилегающей к устью части моря (Пустовит, Пичугин, 2006). В целом же прибрежная распресненная зона у берегов Западной Камчатки простирается на 8—15 км от берега и имеет солёность от 8.9 до 20.4‰ (Коваль, 2024).

Рыб отлавливали удебными снастями в основном русле реки в осеннее время, в конце сентября—октябре. Гибридов выявляли по внешнему облику и окраске и позднее верифицировали в лаборатории методами популяционно-генетического анализа с использованием микросателлитных маркеров ядерной ДНК. Изображения родительских видов и гибридов, описание методики верификации приведены в публикациях Груздевой с соавторами (2018, 2020). В исследовании все гибриды, до данным предварительного молекулярно-генетического анализа, происходили от самок кунджи и самцов мальмы (далее обозначены как “гибрид кунджа × мальма”). Всего использованы отолиты 97 экз. мальмы, 102 экз. кунджи и 61 экз. гибридов. Для сравнительного анализа и сопоставления результатов по гольцам собраны отолиты 5 экз. кижуча *Oncorhynchus kisutch* как вида, ведущего типично проходной образ жизни. Всех отловленных рыб непосредственно после поимки усыпляли шадящим путём, помещая их в раствор MS-222 (Ackerman et al., 2005; Guide ..., 2019), затем обрабатывали. Выполнен полный биологический анализ всех рыб, измерена длина тела по Смитту (*FL*), масса тела (*W*) (Правдин, 1966; Павлов и др., 2001), определены пол и стадия зрелости половых желёз (Мурза, Христофоров, 1991; Макеева, 1992), извлечены отолиты и законсервированы пресно-сухим способом (Зиммерман и др., 2003).

Определение возраста проводили методами световой микроскопии по необработанному отолиту, после чего оценки уточняли по шлифованным препаратам, далее проводили согласование оценок. При подсчёте годовых колец, а также при определении пресноводного и морского периодов жизни использовали рекомендации Гудкова (1991, 1996).

Длина тела, его масса и возраст отобранных для исследования рыб были больше по сравнению со средними значениями этих показателей у локальных популяций каждого вида гольцов и их гибри-

дов из р. Утхолок. Подбор именно таких рыб был обусловлен задачей по выявлению разнообразия вариантов миграционного поведения и поиском редких морф. Известно, что у проходных и полупроходных рыб старшевозрастные особи могут обеспечить выявление более полной картины изменчивости (Arai, Morita, 2005; Bond et al., 2015; Umatani et al., 2018; Goto et al., 2024). В то же время среди исследованных в нашей работе рыб более половины особей принадлежат к модальным для популяции возрастным и размерным классам. Так, в локальной популяции из р. Утхолок производители мальмы имеют модальный возраст 6–8 лет, кунджи — 8–10 лет, гибриды — 7–8 лет (наши данные; Павлов и др., 2016а).

Исследование особенностей миграций гольцов основано на расшифровке отолитов и выполнено на основании ретроспективной реконструкции жизненного цикла по соотношению микроэлементов, прежде всего, двухвалентных ионов металлов в отолите. Этот метод, разработанный и внедрённый в конце XX века, рассматривают как один из наиболее информативных и достоверных для выявления пресноводного, эстуарного и морского периодов жизни проходных рыб разных таксономических групп (Kalish, 1989, 1990; Radtke, 1989; Meyer-Rochow et al., 1992; Secor et al., 1993, 1995; Otake et al., 1994; Tzeng, Tsai, 1994; Limburg, 1995; Secor, Rooker, 2000; Volk et al., 2000; Зиммерман и др., 2003; Павлов и др., 2013, 2016б). Количественный анализ содержания ионов проводят с применением разных методов и приборов — с использованием рентгеновского радиоспектрографа (Kalish, 1990; Rieman et al., 1994; Radtke et al., 1997; Зиммерман и др., 2003) или рентгенофлуоресцентного (РФА) микроанализа (Павлов и др., 2013, 2016б; Esin et al., 2022). Преимущество РФА-анализа заключается в том, что одновременно анализируется большое количество химических элементов с атомной массой более 23, регистрирующая структура не разрушается, а также возможен анализ больших серий образцов (Павлов и др., 2012, 2013, 2014, 2016б).

В текущем исследовании применён опробованный ранее метод РФА-анализа с применением энергодисперсионного спектрометра Tornado M4 (“Bruker AXS”, Германия), методика подробно описана в наших предыдущих работах (Павлов и др., 2012, 2014). Данный метод основан на взаимодействии вещества образца с высокоэнергетическим рентгеновским излучением, которое приводит к испусканию вторичного

рентгеновского излучения (рентгеновская флуоресценция). Вторичное излучение характеристическое, так как атомы каждого химического элемента излучают фотоны со строго определенной энергией, которую прибор и фиксирует (Павлов и др., 2016б).

От каждой рыбы использовали один левый отолит (сагитту). Для изготовления препаратов отолит шлифовали с двух сторон до получения ровного тонкого шлифа толщиной ≤50 мкм так, чтобы зона примордиумов (нуклеарная зона отолита, соответствующая эмбриональному периоду развития) соприкоснулась с поверхностью шлифа. Препараты отолитов шлифовали вручную на тканевых абразивных материалах с последовательным переходом размера зерна от 400 до 12000 единиц шкалы ANSI-74. Шлифованный с обеих сторон препарат помещали на пластиковое предметное стекло в каплю нагретого до 93–95°С жидкого полимера Crystal-Bond 509 (“AremcoProducts, Inc.”, США), далее препарат охлаждали до затвердевания полимера. Окончательную полировку препарата проводили с применением фетровых дисков и коллоидного раствора Al₂O₃. Полученный препарат промывали дистиллированной водой и протирали салфеткой, смоченной в 96%-ном этиловом спирте.

При анализе на спектрометре на экранном изображении отолита под микроскопом при увеличении ×100 вручную намечали линию из точек, в которой определяли массовую долю ионов Ca²⁺ и Sr²⁺ (далее по тексту — “соотношение Sr/Ca”) от зоны примордиумов к краю отолита в направлении нарастания колец. Расстояния рассчитывали в программе “Image J” версии 1.4.3.67 (Schneider et al., 2012). В результате для каждого отолита выстраивали “трансекту индивидуального жизненного цикла” (life history transect (LHT) — по: Kalish, 1990; Volk et al., 2000), которая позволяет с привязкой к возрасту установить места обитания рыб. Учитывая высокий миграционный полиморфизм гольцов и возможность их быстрого многократного перехода по участкам с разной солёностью, выбрали интервалы между соседними точками на LHT, равными 20 мкм, тем самым на трансекте получали не менее 250 точек. Это превышает частоту точек при проведении такого рода анализа в практике других исследователей и позволяет повысить точность оценок.

Измерения проводили без вакуума, применяли усиленные рентгеновские импульсы для большей точности определения количества и

расчета соотношения Sr/Ca, при максимальной мощности трубки (50 кВ, 600 мкА), при этом диаметр рентгеновского луча составил 20 мкм.

На фотографии отолита расстояния от точек трансекты и от границ опаковых и гиалиновых колец до примордиума рассчитывали в программе Image J, по полученным расстояниям в программе Statistica 10.0 (“StatSoft, Inc.”, США) строили графические профили соотношения Sr/Ca от зоны примордиумов к краю отолита.

Интерпретацию трансект, или ретроспективную расшифровку жизненного цикла особи по полученным индивидуальным графическим профилям (трансектам), проводили, учитывая мировой опыт. Так, если на участке трансекты отображены низкие значения соотношения Sr/Ca (для разных видов рыб этот уровень варьирует от 0.5 × 10⁻³ до 3.0 × 10⁻³), принято считать, что этот период жизни особь провела в пресной воде (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1996, 1997; Kalish, 1989, 1990; Radtke, 1989; Secor et al., 1993, 1995; Volk et al., 2000; Doubleday et al., 2014; Courtney et al., 2016, 2018). Когда на трансекте отображается су-

щественное возрастание значений соотношения Sr/Ca, это свидетельствует о переходе особи из пресной воды в солоноватую или морскую (Arai et al., 2002, 2004; Arai, Morita, 2005). Для разных групп рыб индикатором этого перехода в морскую воду является трёх—четырёхкратное возрастание соотношения Sr/Ca (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1996, 1997; Kalish, 1989, 1990; Secor et al., 1993, 1995; Volk et al., 2000). Для рыб, выходящих из пресных вод в солоноватоводные эстуарии, возрастание соотношения Sr/Ca на трансектах обычно меньше — примерно в 1.4–2.0 раза (Secor et al., 1993; Secor, Piccoli, 1996; Kafemann et al., 2000; Secor, Rooker, 2000).

Статистическую обработку данных выполняли методами унивариантного статистического анализа, рассчитывали среднее значение и его ошибку. Для сравнения выборок разных лет использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), различия оценивали с применением непараметрических критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса (*H*) (Лакин, 1990) в программе Statistica 10.0.

Таблица 1. Характеристика исследованных рыб

Возраст	Число рыб, экз	Длина тела по Смитту, мм*	Масса, г*	Соотношение полов, самцы : самки	Стадия зрелости гонад, самцы/самки
Мальма <i>Salvelinus malma</i>					
6+	30	387.6 (362–448)	598.2 (452–815)	1.0 : 1.2	IV/III, IV
7+	31	439.4 (410–482)	835.7 (653–914)	1.0 : 1.3	IV/III–IV, IV
8+	33	493.3 (485–515)	1078.3 (900–1230)	1.3 : 1.0	IV/III–IV, IV
9+	3	554.2 (522–601)	1783.1 (1190–2458)	2.0 : 1.0	VI–II/VI–II
Кунджа <i>S. leucomaenis</i>					
7+	20	510.7 (488–585)	1330.1 (795–1813)	1.0 : 1.0	IV/IV
8+	25	525.9 (503–550)	1458.4 (783–1691)	1.0 : 1.1	IV/IV
9+	25	610.5 (595–630)	2170.4 (1740–2740)	1.0 : 1.1	IV/IV
10+	21	680.3 (615–750)	2498.3 (2071–3186)	1.0 : 1.2	IV/IV
11+	11	693.5 (680–805)	3329.7 (2953–3706)	1.1 : 1.0	IV, VI–II/IV, VI–II
Гибриды кунджа × мальма					
6+	19	413.6 (391–434)	661.6 (622–952)	1.0 : 1.2	VI–II/VI–II
7+	21	455.7 (425–490)	788.1 (762–1005)	1.0 : 1.3	VI–II/VI–II
8+	18	514.7 (505–519)	1010.3 (918–1240)	1.1 : 1.0	VI–II/VI–II
9+	3	584.7 (565–605)	1217.5 (1200–1660)	2.0 : 1.0	VI–II/VI–II

Примечание. * Среднее значение и в скобках пределы варьирования.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все особи мальмы, кунджи и гибридов в нашем исследовании — это крупные старшевозрастные половозрелые производители и “постпроизводители” (рыбы, отловленные в период после завершения нереста, с половыми желёзами VI—III стадии зрелости) (табл. 1). Полный возраст мальмы варьирует от 6 до 9 лет, рыбы принадлежат к трем демографическим группам: 3.4+, 3.5+, 3.6+; кунджи — от 7 до 11 лет, обнаружены особи восьми демографических групп: 3.4+, 3.5+, 3.6+, 3.7+, 3.8+, 4.4+, 4.6+, 4.7+; гибриды имеют полный возраст от 6 до 9 лет и принадлежат к пяти демографическим группам: 3.3+, 4.3+, 4.4+, 5.3+, 5.4+.

Тем самым исследованиями охвачены как самые массовые возрастные классы, так и наибольшие по возрасту рыбы, что в сочетании с большими выборками позволяет объективно оценивать миграционный полиморфизм гольцов.

Анализ ЛНТ мальмы, кунджи и гибридов выявил сложный варибельный характер соотношения Sr/Ca в течение жизни особей, отражающий высокое разнообразие миграционного поведения. В то же время установлены специфические особенности каждого вида и гибридов.

Мальма

Трансекты половозрелых особей мальмы характеризуются варьирующими, но в целом низкими значениями соотношения Sr/Ca в первых трёх годовых зонах отолитов (табл. 2, рис. 1). Такие значения соответствуют жизни особей в пресной воде до выхода в море. Соотношение Sr/Ca несколько выше в опаковых (летних) зонах по сравнению с гиалиновыми (зимними). Доля Sr²⁺ закономерно увеличивается от первого к третьему году раннего пресноводного периода жизни молоди мальмы (пестряток) до их ската в море, при этом различия между первым и третьим годами в содержании Sr²⁺ достоверны по двум критериям (ANOVA: *F*-критическое 3.362, *F*-тест 3.824, *p* = 0.0011; *H*: 17.85). По критерию Краскела–Уоллиса также достоверно различается содержание Sr²⁺ при сравнении первого и второго годов жизни пестряток (*H*: 11.34).

После зоны пресноводных лет жизни у особей с низким уровнем содержания Sr²⁺ на ЛНТ отолита наблюдается существенное повышение уровня соотношения Sr/Ca, что соответствует периоду пребывания рыб в море. При этом в выборке

мальмы по характеру соотношения Sr/Ca в зоне, соответствующей морскому периоду жизни, выявлен полиморфизм — обнаружены три типа отолитов.

На отолитах I типа в “морской” зоне отчетливо видно резкое повышение доли Sr²⁺ с достижением пика в области первого опакового кольца, затем его значительное снижение в области следующего за ним гиалинового кольца. Далее следуют новые максимумы в области следующих опаковых колец и снижения значений соотношения Sr/Ca в гиалиновых кольцах (рис. 1а). Максимальная величина соотношения Sr/Ca в опаковых “морских” зонах составляет 7.02×10^{-3} , средние значения в разные годы варьируют от 5.97×10^{-3} до 6.01×10^{-3} . В гиалиновых зонах максимум составляет 3.77×10^{-3} , средние значения располагаются в пределах от 3.37×10^{-3} до 3.45×10^{-3} в разные годы (табл. 2). В целом у мальмы на отолитах I типа хорошо выражено периодическое чередование опаковых зон с высокими значениями соотношения Sr/Ca и гиалиновых зон с низкими.

На отолитах II типа после зоны раннего речного периода жизни на ЛНТ также наблюдается существенное повышение содержания Sr²⁺. В дальнейшей жизни в море выявлены варьирующие значения соотношения Sr/Ca, однако максимумы с повышенным содержанием Sr²⁺ выражены значительно слабее по сравнению с отолитами I типа. При этом участки ЛНТ со сниженным уровнем содержания Sr²⁺ не всегда соответствуют гиалиновому кольцу (рис. 1б). Максимальные значения соотношения Sr/Ca на ЛНТ отолитов II типа в разные годы варьируют от 8.11×10^{-3} до 8.38×10^{-3} , средние значения — в пределах от 7.25×10^{-3} до 7.33×10^{-3} (табл. 2). Эти величины больше по сравнению с таковыми в опаковых зонах отолитов I типа, различия достоверны (*H*: в 1-й год 33.72; во 2-й год 29.18; в 3-й год 36.08). Минимальные значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых зонах на ЛНТ отолитов II типа всегда $> 6.40 \times 10^{-3}$. Таким образом, в отолитах II типа высокое значение соотношения Sr/Ca в первой морской зоне сохраняется в течение дальнейших нескольких лет и оно существенно больше по сравнению с отолитами I типа.

На отолитах III типа выявлена комбинированная конфигурация ЛНТ: после зоны раннего речного периода жизни наблюдается резкое увеличение содержания Sr²⁺ в опаковой зоне, затем его падение в гиалиновой, аналогично картине на отолитах I типа. В последующие годы соот-

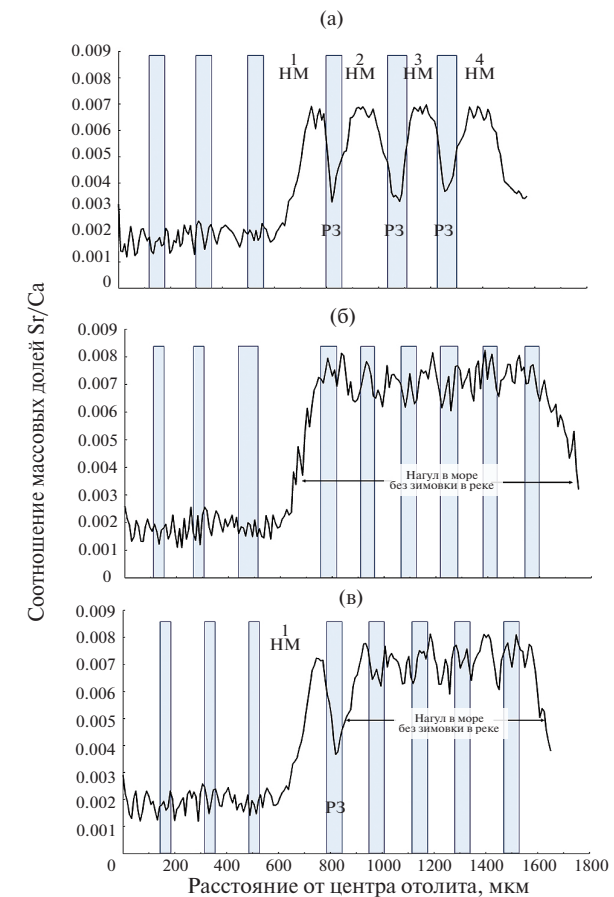


Рис. 1. Трансекты жизненной истории мальмы *Salvelinus malma* р. Утхолок: а — отолит I типа, самка длиной тела по Смитту (*FL*) 448 мм, массой (*W*) 815 г, возраст 3.3+; б — отолит II типа, самец *FL* 601 мм, *W* = 1660 г, возраст 3.6+; в — отолит III типа, самец *FL* 519 мм, *W* = 1240 г, возраст 3.5+. (□) — гиалиновые (зимние) кольца; HM — летний нагул в море, цифра обозначает очередность; P3 — зимовка в реке.

ношение Sr/Ca увеличивается до максимальных значений (8.38×10^{-3}) и сохраняется высоким (минимальные значения всегда $> 6.40 \times 10^{-3}$), аналогично характерной для отолитов II типа картине (рис. 1в).

Форма ЛНТ на отолитах и анализ содержания Sr²⁺ и Ca²⁺ в разных годовых зонах дают основания для интерпретации особенностей миграций мальмы в море.

Мальма с отолитами I типа после ската из реки нагуливается в море меньше года, после чего возвращается в реку. Это подтверждают низкие значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых (зимних) зонах отолитов. После зимовки следующей весной эти рыбы вновь выходят в море на нагул и снова возвращаются в реку на зимовку. В дальнейшем такие циклы в течение жизни могут многократно повторяться. При этом заход в реку из моря на зимовку не обязательно связан с половым созреванием — в популяции мальмы из р. Утхолок встречаются особи *FL* 450–520 мм, пропускаю-

щие нерестовый цикл. По нашим наблюдениям, миграция мальмы в море после первой и последующих зимовок в реке проходит в конце мая, ход обратно в реку — преимущественно в августе–начале сентября, после 3.0–3.5 мес. морского нагула. Средние значения соотношения Sr/Ca в опаковых зонах отолитов I типа (в разные годы от 7.25×10^{-3} до 7.33×10^{-3}) достоверно меньше, чем выявленные у кижуча р. Утхолок — вида, который нагуливается в открытом океане при океанической солёности, и составляют от 7.89×10^{-3} до 8.35×10^{-3} (*n* = 5) (ANOVA: *F*-критическое 3.172, *F*-тест 4.153, *p* = 8.12×10^{-5} ; *H* 44.24). Эти данные дают основания полагать, что в случае морского нагула у мальмы р. Утхолок недалеко от берегов, в зоне действия континентального пресноводного стока, формируются отолиты I типа. Таким образом, жизненный цикл мальмы с отолитами I типа состоит из неоднократных последовательных выходов в море в прибрежную зону, чередующихся с зимовкой в реке. Этот тип миграций является характерным для мальмы Камчатки, таких

Таблица 2. Соотношения массовых долей Sr/Ca $\times 10^{-3}$ в разных зонах отолита мальмы *Salvelinus malma*, кунджи *S. leucomaenis* и их гибридов из р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Параметр	Мальма	Кунджа	Гибриды
Ранний речной период жизни (стадия пестрятки)			
1-я опаковая зона	1.77 $\pm$ 0.10 (1.65–2.14) [9.33]	1.14 $\pm$ 0.05 (0.92–1.61) [7.14]	1.21 $\pm$ 0.07 (1.01–1.69) [7.43]
1-я гиалиновая зона	1.52 $\pm$ 0.09 (1.00–1.62) [8.16]	1.12 $\pm$ 0.03 (0.81–1.34) [5.85]	1.18 $\pm$ 0.06 (0.92–1.33) [6.21]
1-й речной год в целом	1.61 $\pm$ 0.12 (1.03–2.14) [16.89]	1.13 $\pm$ 0.06 (0.81–1.61) [8.66]	1.19 $\pm$ 0.08 (0.92–1.69) [9.22]
2-я опаковая зона	2.31 $\pm$ 0.12 (2.18–2.49) [9.11]	2.01 $\pm$ 0.09 (1.97–2.12) [7.56]	2.02 $\pm$ 0.08 (1.98–2.17) [8.47]
2-я гиалиновая зона	1.78 $\pm$ 0.10 (1.63–1.95) [7.47]	1.77 $\pm$ 0.07 (1.62–1.94) [5.24]	1.79 $\pm$ 0.07 (1.71–1.95) [7.31]
2-й речной год в целом	2.28 $\pm$ 0.15 (1.63–2.49) [10.24]	1.83 $\pm$ 0.12 (1.62–2.12) [9.84]	1.92 $\pm$ 0.11 (1.71–2.17) [10.36]
3-я опаковая зона	2.59 $\pm$ 0.16 (2.39–2.70) [8.25]	2.11 $\pm$ 0.13 (1.97–2.14) [9.86]	2.13 $\pm$ 0.12 (2.02–2.18) [8.12]
3-я гиалиновая зона	2.23 $\pm$ 0.11 (2.14–2.36) [7.19]	1.82 $\pm$ 0.10 (1.75–1.95) [6.43]	2.02 $\pm$ 0.11 (1.83–2.09) [7.57]
3-й речной год в целом	2.46 $\pm$ 0.16 (2.14–2.70) [11.34]	2.06 $\pm$ 0.15 (1.75–2.15) [10.64]	2.11 $\pm$ 0.15 (1.83–2.18) [12.76]
Период жизни в море/эстуарии после раннего речного периода			
1-я опаковая “морская” зона***	5.99 $\pm$ 0.22 (4.24–6.97) [12.13]* 7.25 $\pm$ 0.16 (6.43–8.11) [13.04]**		3.87 $\pm$ 0.16 (2.93–4.71) [10.85]
Максимальные (над чертой) и минимальные (под чертой) значения соотношения Sr/Ca в 1-й опаковой “морской” зоне у кунджи		8.12 $\pm$ 0.14 (7.93–8.78) [10.44] 3.34 $\pm$ 0.14 (3.16–3.52) [10.69]	
1-я гиалиновая зона – “зимовка в реке”		3.16 $\pm$ 0.20 (2.98–3.30) [13.14]	3.32 $\pm$ 0.21 (3.11–3.41) [11.45]
2-я опаковая “морская” зона***	3.45 $\pm$ 0.21 (3.32–3.77) [17.36] 6.01 $\pm$ 0.22 (4.30–6.99) [13.02]* 7.33 $\pm$ 0.19 (6.48–8.32) [14.64]**		3.84 $\pm$ 0.17 (3.02–4.69) [11.24]
Максимальные (над чертой) и минимальные (под чертой) значения соотношения Sr/Ca во 2-й опаковой “морской” зоне у кунджи		8.16 $\pm$ 0.15 (7.89–8.76) [11.35] 3.38 $\pm$ 0.15 (3.22–3.50) [11.47]	
2-я гиалиновая зона – “зимовка в реке”		3.17 $\pm$ 0.19 (3.01–3.33) [12.87]	3.28 $\pm$ 0.18 (3.12–3.39) [10.49]
3-я опаковая “морская” зона***	3.39 $\pm$ 0.23 (3.21–3.76) [15.27] 5.97 $\pm$ 0.22 (4.39–7.02) [12.86]* 7.31 $\pm$ 0.21 (6.41–8.38) [13.20]**		3.86 $\pm$ 0.20 (3.00–4.38) [12.41]
Максимальные (над чертой) и минимальные (под чертой) значения соотношения Sr/Ca в 3-й опаковой “морской” зоне у кунджи		8.17 $\pm$ 0.21 (7.85–8.84) [16.87] 3.33 $\pm$ 0.15 (3.20–3.49) [12.67]	
3-я гиалиновая зона – “зимовка в реке”		3.18 $\pm$ 0.16 (2.92–3.32) [15.24]	3.27 $\pm$ 0.01 (3.15–3.38) [11.34]

Примечание. Перед скобками – среднее значение и его ошибка, в круглых скобках – пределы варьирования показателя, в квадратных – коэффициенты вариации. * У прибрежно-проходной мальмы; ** у типично-проходной мальмы; *** усреднение показателя для кунджи не проводили.

рыб ранее мы назвали “прибрежно-проходными” (Павлов и др., 2012, 2014).

Мальма с отолитами II типа после первого ската из реки нагуливается в море в течение нескольких последовательных лет и заходит в реки только после достижения половой зрелости. Такой тип миграций в полной мере соответствует типичным проходным лососям, например представителям рода *Oncorhynchus* (тихоокеанские лососи). При этом значения соотношения Sr/Ca на LHT отолитов мальмы II типа сходны с таковыми у кижуча р. Утхолок – достоверные различия не выявлены (ANOVA: *F*-критическое 3.937, *F*-тест 3.565, *p* = 0.0929; *H* 7.38). Тем самым есть веские основания полагать, что морские миграции мальмы с отолитами II типа проходят в открытом море/океане, вдали от зоны действия континентального пресноводного стока. В связи с этим таких рыб мы называем “типично проходными” (Павлов и др., 2012, 2014).

Мальма с отолитами III типа, хотя и возвращается из моря на одну зимовку в реку, большую часть дальнейшей жизни проводит вдали от берегов, в условиях высокой солёности.

В популяции р. Утхолок резко преобладает прибрежно-проходная мальма (самцы и самки), её доля в выборке составляет 96.9% (94 из 97 экз.), 2.1% (2 экз., самец и самка) составляет типично проходная мальма с отолитами II типа и 1.0% (1 экз., самец) – мальма с отолитами III типа. Примечательно, что типично проходная мальма в нашей выборке представлена самыми крупными особями *FL* > 522 мм, возраст которых составляет 9+. В целом можно утверждать, что особи мальмы с “океаническим” типом

миграций являются редкими морфами в популяции р. Утхолок.

Кунджа

В выборке кунджи выявлен только один тип отолитов по соотношению Sr/Ca. На отолитах после зоны пресноводных лет жизни у особей с низким уровнем содержания Sr²⁺ на LHT по направлению к краю отолита выделяется зона с резкими перепадами экстремумов Sr/Ca (рис. 2).

Анализ LHT на отолитах кунджи демонстрирует сложную картину соотношения Sr/Ca в течение жизни. Так же как и для мальмы, у кунджи наблюдается низкое содержание Sr²⁺ в зонах отолитов, соответствующих раннему пресноводному периоду жизни на стадии пестрятки (табл. 2, рис. 2). В целом для кунджи характерна низкая вариабельность соотношения Sr/Ca в ранний пресноводный период жизни по сравнению с таковым у мальмы. Максимальные значения этого показателя у кунджи <2.15 $\times 10^{-3}$. Кроме того, у кунджи он сходный в опаковых и гиалиновых зонах, различия недостоверны (ANOVA: *F*-критическое 3.046, *F*-тест 0.516, *p* = 0.6955). В то же время у кунджи, как и у мальмы, наблюдается закономерное увеличение содержания Sr²⁺ по мере увеличения возраста в пресноводный период, оно достоверно больше в третьей и четвёртой годовых зонах раннего пресноводного периода по сравнению с первой и второй годовыми зонами (ANOVA: *F*-критическое 3.142, *F*-тест 4.608, *p* = 0.0001). Тем не менее по абсолютным значениям соотношения Sr/Ca этот период указывает на жизнь рыб в реке. В целом в ранний пресноводный период жизни в отолитах кунджи накапливается существенно меньше Sr²⁺ по сравнению

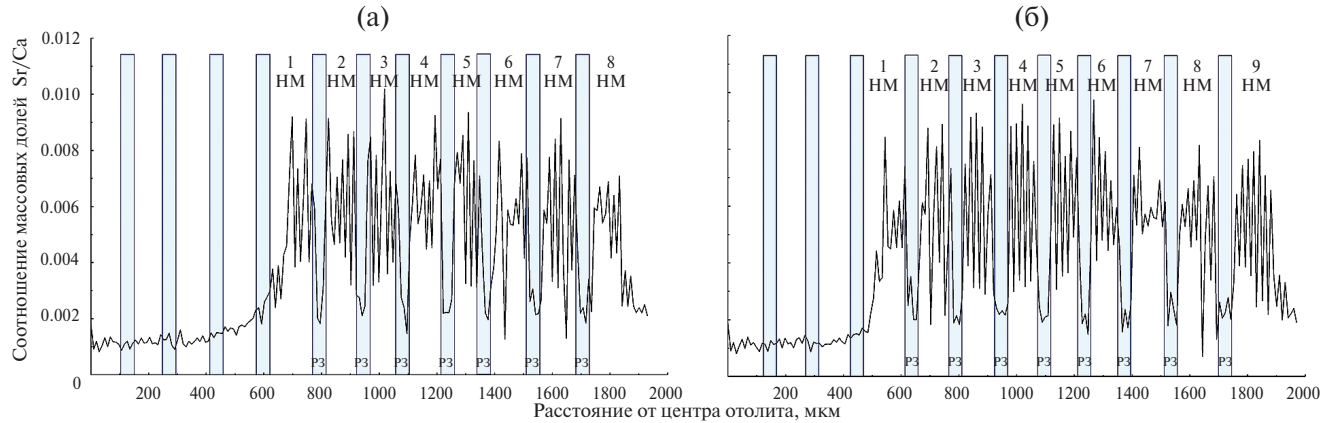


Рис. 2. Трансекты жизненной истории кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Утхолок: а – самка *FL* 775 мм, *W* = 3020 г, возраст 4.7+; б – самец *FL* 805 мм, *W* = 3706 г, возраст 3.8+. Обозначения см. на рис. 1.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа и значения критериев Манна—Уитни (*U*), Краскела—Уоллиса (*H*) и при попарной оценке различий соотношения Sr/Ca в годовых зонах отолитов мальмы *Salvelinus malma*, кунджи *S. leucomaenis* и их гибридов из р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Параметр	Дисперсионный анализ			Попарное сравнение					
	<i>F</i> -критерий Фишера		<i>H</i>	мальма : кунджа		мальма : гибриды		кунджа : гибриды	
	<i>F</i> -критическое	уровень значимости		<i>U</i>	<i>H</i>	<i>U</i>	<i>H</i>	<i>U</i>	<i>H</i>
1-й речной год	3.138	4.65×10^{-9}	27.65	0.0088*	21.59	0.0093*	15.92	0.0379	4.48
2-й речной год	3.143	6.32×10^{-10}	37.73	0.0034*	28.43	0.0011*	26.29	0.1034	1.69
3-й речной год	3.137	6.24×10^{-9}	36.30	0.0016*	33.12	0.0027*	32.08	0.1663	4.92
1-я морская опаковая зона**	3.210	2.06×10^{-8}	24.48			0.0013*	24.48		
1-я гиалиновая зона зимовки в реке**	3.219	7.06×10^{-6}	12.48	0.0089*	18.36	0.0087*	16.27	0.0930	5.46
2-я морская опаковая зона**	3.364	5.64×10^{-9}	32.51			0.0011*	33.15		
2-я гиалиновая зона зимовки в реке**	3.425	6.22×10^{-6}	13.77	0.0091*	16.67	0.0022*	22.34	0.0348	6.22
2-я морская опаковая зона**	3.154	5.12×10^{-9}	41.18			0.0008*	41.18		
2-я гиалиновая зона зимовки в реке**	3.661	4.77×10^{-7}	14.23	0.0088*	20.20	0.0076*	27.46	0.0212	6.02

Примечание. * Различия значимы при $p < 0.05$; ** для сравнения использовали данные по прибрежно-проходной мальме.

с пестрытками мальмы, особенно резкие различия выявлены при сравнении — опаковых зон (табл. 3).

После завершения пресноводного периода и ската неполовозрелых рыб из реки в море в опаковых зонах отолитов кунджи наблюдается резкое кратковременное увеличение содержания Sr^{2+} — на пиках соотношение Sr/Ca достигает значений от 8.76×10^{-3} до 9.06×10^{-3} в разные годы, в среднем варьирует в пределах от 8.12×10^{-3} до 8.20×10^{-3} . Эти значения существенно выше таковых в опаковых зонах прибрежно-проходной мальмы, они превышают величины этого показателя у типично проходной мальмы и сопоставимы с таковыми у кижуча.

Такие резкие пики максимальных значений соотношения Sr/Ca чередуются с такими же существенными спадами (до величин от 2.9×10^{-3} до 3.3×10^{-3} в разные годы), в каждой из опаковых зон выявлено пять, реже шесть, такого рода чередований (табл. 2, рис. 2). В последующем в гиалиновых зонах наблюдается низкое содержание Sr^{2+} , причём значения соотношения Sr/Ca у кунджи достоверно меньше по сравнению с таковыми в отолитах мальмы (табл. 3).

В целом характер изменений соотношения Sr/Ca в ЛНТ на отолитах кунджи остается сходным в разные годы жизни особей, различия между особями среднего (7—8 лет) и старшего (9—11 лет) возрастов не выражены (рис. 2). Таким образом, в отолитах кунджи наблюдается частое и резко выраженное чередование участков с высоким и низким содержанием Sr^{2+} , но при этом в гиалиновых зонах оно во всех случаях низкое (гораздо ниже, чем в опаковых).

Анализ форм ЛНТ на отолитах кунджи из р. Утхолок по соотношению Sr/Ca в разных годовых зонах позволяет выделить иной тип миграций у этого вида по сравнению с мальмой. Так, максимальные значения показателя в опаковых зонах отолитов кунджи оказались выше, чем у мальмы. Этот факт указывает на то, что в море кунджа заходит в участки с большей солёностью, чем это свойственно мальме. Однако пребывание кунджи в зоне с высокой солёностью носит кратковременный характер, так как участок ЛНТ с высоким соотношением Sr/Ca резко чередуется с участком низкого значения. Всего вероятнее, это указывает на возвращение кунджи в устьевую зону или эстуарий р. Утхолок, где даже с учетом мощных приливно-отливных течений

существует зона низкой солёности (~8—10‰). В связи с этим представляется сомнительным уход кунджи вдаль от берегов, в открытое море. Есть основания предполагать, что, кунджа, выходя в море, может заходить в более глубинные слои воды, где солёность выше, чем у поверхности (наши наблюдения). Весьма вероятно, что нагул кунджи в зоне с высокой солёностью требует последующего восстановления водно-солевого баланса пассивным способом — миграцией рыб в опреснённую воду. Примечательно, что так же, как и прибрежно-проходная мальма, кунджа зимует только в пресной воде, что подтверждает практическую невозможность пребывания рыб в море вблизи устья реки в зимнее время. Такой тип миграционного поведения и распределения кунджи выявлен впервые и заслуживает выделения в самостоятельную категорию — “челночный тип миграций в рамках прибрежно-проходной стратегии”.

Гибриды кунджа × мальма

У гибридов выявлена только одна конфигурация ЛНТ, имеющая большое сходство с таковой у мальмы (рис. 3). Как и в случае родительских видов, в ЛНТ на отолитах гибридов выделяются два периода — пресноводный, соответствующий стадии пестрытки и характеризующийся низким содержанием Sr^{2+} , и связанный с выходом из реки и нагулом в водах с повышенной солёностью.

В пресноводных годовых зонах наблюдаются варьирующие, но низкие ($<2.18 \times 10^{-3}$) значения соотношения Sr/Ca, при этом не выявлены достоверные различия массовой доли Sr^{2+} в опаковых и гиалиновых зонах, но вариабельность

соотношения Sr/Ca в них невелика (значения коэффициента вариации всегда <10) (табл. 2). В целом по значению соотношения Sr/Ca в пресноводный период жизни гибриды сходны с кунджей, достоверных различий между ними не выявлено, но при этом во всех случаях имеются достоверные различия с мальмой (табл. 3). В отличие от мальмы и кунджи выход из реки у гибридов наступает позже, преимущественно в возрасте 4+ и 5+, выход в море в возрасте 3+ обнаружен всего у трёх особей из 61 (4.9%). В ранний пресноводный период у гибридов, как и у родительских видов, содержание Sr^{2+} в опаковых и гиалиновых зонах закономерно увеличивается, в четвёртой и пятой годовых зонах содержание Sr^{2+} достоверно больше, чем в два первых года (ANOVA: *F*-критическое 3.387, *F*-тест 4.755, $p = 0.0001$).

После завершения раннего пресноводного периода и ската из реки в море в опаковых зонах отолитов гибридов, так же как и у родительских видов, содержание Sr^{2+} увеличивается, однако значения соотношения Sr/Ca заметно меньше, чем у мальмы и кунджи. Максимальные значения Sr/Ca у всех изученных особей во всех опаковых зонах не превышают 4.71×10^{-3} , различия между тремя видами достоверны (табл. 2, 3). В гиалиновых зонах гибридов наблюдается падение доли Sr^{2+} — соотношение Sr/Ca достигает низких значений ($< 3.41 \times 10^{-3}$). По соотношению Sr/Ca в гиалиновых зонах гибриды сходны с кунджей, однако достоверно отличаются от мальмы, у которой доля Sr^{2+} выше. По конфигурации ЛНТ гибридов выявлен полиморфизм (рис. 3). У части рыб на ЛНТ выявлены опаковые зоны с пониженными значениями соотношения Sr/Ca,

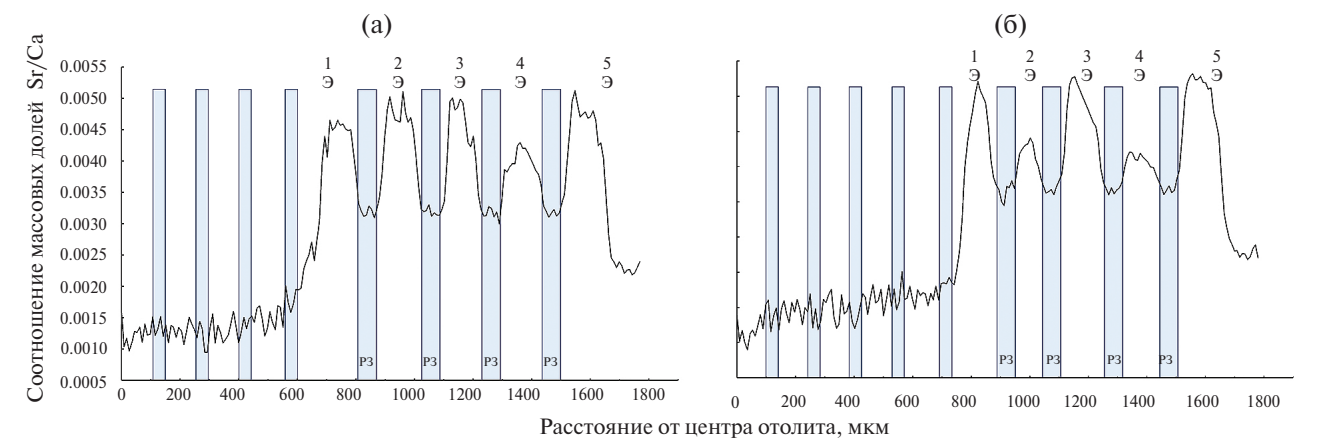


Рис. 3. Трансекты жизненной истории гибридов кунджа *S. leucomaenis* × мальма *S. malma* р. Утхолок: а — самец *FL* 515 мм, *W* = 1105 г, возраст 4.4+; б — самка *FL* 605 мм, *W* = 1660 г, возраст 5.4+. Э — нагул в эстуарии, цифра обозначает очередность; ост. обозначения см. на рис. 1.

то есть в ряде случаев содержание Sr^{2+} снижается, максимальные значения показателя варьируют от 3.72×10^{-3} до 3.93×10^{-3} . Такие опаковые зоны выявлены в разные годы жизни особей, но не было ни одного случая, чтобы такое низкое содержание Sr^{2+} было бы в первый выход из реки. В большинстве случаев — у 36 из 61 экз. (59%) — выявлены более или менее сходные (равномерные) по соотношению Sr/Ca чередующиеся опаковые с повышенным содержанием и гиалиновые с пониженным содержанием Sr^{2+} зоны. У 14 экз. (22.9%) в опаковой зоне выявлен один “малый” экстремум в течение жизни и у 11 экз. (18%) — два “малых”. Только у 6 из 25 экз. установлены достоверные различия по соотношению Sr/Ca между “большими” и “малыми” экстремумами, ЛНТ таких особей представлены на рис. 3. В остальных случаях различия в соотношении Sr/Ca недостоверны.

Анализ соотношения Sr/Ca в ЛНТ на отолитах гибридов даёт основания утверждать об их мигрантном образе жизни, подобно родительским видам. Однако низкая по сравнению с родительскими видами массовая доля Sr^{2+} в отолитах гибридов указывает на то, что их нагул приурочен к участкам с низкой солёностью, скорее всего, они держатся в эстуарии или непосредственно в прилегающей к устью р. Утхолок морской акватории, где солёность изменяется от 2—3 до 9—10‰ в зависимости от приливно-отливных течений и погодных условий. При этом у гибридов, как и у большинства особей мальмы и всех особей кунджи, выявлена зимовка в реке. Полученные данные указывают на то, что гибриды, скорее всего, не обладают физиологическими свойствами, обеспечивающими им успешную жизнь в морской воде с высокой солёностью. Фактически гибриды могут осваивать нагульные акватории только эстуария р. Утхолок. Поэтому по типу миграций гибридов можно рассматривать как “полупроходных” рыб в понимании Кесслера (1877) и Мейснера (1933).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ретроспективный анализ жизненного цикла мальмы, кунджи и их гибридов по данным микрохимического состава отолитов выявил сложную картину миграций этих рыб и их распределения, которые имеют сильно выраженный видоспецифический характер. Обнаруженные особенности накопления Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолитах указывают на пространственное расхождение гольцов в разные периоды их жизни. При этом

различия в распределении рыб наблюдаются уже в ранний пресноводный период.

Хорошо известно, что молодь гольцов в первые годы жизни осваивает разные участки речных систем Камчатки, при этом разные виды различаются хорошо выраженными предпочтениями при выборе биотопов (Павлов и др., 2009, 2016а; Груздева и др., 2011, 2014). Наши данные показали, что в первые годы жизни в отолитах мальмы накапливается больше Sr^{2+} по сравнению с кунджей и гибридами, особенно в опаковых (летних) зонах, что может отражать не только её пространственное расхождение, но и различия в характере питания. В исследованиях ряда пресноводных рыб было установлено, что содержащийся в пищевых объектах Sr^{2+} легко инкорпорируется в отолит в количествах, которые иногда могут создавать даже “ложный морской сигнал” (Limburg, 1995; Farrell, Campana, 1996; Kennedy et al., 2000; Gibson-Reinemer et al., 2009; Miller et al., 2010). Так, например, потребление молодью мальмы и арктического гольца *S. alpinus* из оз. Илиamna (Бристольский залив, Аляска) большого количества икры тихоокеанских лососей (которая формируется в теле самок в период океанического нагула и имеет сильный сигнал Sr^{2+} — по: Waite et al., 2008; Jaecks, 2010) приводит к повышенному содержанию Sr^{2+} в их отолитах, хотя методами мечения и телеметрии было доказано, что молодь постоянно живёт в реках и ручьях и в море не выходит (Jaecks, 2010; Jaecks, Quinn, 2014; Jaecks et al., 2016). Также ранее было установлено, что молодь кунджи р. Утхолок в значительной степени локализована в небольших притоках реки, тогда как молодь мальмы, особенно в возрасте 2 года и более предпочитает русловые участки реки (Павлов и др., 2016а). К руслу р. Утхолок приурочены нерестилища самых массовых видов тихоокеанских лососей — горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta*, тогда как в притоках нерест лососей имеет существенно меньшие масштабы. Вполне вероятно, что большее содержание Sr^{2+} в отолитах молоди мальмы является следствием её питания преимущественно икрой горбуши и кеты в летне-осенний период. В настоящее время четких сведений о распределении молоди гибридов в бассейне р. Утхолок нет. В то же время малое содержание Sr^{2+} у молоди гибридов, сходное с таковым у кунджи, даёт основание полагать, что молодь гибридов также населяет притоки реки, подобно материнскому виду — кундже.

Наибольшие пространственные расхождения и сложность конфигураций миграционных циклов выражены у гольцов после раннего речного периода жизни и связаны с освоением морской среды.

В популяции мальмы р. Утхолок миграционный полиморфизм выражен в сосуществовании особей с длительными морскими миграциями (типично проходной тип) и короткими прибрежными (прибрежно-проходной тип). Принципиальным различием между ними является жизнь в зимний период. Типично проходные особи мальмы проводят зиму в море, при высокой солёности, тогда как прибрежно-проходные для зимовки заходят в реку и пребывают в пресной воде до следующей весны. В целом, по нашим наблюдениям, покатная миграция смолтов мальмы осуществляется в июне (Pavlov et al., 2005; Павлов и др., 2016а), массовый ход в реку после морского нагула — в августе и начале сентября. Таким образом, период морского нагула большей части мальмы (прибрежно-проходных особей с отолитами I типа), а также очень редких особей с отолитами III типа в первый “морской” выход из реки составляет по длительности ~3 мес. Эти данные полностью соответствуют представлениям о “тысячниках” — мелких неполовозрелых гольцах, которые возвращаются в реки в конце лета и осенью (Савваитова, 1989; Тиллер, 2007; Павлов и др., 2012, 2016а).

Примечательно, что типично проходная мальма — редкая морфа в популяции р. Утхолок, речь идет о единичных особях. Полученные данные хорошо укладываются в картину миграционного полиморфизма мальмы из других рек Камчатки (Павлов и др., 2012). Однако имеющиеся в литературе сведения по морским миграциям мальмы указывают на то, что зимует она только в пресной воде, особенно этот факт подчёркивается для популяций у северной границы ареала, на Аляске в реках бассейна морей Берингова и Бофорта (Armstrong, Morrow, 1980; McCart, 1980; Underwood et al., 1996; DeCicco, 1997; Bond et al., 2015; Hart et al., 2015; Courtney et al., 2016, 2018; Brown et al., 2019). По результатам телеметрии, мечения и локализации поимок считается, что мальма в морской период нагуливается в относительно тёплых и распреснённых водах (Craig, McCart, 1976; Griffiths et al., 1977; Craig, Haldorson, 1981; Craig, 1984, 1989; Craig et al., 1985; Underwood et al., 1996; Jarvela, Thorsteinson, 1997, 1999; Courtney et al., 2016, 2018). Предпочитаемые мальмой температуры в морской период состав-

ляют 7—8°C при их варьировании от 4 до 12°C (Morita et al., 2009; Courtney et al., 2016, 2018). В литературе имеются также сведения, что мальма может в течение короткого времени (часы и сутки) пребывать в среде с морской солёностью при температуре ~1°C, однако при более длительной экспозиции в холодной морской воде, особенно в присутствии льда, наступает её гибель (Craig, 1989; Courtney et al., 2016, 2018). Ряд исследователей указывают на то, что мальма во время морских миграций придерживается прибрежной зоны, осваивая полосу шириной 5—15 (реже до 40) км от берега (Craig, McCart, 1976; Griffiths et al., 1977; Craig, Haldorson, 1981; Craig, 1984, 1989; Craig et al., 1985; Thorsteinson et al., 1990; Dunton et al., 2006; Harris et al., 2017; Courtney et al., 2018). В то же время были описаны и так называемые “дальние мигранты” мальмы, которые уходят в открытое море на сотни километров от устьев рек, но при этом подчёркивается, что и такие рыбы возвращаются на зимовку в реки (DeCicco, 1992; Волков и др., 1995; Morita et al., 2009; Courtney et al., 2016, 2018). Во время морских периодов мальма предпочитает держаться в самом верхнем, приповерхностном слое воды на глубинах до 2 м, редко опускаясь до 5 м (Craig, 1977; Armstrong, Morrow, 1980; Craig, Haldorson, 1981; West, Wiswar, 1985; Morita et al., 2009, 2013; Courtney et al., 2016).

Таким образом, большинству популяций мальмы в период морских миграций свойственно придерживаться приповерхностного слоя воды, вблизи берегов, в относительно тёплых морских водах, где ощущается воздействие пресноводного континентального стока. Наши данные указывают, что мальма р. Утхолок, в основном ведёт именно такой образ жизни. В то же время выявленные типично проходные особи не противоречат вышеуказанным представлениям о возможности мальмы мигрировать на далекие расстояния в открытое море. В настоящее время типично проходная мальма, способная проводить в море несколько последовательных лет, пусть и единичные особи, описана только в наших работах для р. Утхолок и ещё нескольких рек Камчатки (Павлов и др., 2012, 2014). Не исключено, что обнаружение типично проходной мальмы обусловлено большим объёмом выборки (около сотни рыб), тогда как в исследованиях других авторов использованы выборки меньшего объёма (10—20, редко 30 экз.). В то же время некоторые исследователи ранее предполагали, что миграционный полиморфизм у мальмы может быть большим, чем “прибрежно-проходной

с зимовкой в пресной воде” (Morita et al., 2009; Courtney et al., 2016). Тем самым наши данные расширяют существующие представления о миграционном полиморфизме мальмы. В настоящее время вопрос о том, где проходят морские миграции мальмы р. Утхолок в зимний период, открыт. Возможно, такие рыбы в зимнее время мигрируют в южном направлении, в район Курильских о-вов, где температура моря выше, чем у берегов Камчатки. Если это предположение верно, то дальние миграции мальмы возможны на сотни километров. Тот факт, что в популяции р. Утхолок типично-проходные особи мальмы являются самыми крупными в выборке, даёт дополнительное обоснование трактовки о дальних миграциях — длина и масса типично проходной мальмы (*FL* 52–60 см, *W* > 1.2 кг) сопоставимы с таковыми некоторых тихоокеанских лососей (горбуша, кижуч и другие), совершающих дальние миграции.

Особенности миграционного поведения кунджи существенно отличаются от таковых мальмы. У всех исследованных особей кунджи была сходная конфигурация кривых соотношения Sr/Ca. Это указывает (особенно учитывая большой объем исследованной выборки) на принадлежность кунджи р. Утхолок только к одному миграционному типу — так называемому “челночному”. Кундже в период летнего нагула свойственно совершать регулярные переходы из распресненных участков эстуария в море и обратно. При этом зимовка кунджи проходит только в пресных водах реки, что установлено как для рыб среднего размера и возраста, так и для наиболее крупных старшевозрастных особей. Данные по микроэлементному составу отоликов подтверждают ранее выполненные наблюдения за поведением и распределением кунджи в устье р. Утхолок, когда были выявлены подходы к устью реки разноразмерных особей кунджи и заход их в эстуарий, а затем выход обратно в море (Пичугин и др., 2006; Павлов и др., 2016а). Сходным образом описывают миграционное поведение кунджи в реках о-ва Сахалин (Гриценко, 2002) и на юге ареала, в бассейне Японского моря (Morita, 2001; Arai, Morita, 2005; Arai et al., 2005; Morita et al., 2009, 2013; Goto et al., 2024). Примечательно, что в опаковых зонах отоликов кунджи, вне зависимости от возраста, формируется 5–6 пиков с высоким и столько же с низким содержанием Sr^{2+} . По нашим наблюдениям, перезимовавшие в реке особи кунджи скатываются в конце мая, массово мигрируют из моря в реку во второй половине августа, в среднем длитель-

ность летнего нагула в море у кунджи составляет ~10 нед., следовательно, продолжительность одного цикла “высокий пик—низкий пик” составляет ~14 сут или ~7 сут в среде с высокой солёностью и столько же в распреснённой зоне эстуария. Наши соответствуют данным о кундже из рек о-ва Хоккайдо — есть указания на то, что кунджа может жить в условиях солёности более 25‰ около 5 сут, а затем перемещается в участки с меньшей солёностью (Morita et al., 2013). Такой тип миграций не предполагает уход далеко в море. Вероятнее всего, пребывание кунджи в море ограничивается участками в непосредственной близости от устья р. Утхолок. Наши данные соответствуют результатам исследований и других авторов: отсутствие кунджи в открытом море, её приуроченность к береговой линии и миграции вдоль берегов во время пребывания в море — все это неоднократно было отмечено в ряде источников (Machidori, 1986; Takami, 1995; Takami et al., 1996; Aoyama, 1997; Yamamoto et al., 1999; Morita, 2001).

В то же время обращает на себя внимание факт более высоких значений соотношения Sr/Ca в опаковых зонах отоликов кунджи по сравнению с мальмой. Учитывая многократные заходы кунджи в распреснённую зону в течение летнего нагула, маловероятно, чтобы особи кунджи из р. Утхолок уходили далеко в море. Как уже было выше отмечено, наиболее вероятно, что высокое содержание Sr^{2+} в опаковых зонах отоликов кунджи связано с её погружением в более глубокие участки моря, где вода более солёная, но и более холодная по сравнению с приповерхностным слоем. Сходное явление мы выявили в других реках полуострова (Павлов и др., 2014). К примеру, есть сведения, что на Камчатке кунджа может встречаться на большой глубине и при высокой солёности — известен случай поимки кунджи массой 3 кг в бух. Саранная (восточное побережье Камчатки) на глубине 30 м во время спортивной ловли зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* и морских окуней *Sebastes* spp. (персональное сообщение Э.В. Гольжа, ООО “Ургуй”, г. Елизово, Камчатский край). Есть основания полагать, что кунджа р. Утхолок также может уходить для нагула на глубину — при впадении река формирует конус выноса (общирную отмель), но всего в 400–500 м от устья начинается резкий свал до глубины 20–30 м. Возвращение кунджи с глубины к устью реки может быть следствием осмотического стресса. В ряде работ приведены данные, что кунджа может жить в среде с высокой солёностью только

короткое время, исчисляемое несколькими сутками (Machidori, 1986; Morita et al., 2013). Также известно, что осмотический стресс у гольцов особенно усиливается при низкой температуре и высокой солёности воды (Northcote, 1978; McCormick et al., 1985, 1989; Arnesen et al., 1993; McCormick, 1994; Nilssen et al., 1997). Ряд авторов указывает на то, что для снижения осмотического стресса разные виды гольцов (кунджа, мальма, американский ручьевой голец *S. fontinalis*) после кратковременного пребывания в морской воде заходят в устьевые зоны рек, где солёность изотоническая (~10‰) или меньшая, для восстановления водно-солевого баланса (McCormick et al., 1985, 1989; Johnson, Heifetz, 1988; McCormick, 1994; Schmitz, 1995; Morita et al., 2013).

Для гибридных рыб р. Утхолок также характерно сходство миграционного поведения, распределения и принадлежности к одному типу — полупроходному, когда нагул ограничен только распреснённой зоной — эстуарием. Выявленные в нашей работе случаи меньшего содержания Sr^{2+} в опаковых зонах отоликов не дают основания выделять таких рыб в отдельную группу. Обращает на себя внимание то, что не выявлено случаев выхода гибридов в участки с высокой солёностью. В соответствии с этим можно предположить, что у гибридов по какому-то пока неясным причинам не происходит смолтификация и не развивается способность к гипоосмотическому типу водно-солевого обмена, как это происходит у родительских видов. В то же время наши данные, основанные на анализе выборки большого объёма, показывают, что нагул гибридов проходит при низкой солёности, что, в свою очередь, указывает на адаптивность такого рода миграционной стратегии. Это подтверждается исследованиями, показавшими, что у разных видов лососёвых рыб в солоноватой воде эстуария обеспечивается эффективный нагул за счет снижения издержек на осморегуляционный переход (Teskeredžić et al., 1989; Kaneko et al., 2019; Mardones et al., 2020). Опытным путём было установлено, что у лососей энергетические затраты на поддержание водно-солевого баланса минимальны при солёности ~10‰ (Byrne et al., 1972), причём при таком содержании солей в воде темп роста рыб может быть даже выше, чем при меньшей и большей солёности (Saunders, Henderson, 1969; Otto, 1971; Shaw et al., 1975; Clarke et al., 1981; McCormick et al., 1989; Arnesen et al., 1993).

Полученные в нашем исследовании результаты, выявившие существенные различия между мальмой, кунджей и их гибридами по характеру миграций, расширяют существующие представления по проблеме ретикулярного видообразования и существования природной гибридной зоны гольцов рода *Salvelinus* в реках Северо-Западной Камчатки.

Впервые массовая естественная гибридизация кунджи и мальмы с образованием плодовых гибридов F1, F2 и F>2 была выявлена в р. Утхолок (Груздева и др., 2018, 2020), позже было показано расширение границ гибридной зоны на соседние реки (Кузищин и др., 2023). В настоящее время в этой уникальной природной гибридной зоне устойчиво существует смешанная группировка родительских видов и гибридов (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023, 2024; Кузищин, Груздева, 2024). По комплексу параметров система гольцов в р. Утхолок пребывает в начале процесса сетчатого видообразования на этапе роя гибридов (hybrid swarm) в понимании ряда авторов (Allendorf et al., 2001; Hewitt, 2001, 2011; Abbott et al., 2013; Hasselman et al., 2014; Taylor, Larson, 2019). По мнению многих исследователей, в проблеме формо- и видообразования одним из важнейших условий успешного протекания процесса ретикулярного видообразования является освоение специфических биотопов с формированием собственной экологической ниши у гибридов при симпатрии с родительскими видами (Schluter, 2000; Ackermann, Doebl, 2004; Snorrason, Skúlason, 2004; Wiens, 2004; Arnegard et al., 2014; Pyron et al., 2015; Nakano et al., 2020).

Ранее мы установили, что мальма, кунджа и гибриды в посленерестовый период выбирают резко различающиеся биотопы и полностью пространственно разобщены при обитании в реке (Кузищин, Груздева, 2024). Полученные результаты по анализу миграционного поведения и распределения гольцов указывают на то, что родительские виды и гибриды придерживаются видоспецифических биотопов и в морских участках в той же мере, как и при обитании в реке. Фактически в эстуарии и прилегающей части моря также наблюдается хорошо выраженное пространственное разобщение гольцов. Тем самым данные по миграционной стратегии в полной мере соответствуют полученным ранее результатам, указывающим на активные формообразовательные процессы у гибридов. Различия в миграционной стратегии могут указывать на “закрепление” гибридов в сообществе

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

рыб р. Утхолок, следовательно, можно предположить, что это результат выработки адаптаций к освоению жизненного пространства. Тем самым в р. Утхолок гибриды смогли преодолеть одну из принципиальных для выживания проблем — напряжённость взаимоотношений с родительскими видами (Suzuki, Fukuda, 1971; Arnold, 1997; Allendorf et al., 2001; Taniguchi et al., 2002; Mallet, 2007; Aboim et al., 2010; Abbott et al., 2013; Rahman et al., 2018).

Можно предположить, что наблюдаемое в настоящее время пространственное разобщение в период морских миграций стало результатом межвидовой борьбы и конкурентного вытеснения, по крайней мере, в случае кунджи и гибридов. Так, для кунджи о-вов Хоккайдо и Хонсю описан существенно более высокий уровень миграционного полиморфизма, в некоторых реках выделяют до 10 разных типов, различающихся по длительности и протяженности морских миграций (Yamamoto et al., 1999; Arai et al., 2005; Morita et al., 2013; Kuroda, Miyashita, 2022; Goto et al., 2023, 2024, 2025). Указанные авторы отмечают повсеместное присутствие эстуарной группировки кунджи, которая нагуливается в зоне низкой солёности, в устьевой зоне рек и в море, в воду с высокой солёностью не выходит. Такую группировку кунджи описывали также в реках Сахалина (Гриценко, 2002) и материкового побережья Охотского моря (Гудков, 1991; Гудков и др., 1991; Черешнев и др., 2002). В случае р. Утхолок подобные особи кунджи не выявлены. Вероятно, отсутствие в р. Утхолок полупроходной кунджи, использующей эстуарий для нагула, стало следствием вселения в этот биотоп гибридных особей. Ранее в природных условиях были описаны ситуации, когда гибриды имели бóльшую активность и агрессивность и в итоге замещали родительские виды (Leary et al., 1995; Fitzpatrick, Shaffer, 2007; Muhlfeld et al., 2009; Fitzpatrick et al., 2010). Не исключено, что межвидовые гибриды кунджа × мальма оказались способны к вытеснению и замещению одного из родительских видов на этапе летнего морского нагула. В связи с этим выявленная картина миграционного полиморфизма гольцов может быть уникальной именно из-за массового присутствия гибридов. В результате можно предположить, что в р. Утхолок произошло конкурентное вытеснение гибридами одного из родительских видов. Теоретически это может служить подтверждением успешного протекания ретикулярного видообразования и указывать на этап роя гибридов в этом процессе.

Анализ миграционных особенностей гольцов рода *Salvelinus* при симпатрии нескольких видов (гибриды благодаря своим биологическим особенностям фактически выступают в данном случае как самостоятельная группировка) показал наличие у них хорошо выраженных локальных адаптаций, направленных на оптимизацию стратегии питания, снижение напряжённости межвидовых отношений и, как следствие, наиболее полное освоение жизненного пространства. Тем самым в основе устойчивого сосуществования видов с близкими биологическими характеристиками и их гибридов лежит именно миграционный полиморфизм. Пластичность гольцов по их способности вырабатывать оптимальные миграционные типы, различающиеся по протяженности, времени пребывания в море, отношению к участкам с разной солёностью, предопределяет широкие потенциальные возможности для освоения водоёмов разного типа. Вместе с тем полученные данные можно рассматривать как основу для дальнейшего анализа разнообразия миграционной стратегии гольцов. В частности, представляется важным анализ особенностей морских миграций кунджи и мальмы, обитающих в реках, в которых отсутствуют гибриды, а также в реках, различающихся по геоморфологии и строению приустьевых участков. Это позволит выявить истинные масштабы миграционного полиморфизма и установить определяющие эндогенные и экзогенные факторы, лежащие в его основе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную благодарность всем участникам полевых работ на реке Утхолок в 2003—2025 гг. Авторы выражают особую благодарность А.А. Турушеву, П.А. Козлову, В.А. Козлову, А.А. Андрюхину, Д.С. Навроцкому, (Kamchatka Trophy Hunts, г. Елизово, Камчатский край) за колоссальную работу по обеспечению и проведению полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор и обработка полевого материала, определение возраста и биологических параметров рыб для данного исследования выполнены в рамках государственного задания Московского государственного университета. Рентгенофлуоресцентный анализ отоликов, анализ

результатов, подготовка сводных таблиц и рисунков выполнены за счет 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 среди авторов статьи присутствуют два члена редакционной коллегии журнала, рукопись статьи прошла через двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило возможное влияние данных 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

- Волков А.Ф., Чучукало В.И., Радченко В.И. и др. 1995. Питание мальмы в Беринговом море в летний период // Океанология. Т. 35. № 6. С. 909—915.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютин А.М. 2011. О значении придаточной системы лососевой реки как нагульного пространства для молоди лососёвых рыб // Матер. XII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 94—97.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютин А.М. 2014. Особенности распределения молоди лососёвых рыб в мозаике речных местообитаний в период летнего нагула: к вопросу о динамике группировок // Тез. докл. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки

и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 259—263.

Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 534—552. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050101>

Груздева М.А., Кузищин К.В., Семенова А.В. и др. 2018. Редкий случай перманентной интродуктивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae: Salmoniformes) в реке Утхолок, Западная Камчатка // Биология моря. Т. 44. № 6. С. 381—389.

Груздева М.А., Семенова А.В., Кузищин К.В. и др. 2020. Генетическая изменчивость мальмы (*Salvelinus malma*), кунджи (*S. leucomaenis*) и межвидовых гибридов из реки Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Генетика. Т. 56. № 1. С. 78—88. <https://doi.org/10.31857/S0016675819090066>

Гудков П.К. 1991. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 31. № 6. С. 898—909.

Гудков П.К. 1996. Формирование жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* в условиях различных широт // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 348—356.

Гудков П.К., Скопец М.Б., Черешнев И.А. 1991. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря. Характеристика биологических параметров симпатрических проходных гольцов из рек залива Шелехова // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток. Изд-во ДВО АН СССР. С. 21—36.

Зиммерман К.Е., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отоликах // Докл. РАН. Т. 389. № 2. С. 274—278.

Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.

Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 274 с.

Кесслер К.Ф. 1877. Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 4. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской

ихтиологической области. СПб.: Тип. М. Стасюлевича, 360 с.

Коваль М.В. 2024. Эстуарная ихтиофауна Камчатки: условия формирования, видовое разнообразие и экологическая характеристика // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 72. С. 9–235. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2024.72.9-235>

Кузищин К.В., Груздева М.А. 2024. Пространственная дифференциация гибридов кунджа × мальма (*Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*, Salmonidae) и родительских видов гольцов в реке Утхолок (Северо-Западная камчатка). Специфические биотопы как индикатор микроэволюционных процессов при массовой межвидовой гибридизации в природных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 6. С. 692–715. <https://doi.org/10.31857/S0042875224060052>

Кузищин К.В., Семенова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654. <https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>

Кузищин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С. 2022. “Пресноводные компоненты” в популяциях кунджи *Salvelinus leucomaenis* на севере ареала вида (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 5. С. 541–555. <https://doi.org/10.31857/S0042875222050125>

Кузищин К.В., Груздева М.А., Семенова А.В. 2023. О расширении зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* — кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (Salmonidae) — в реках Камчатского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 6. С. 704–722. <https://doi.org/10.31857/S0042875223060140>

Кузищин К.В., Емельянова Н.Г., Груздева М.А. 2024. Состояние гонад производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, северной мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма реки Утхолок в свете проблемы межвидовой гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 64. № 5. С. 562–577. <https://doi.org/10.31857/S0042875224050032>

Кусакин О.Г. 1977. Литоральные сообщества // Биология океана. Т. 2. М.: Наука. С. 111–133.

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

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

Мейснер В.И. 1933. Промысловая ихтиология. М.; Л.: Снабтехиздат, 192 с.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.

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

Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.

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. 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., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. 2012. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки на основе анализа соотношения ионов $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в отолитах // Матер. XIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 98–101.

Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. РАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.

Павлов Д.С., Поляков М.П., Кузищин К.В. и др. 2014. Вариации проходного образа жизни мальмы *Salvelinus malma* и кунджи *Salvelinus leucomaenis* реки Коль (Западная Камчатка) по данным соотношения ионов $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в отолитах // Тез. докл. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих

морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 349–352.

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

Павлов Д.С., Самойлов К.Ю., Кузищин К.В. и др. 2016б. Разнообразие жизненных стратегий судака *Sander lucioperca* (L.) Нижней Волги (по данным анализа микроэлементного состава отолитов) // Биология внутр. вод. № 4. С. 45–53. <https://doi.org/10.7868/S0320965216040112>

Пичугин М.Ю., Пустовит О.П., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. 2006. Особенности структуры популяций и жизненный цикл гольцов рода *Salvelinus* горно-тундровой реки Утхолок // Матер. VII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 135–139.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

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

Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.

Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.

Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>

Aboim M.A., Mavárez J., Bernatchez L., Coelho M.M. 2010. Introgressive hybridization between two Iberian endemic cyprinid fish: a comparison between two independent hybrid zones // J. Evol. Biol. V. 23.

№ 4. P. 817–828. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01953.x>

Ackermann M., Doebeli M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification // Evolution. V. 58. № 12. P. 2599–2612. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01614.x>

Ackerman P.A., Morgan J.D., Iwama G.K. 2005. Anesthetics // Supplement to Guidelines on the care and use of fish in research, teaching and testing. Ottawa: CCAC, 22 p.

Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P., Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 11. P. 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)

Aoyama T. 1997. Long distance movements of anadromous white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in southern Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. V. 51. P. 63–65.

Arai T., Morita K. 2005. Evidence of multiple migrations between freshwater and marine habitats of *Salvelinus leucomaenis* // J. Fish Biol. V. 66. № 3. P. 888–895. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00654.x>

Arai T., Otake T., Tsukamoto K. 1997. Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 161. P. 17–22. <https://doi.org/10.3354/meps161017>

Arai T., Kotake A., Aoyama T. et al. 2002. Identifying sea-run brown trout, *Salmo trutta*, using Sr : Ca ratios of otolith // Ichthyol. Res. V. 49. № 4. P. 380–383. <https://doi.org/10.1007/s102280200057>

Arai T., Kotake A., Morita K. 2004. Evidence of downstream migration of Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, as revealed by Sr : Ca ratios of otolith // Ichthyol. Res. V. 51. № 4. P. 377–380. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0230-x>

Arai T., Kotake A., Kitamura T. 2005. Migration of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*, as determined by otolith strontium: calcium ratios // Fish. Sci. V. 71. № 4. P. 731–737.

Arnesen A.M., Jorgensen E.H., Jobling M. 1993. Feed intake, growth and osmoregulation in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), following abrupt transfer from freshwater to more saline water // Aquaculture. V. 114. № 3–4. P. 327–338. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90307-K](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90307-K)

Armstrong R.H. 1974. Migration of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in south-eastern Alaska // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 4. P. 435–444.
https://doi.org/10.1139/f74-071

Armstrong R.H., Morrow J.E. 1980. The Dolly Varden charr, *Salvelinus malma* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. V. 1. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 99–140.

Arnegard M.E., McGee M.D., Matthews B. et al. 2014. Genetics of ecological divergence during speciation // Nature. V. 511. № 7509. P. 307–311.
https://doi.org/10.1038/nature13301

Arnold M.L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 231 p.
https://doi.org/10.1093/oso/9780195099744.001.0001

Bond M.H., Miller J.A., Quinn T.P. 2015. Beyond dichotomous life histories in partially migrating populations: cessation of anadromy in a long-lived fish // Ecology. V. 96. № 7. P. 1899–1910.
https://doi.org/10.1890/14-1551.1

Brown R.J., Courtney M.B., Seitz A.C. 2019. New insights into the biology of anadromous Dolly Varden in the Canning River, Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 148. № 1. P. 73–87.
https://doi.org/10.1002/tafs.10122

Byrne J.M., Beamish F.W.H., Saunders R.L. 1972. Influence of salinity, temperature, and exercise on plasma osmolality and ionic concentration in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Fish. Board Can. V. 29. № 8. P. 1217–1220.
https://doi.org/10.1139/f72-181

Carleton Ray G. 1975. A preliminary classification of coastal and marine environments // IUCN Occas. Pap. № 14. 26 p.

Casselman J.M. 1982. Chemical analyses of the optically different zones in eel otoliths // Ont. Fish. Tech. Rept. Ser. № 4. P. 74–82.

Clarke W.C., Shelbourn J.E., Brett J.R. 1981. Effect of artificial photoperiod cycles, temperature, and salinity on growth and smolting in underyearling coho (*Oncorhynchus kisutch*), chinook (*O. tshawytscha*), and sockeye (*O. nerka*) salmon // Aquaculture. V. 22. P. 105–116.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(81)90137-X

Courtney M.B., Scanlon B.S., Rikardsen A.H., Seitz A.C. 2016. Marine behavior and dispersal of an

important subsistence fish in Arctic Alaska, the Dolly Varden // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 2. P. 209–222.
https://doi.org/10.1007/s10641-015-0468-3

Courtney M.B., Scanlon B., Brown R.J. et al. 2018. Offshore ocean dispersal of adult Dolly Varden *Salvelinus malma* in the Beaufort Sea // Polar Biol. V. 41. № 4. P. 817–825.
https://doi.org/10.1007/s00300-017-2246-5

Craig P.C. 1977. Ecological studies of anadromous and resident populations of Arctic char in the Canning River drainage and adjacent coastal waters of the Beaufort Sea, Alaska // Arctic Gas Biol. Rep. Ser. V. 41. P. 1–116.

Craig P.C. 1984. Fish use of coastal waters of the Alaska Beaufort Sea: a review // Trans. Am. Fish. Soc. V. 113. № 3. P. 256–282.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1984)113%3C265:FUOCWO%3E2.0.CO;2

Craig P.C. 1989. An introduction to anadromous fishes in the Alaskan Arctic // Biol. Pap. Univ. Alaska. V. 24. P. 27–54.

Craig P.C., Haldorson L. 1981. Beaufort Sea barrier island-lagoon ecological process studies: final report, Simpson Lagoon. Pt. 4. Fish // Environmental assessment of the Alaskan Continental Shelf. OCS Final reports of principal investigators. V. 7. Biological Studies. Research Unit 467. Boulder, CO: OCSEAP et al., 287 p.
https://doi.org/10.3996/122018-JFWM-118.S4

Craig P.C., McCart P. 1976. Fish use of nearshore coastal water in the western Arctic: emphasize on anadromous species // Assessment of the Arctic marine environment, selected topics. Fairbanks: Inst. Mar. Sci. Univ. Alaska. P. 361–388.

Craig P.C., Griffiths W.B., Haldorson L., McElderry H. 1985. Distributional patterns of fishes in an Alaskan Arctic Lagoon // Polar. Biol. V. 4. № 1. P. 9–18.
https://doi.org/10.1007/BF00286812

DeCicco A.L. 1992. Long-distance movements of anadromous Dolly Varden between Alaska and the U.S.S.R // Arctic. V. 45. № 2. P. 120–123.
https://doi.org/10.14430/arctic1382

DeCicco A.L. 1997. Movements of postsmolt anadromous Dolly Varden in northwestern Alaska // Am. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 175–183.

Doubleday Z.A., Harris H.H., Izzo C., Gillanders B.M. 2014. Strontium randomly substituting for calcium in fish otolith aragonite // Anal. Chem. V. 86.

№ 1. P. 865–869.
https://doi.org/10.1021/ac4034278

Dunton K.H., Weingartner T., Carmack E.C. 2006. The nearshore western Beaufort Sea ecosystem: circulation and importance of terrestrial carbon in arctic coastal food webs // Prog. Oceanogr. V. 71. № 2–4. P. 362–378.
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.09.011

Esin E.V., Melnik N.O., Pelgunova L.A., Markovich G.N. 2022. Probing for depth-gradient diversification in the riverine-spawning Dolly Varden: insights from a recently discovered ecomorph assemblage // Ecol. Freshw. Fish. V. 32. № 2. P. 322–335.
https://doi.org/10.1111/eff.12688

Farrell J., Campana S.E. 1996. Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus* // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 115. № 2. P. 103–109.
https://doi.org/10.1016/0300-9629(96)00015-1

Fitzpatrick B.M., Shaffer H.B. 2007. Hybrid vigor between native and introduced salamanders raises new challenges for conservation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 104. № 40. P. 15793–15798.
https://doi.org/10.1073/pnas.0704791104

Fitzpatrick B.M., Johnson J.R., Kump D.K. et al. 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. № 8. P. 3606–3610.
https://doi.org/10.1073/pnas.0911802107

Goto A., Kuroki M., Morita K. 2023. Active feeding of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* at the southern latitudinal rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 80. № 11. P. 1737–1747.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2023-0028

Goto A., Kuroki M., Shirai K., Morita K. 2024. Diverse migration patterns of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* revealed from otolith microchemistry // Ichthyol. Res. V. 71. № 4. P. 508–521.
https://doi.org/10.1007/s10228-023-00943-z

Goto A., Kuroki M., Morita K. 2025. Latitudinal cline of ocean dependence in a diadromous fish // Proc. R. Soc. B. V. 292. № 2039. Article 20242310.
https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2310

Gibson-Reinemer D.K., Johnson B.M., Martinez P.J. et al. 2009. Elemental signatures in otoliths of hatchery rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): distinctiveness and utility for detecting origins and movement // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. № 4. P. 513–524.
https://doi.org/10.1139/F09-015

Griffiths W.B., Den Beste J.K., Craig P.C. 1977. Fisheries investigations in a coastal region of the Beaufort Sea (Kaktovik Lagoon, Alaska) // Arctic Gas Biol. Rep. Ser. V. 40. P. 1–205.

Guide to using drugs, biologics, and other chemicals in aquaculture. 2019. Bethesda: AFS Fish Cult. Sect., 82 p.

Harris C.M., McClelland J.W., Connelly T.L. et al. 2017. Salinity and temperature regimes in eastern Alaska Beaufort Sea lagoons in relation to source water contributions // Estuar. Coast. V. 40. № 1. P. 50–62.
https://doi.org/10.1007/s12237-016-0123-z

Hart L.M., Bond M.H., May-McNally S.L. et al. 2015. Use of otolith microchemistry and stable isotopes to investigate the ecology and anadromous migrations of Northern Dolly Varden from the Egegik River, Bristol Bay, Alaska // Environ. Biol. Fish. V. 98. № 6. P. 1633–1643.
https://doi.org/10.1007/s10641-015-0389-1

Hasselman D.J., Argo E.E., McBride M.C. et al. 2014. Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species // Mol. Ecol. V. 23. № 5. P. 1137–1152.
https://doi.org/10.1111/mec.12674

Hayden B.P., Ray G.C., Dolan R. 1984. Classification of coastal and marine environments // Environ. Conserv. V. 11. № 3. P. 199–207.
https://doi.org/10.1017/S0376892900014211

Hewitt G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time // Mol. Ecol. V. 10. № 3. P. 537–549.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x

Hewitt G.M. 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones // Genetica. V. 139. № 5. P. 617–638.
https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3

Jaacks T.A. 2010. Population dynamics and trophic ecology of Dolly Varden in the Iliamna River, Alaska: life history of freshwater fish relying on marine food subsidies. M.S. Thesis. Seattle: Univ. Washington, 82 p.

Jaacks T., Quinn T.P. 2014. Ontogenetic shift to dependence on salmon-derived nutrients in Dolly Varden char from the Iliamna River, Alaska // Environ. Biol. Fish. V. 97. № 12. P. 1323–1333.
https://doi.org/10.1007/s10641-014-0221-3

Jaacks T., Bond M.H., Quinn T.P. 2016. Can dietary reliance on Pacific salmon eggs create otolith Sr/Ca signatures that mimic anadromy in resident salmo-

nids? // Environ Biol Fish. V. 99. № 2. P. 237–247.
https://doi.org/10.1007/s10641-016-0470-4

Jarvela L.E., Thorsteinson L.K. 1997. Movements and temperature occupancy of sonically tracked Dolly Varden and Arctic Ciscoes in Camden Bay, Alaska // Am. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 165–174.

Jarvela L.E., Thorsteinson L.K. 1999. The epipelagic fish community of Beaufort Sea coastal waters, Alaska // Arctic. V. 52. № 1. P. 80–94.
https://doi.org/10.14430/arctic912

Johnson S.W., Heifetz J. 1988. Osmoregulatory ability of wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) smolts // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. № 8. P. 1487–1490.
https://doi.org/10.1139/f88-174

Kafemann R., Adlerstein S., Neukamm R. 2000. Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 313–325.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00156-9

Kalish J.M. 1989. Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 132. № 3. P. 151–178.
https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90126-3

Kalish J.M. 1990. Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and nonanadromous salmonids // Fish. Bull. V. 88. № 4. P. 657–666.

Kaneko T., Suzuki R., Watanabe S. et al. 2019. Past seawater experience enhances subsequent growth and seawater acclimability in a later life stage in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Fish. Sci. V. 85. № 6. P. 925–930.
https://doi.org/10.1007/s12562-019-01351-x

Kennedy B.P., Blum J.D., Folt C.L., Nislow K.H. 2000. Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: methodology and application // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 11. P. 2280–2292.
https://doi.org/10.1139/f00-206

Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshw. Fish. V. 12. № 1. P. 1–59.
https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x

Kuroda M., Miyashita K. 2022. Winter migratory pattern for anadromous white-spotted char (*Salveli-*

nus leucomaenis) in southwestern Hokkaido, Japan // Environ. Biol. Fish. V. 105. № 12. P. 1845–1855.
https://doi.org/10.1007/s10641-022-01224-w

Leary R.F., Allendorf F.W., Sage G.K. 1995. Hybridization and introgression between introduced and native fish // Am. Fish. Soc. Symp. V. 15. P. 91–101.

Limburg K.E. 1995. Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 119. P. 25–35.
https://doi.org/10.3354/meps119025

Machidori S. 1986. Distribution of fishes caught incidentally in the salmon gillnet in the Subarctic Region of the North Pacific Ocean II fishes of Clupeiformes, Salmoniformes and Myctophiformes // Salmon Rep. Ser. V. 31. P. 24–37.

Mallet J. 2007. Hybrid speciation // Nature. V. 446. № 7133. P. 279–283.
https://doi.org/10.1038/nature05706

Mardones A., Vega R., Encina F. et al. 2020. Assessing the growth of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) (Linnaeus, 1758) in four salinities, under experimental conditions // Braz. J. Biol. V. 80. № 4. P. 907–913.
https://doi.org/10.1590/1519-6984.226331

McCart P.J. 1980. A review of the systematics and ecology of Arctic char, *Salvelinus alpinus*, in the Western Arctic // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 935. 89 p.

McCormick S.D. 1994. Ontogeny and evolution of salinity tolerance in anadromous salmonids: hormones and heterochrony // Estuaries. V. 17. № 1. P. 26–33.
https://doi.org/10.2307/1352332

McCormick S.D., Naiman R.J., Montgomery E.T. 1985. Physiological smolt characteristics of anadromous and non-anadromous brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. № 3. P. 529–538.
https://doi.org/10.1139/f85-070

McCormick S.D., Saunders R.L., MacIntyre A.D. 1989. The effect of salinity and ration level on growth rate and conversion efficiency of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // Aquaculture. V. 82. № 1–4. P. 173–180.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90406-7

Meyer-Rochow V.B., Cook I., Hendy C.H. 1992. How to obtain clues from the otoliths of an adult fish about the aquatic environment it has been

in as a larva // Comp. Biochem. Phys. A. V. 103. № 2. P. 333–335.
https://doi.org/10.1016/0300-9629(92)90590-M

Miller J.A., Bellinger M.R., Golden J.T. et al. 2010. Integration of natural and artificial markers in a mixed stock analysis of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Fish. Res. V. 102. № 1–2. P. 152–159.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.11.005

Morita K. 2001. The growth history of anadromous white-spotted charr in northern Japan: a comparison between river and sea life // J. Fish Biol. V. 59. № 6. P. 1556–1565.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00220.x

Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Nagasawa T. 2009. Offshore Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*) in the North Pacific // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 4. P. 451–456.
https://doi.org/10.1007/s10641-009-9547-7

Morita K., Morita S.H., Nagasawa T., Kuroki M. 2013. Migratory patterns of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in eastern Hokkaido, Japan: the solution to a mystery? // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 809–819.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100068

Muhlfeld C.C., McMahon T.E., Belcer D., Kershner J.L. 2009. Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. № 7. P. 1153–1168.
https://doi.org/10.1139/F09-073

Nakano S., Fausch K.D., Koizumi I. et al. 2020. Evaluating a pattern of ecological character displacement: charr jaw morphology and diet diverge in sympatry versus allopatry across catchments in Hokkaido, Japan // Biol. J. Linn. Soc. V. 129. № 2. P. 356–378.
https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz183

Nilssen K.J., Gulseth O.A., Iversen M., Kjol R. 1997. Summer osmoregulatory capacity of the world's northernmost living salmonid // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 272. № 3. P. R743–R749.
https://doi.org/10.1152/ajpregu.1997.272.3.R743

Northcote T.G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes // Ecology of freshwater fish production. N.Y.: John Wiley and Sons. P. 326–359.

Otake T., Uchida K. 1998. Application of otolith microchemistry for distinguishing between amphidromous and non-amphidromous stocked ayu, *Plecoglossus altivelis* // Fish. Sci. V. 64. № 4. P. 517–521.
https://doi.org/10.2331/fishsci.64.517

Otake T., Ishii T., Nakahara M., Nakamura R. 1994. Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 112. P. 189–193.
https://doi.org/10.3354/meps112189

Otake T., Ishii T., Nakahara M., Nakamura R. 1994. Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 112. P. 189–193.
https://doi.org/10.3354/meps112189

Otto R.G. 1971. Effects of salinity on the survival and growth of pre-smolt coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. № 3. P. 343–349.
https://doi.org/10.1139/f71-046

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.

Pyron R.A., Costa G.C., Patten M.A., Burbrink F.T. 2015. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation // Biol. Rev. V. 90. № 4. P. 1248–1262.
https://doi.org/10.1111/brv.12154

Radtke R.L. 1989. Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 92. № 2. P. 189–193.
https://doi.org/10.1016/0300-9629(89)90151-5

Radtke R.L., Kinzie R.A., Folsom S.D. 1988. Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies // Environ. Biol. Fish. V. 23. № 3. P. 205–213.
https://doi.org/10.1007/BF00004911

Radtke R.L., Svenning M., Malone D. et al. 1996. Migrations in an extreme northern population of Arctic charr *Salvelinus alpinus*: insights from otolith microchemistry // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 136. P. 13–23.
https://doi.org/10.3354/meps136013

Radtke R.L., Dempson J.B., Ruzicka J. 1997. Microprobe analyses of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, otoliths to infer life history migration events // Polar Biol. V. 19. № 1. P. 1–8.
https://doi.org/10.1007/s003000050209

Rahman M.A., Lee S.-G., Yusoff F.M. et al. 2018. Hybridization and its application in aquaculture // Sex control in aquaculture. Chichester: John Wiley and Sons. P. 163–178.
https://doi.org/10.1002/9781119127291.ch7

Rieman B.E., Myers D.L., Nielsen R.L. 1994. Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus*

chus nerka of resident and anadromous origin // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. № 1. P. 68–77.
https://doi.org/10.1139/f94-009

Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiation. N.Y.: Oxford Univ. Press, 296 p.

Secor D.H., Piccoli P.M. 1996. Age- and sex-dependent migrations of striped bass in the Hudson River as determined by chemical microanalysis of otoliths // Estuaries. V. 19. № 4. P. 778–793.
https://doi.org/10.2307/1352297

Secor D.H., Rooker J.R. 2000. Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 359–371.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00159-4

Secor D.H., Houde E.D., Henderson-Arzapalo A., Piccoli P.M. 1993. Tracking the migrations of estuarine and coastal fishes using otolith microchemistry // ICES CM 1993/M:41. Copenhagen: ICES Headquarters., 16 p.

Secor D.H., Henderson-Arzapalo A., Piccoli P.M. 1995. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 192. № 1. P. 15–33.
https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00054-U

Saunders R.L., Henderson E.B. 1969. Growth of Atlantic salmon smolts and post-smolts in relation to salinity, temperature and diet // Fish. Res. Board Can. Tech. Rept. № 149. 20 p.

Shaw H.M., Saunders R.L., Hall H.C. 1975. Environmental salinity: its failure to influence growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. № 10. P. 1821–1824.
https://doi.org/10.1139/f75-216

Schmitz M. 1995. Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability in landlocked and anadromous populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and Atlantic salmon, *Salmo salar* // Environ. Biol. Fish. V. 42. № 4. P. 401–412.
https://doi.org/10.1007/BF00001471

Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // Nat. Methods. V. 9. № 7. P. 671–675.
https://doi.org/10.1038/nmeth.2089

Snorrason S.S., Skúlason S. 2004. Adaptive speciation in northern freshwater fishes // Adaptive speciation. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 210–228.
https://doi.org/10.1017/CBO9781139342179.012

Suzuki R., Fukuda Y. 1971. Growth and survival of F1 hybrids among salmonid fishes // Bull. Freshw. Res. Lab. V. 21. № 2. P. 117–138.
https://doi.org/10.11501/1746059

Takami T. 1995. Migration of anadromous white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, in southwestern Hokkaido, Japan // Nord. J. Freshw. Res. V. 71. P. 432–437.

Takami T., Murakami Y., Mori M. 1996. Growth and feeding habits of anadromous white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in southwestern Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. V. 50. P. 37–44.

Taniguchi Y., Kishi D., Kawaguchi Y. 2002. The current status of stream salmonids in 37 streams of Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan: effects of instream artificial structures // Bull. Shiretoko Mus. V. 23. P. 37–46.

Taylor S.A., Larson E.L. 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // Nat. Ecol. Evol. V. 3. № 2. P. 170–177.
https://doi.org/10.1038/s41559-018-0777-y

Teskeredžić E., Teskeredžić Z., Tomec M., Modrušan Z. 1989. A comparison of the growth performance of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in fresh and brackish water in Yugoslavia // Aquaculture. V. 77. № 1. P. 1–10.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90016-1

Thorsteinson L.K., Jarvela L.E., Hale D.A. 1990. Arctic fish habitat use investigations: nearshore studies in the Alaskan Beaufort Sea, summer 1988 // OC-SEAP Final Report. Research Unit 682. Anchorage: Ocean Assessments Division NOAA. P. 349–485.
https://doi.org/10.3996/122018-JFWM-118.S14

Tzeng W.N., Tsai Y.C. 1994. Changes in otolith microchemistry of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, during its migration from the ocean to the rivers of Taiwan // J. Fish Biol. V. 45. № 4. P. 671–683.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb00933.x

Underwood T.J., Millard M.J., Thorpe L.A. 1996. Relative abundance, length frequency, age, and maturity of Dolly Varden in nearshore waters of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 125. № 5. P. 719–728.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1996)125%3C0719:RALFAA%3E2.3.CO;2

Umatani Y., Arai T., Maekawa K. 2018. Flexible seaward migration of Dolly Varden *Salvelinus malma* in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan // Ich-

thyol. Res. V. 65. № 2. P. 202–209.
https://doi.org/10.1007/s10228-017-0606-3

Volk E.C., Blakley A., Schroder S.L., Kuehner S.M. 2000. Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 251–266.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00150-8

Walther B.D., Limburg K.E. 2012. The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations // J. Fish Biol. V. 81. № 2. C. 796–825.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03371.x

Waite E.M., Closs G.P., Kim J. et al. 2008. The strontium content of roe collected from spawning brown trout *Salmo trutta* L. reflects recent otolith microchemistry // J. Fish Biol. V. 72. № 7.

P. 1847–1854.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01842.x

West R.L., Wiswar D.W. 1985. Fisheries investigations on the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska, 1984 // Fairbanks Fishery Resources Office Progress report № FY85-1. Fairbanks: U.S. Fish and Wildlife Service. P. 729–777.
https://doi.org/10.3996/122018-JFWM-118.S16

Wiens J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species // Evolution. V. 58. № 1. P. 193–197.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x

Yamamoto S., Morita K., Goto A. 1999. Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) // Can. J. Zool. V. 77. № 6. P. 871–878.
https://doi.org/10.1139/z99-055

MIGRATORY POLYMORPHISM OF SYMPATRIC CHARS OF THE GENUS *SALVELINUS* (SALMONIDAE): DISTRIBUTION PATTERNS OF DOLLY VARDEN *S. MALMA*, WHITE-SPOTTED CHAR *S. LEUCOMAENIS*, AND THEIR HYBRIDS IN MARINE AND COASTAL WATERS OF KAMCHATKA INFERRED FROM OTOLITH MICROCHEMISTRY

K. V. Kuzishchin^{1,2,*}, M. A. Gruzdeva², A. G. Bush¹, L. A. Pelgunova¹, P. I. Kirillov¹,
E. A. Kirillova^{1,3}, and D. S. Pavlov¹

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

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

³Kamchatka Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

*E-mail: KK_office@mail.ru

The life histories of Dolly Varden *Salvelinus malma*, white-spotted char *S. leucomaenis*, and their hybrids from the Utkholok River, northwestern Kamchatka, were retrospectively reconstructed using X-ray fluorescence spectrometric data on Sr²⁺ and Ca²⁺ concentrations in otoliths. The fish exhibited a complex, clearly species-specific pattern of migration and spatial distribution. Sr²⁺ and Ca²⁺ accumulation patterns in the otoliths indicate spatial segregation of chars during the marine feeding period. In Dolly Varden, migratory polymorphism is manifested in the coexistence of individuals undertaking long marine migrations (the typical anadromous type) and short coastal migrations (the coastal-anadromous type). In white-spotted char, only one migratory type was detected—the so-called shuttle type of migration, in which fish repeatedly and regularly move from the estuary to the sea and back during the summer. Hybrids showed a semi-anadromous migration pattern, with feeding confined to the low-salinity estuary. The parental species and hybrids occupied distinct habitats within marine areas. Differences in migration strategy may indicate that hybrids have become established in the fish community of the Utkholok River and therefore reflect the development of adaptations to exploit available habitat space. The observed spatial segregation of Dolly Varden, white-spotted char, and their hybrids may serve as a clear example of niche formation in these hybrids and as evidence of successful reticulate speciation. These results broaden current understanding of reticulate speciation and the natural hybrid zone of chars of the genus *Salvelinus* in rivers of northwestern Kamchatka.

Keywords: Dolly Varden, white-spotted char, hybrids, marine migrations, migratory polymorphism, otolith microchemistry, X-ray fluorescence analysis, northwestern Kamchatka.

УДК 591.9.597.555.5.597.58.597.556.35(265.5)

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СЕЗОННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕМЕРСАЛЬНЫХ РЫБ У ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2026 г. Ким Сен Ток¹, *¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

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

Поступила в редакцию 05.11.2025 г.
После доработки 02.12.2025 г.
Принята к публикации 23.12.2025 г.

Общая гидрологическая ситуация в водах у южных Курильских о-вов определяется большим количеством проливов, сложным рельефом дна и взаимным влиянием двух системообразующих течений, тёплого (Соя) и холодного (Ойясио), а на её особенности значительно влияют сезонные (циклические) климатические изменения в субарктическом регионе. Всё это приводит к характерной изменчивости местоположения общих скоплений рыб во вдольбереговом направлении в межгодовом и межсезонном аспектах. В осенне-зимний период с похолоданием ядро общей ихтиомассы в тихоокеанских водах перемещается в направлении подводного каньона, разделяющего о-ва Кунашир и Итуруп. В охотоморских водах рыбы концентрируются локально за краем шельфа, вдоль о-вов Кунашир и Итуруп. В весенне-летний период с потеплением рыбы динамично смещаются и локализуются на меньших глубинах в зоне шельфа, преимущественно в Южно-Курильском проливе и вблизи всех тихоокеанских и охотоморских заливов. Миграционные пути в целом короткие, а популяционные ареалы рыб преимущественно ограничиваются шельфом и верхними участками островного склона до изобаты примерно 300–350 м.

Ключевые слова: демерсальные рыбы, общая ихтиомасса, сезонное распределение, батиметрия, температурный режим, южные Курильские острова.

DOI: 10.7868/S3034514626050078

В последние десятилетия интерес к общей структуре современных биоресурсов и динамике запасов рыб в районе Курильских о-вов заметно возрос, что обусловлено высокой промысловой значимостью района, массовыми миграционными перемещениями рыб и одновременно неполной изученностью их биологии и популяционной структуры в области протяжённой островной дуги, омываемой на дистанции ~1200 км с одной стороны Охотским морем, с другой — тихоокеанскими водами (Атлас ..., 2009; Ким, Бирюков, 2009; Промысел биоресурсов ..., 2013).

Несмотря на то, что систематические научные исследования в водах у южных Курильских о-вов проводят со второй половины 1980-х гг., чёткая

картина сезонного распределения демерсальных рыб всё ещё отсутствует. Отчасти это связано со сложной структурой шельфовой зоны и склона в охотоморских и океанских водах у островов, изрезанностью береговой линии и противодействием двух систем течений — тёплого течения Соя и холодного Ойясио (Takizawa, 1982; Бобков, 1992; Самко, 1992; Истоки Ойясио, 1997). Свой несомненный отпечаток накладывает субарктическая структура водных масс, характерная для района и отличающаяся присутствием холодного промежуточного и следующего за ним тёплого промежуточного слоёв воды, формирующих контрастную вертикальную картину гидрологического фона (Мороз, 2011). Известны вероят-

ные схемы сезонных перемещений некоторых шельфовых видов рыб у островов (Моисеев, 1953; Сафронов, 1986; Шунтов и др., 1993; Зверькова, 2003; Ким, Бирюков, 2009), но базовые представления о распределении общей ихтиомассы во всём регионе, характерных чертах пространственного распределения отдельных видов в течение года, основных миграционных направлениях, факторах внешней среды, определяющих ситуацию в зоне зимовальных скоплений или в пределах нагульных ареалов, всё ещё не сформированы. Это указывает на актуальность подобной информации, причём не только с научной точки зрения, но и с учётом прикладного аспекта проблемы.

Рельеф морского дна у южных Курильских о-вов, особенно в его океанских водах, имеет ряд характерных особенностей, оказывающих определяющее влияние на пространственное распределение рыб. К их числу относятся: 1) обширная мелководная зона Южно-Курильского пролива, расположенная между о-вом Кунашир и Малой Курильской грядой; 2) подводный каньон с предельными глубинами в центре 210–220 м, начинающийся от прол. Екатерины, огибающий южную часть о-ва Итуруп и переходящий напротив центральной части этого острова в пологое подводное плато с предельной глубиной ~300 м; 3) резкий свал глубин от 300 и более метров, протянувшийся вдоль северо-восточной части о-ва Итуруп, вышеупомянутого подводного плато и Малой Курильской гряды; 4) узкий изрезанный шельф и резкий свал глубин с многочисленными участками скалисто-каменистого грунта в охотоморских водах у о-вов Кунашир и Итуруп.

С 1987 г. в районе осуществляют траловые учётные съёмки, базовые параметры которых (число станций и масштаб охвата ими всей доступной акватории) постоянно меняются. При всем этом наиболее репрезентативные съёмки можно выделить и использовать для анализа пространственного распределения рыб. Характерной особенностью имеющейся базы данных является то, что в феврале–июне, т.е. в конце зимы–весной, съёмки не проводили, что, в частности, было связано со сложной ледовой обстановкой в этот период. Это существенно затрудняет характеристику внутригодовой динамики пространственного распределения рыб, но вместе с тем позволяет экстраполировать данные осеннего периода на весну как промежуточный сезон года.

Судя по многолетней динамике термического режима, зимний период в водах у южных Курильских о-вов длится примерно до марта и характеризуется отрицательными или близкими к нулю температурами воды в верхнем квазидонородном слое Охотского моря и Тихого океана (Ким, 2022). Тёплый период длится с апреля по декабрь–январь с пиком среднемесячной температуры в указанном слое в августе–сентябре. Общий термический режим воды в придонном горизонте исследуемого района периодически был прослежен по результатам измерения температуры в ходе траловых учётных съёмок и представлен ниже при характеристике пространственного распределения рыб.

Цель работы — оценить особенности сезонных изменений в распределении общей ихтиомассы демерсальных рыб вокруг южных Курильских о-вов, принимая во внимание, что окружающая острова акватория характеризуется существенно различающимися по своим характеристикам водами Охотского моря и Тихого океана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные, собранные в ходе траловых учётных съёмок у южных Курильских о-вов в 1987–2020 гг. (таблица).

Выбор конкретных съёмок был обусловлен полнотой охвата района исследования, максимальным диапазоном обследованных глубин, а также выполнением их в разные сезоны года. Некоторые съёмки были исключены из анализа видового распределения ввиду отсутствия сопутствующих гидрологических данных. Обобщённая схема района исследований с суммарным числом выполненных траловых станций 1764 представлена на рис. 1. Общий диапазон обследованных глубин охватывал 10–1030 м. Температуру придонного слоя воды регистрировали с использованием батометров и логгера ATD-HR #0663 (“JFE Advantech Co., Ltd.”, Япония).

Карты пространственного распределения рыб построены в программе Surfer (<https://www.goldensoftware.com/products/surfer>). Для интерполяции унифицированных данных уловов (т/милю²) использовали метод кригинга (Кошель, Мусин, 2001), сетчатый файл строили с шагом 0.01° (Тарасюк и др., 2000). Число ближайших точек в секторе для интерполяции выбирали равным максимальному, минимальное — единица, максимальный и минимальный радиусы поиска —

соответственно 0.5 и 0.3 широтного градуса, эллипс поиска точек располагался вдоль изобат под углом 35°.

При полевой идентификации рыб до нижнего таксона использовали определители рыб дальневосточных морей и иллюстрированный атлас рыб (Таранец, 1937; Линдберг, Красюкова, 1975, 1987; Линдберг, Фёдоров, 1993; Amaoka et al., 1995). Латинские и русские названия видов и семейств приведены в соответствии с каталогами и аннотированными списками рыб дальневосточных морей, а также каталогом рыб Эшмейера (Орлов, 1998; Борец, 2000; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014; Fricke et al., 2025).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследований представлены в последовательном временном формате с целью демонстрации особенностей посезонного распределения рыб. Зимние наблюдения проводили в декабре–январе. Летние траловые съёмки выполняли обычно в июле–сентябре, осенние – в октябре–ноябре.

В зимний период года у южных Курильских о-вов максимальная общая ихтиомасса шельфовых рыб формировалась в верхней зоне свала глубин, но даже в декабре складывалась ситуация, когда большая часть суммарной биомассы всё ещё располагалась в нижней части шельфа. Общая картина зимнего распределения рыб отчётливо была впервые представлена материалами исследований в декабре–январе 1987–1988 гг. (рис. 2а). Первоначально следует выделить два характерных многовидовых скопления рыб в зоне подводного каньона, проходящего между о-вами Кунашир и Итуруп вдоль свала Южно-Курильского пролива. Максимальная глубина каньона достигает 210–213 м, но рыбы придерживались западного его склона с илисто-песчаным грунтом, размещаясь в диапазоне глубин 100–200 м. Крупное северное скопление рыб располагалось на участке склона южнее п-ова Ловцова (о. Кунашир). Второе, южное, скопление рыб обнаруживалось в указанном каньоне, но северо-восточнее о-ва Шикотан, где наблюдали резкие перепады рельефа дна с глубинами от 100 до 200 м. Кроме двух вышеуказанных скоплений, следует выделить участки с повышенными концентрациями рыб

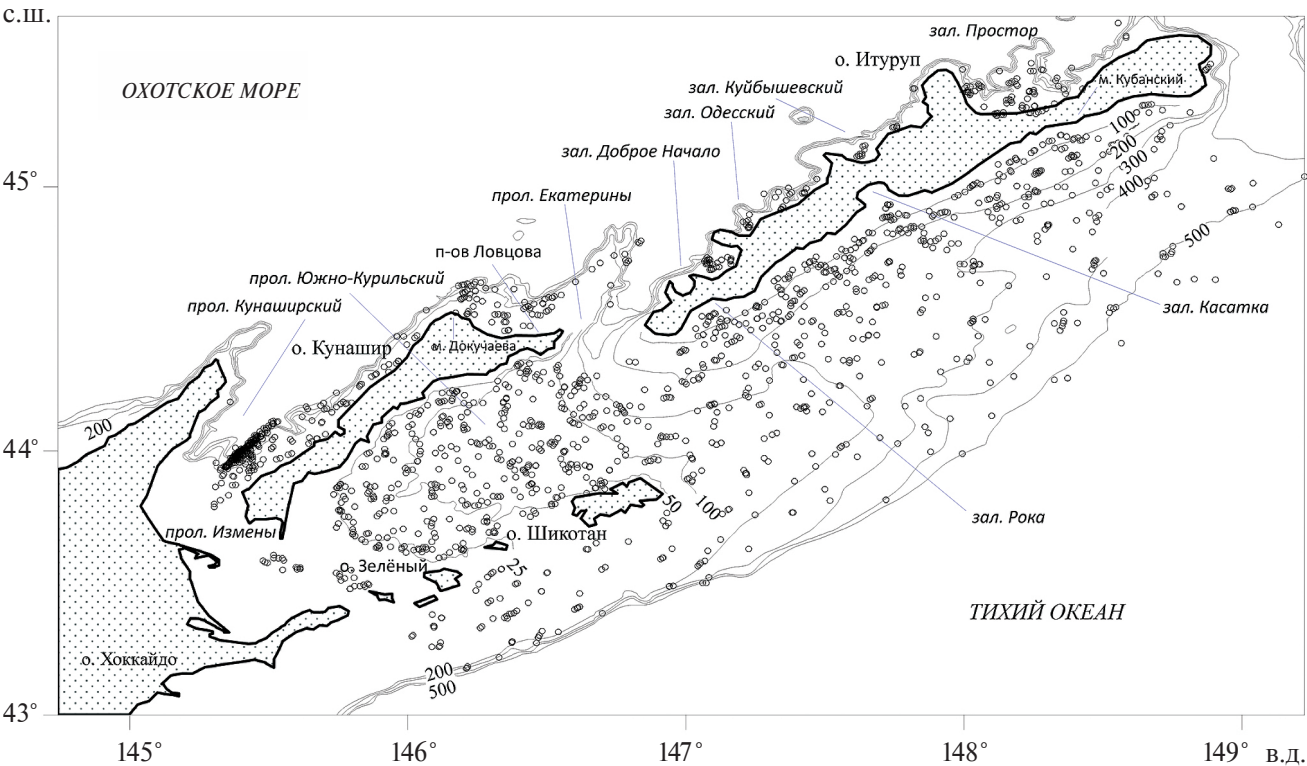


Рис. 1. Обобщённая схема станций в ходе траловых учётных съёмок у южных Курильских о-вов в 1987–2020 гг.: (о) – станции учётных траловых съёмок. Здесь и на рис. 2–7: (—) – изобаты.

Перечень траловых съёмок у южных Курильских о-вов, материалы которых использованы в работе

№	Судно	Период съёмки	Число станций	Глубины, м	Сезон	Тип трала
1	НИС “Хива”	Декабрь 1987–январь 1988	63	46–600	Зима	ДТ 20.1 м
2	РТМ “Анатолий Торчинов”	Декабрь 2002	37	69–409	То же	ДТ 31.5 м
3	БАТМ “Бородино”*	Декабрь 1998–январь 1999	99		»	РТ/ТМ 116/640
4	То же*	Декабрь 2002	101		»	То же
5	БАТМ “Остров Сахалин”*	Декабрь 2004	37		»	»
6	То же*	Декабрь 2005	34		»	»
7	НИС “Дмитрий Песков”*	Декабрь 2002	53	69–409	»	»
8	То же*	Февраль 2010	14	19–520	»	»
9	НИС “Бухоро”	Июль 2018	95	20–438	Лето	ДТ 27.1 м
10	СРТМ “Горный»	Июль–август 1990	80	60–700	То же	ДТ 35.4 м
11	НИС “Дмитрий Песков”	Июль–август 2001	152	10–437	»	ДТ/ТВ 34/26.8 м
12	То же	Август–сентябрь 2014	74	20–384	»	ДТ/ТВ 30/25 м
13	»	Август–сентябрь 2004	125	20–501	»	ДТ 35 м
14	»	Август–сентябрь 2007	135	10–513	»	ДТ/ТВ 30/25 м
15	НИС “Профессор Леванидов”	Сентябрь 2000	75	23–1030	»	ДТ 27.1 м
16	НИС “Дмитрий Песков”	Сентябрь–октябрь 2003	133	18–505	»	ДТ/ТВ 31/26 м
17	То же	Сентябрь–октябрь 2008	74	14–51	»	ДТ/ТВ 30/25 м
18	НИС Профессор Пробатов”	Сентябрь–октябрь 2010	164	19–520	»	То же
19	НИС “Дмитрий Песков”	Октябрь 2020	46	20–292	Осень	ДТ 27.1 м
20	То же	Октябрь–ноябрь 2009	99	18–505	То же	ДТ/ТВ 31/26 м
21	»	Октябрь–ноябрь 2005	74	14–503	»	То же

Примечание. НИС – научно-исследовательское судно, РТМ – рыболовный траулер морозильный; БАТМ, СРТМ – соответственно большой автономный и средний рыболовный траулер морозильный; * контрольный лов.

на океанском склоне, расположенном напротив зал. Касатка (о. Итуруп), а также на краю расширенного подводного плато, простирающегося между глубинами 200 и 300 м, где температура воды была в пределах 1.4–2.3°С. Небольшие концентрации рыб прослеживаются на ограниченных участках охотоморского склона вдоль о-вов Кунашир и Итуруп, непосредственно за 100-метровой изобатой.

Во всей охотоморской акватории у островов и особенно у п-ова Ловцова и в зал. Простор наблюдалось сильное охлаждение вод (рис. 2б). В океанских водах ввиду стока холодных охотоморских вод через прол. Екатерины наиболее холодный температурный режим был сформирован в зоне подводного каньона, в том числе

на прилегающем склоне Южно-Курильского пролива. Температура придонного слоя воды в зоне массовой концентрации рыб составляла 0.6–0.8°С – это были предельно низкие значения в придонных горизонтах всего южнокурильского района. На этом фоне воды собственно Южно-Курильского пролива и вся океанская акватория у о-ва Итуруп характеризовались более высокой температурой. В целом общая картина продемонстрировала приуроченность массовых зимних скоплений рыб к зоне максимального охлаждения вод в районе.

В декабре 2002 г. общая ихтиомасса была сконцентрирована в северной зоне подводного каньона у Южно-Курильского пролива на свале глубин от 70 до 200 м (рис. 2в). Крупные скопления

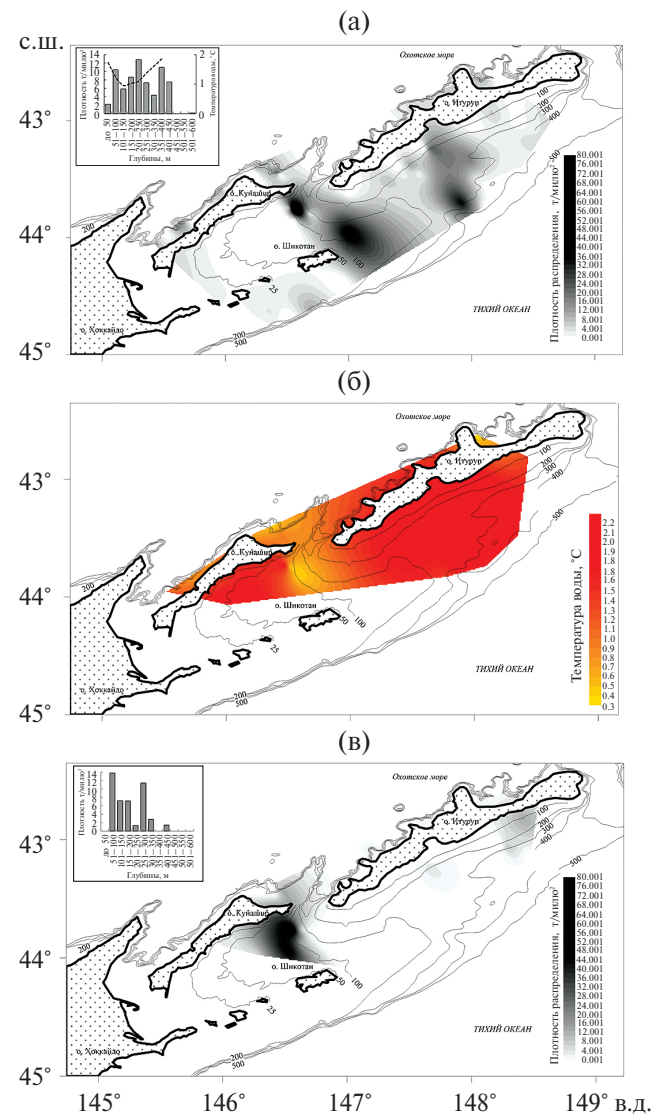


Рис. 2. Зимнее пространственное и батиметрическое распределение общей икhtiомассы (а, в), батиметрическое распределение температуры воды (а) и пространственное распределение температуры придонного слоя воды (б) у южных Курильских о-вов: а, б – декабрь 1987 – январь 1988 гг.; в – декабрь 2002 г. Здесь и на рис. 3–7: (■) – распределение икhtiомассы по глубинам, (---) – динамика изменения температуры воды в зависимости от глубины.

на склоне у о-ва Шикотан и напротив о-ва Итуруп обнаружены не были по причине неполного охвата съемкой всего района и отсутствия в этом году глубоководных тралений. Описанная ситуация может представлять ещё не завершённый процесс миграций рыб на зимовку. На это указывает всё ещё присутствие многих демерсальных рыб в шельфовой зоне Южно-Курильского пролива, а также их распределение вдоль океанского побережья о-ва Итуруп на глубинах

~100 м. В последующем наиболее вероятным сценарием представляется перемещение рыб на характерные зимовальные участки и их большая концентрация здесь. Небольшое скопление рыб наблюдалось у северо-восточного побережья о-ва Итуруп вблизи м. Кубанский на глубинах 100–114 м. Следует отметить, что это скопление отмечали и зимой 1987–1988 гг., оно формировалось большим комплексом видов – треской *Gadus macrocephalus*, северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxystra*, скатом *Bathyrhaja* sp., многоиглым керчаком *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, широколобым *Gymnocranius detrisus* и нитчатым *G. pistilliger* шлемоносцами и прочими видами.

В общем зимнюю картину распределения рыб в районе всецело демонстрируют данные, полученные в декабре 1987 – январе 1988 гг. Исследования в декабре 2002 г. лишь дополнили предыдущие наблюдения. Выраженная концентрация рыб в двух скоплениях на склонах подводного каньона, а также на отдельных участках склона океанского побережья о-ва Итуруп, видимо, представляла собой характерную картину зимнего обитания рыб в районе. В охотоморских водах локализация зимовальных скоплений затруднена из-за сложного рельефа дна и характера грунта, однако отдельные концентрации рыб наблюдали за 100-метровой изобатой в южной части Кунаширского пролива, на склоне у м. Докучаева, у заливов Одесский и Простор. Присутствие значимой общей икhtiомассы с преобладанием минтая *Gadus chalcogrammus* в охотоморских водах у Кунашира и Итурупа, иногда на внешнем шельфе Южно-Курильского пролива, подтверждалось данными контрольных ловов 1998–2010 гг. (таблица).

В июле 2018 г. была выполнена очень подробная съёмка, которая показала, вероятно, типичное распределение рыб в районе южных Курильских о-вов в ранний летний период года (рис. 3а). Скопление с максимальной концентрацией общей икhtiомассы наблюдалось в охотоморских водах у о-ва Итуруп на участке между заливами Куйбышевский и Одесский на глубине 47 м при температуре воды 7.1°C. Второе заметное скопление было обнаружено северо-восточнее о-ва Шикотан на глубине 87 м при температуре 3.7°C. Меньшие концентрации рыб были отмечены в прибрежье юго-восточного побережья Итурупа от зал. Рока до зал. Касатка, а также на периферии Южно-Курильского пролива, преимущественно у берегов о-ва Кунашир. Постзимовальные ми-

грации к местам размножения и нагула, видимо, были уже завершены, рыбы распределялись преимущественно в прибрежной зоне островов.

Сравнение с зимней гидрологической ситуацией показывает, что общий температурный фон у островов в июле сильно изменился. Под влиянием усилившегося тёплого течения Соя наблюдалось заметное потепление вод, распространившееся на всю охотоморскую акваторию у южных Курильских о-вов с полноценным охватом Южно-Курильского пролива через проливы Екатерины и Измены (рис. 3б). Этот процесс, видимо, способствовал преимущественной концентрации рыб в прибрежной зоне шельфа. Холодный температурный режим наблюдался повсеместно в океанских водах у о-ва Итуруп, однако эта акватория продолжала оставаться заполненной, как и в зимний период года, теми же водными массами с температурами в пределах 1.0–2.2°C. Столь низкая температура была характерна и для склона на глубине > 200 м, где температурный фон повсеместно укладывался в пределы 1.8–2.3°C. Следует выделить пятно хо-

лодной воды с температурой 2.9–3.0°C в центре Южно-Курильского пролива, присутствующее, по всей видимости, ввиду спорадического вхождения в пролив холодных водных масс из зоны течения Ойясио. Этого холодноводного участка рыбы явно избегали, формируя скопления с повышенными концентрациями по периметру этой зоны.

В июле–августе 1990 г. общая икhtiомасса вновь была распределена в виде крупного скопления рыб в охотоморских водах, но севернее п-ова Ловцова (о. Кунашир) на глубинах 86–100 м при температурах воды у дна 6.3–9.1°C (рис. 3в). Грунт на участке был разнообразен и представлен илом, песком и гравием. Это скопление, сформированное треской, навагой *Eleginus gracilis*, южным одноперым терпугом *Pleurogrammus azonus* и несколькими видами камбал (Pleuronectidae), примыкало к пятну тёплых вод с максимальным значением температуры 10.5°C. Второе скопление рыб, образованное преимущественно минтаем с небольшим присутствием трески, широколобого шлемоносца, ли-

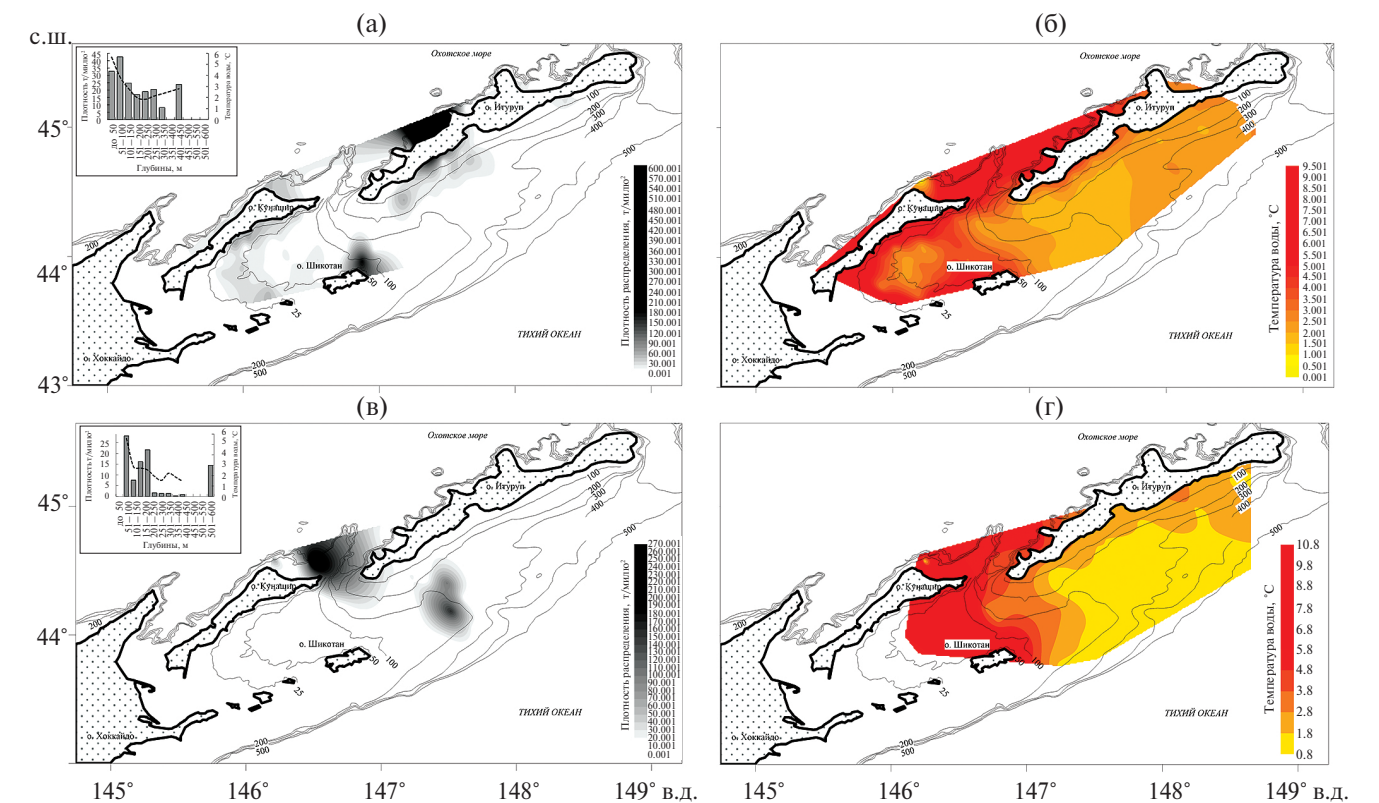


Рис. 3. Летнее пространственное и батиметрическое распределение общей икhtiомассы и батиметрическое распределение температуры воды (а, в), пространственное распределение температуры придонного слоя воды (б, г) у южных Курильских о-вов: а, б – июль 2018 г.; в, г – июль–август 1990 г.

паровых (Liparidae) и иных видов, наблюдалось в океанских водах — на юго-восточном склоне о-ва Итуруп на глубине ~200 м вблизи зоны пятна холодных вод с температурами 0.8–1.8°C. Грунт здесь был представлен песком. В целом прилегающая к островам акватория была отчётливо поделена на зоны влияния тёплого течения Соя и холодного Ойясио, определяющего ситуацию вдоль тихоокеанского побережья о-ва Итуруп (рис. 3г). Гидрологическая обстановка в районе в целом была сходна с таковой в июле 2018 г.

В июле–августе 2001 г. основное скопление рыб локализовалось в пределах Южно-Курильского пролива на внешнем шельфе между глубинами 50 и 100 м (рис. 4а). Небольшие локальные скопления были отмечены в охотоморских водах — севернее п-ова Ловцова (о. Кунашир) и у зал. Доброе Начало (о. Итуруп), а также в океанских водах — вдоль юго-восточного побережья о-ва Итуруп, южнее Малой Курильской гряды.

В августе 2014 г. летние скопления рыб преимущественно были сконцентрированы у юго-восточного побережья о-ва Итуруп, на рис. 4б они отражены в виде двух пятен в зоне от

самого побережья до изобаты 250 м. В остальной части района, даже в Южно-Курильском проливе, численность рыб была заметно малой, что трудно объяснить без данных по термическому режиму вод.

В августе–сентябре 2004 г. наиболее плотные скопления рыб у островов были обнаружены вновь в охотоморских водах — у северной оконечности о-ва Кунашир (м. Докучаева) и на участке шельфа о-ва Итуруп между Одесским и Куйбышевским заливами (рис. 4в). В океанских водах повышенные концентрации рыб наблюдали в прибрежной дуге Южно-Курильского пролива на глубинах < 50 м, а также в виде двух небольших скоплений на участках предыдущей зимовки в подводном каньоне. У зал. Касатка небольшие скопления рыб отмечали в зоне глубин < 100–200 м, а также отдельно — на глубине ~300 м. Гидрологический фон был типичен для летнего сезона — зона тёплого течения Соя полностью охватывала охотоморскую сторону островов и Южно-Курильский пролив, а холодное течение Ойясио влияло на всю тихоокеанскую акваторию у о-ва Итуруп (рис. 4г). Фрон-

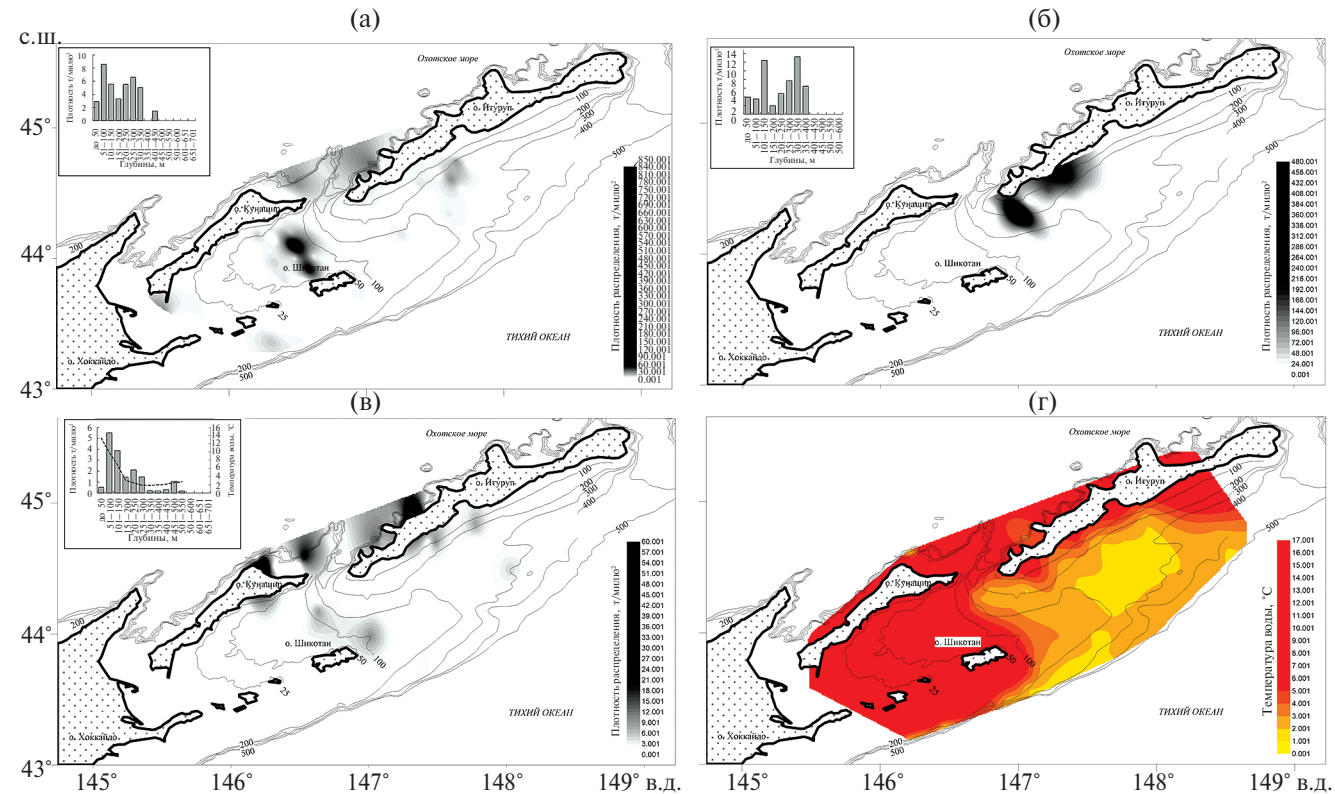


Рис. 4. Летнее пространственное и батиметрическое распределение общей ихтиомассы (а–в), батиметрическое распределение температуры воды (в) и пространственное распределение температуры придонного слоя воды (г) у южных Курильских о-вов: а — июль–август 2001 г.; б — август 2014 г.; в, г — август–сентябрь 2004 г.

тальная зона между двумя областями проходила от прол. Екатерины вдоль оси русла подводного каньона, ограничивающего Южно-Курильский пролив. Повышенные концентрации рыб отмечены в широком диапазоне температур — от 3.5 до 14.5°C. Выделить характерный температурный диапазон летнего обитания рыб не представилось возможным, но общее предпочтение большинство рыб отдавали прибрежной зоне шельфа с глубинами до 50–100 м у всех островов. В холодных водах, наблюдаемых на океанском склоне о-ва Итуруп, какие-либо существенные скопления рыб не отмечены.

В августе–сентябре 2007 г. значимые скопления рыб у островов были выявлены опять в охотоморских водах — напротив центральной части о-ва Кунашир и у зал. Одесский на внешнем шельфе с глубинами 58–105 м (рис. 5а). В океанских водах наибольшая общая ихтиомасса концентрировалась на мелководье Южно-Курильского пролива на глубине 20–22 м, у зал. Касатка на 300-метровой глубине и северо-восточнее о-ва Шикотан на склоне в пределах глубин 96–191 м. Общая картина распределения рыб была довольно сложной и неоднозначной, поэтому связать местоположение скоплений с температурным фоном удавалось не всегда. Прибрежные скопления Южно-Курильского пролива, образованные преимущественно камбалами и рогатковыми (Cottidae) рыбами, формировались в тёплых условиях мелководья, где температура воды достигала 15.5–18.0°C (рис. 5б). Более глубоководные скопления рыб на нижней части шельфа и свале глубин создавали тресковые (Gadidae) и иные виды рыб в градиентных зонах между пятнами холодных и тёплых вод.

Результаты исследований в сентябре 2000 г. оказались не совсем удачными ввиду редкой сетки станций проводившейся съёмки. Интерес представляет то, что максимальная ихтиомасса была обнаружена на максимальных глубинах склона — 538–760 м — напротив центральной части о-ва Итуруп, где исследования обычно не выполняли (рис. 5в). Скопление здесь сформировали массовые виды мезобентальных рыб, такие как азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni*, скаты рода *Bathyraja*, длиннопёрый шипощёк *Sebastolobus macrochir*, ликоды рода *Lycodes*, морские слизни рода *Careproctus*. Из остальных сравнительно небольших скоплений рыб следует упомянуть таковое в зоне подводного каньона на глубине 210–220 м и на схожей

глубине в охотоморских водах у о-ва Кунашир — у м. Докучаева. Последний участок, судя по данным летних съёмок, постоянно характеризовался присутствием стационарного ринга холодной воды, возле которого периодически отмечали скопление рыб с заметной концентрацией.

В сентябре–октябре 2003 г., несмотря на некачественную съёмку и крайне слабые уловы рыб в ней, отмечены два скопления в охотоморских водах — в зал. Одесский и в южной части Кунаширского пролива на глубинах 98–121 м (рис. 5г). Некоторое увеличение концентраций рыб наблюдалось в прибрежной зоне океанских вод у юго-восточного побережья о-ва Итуруп. Общее распределение температуры воды у дна оставалось всё ещё характерным для летнего периода, зоны влияния течений Соя и Ойясио оставались неизменными, фронтальная зона между ними проходила вдоль оси подводного каньона (рис. 5д). Прибрежные скопления рыб пребывали в зоне прогретого мелководья с температурой воды от 4.8 до 14.2°C.

В сентябре–октябре 2008 г. общая ихтиомасса в основном была представлена двумя скоплениями на океанском склоне островов (рис. 6а). Первое было сформировано преимущественно минтаем и обнаружено на краю подводного плато на глубине 350 м при температуре 2.3°C. Второе было образовано преимущественно навагой и отмечено с океанской стороны Малой Курильской гряды на глубине 105 м при температуре 6.4°C. Температурный фон в районе типичный и сформирован зонами влияния течений Соя и Ойясио с фронтальным водоразделом между ними (рис. 6б). Прибрежная зона с океанской стороны о-ва Итуруп была прогрета так же, как охотоморская сторона у о-вов Кунашир и Итуруп, мелководье Южно-Курильского пролива и океанская сторона у Малой Курильской гряды. Интерес представляет уже отмеченное ранее летнее присутствие стационарного пятна холодной воды севернее м. Докучаева с центром на глубине 200 м и температурой воды 2.1°C. Судя по тому, что биомасса минтая была явно выше, чем остальных видов рыб, осенних миграций, обычно начинающихся с похолоданием, по всей видимости, ещё не было.

Наконец, в сентябре–октябре 2010 г. общая ихтиомасса была представлена двумя пятнами скоплений — одно располагалось в охотоморских водах у зал. Одесский на глубинах 47–91 м, второе — с океанской стороны Малой Курильской гряды на глубине 145 м (рис. 6в). Кроме этого, по-

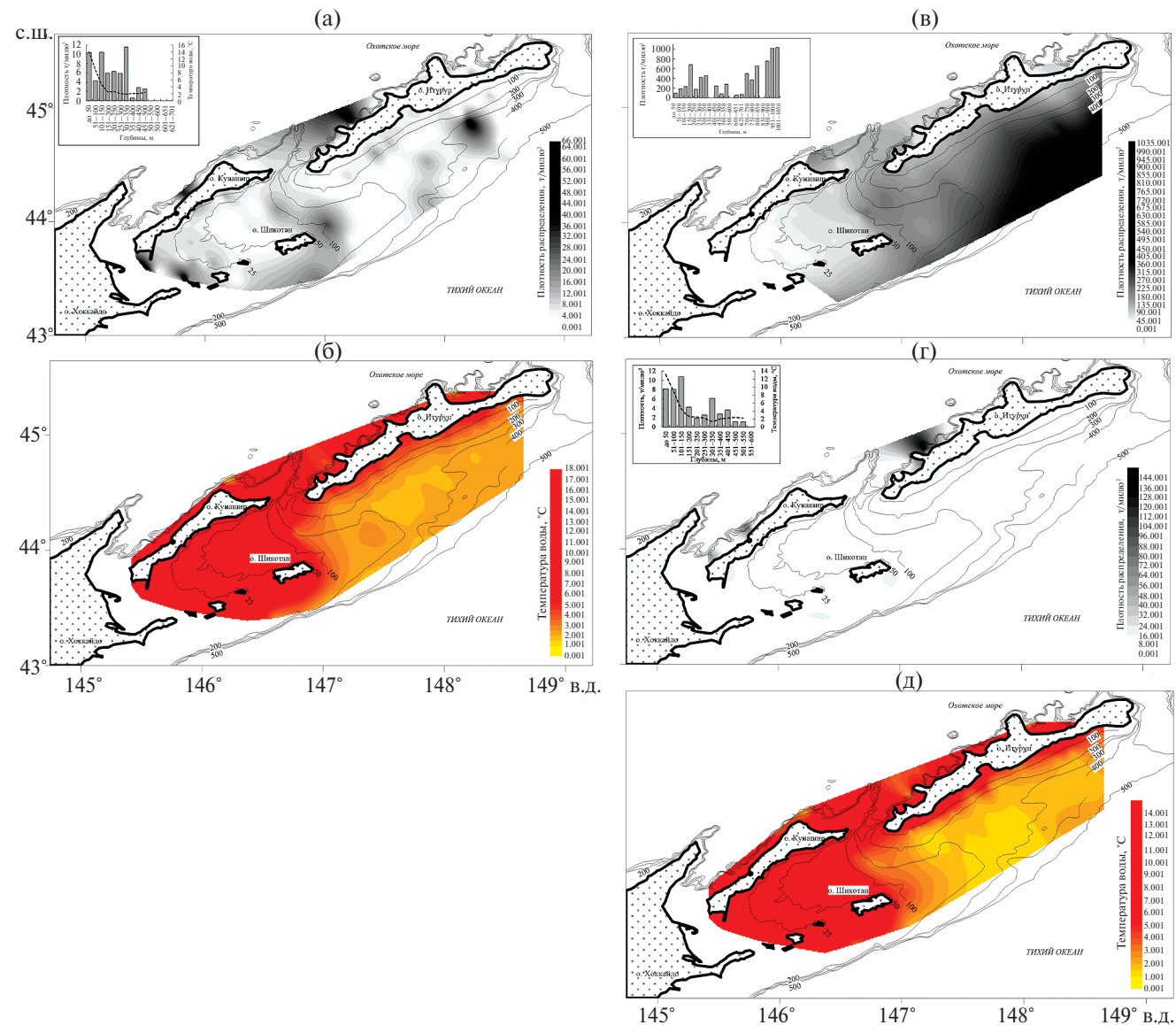


Рис. 5. Летнее пространственное и батиметрическое распределение общей ихтиомассы (а, в, г), батиметрическое распределение температуры воды (а, г) и пространственное распределение температуры придонного слоя воды (б, д) у южных Курильских о-вов: а, б — август–сентябрь 2007 г.; в — сентябрь 2000 г.; г, д — сентябрь–октябрь 2003 г.

вышенные концентрации рыб наблюдали в охотоморских водах к северу от м. Докучаева и в зал. Простор на склонах в пределах изобат 109–341 м, по периферии мелководья Южно-Курильского пролива, на участке подводного плато на глубине 242 м. Столь неоднозначная картина распределения общей ихтиомассы была связана с разными комплексами массовых видов рыб, имеющими свои биологические отличия. Минтай явно опережал по уровню запасов все остальные виды в районе, в связи с чем результаты этой съёмки были отнесены всё ещё к летнему периоду.

В итоге в летний сезон года распределение общей ихтиомассы было довольно изменчивым, но можно выделить характерные участки, расположенные на краю шельфа и на верхних участках склона, с наибольшими концентрациями рыб: в охотоморских водах у о-ва Кунашир — участок м. Докучаева—м. Ловцова (крайняя оконечность п-ова Ловцова); в охотоморских водах у о-ва Итуруп — участок зал. Доброе Начало—зал. Куйбышевский; в океанских водах — у юго-восточного побережья о-ва Итуруп (до зал. Касатка), включая плато, и южнее о-ва Шикотан и Малой Курильской гряды. Одним из наиболее

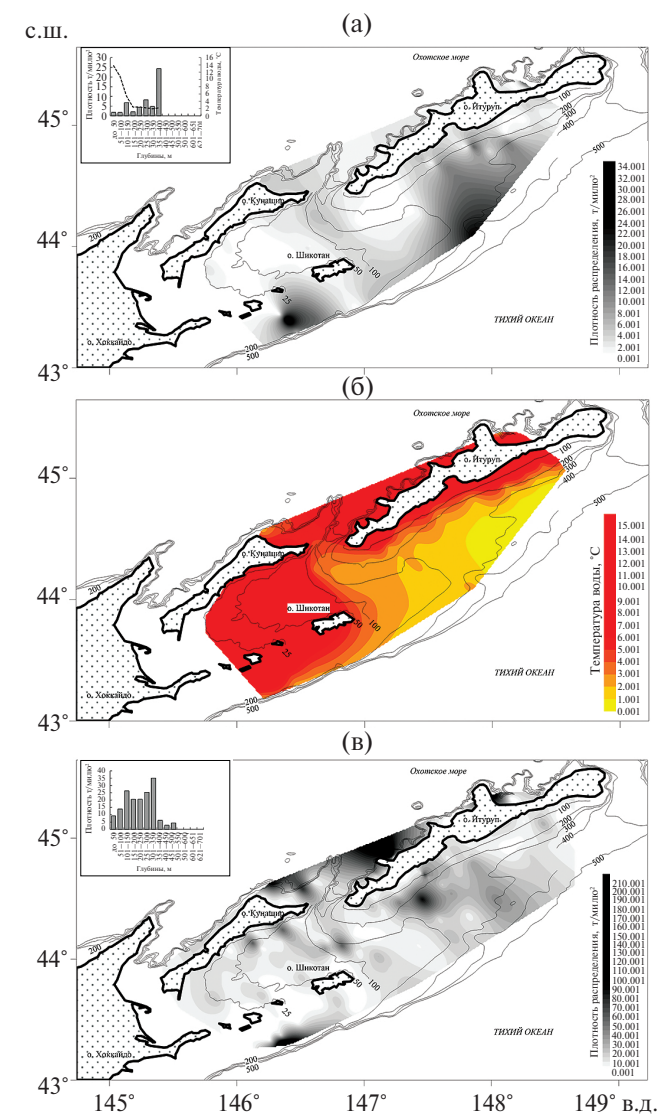


Рис. 6. Летнее пространственное и батиметрическое распределение общей ихтиомассы (а, в), батиметрическое распределение температуры воды (а) и пространственное распределение температуры придонного слоя воды (б) у южных Курильских о-вов: а, б — сентябрь–октябрь 2008 г.; в — сентябрь–октябрь 2010 г.

предпочитаемых летних нагульных участков являлось мелководье Южно-Курильского пролива. Вместе с тем участки с наибольшей ихтиомассой у островов чаще всего наблюдали в охотоморских водах. Исходя из перечисленных участков акватории, можно констатировать, что летние скопления рыб могут формироваться у островов повсеместно, что, возможно, связано со стабильными условиями прогрева всей прибрежной акватории и наличием оптимальных для нагула условий на границе тёплых шельфовых и холод-

ных склоновых вод. Если океанская акватория у о-ва Итуруп в июле была всё ещё полностью охлаждена, то в августе–ноябре её прибрежная зона повсеместно прогревается ввиду усиления течения Соя и интенсивных антициклонических круговоротов вокруг самого острова (Власова, Деменок, 2013). Ближе к октябрю с похолоданием рыбы постепенно перемещаются на склон в сторону характерных зимовальных зон.

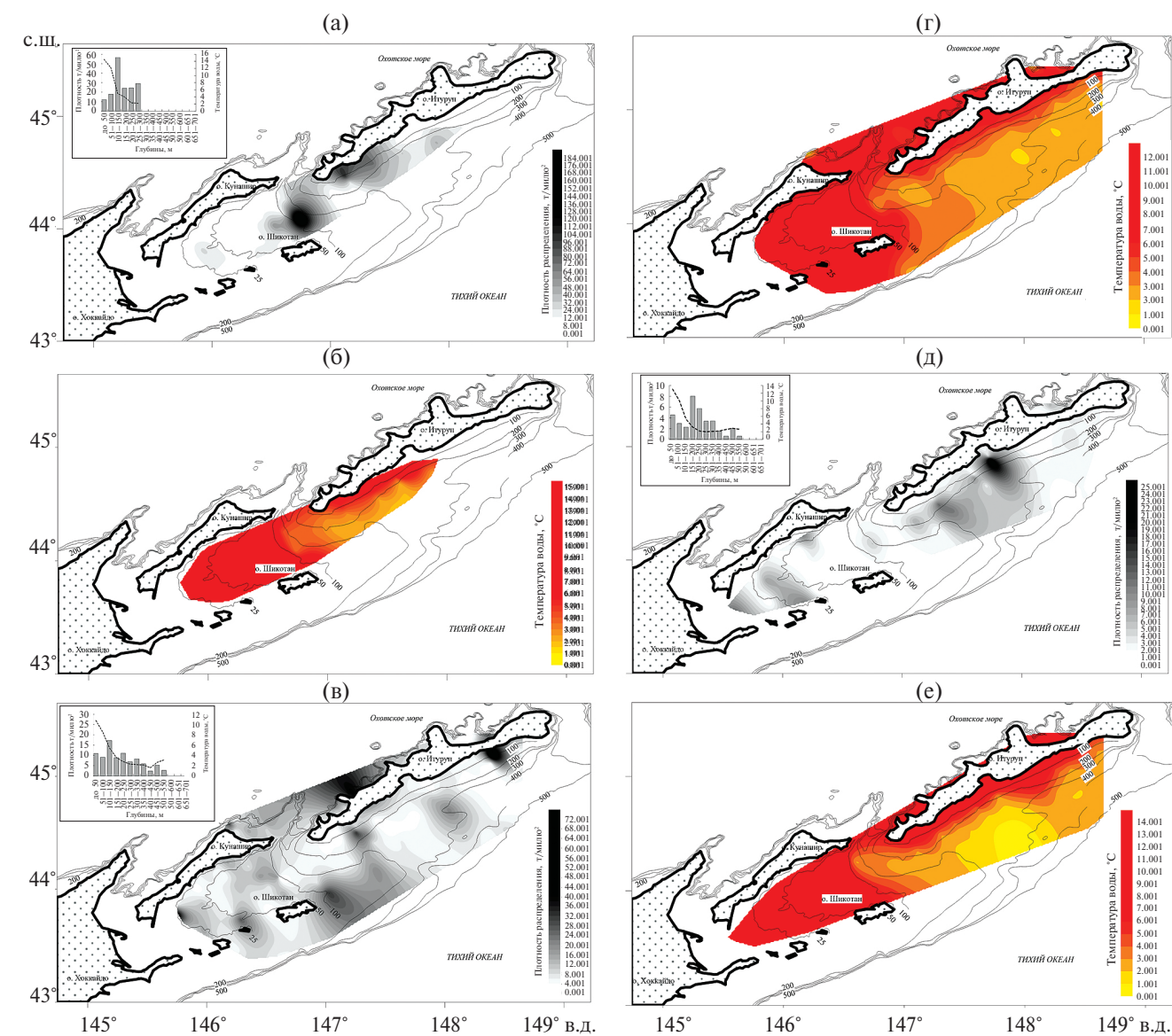
Осенний сезон характеризуется результатами исследований трёх лет. В октябре 2020 г. съёмка охватила лишь ограниченную зону океанских вод у островов до 300-метровой изобаты (рис. 7а). Несмотря на это, было уже видно скопление общей ихтиомассы на участке подводного каньона, отделяющего Южно-Курильский пролив от о-ва Итуруп, на глубине 132 м. Второе скопление располагалось напротив юго-восточной части о-ва Итуруп — у зал. Рока на краю шельфа с глубиной 120 м. Рыбы выбирали градиентные температурные зоны на стыке холодных и тёплых вод, при этом их скопления формировались преимущественно в диапазоне температур 3.7–5.3°C (рис. 7б). Минтай по относительной концентрации уступал треске и северной двухлинейной камбале, что говорит уже об уходе части рыб из района осенью.

Анализ данных осенней съёмки в октябре–ноябре 2009 г. показал, что распределение общей ихтиомассы было вблизи мест зимовки (рис. 7в). Из двух основных скоплений в районе подводного каньона южное сформировалось северо-восточнее о-ва Шикотан на глубине 123 м при температуре 5.3°C. Северное скопление, обычно локализуемое ближе к прол. Екатерины, ещё не было полностью сформировано. В тихоокеанских водах у о-ва Итуруп скопления рыб наблюдали на склоне у зал. Касатка на глубине 300 м при температуре 2.6°C, но оно всё ещё не переместилось на значительное расстояние от побережья острова. Плотные скопления рыб оставались в прибрежной полосе шельфа — в наиболее мелководной западной части Южно-Курильского пролива на глубине 18 м при температуре 12.3°C, у о-ва Полонского с внутренней стороны того же пролива на глубине 45 м при температуре 10.8°C, у м. Кубанского в океанских водах у Итурупа на глубине 101 м при температуре 4.2°C, а также в охотоморских водах у Итурупа у зал. Одесский на глубине 63 м при температуре 8.1°C. Общее распределение температурного фона в районе характеризовалось стандартной картиной разделения на зоны влияния Соя и Ойасио (рис. 7г). Фрон-

тальный водораздел проходил вдоль подводного каньона от прол. Екатерины. Выявленная картина всё ещё демонстрировала большое сходство с летней гидрологической ситуацией.

Результаты последней анализируемой съёмки, выполненной в октябре–ноябре 2005 г., показали, что северное зимовальное скопление в районе подводного каньона уже сформировалось на глубине 200 м при температуре воды 3.7°C, но концентрации рыб на этом участке всё ещё были слабыми (рис. 7д). В Южно-Курильском проливе отмечали небольшие скопления в западной части

мелководья, у о-ва Зелёный и у о-ва Кунашир вблизи Тятинского рейда на глубинах 18–31 м при температурах 11.6–13.9°C. В океанских водах у о-ва Итуруп у заливов Касатка и Рока наблюдали локальные скопления рыб, сформировавшиеся на глубинах 88–226 м при температурах 2.2–3.1°C. Характерным представляется смещение вышеозначенных скоплений в градиентные зоны вблизи холодных вод, наблюдаемых на склоне юго-восточной части о-ва Итуруп (рис. 7е). Минтай существенно уступал по относительной биомассе массовым видам.



деляется их приуроченностью к конкретным проливам, заливам или участкам побережья островов. Раздробленности ареала общего стада на отдельные нерестовые, зимовальные или нагульные участки, видимо, способствует активная динамика вод, создающая в акватории у островов локальные круговороты повсеместно. Фронтальные водоразделы между тёплыми водами течения Соя и холодными водами Ойясио благоприятствуют скоплениям рыб на участках резкого изменения рельефа дна, изобилующими вокруг островов. Обычно это край шельфа—верхние участки склона, но иногда это более глубоководные участки океанского склона, особенно вокруг существующего подводного плато. Особое значение для нагула и размножения многих шельфовых рыб имеет обширное мелководье Южно-Курильского пролива в тёплый период года.

В целом пространственное распределение рыб у южных Курильских о-вов имеет сложный характер, меняющийся в разные сезоны года. Единство ареалов рыб южнокурильского и хоккайдского шельфов и возможность сезонных миграций массовых рыб между двумя зонами ещё больше усложняют общую картину сезонного распределения и межсезонных перемещений. Особенности гидрологических условий конкретного года вокруг островов могут влиять на общую картину распределения. Несмотря на эти обстоятельства, все имеющиеся материалы позволили выявить характерные черты сезонных изменений в общем и видовом распределении рыб исследуемого района.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненный цикл рыб в южнокурильских водах, несмотря на высокую динамичность гидрологической ситуации, сложный рельеф дна и характер грунта, определяется специфическими сезонными перемещениями между зонами зимовки, нереста и последующего нагула. Важные зимовальные участки располагаются на склонах подводного каньона в океанских водах, а также на границе шельф—свал глубин вблизи крупных заливов в охотоморских водах у Кунашира и Итурупа. Нагульная зона для большинства видов формируется в Южно-Курильском проливе, а также распределена вблизи тихоокеанских и охотоморских заливов. Миграционные пути в целом короткие, а популяционные ареалы рыб преимущественно ограничиваются шельфом и

верхними участками островного склона до глубин примерно 300—350 м.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе использованы уже имеющиеся результаты проведенных ранее исследований ихтиофауны. Разрешение на проведение подобных аналитических исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Курильских островов. 2009. М.; Владивосток: ДИК, 516 с.
- Бобков А.А. 1992. Течение Соя и его место в системе вод Южно-Курильского района // Изв. РГО. Т. 124. Вып. 5. С. 461—470.
- Богданов К.Т., Мороз В.В. 2000. Структура, динамика и гидролого-акустические характеристики вод проливов Курильской гряды. Владивосток: Дальнаука, 152 с.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Власова Г.А., Деменок М.Н. 2013. Сезонная изменчивость циркуляции вод в верхнем квази-однородном слое на акватории Южных Курил под влиянием синоптических процессов // Вестн. ДВО РАН. № 6. С. 90—100.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. 1998. Т. IX. Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеиздат, 342 с.
- Зверькова Л.М. 2003. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 248 с.
- Истоки Ойясио. 1997. СПб.: Б. и., 248 с.
- Ким Сен Ток. 2022. Термический режим вод Японского, Охотского морей и Тихого океана,

прилегающих к о. Сахалин и Курильским островам // Океанология. Т. 62. № 5. С. 690—704. <https://doi.org/10.31857/S0030157422050173>

Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 2009. Некоторые черты биологии и промысловые ресурсы донных и придонных видов рыб в шельфовых водах южных Курильских островов в 1987—2006 гг. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 124 с.

Кошель С.М., Мусин О.Р. 2001. Методы цифрового моделирования: кригинг и радиальная интерполяция // Информ. бюл. ГИС-Ассоциации. № 2 (29)—3 (30). С. 23—24.

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

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

Линдберг Г.У., Фёдоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.

Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 40. 288 с.

Мороз В.В. 2011. Особенности термохалинной структуры вод и динамики температурных аномалий в зоне Курильской гряды и прилегающих акваторий // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 96—103.

Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146—160.

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

Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы. 2013. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 264 с.

Самко Е.В. 1992. Фронтальные зоны течения Ойясио и их промыслово-экологическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 16 с.

Сафронов С.Н. 1986. Тихоокеанская навага // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 201—212.

Супранович Т.И. 1969. Гидрология проливов Курильской островной дуги. Л.: Гидрометеиздат, 240 с.

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

Тарасюк С.Н., Бирюков И.А., Володин А.В. и др. 2000. Анализ результатов экспериментального тралового промысла рыб материкового склона северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992—1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 64—71.

Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992—1998 гг. М.: Изд. ВНИРО. С. 7—41.

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

Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7—69.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 426 с.

Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of northern Japan. Sapporo: North Jpn. Pac. Ocean Center, 390 p.

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2025. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 12/2025).

Takizawa T. 1982. Characteristics of the Sôya warm current in the Okhotsk Sea // J. Oceanogr. Soc. Jpn. V. 38. № 5. P. 281—292. <https://doi.org/10.1007/BF02114532>

MAIN PATTERNS IN THE SEASONAL DISTRIBUTION OF DEMERSAL FISHES OFF THE SOUTHERN KURIL ISLANDS

S. T. Kim^{1, *}

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

**E-mail: kimst@sakhalniro.vniro.ru*

The overall hydrological setting in waters off the southern Kuril Islands is shaped by numerous straits, complex bottom topography, and the interaction of two major current systems, the warm Soya Current and the cold Oyashio Current; its specific features are strongly influenced by seasonal (cyclic) climatic changes in the subarctic region. Together, these factors produce characteristic interannual and interseasonal variability in the alongshore position of aggregate fish concentrations. In autumn and winter, as waters cool, the core of the total ichthyomass in Pacific waters shifts toward the submarine canyon separating the islands of Kunashir and Iturup. In the Sea of Okhotsk sector, fish concentrate locally beyond the shelf edge along Kunashir and Iturup islands. In spring and summer, as waters warm, fish shift dynamically and become localized at shallower depths within the shelf zone, mainly in the South Kuril Strait and near bays on both the Pacific and Sea of Okhotsk sides. Migration routes are generally short, and the ranges of fish populations are confined mainly to the shelf and upper parts of the island slope down to approximately the 300–350 m isobath.

Keywords: demersal fishes, total ichthyomass, seasonal distribution, bathymetry, temperature regime, southern Kuril Islands.

УДК 597.585.2.591.543.43(268.43)

СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SEBASTIDAE) И ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ПОЛОВОГО СОСТАВА ЕГО УЛОВОВ В НОРВЕЖСКОМ МОРЕ

© 2026 г. А. А. Филин¹, *

¹Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ПИНРО, Мурманск, Россия

*E-mail: filin@pinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 04.08.2025 г.

После доработки 20.10.2025 г.

Принята к публикации 30.12.2025 г.

Приведены результаты изучения пространственно-временной динамики размерного и полового составов уловов окуня-клювача *Sebastes mentella* в мезопелагиали и батиали Норвежского моря в период нагульных миграций вида. Полученные данные позволяют судить о направленности, интенсивности и продолжительности сезонных миграций окуня-клювача с материкового склона в центральную часть Норвежского моря. Более высокая численность самок в международных водах Норвежского моря в начальный период нагула свидетельствует об их способности опережать самцов по темпу миграций в этот район, что, вероятно, связано с тем, что часть самок следует в районы откорма не из мест зимовки, а из районов вымета предличинок. В августе–сентябре миграционная активность окуня-клювача в Норвежском море снижается, о чём свидетельствует относительная стабильность размерно-полового состава его уловов в это время. Возвратные миграции окуня-клювача из мезопелагиали Норвежского моря в район материкового склона начинаются в октябре. Первыми мигрируют среднеразмерные самцы длиной до 36 см. Часть наиболее крупных самцов предположительно может задерживаться в мезопелагиали и не совершать возвратные миграции на материковый склон.

Ключевые слова: окунь-клювач *Sebastes mentella*, размерный состав, половой состав, миграции, материковый склон, мезопелагиаль, Норвежское море.

DOI: 10.7868/S3034514626050086

Окунь-клювач (клюворылый морской окунь, клювач) *Sebastes mentella* Travin, 1951 — важный объект международного промысла в Северной Атлантике и смежных районах Северного Ледовитого океана, где он образует ряд популяций (Planque et al., 2013; Мельников, Глубоков, 2017; Бакай, 2022). Рассматриваемый вид относится к глубоководным рыбам, ведёт придонный или пелагический образ жизни, встречается не только на шельфе и континентальном склоне, но и за их пределами. В водах Баренцева, Норвежского и восточной части Гренландского морей обитает его норвежско-баренцевоморская популяция, а

на шельфе и в батиали у Гренландии, Исландии, Канады и в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор — североатлантическая (Барсуков и др., 1986; Мельников, 2016).

Окунь-клювач относится к яйцеживородящим рыбам с внутренним оплодотворением, спаривание происходит в летне-осенний период в местах нагула. В феврале–мае самки норвежско-баренцевоморской популяции вымётывают предличинок в Норвежском море на материковом склоне вдоль побережья Норвегии. Основным районом вымета предличинок для

североатлантической популяции служит мезопелагиаль моря Ирмингера (Барсуков и др., 1986; Мельников, Бакай, 2009; Drevetnyak et al., 2011; Мельников, 2016).

Взрослый окунь-клевач норвежско-баренцевоморской популяции способен совершать протяженные миграции к местам откорма, зимовки и вымета предличинок. В зимовальных скоплениях он концентрируется на материковом склоне в северо-восточной части Норвежской экономической зоны, промысловом районе Копытова, а районами его нагула являются островные склоны архипелага Шпицберген, глубоководные участки западной части Баренцева и мезопелагиаль Норвежского морей (Захаров и др., 1977; Барсуков и др., 1986; Drevetnyak et al., 2011). Предполагается, что в южную часть Норвежского моря из моря Ирмингера могут также мигрировать представители североатлантической популяции окуня-клевача, формируя там совместные скопления с норвежско-баренцевоморскими особями (Мельников, Древетняк, 2010; Мельников, 2016; Бакай, 2022).

Сезонные миграции норвежско-баренцевоморского окуня-клевача на материковом склоне хорошо изучены. Первую схему таких миграций предложили ещё в прошлом столетии Сорокин (1960) и Захаров с соавторами (1977). В дальнейшем на основе совместных российско-норвежских исследований её дополнили и усовершенствовали Древетняк с соавторами (Drevetnyak, Nedreaas 2009; Drevetnyak et al., 2011). О миграциях рассматриваемого вида за пределы материкового склона известно мало. Считается, что в глубоководную часть Норвежского моря самцы и не участвующие в вымете предличинок самки норвежско-баренцевоморской популяции окуня-клевача мигрируют из района зимовки на материковом склоне, а самки, участвовавшие в вымете предличинок, — из районов размножения (Drevetnyak et al., 2011). Проникновение особей североатлантической популяции окуня-клевача из моря Ирмингера в юго-западную часть Норвежского моря связывают с существующей системой течений (Мельников, Древетняк, 2010; Drevetnyak et al., 2011).

Повышенное внимание к миграциям окуня-клевача в мезопелагиаль Норвежского моря и формированию там его скоплений стали уделять в начале текущего столетия в связи с развитием широкомасштабного промысла вида в международных водах этой акватории. Первая информация о встречаемости клева в глубоководной

части Норвежского моря была получена в 1970-е гг. при добыче путассу *Micromesistius poutassou* (Risso, 1827) (Винниченко, 2005). До начала 2000-х гг. его приловы на промысле пелагических рыб в Норвежском море были незначительными, что не позволяло организовать специализированный пелагический лов этого вида, хотя такие попытки предпринимали (Шибанов и др., 2016). В 2001–2003 гг. приловы морского окуня при облове путассу и атлантической сельди *Clupea harengus* Linnaeus, 1758 возросли, благодаря чему с 2004 г. начали его пелагический промысел в открытой части Норвежского моря (ОЧНМ) за пределами 200-мильных зон прибрежных государств (Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013).

Основным методом исследования миграций окуня-клевача является анализ пространственно-временной изменчивости размерного и полового составов его уловов. На основе такого подхода были изучены маршруты его сезонных перемещений на шельфе и материковом склоне. Использование метода мечения особей этого вида сложно в связи с его обитанием на больших глубинах. Поднятый на поверхность клеворылый морской окунь погибает из-за разницы в давлении. Поэтому прикрепление меток возможно лишь на глубине. Такая методика разработана (Sigurdsson et al., 2006), но является дорогостоящей и не имеет широкого применения.

Цель работы — на основе сравнительного анализа временной изменчивости размерного и полового составов уловов окуня-клевача в ОЧНМ и на материковом склоне северо-восточной части Норвежского моря в период нагула вида изучить его миграции в мезопелагиаль Норвежского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали данные о размерно-половом составе уловов окуня-клевача, полученные в рейсах российских научно-исследовательских (НИС) и промысловых судов в 2000–2022 гг. Кроме того, были задействованы материалы, собранные на норвежских НИС в ходе совместных российско-норвежских экосистемных съёмок в Баренцевом море и переданные в Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) при обмене данными (Olsen et al., 2011; Pennington et al., 2011). Места сбора материала показаны на рис. 1, источником информации служила база данных ПИНРО.

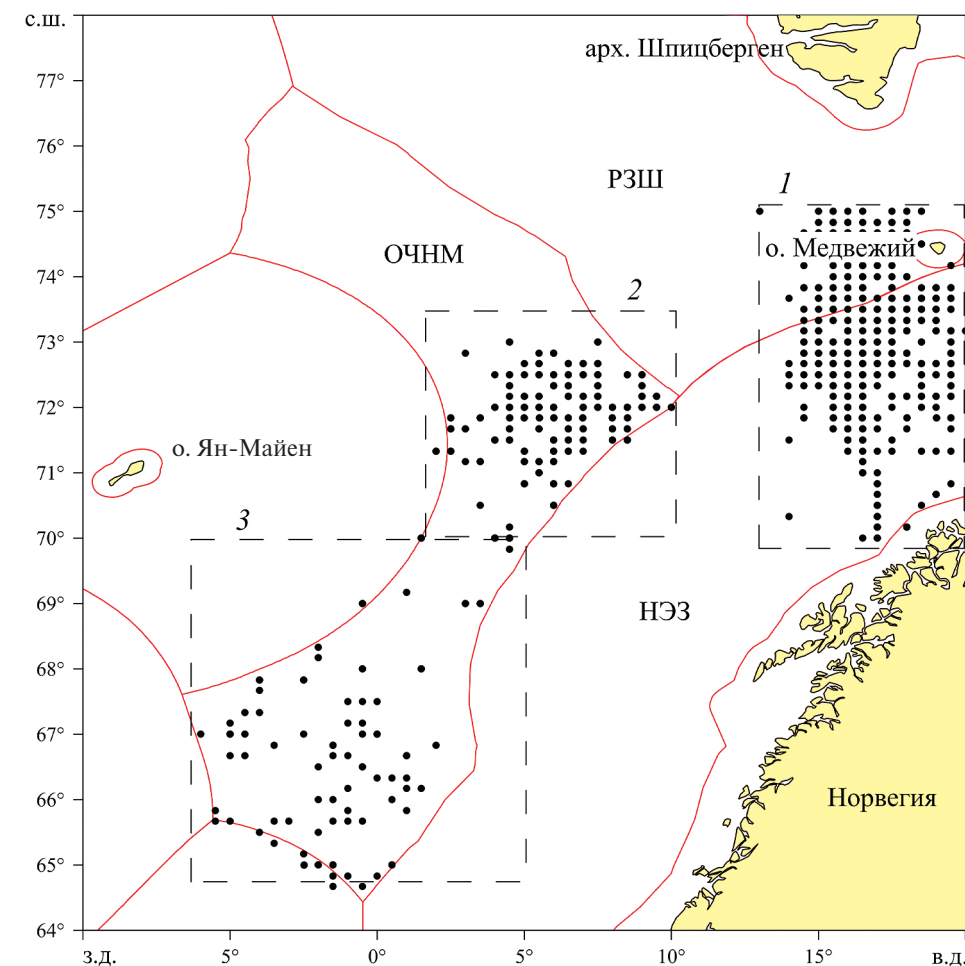


Рис. 1. Местоположения тралений (*), из уловов которых был собран материал по размерному и половому составу окуня-клевача *Sebastes mentella*: НЭЗ — норвежская экономическая зона, ОЧНМ — открытая часть Норвежского моря, РЗШ — рыбоохранная зона Шпицбергена, (—) — границы 200-мильных экономических зон и 12-мильных прибрежных зон; (---) — границы районов, выделенных для сравнительного анализа: 1 — северо-восток Норвежского моря; 2, 3 — соответственно северная и южная части ОЧНМ.

Районы для сравнительного анализа пространственно-временной динамики уловов окуня-клевача в батии и мезопелагиали Норвежского моря выделены на основе существующих представлений о его сезонных миграциях и имеющихся данных (рис. 1). Район 1 включал акваторию между о-вом Медвежий и побережьем Норвегии в пределах 14°–20° в.д. и от 75° с.ш. до 12-мильной зоны Норвегии. Районы 2 и 3 представляли соответственно северную (к северу от 70° с.ш.) и южную (к югу от 70° с.ш.) части ОЧНМ. Район 1 условно обозначен как северо-восток Норвежского моря (СВНМ), хотя его крайняя восточная часть захватывает Баренцево море, а северная — Гренландское. Через этот район проходят миграционные маршруты окуня-клевача норвежско-баренцевоморской

популяции из мест зимовки и вымета предличинок в районы нагула и обратно (Захаров и др., 1977, Drevetnyak et al., 2011).

На промысловых судах материал собран наблюдателями ПИНРО, которые руководствовались принятыми инструкциями и методическими рекомендациями (Изучение экосистем ..., 2004). В пелагиали ОЧНМ орудием лова служил разноглубинный трал, внутренний размер ячеи его мешка составлял 125 мм. При выполнении тралово-акустической съёмки в траловый мешок вшивали мелкочайную вставку с шагом ячеи 40 мм.

В районах шельфа и материкового склона окуня-клевача ловили донным тралом. Внутренний размер ячеи мешка на промысловых судах в ис-

следованный период варьировал от 100 до 130 мм (Филин, 2020). При проведении российской многовидовой тралово-акустической съёмки запасов донных рыб размер ячеи тралового мешка составлял 125 мм, внутрь него была вставлена капроновая “рубашка”, имевшая внутренний размер ячеи 16 мм (Методическое пособие ..., 2006). В российско-норвежских экосистемных съёмках (осенней и зимней) использовали норвежский креветочный донный трал Sampeleп-1800 с мелкоячейной “рубашкой”, у которой внутренний размер ячеи составлял 22 мм (Olsen et al., 2011; Pennington et al., 2011).

Поскольку в имеющихся материалах длина окуня-клевача из ОЧНМ была не менее 28 см. особи меньшего размера, пойманные на шельфе и материковом склоне, были исключены из сравнительного анализа. Согласно правилам регулирования промысла, установленным Смешанной российско-норвежской комиссией по рыболовству, минимальный промысловый размер норвежско-баренцевоморского окуня-клевача составляет 30 см (Состояние сырьевых биологических ресурсов ..., 2022), поэтому принятое в работе ограничение его размерного ряда минимальной длиной 28 см способствовало сопоставимости данных, полученных в научно-исследовательских и промысловых рейсах.

При массовых промерах окуня-клевача измеряли общую длину рыбы с расправленным хвостовым плавником (*TL*) с точностью до 1 см. Поскольку исследуемый вид характеризуется половым диморфизмом (наличием у самцов копулятивного органа), все промеры выполняли отдельно по полу. Число измеренных особей окуня-клевача с детализацией по районам, месяцам и категориям судов приведено в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные, полученные в рейсах НИС и промысловых судов, различаются по степени охвата исследованных районов в разные месяцы и взаимно дополняют друг друга, особенно в отношении ОЧНМ (табл. 1). Это обусловило необходимость совместного использования их для анализа пространственно-временной динамики размерного состава уловов окуня-клевача. Вместе с тем следует учитывать различия в орудиях лова и задачах рейсов на НИС и промысловых судах (см. рубрику “Материал и методика”), которые отражаются на размерном составе их уловов и осложняют сравнительный анализ. Доля молоди в уловах НИС всегда выше, чем в уловах промысловых судов.

Использованное в работе ограничение размерного ряда окуня-клевача минимальной *TL*

Таблица 1. Число измеренных особей окуня-клевача *Sebastes mentella* для сравнительного анализа его размерно-полового состава в уловах в исследованных районах, экз

Месяц	Категория судов	СВНМ		Северная часть ОЧНМ		Южная часть ОЧНМ	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Июнь	Промысловые	6170	6894	21	34	156	147
	НИС	3		17	35	40	13
Июль	Промысловые	8673	10200	44	53	488	386
	НИС			8	7	28	22
Август	Промысловые	4237	5027	7310	3230	491	246
	НИС	571	531	487	521	2760	1738
Сентябрь	Промысловые	1747	3125	29409	13298	147	60
	НИС	23	20				
Октябрь	Промысловые	7287	8887	1056	814	291	167
	НИС	2767	3049				
Ноябрь	Промысловые	5562	5565	263	344		
	НИС	18549	20324				

Примечание. Здесь и в табл. 2: СВНМ – северо-восток Норвежского моря, ОЧНМ – открытая часть Норвежского моря, НИС – научно-исследовательское судно.

28 см способствовало снижению зависимости результатов сравнительного анализа состава уловов от различий в селективности лова на промысловых и научно-исследовательских судах, но не устранило эту проблему полностью, особенно в отношении уловов донным тралом. Несмотря на принятое ограничение минимального размера, средняя длина окуня-клевача в уловах НИС в СВНМ была меньше, чем в уловах промысловых судов в этом районе во все исследованные месяцы (табл. 2). Вместе с тем, тенденции пространственно-временных изменений размерного состава уловов были общими для данных, полученных на НИС и промысловых судах, что позволило использовать эти сведения в обобщенном формате для анализа динамики миграционной активности окуня-клевача. Однако при интерпретации результатов учитывали соотношение по объёму материалов, собранных в рейсах НИС и промысловых судов (табл. 1).

В ОЧНМ различия средней длины окуня-клевача из уловов промысловых судов и НИС были менее выражены, чем в СВНМ, и не всегда однозначны, что, вероятно, связано с большим диапазоном глубин лова у НИС. Результаты анализа (*t*-тест) показали, что различия средней длины окуня-клевача из уловов НИС и промысловых судов статистически значимы (*p* < 0.05) для всех районов.

В ОЧНМ окунь-клевач встречался в уловах с июня по ноябрь на глубинах до 1000 м. Его вылов российскими судами был наибольшим в августе–октябре в слое 200–600 м (табл. 3). В июне окуня-клевача в ОЧНМ отмечали лишь в прилове, преимущественно в верхнем 200-метровом слое. Осенью он распределялся в этом районе на больших глубинах, чем летом, при этом относительный вылов в слое 800–1000 м последовательно возрастал от сентября к ноябрю. Данные о производительности лова свидетельствуют, что наибольшая плотность скоплений окуня-клевача в июне была в верхнем 200-метровом слое, в сентябре – на глубинах 200–399 м. в июле–августе и октябре–ноябре – на 400–599 м.

Изменение соотношения полов окуня-клевача в уловах в исследованных районах показано на рис. 2. В северной части ОЧНМ доля самцов возрастала с июня по август и снижалась от сентября к ноябрю. В августе–сентябре они занимали ~70% численности уловов, в июне – лишь ~35%. В южной части ОЧНМ в июне–июле заметных изменений полового состава не отмечено, от июля к сентябрю относительная численность самцов там последовательно возрастала, к октябрю снижалась. При этом в южной части ОЧНМсамцыдоминировалипочисленностиуловов на протяжении всего исследованного периода,

Таблица 2. Средняя общая длина (*TL*) окуня-клевача *Sebastes mentella* в уловах в исследованных районах, см

Месяц	Категория судов	СВНМ		Северная часть ОЧНМ		Южная часть ОЧНМ	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Июнь	Промысловые	35.5	37.0	36.4	37.6	37.3	38.9
	НИС				37.8	37.7	
Июль	Промысловые	35.8	37.3	36.9	38.6	36.4	38.0
	НИС						
Август	Промысловые	35.7	37.4	36.6	37.4	37.3	38.1
	НИС	32.6	33.2	36.7	37.6	36.8	37.7
Сентябрь	Промысловые	35.9	37.8	36.3	37.0	36.4	37.1
	НИС						
Октябрь	Промысловые	35.3	36.2	34.8	36.6	38.2	39.5
	НИС	32.1	32.4				
Ноябрь	Промысловые	35.7	36.3	37.1	38.5		
	НИС	34.9	35.7				

Примечание. Приведены данные только для выборок ≥ 30 экз. (см. табл. 1); учитывали лишь особей *TL* ≥ 28 см.

с июня по октябрь, тогда как в северной части только в августе–октябре.

В СВНМ в июне–августе и октябре–ноябре половой состав уловов окуня-клевача существенно не менялся, самки незначительно преобладали в уловах. В сентябре в этом районе отмечено резкое снижение доли самцов, тогда как в ОЧНМ в это время их относительная чис-

ленность, наоборот, была максимальной (рис. 2). Связывать выявленное снижение доли самцов в уловах окуня-клевача в СВНМ с особенностями сбора материала нет достаточных оснований, хотя в сентябре, в отличие от предшествовавшего и последующего месяцев, сведения о составе уловов вида в этом районе почти полностью основывались на данных промысловых судов (табл. 1).

Таблица 3. Российский вылов окуня-клевача *Sebastes mentella* в открытой части Норвежского моря по месяцам и глубинам траления (обобщенные данные за 2000–2022 гг.)

Месяц	Диапазон глубин, м	Число тралений, шт.	Вылов, т	Доля в общем вылове вида, %	Вылов за 1 ч траления, т
Июнь	0–199	4	12.8	82.1	0.53
	200–399	12	2.5	16.0	0.03
	400–599	1	0.3	1.9	0.03
	0–600	17	15.6	100	0.13
Июль	0–199	12	5.6	1.6	0.06
	200–399	90	248.9	71.2	0.32
	400–599	9	95.0	27.2	0.78
	0–600	111	349.5	100	0.35
Август	0–199	35	25.4	0.7	0.10
	200–399	360	1975.5	53.7	0.41
	400–599	201	1677.2	45.6	0.50
	0–600	596	3678.1	100	0.44
Сентябрь	0–199	86	132.5	0.5	0.17
	200–399	1659	21981.9	77.6	0.87
	400–599	473	5959.5	21.0	0.78
	600–799	25	224.8	0.8	0.71
	800–1000	1	17.2	0.1	0.76
	0–1000	2244	28315.9	100	0.83
Октябрь	0–199	156	490.8	7.3	0.29
	200–399	492	5460.4	80.6	0.92
	400–599	23	545.0	8.1	1.54
	600–799	3	33.0	0.5	0.73
	800–1000	14	239.1	3.5	0.99
	0–1000	688	6768.3	100	0.82
Ноябрь	0–199	6	3.8	0.9	0.07
	200–399	19	154.8	38.3	0.79
	400–599	8	187.0	46.3	1.42
	600–799	0	0	0.0	0
	800–1000	4	58.3	14.5	0.92
	0–1000	37	403.9	100	0.92

Примечание. Полужирным шрифтом выделены итоговые по всем глубинам величины за соответствующие месяцы.

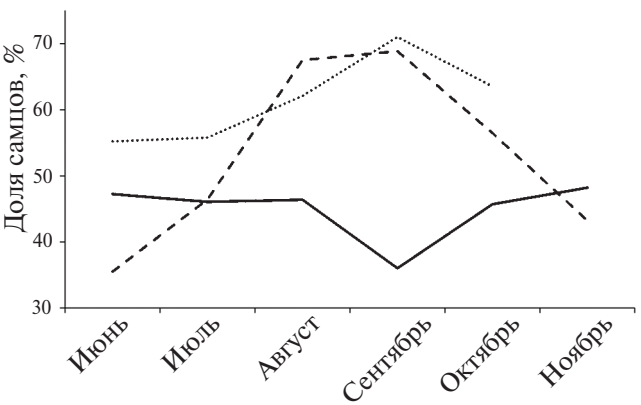


Рис. 2. Доля самцов в уловах окуня-клевача *Sebastes mentella* в разные месяцы в исследованных районах (здесь и на рис. 3, 4: использованы обобщенные данные за 2000–2022 гг., учитывали особей общей длиной тела ≥ 28 см): (—) — северо-восток Норвежского моря; (— · —), (····) — соответственно северная и южная части открытой части Норвежского моря. Объём использованного материала для построения рис. 2–5 представлен в табл. 1.

Резкое снижение доли самцов в СВНМ в сентябре также проявляется, если при анализе использовать данные за август и октябрь, полученные из уловов только промысловых или только научно-исследовательских судов. Количество исследованных рыб в сентябре в рейсах НИС было недостаточным, чтобы судить о половом составе уловов окуня-клевача в рассматриваемом районе.

Для оценки зависимости размерно-полового состава уловов окуня-клевача в мезопелагиали Норвежского моря от горизонта траления рассмотрены три диапазона глубин: верхний 200-метровый слой, промежуточный слой 200–400 м и слой глубже 400 м (табл. 4). Возможности для более детального анализа были ограничены объёмом доступного материала. Сравнительные данные об уловах во всех трёх выделенных диапазонах глубин имеются лишь за август (южная часть ОЧНМ) и сентябрь (северная часть ОЧНМ). В эти месяцы доля самцов в уловах была минимальной в верхнем слое (~50%), максимальной — в промежуточном (~70%). При тралениях глубже 400 м доля самцов в уловах снижалась в южной части ОЧНМ, тогда как в её северной части в августе–сентябре этот показатель существенно не менялся.

Сравнительные данные о половом составе уловов окуня-клевача в слоях 0–199 м и 200–400 м. помимо августа–сентября, доступны также за июнь–июль (южная часть ОЧНМ) и ок-

тябрь–ноябрь (северная часть ОЧНМ). В первом случае существенных изменений относительной численности самцов в уловах от глубины лова не отмечено, во втором — доля самцов в слое 0–199 м была выше, чем на глубинах 200–400 м (табл. 4).

В северной части ОЧНМ от июня к октябрю прослеживалась тенденция увеличения относительной численности самцов в уловах в верхнем 200-метровом слое (с 38 до 71%), в ноябре их доля снижалась (49%). В южной части ОЧНМ, наоборот, от июня к августу доля самцов в уловах окуня-клевача в верхнем 200-метровом слое снижалась (с 59 до 47%), за сентябрь–ноябрь данные по этому району отсутствуют.

Среднемесячные значения длины окуня-клевача в уловах, полученные на основе объединенных данных НИС и промысловых судов, показаны на рис. 3. В районе СВНМ в июне–августе этот показатель был относительно стабильным как для самцов, так и для самок, в сентябре отмечено его увеличение, в октябре — снижение, в ноябре — вновь повышение. В ОЧНМ средняя длина самцов была выше, чем в СВНМ, весь период исследований (с июня по ноябрь), у самок — во все месяцы за исключением сентября. В июле средняя длина самцов была ниже, чем в июне как в южной, так и в северной частях ОЧНМ. Длина самок в это время снижалась лишь в южной части ОЧНМ, тогда как в северной возрастала. С июля по сентябрь средняя длина самцов в уловах в ОЧНМ изменялась незначительно, без выраженной тенденции, а длина самок последовательно снижалась.

Аналогичный анализ динамики средней длины окуня-клевача в уловах, выполненный с разделением данных, полученных на НИС и промысловых судах, не способен обеспечить непрерывность пространственно-временных оценок, как при использовании объединенных данных, но позволяет более объективно судить об их достоверности. Поскольку средняя длина рыб из уловов НИС на материковом склоне была меньше, чем из уловов промысловых судов (табл. 2), то увеличение доли первых в объединенных промерах приводит к снижению этого показателя. Это можно рассматривать как одну из причин выявленного в СВНМ резкого увеличения средней длины окуня-клевача в сентябре по сравнению с августом и октябрём (рис. 3). Согласно сведениям из табл. 1, доля рыб из уловов НИС в общем числе промеренных особей окуня-клевача в районе СВНМ составляла в сентябре < 1%, в августе и октябре — соответ-

Таблица 4. Размерно-половой состав окуня-клювача *Sebastes mentella* в уловах в открытой части Норвежского моря с разных глубин (обобщенные данные за 2000–2022 гг.)

Месяц	Показатель	Горизонты траления, м					
		<200		200–400		> 400	
		Северная часть	Южная часть	Северная часть	Южная часть	Северная часть	Южная часть
Июнь	Доля самцов/самок	0.4/0.6	0.6/0.4		0.5/0.5	0.3/0.7	
	Длина самок, см	37.6 ± 2.4	38.8 ± 3.0		39.2 ± 2.5	37.8 ± 1.9	
	Длина самцов, см	36.4 ± 1.6	37.6 ± 2.0		37.2 ± 2.2	37.4 ± 2.1	
	Число рыб, экз	55	98	0	254	52	4
Июль	Доля самцов/самок	0.5/0.5	0.5/0.5		0.6/0.4		
	Длина самок, см	38.4 ± 2.3	38.2 ± 2.2		37.8 ± 2.1		
	Длина самцов, см	36.5 ± 2.5	36.6 ± 1.7		36.3 ± 1.8		
	Число рыб, экз	112	419	0	487	0	18
Август	Доля самцов/самок		0.5/0.5	0.7/0.3	0.7/0.3	0.7/0.3	0.6/0.4
	Длина самок, см		38.3 ± 1.9	37.8 ± 1.9	37.5 ± 2.0	37.2 ± 2.8	37.8 ± 2.2
	Длина самцов, см		38.0 ± 2.4	37.0 ± 1.6	36.9 ± 1.8	36.3 ± 2.0	36.7 ± 1.9
	Число рыб, экз	6	192	5038	2183	6504	2860
Сентябрь	Доля самцов/самок	0.5/0.5		0.7/0.3	0.7/0.3	0.7/0.3	
	Длина самок, см	35.9 ± 2.7		37.0 ± 2.2	37.1 ± 2.5	37.0 ± 2.3	
	Длина самцов, см	35.1 ± 1.9		36.3 ± 1.6	36.4 ± 2.0	36.4 ± 2.0	
	Число рыб, экз	564	4	30052	203	12091	0
Октябрь	Доля самцов/самок	0.7/0.3		0.5/0.5	0.6/0.4		
	Длина самок, см	36.5 ± 2.5		36.6 ± 2.3	39.5 ± 1.5		
	Длина самцов, см	34.2 ± 1.9		35.0 ± 2.0	38.2 ± 1.4		
	Число рыб, экз	305	6	1565	452	0	0
Ноябрь	Доля самцов/самок	0.5/0.5		0.3/0.7			
	Длина самок, см	38.8 ± 2.0		38.3 ± 2.2			
	Длина самцов, см	37.2 ± 1.6		36.7 ± 1.9			
	Число рыб, экз	368	1	238	0	0	0

Примечание. Приведены средние значения общей длины рыб и их ошибки; если исследовано < 50 экз., доли самцов и самок и средние значения их длины не рассчитывали.

ственно 11 и 26%. При использовании данных только промысловых судов увеличение средней длины окуня-клювача в сентябре также прослеживается, но оно менее выражено, особенно для самок. Статистический анализ (двухвыборочный *t*-тест с различными дисперсиями) показал, что в этом случае различия по длине рыб, выловлен-

ных в августе и сентябре, являлись статистически значимыми (*p* < 0.05) лишь для самцов.

Разница средней длины окуня-клювача из северной и южной частей ОЧНМ была наибольшей в октябре как для самцов, так и для самок. В этом месяце размеры рыб в южной

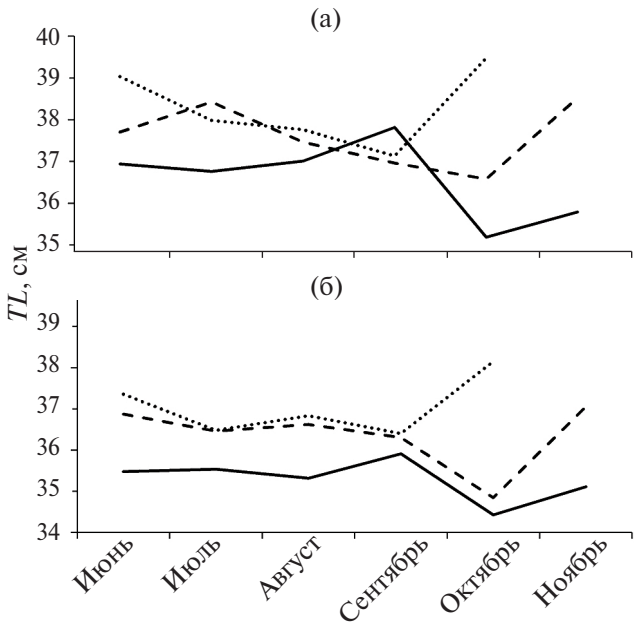


Рис. 3. Средняя общая длина (*TL*) самок (а) и самцов (б) окуня-клювача *Sebastes mentella* в уловах в исследованных районах в разные месяцы; обозначения см. на рис. 2.

части ОЧНМ резко возросли, в северной, наоборот, уменьшились. В ноябре в северной части ОЧНМ отмечено увеличение средней длины окуня-клювача в уловах, аналогичное тому, что имело место в южной части в октябре. Характерно, что изменения средней длины рыб от сентября к октябрю в южной части ОЧНМ и от октября к ноябрю в северной отмечены скачкообразным ростом на фоне плавной динамики этого показателя в предыдущие периоды, что свидетельствует о возросшей миграционной активности рыб в эти месяцы. Все данные по составу уловов окуня-клювача в ОЧНМ в сентябре–ноябре получены из уловов промысловых судов, которые облавливали лишь промысловые скопления, что ограничивает информативность собранного материала.

Однозначной зависимости размеров окуня-клювача от глубины лова в мезопелагиали ОЧНМ не выявлено. В августе в южной части ОЧНМ его средняя длина была наибольшей в уловах из верхнего 200-метрового слоя; в сентябре, наоборот, в северной части ОЧНМ средние размеры как самцов, так и самок из верхнего слоя были меньше, чем с глубин > 200 м (табл. 4).

На рис. 4 и 5 представлены графики размерных рядов самцов и самок окуня-клювача из исследованных районов. Они позволяют

проследить изменение соотношения в уловах отдельных размерных групп в разные месяцы. Чаще всего в уловах встречались самцы *TL* 37 см, причём в июле–августе это наблюдалось во всех трёх рассмотренных районах. Особи *TL* 38 см преобладали среди самцов лишь в южной части ОЧНМ в июне и октябре. В сентябре–ноябре в уловах возрастала доля более мелких самцов *TL* 35 см. При этом их доминирующее значение по численности в уловах сначала проявлялось в южной части ОЧНМ (сентябрь), затем в северной (октябрь), после этого – в районе СВНМ (ноябрь), что, вероятно, отражает направленность их возвратных миграций из мезопелагиали Норвежского моря в район материкового склона.

Среди самок в большинстве случаев наиболее многочисленными в уловах были особи *TL* 38–39 см. В северной части ОЧНМ они составляли доминирующую размерную группу на протяжении всего исследованного периода. Более крупные самки *TL* 40–41 см имели наибольшую относительную численность в уловах южной части ОЧНМ в июне и октябре, когда их доля соответствовала доле самок *TL* 38–39 см. Среднеразмерные самки *TL* 36–37 см преобладали по численности в уловах в октябре и ноябре в СВНМ.

Разница в размерном составе уловов окуня-клювача в северной и южной частях ОЧНМ была наименьшей в августе–сентябре, наибольшей – в октябре, это проявлялось как для самцов, так и для самок (рис. 4, 5). Отмеченное увеличение в уловах в октябре доли рыб *TL* 28–32 см в СВНМ можно объяснить их возвратными миграциями из района арх. Шпицберген и Баренцева моря, поскольку в ОЧНМ встречаемость особей этой размерной группы была незначительной. Кроме того, этому способствовала возросшая доля данных, полученных на НИС, в промерах длины окуня-клювача в октябре по сравнению с сентябрём.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования подтверждают, что в ОЧНМ встречаются половозрелые окуни-клювачи. Незначительная доля в уловах самцов *TL* до 32 см и самок *TL* до 34 см указывает, что при таких размерах особи вида предпочитают не выходить далеко за пределы материкового склона. Следовательно, можно предположить, что инстинкт

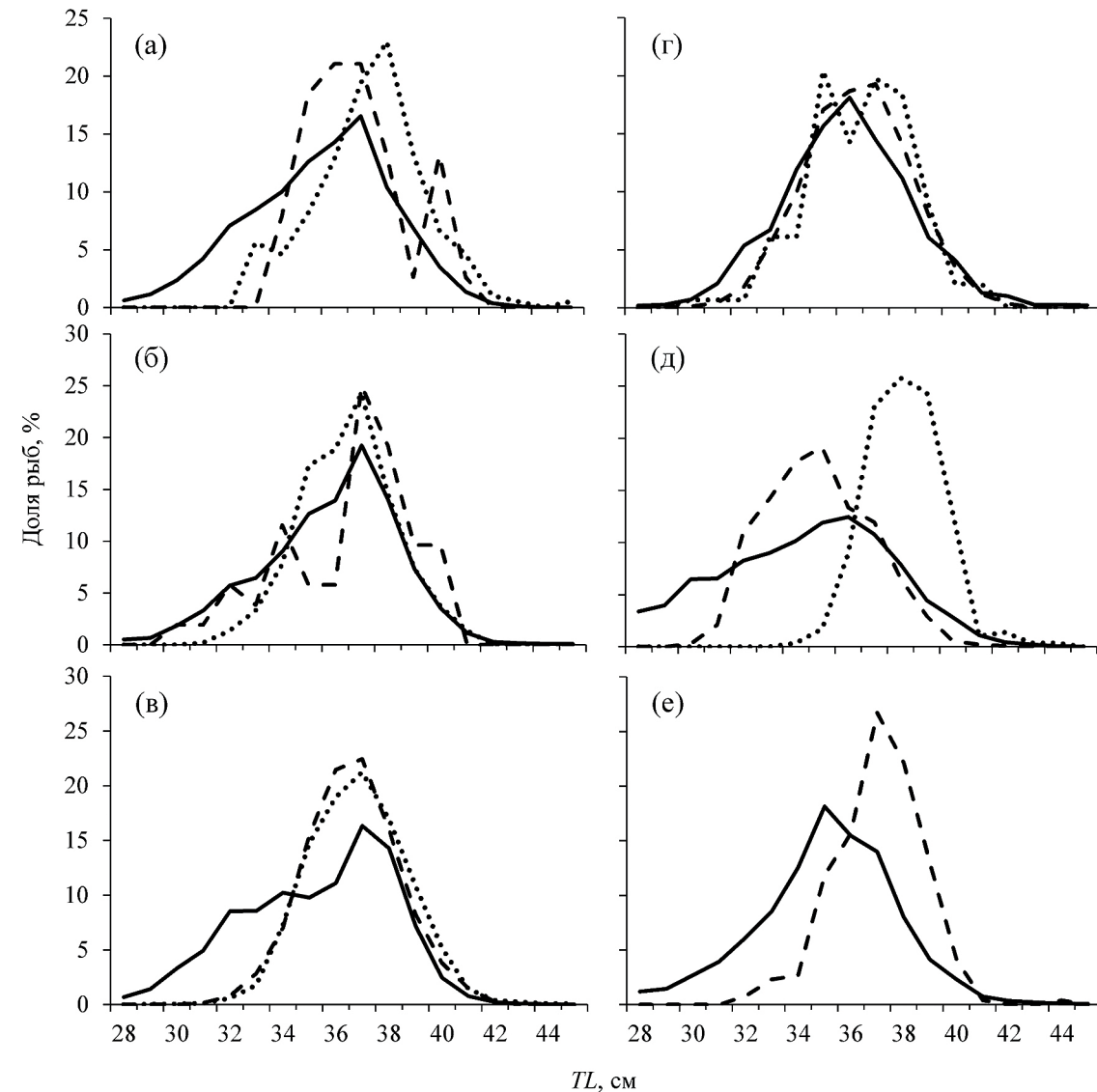


Рис. 4. Размерный состав самцов окуня-клювача *Sebastes mentella* общей длиной $TL \geq 28$ см в уловах в исследованных районах в разные месяцы: а — июнь, б — июль, в — август, г — сентябрь, д — октябрь, е — ноябрь. Обозначения см. на рис. 2.

размножения является важным стимулом, побуждающим особей норвежско-баренцево-морской популяции мигрировать в мезопелагиаль Норвежского моря, характеризующуюся более стабильными температурными условиями, чем батиаль в районе континентального склона. В дальнейшем планируется продолжить исследования миграций окуня-клювача в Норвежском море с привлечением данных о состоянии его гонад по результатам полевых и лабораторных исследований.

Нагульные миграции окуня-клювача дифференцированы не только по размерам рыб. Поскольку этому виду свойственны внутреннее

оплодотворение и яйцеживорождение, самцам нет необходимости следовать за самками в районы вымета предличинки. Поэтому сроки, темпы и маршруты нагульных миграций самцов и самок могут различаться в зависимости от удаленности районов размножения от мест зимовки и сроков вымета предличинки.

Выявленные особенности пространственно-временной динамики размерного и полового составов уловов окуня-клювача позволяют судить о направленности, интенсивности и продолжительности его сезонных миграций из районов материкового склона в глубоководную часть Норвежского моря. Преобладание самок в

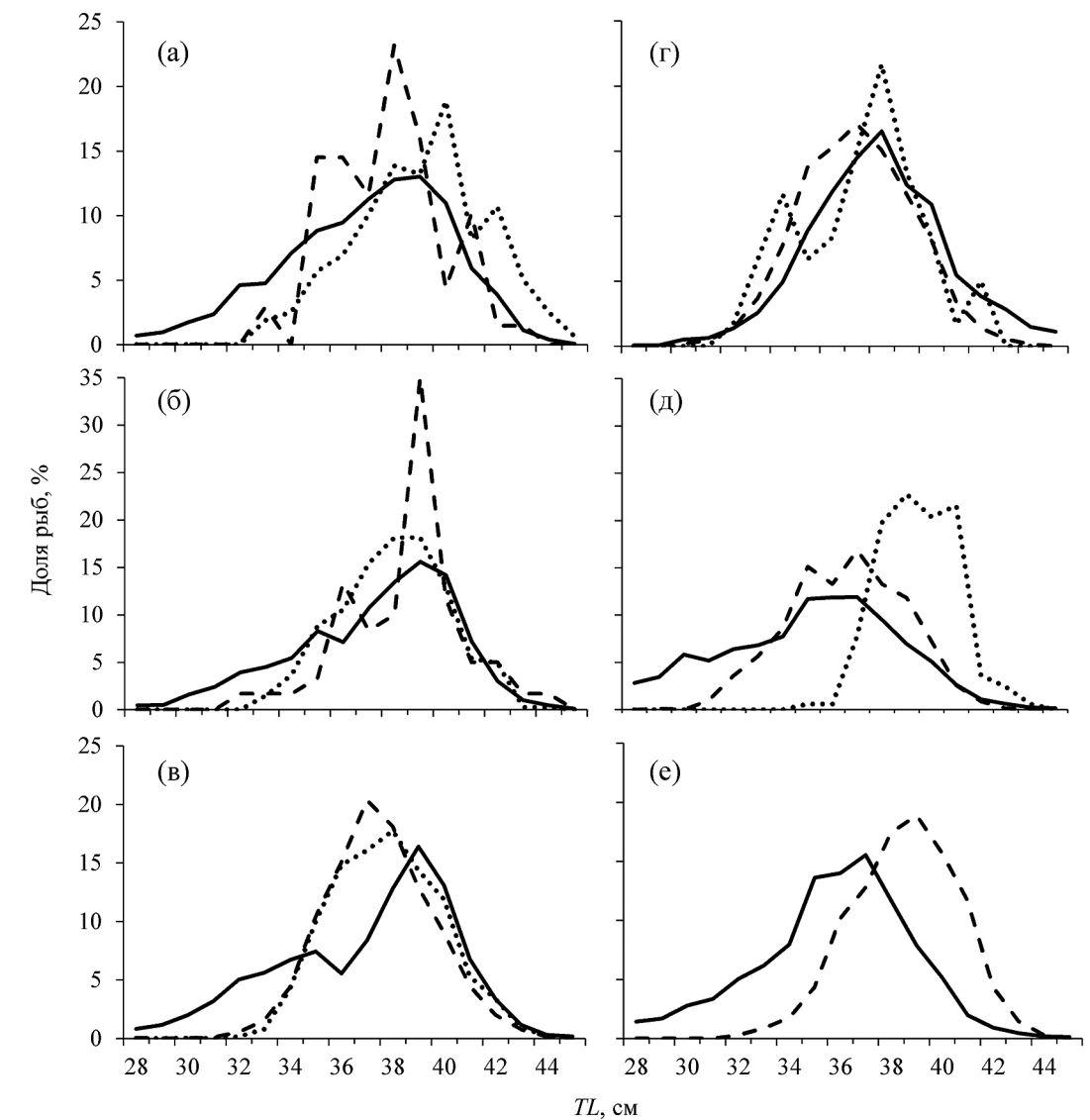


Рис. 5. Размерный состав самок окуня-клювача *Sebastes mentella* общей длиной $TL \geq 28$ см в уловах в исследованных районах в разные месяцы (обобщенные данные за 2001–2022 гг.): а — июнь, б — июль, в — август, г — сентябрь, д — октябрь, е — ноябрь. Обозначения см. на рис. 2.

июне в северной части ОЧНМ свидетельствует об их способности опережать самцов по темпу миграций в этот район в начальный период нагула, что можно объяснить разницей в протяженности и сроках миграций в ОЧНМ самцов из района зимовки и самок из районов вымета предличинки.

Сходство и относительная стабильность размерного состава уловов окуня-клювача в августе–сентябре в северной и южной частях ОЧНМ свидетельствуют о снижении в это время его миграционной активности (рис. 4, 5). Возвратные миграции окуня-клювача из мезопелагиали Норвежского моря в район

материкового склона начинаются в октябре. Из южной части ОЧНМ в северную часть первыми перемещаются среднеразмерные самцы TL до 36 см. Их массовая миграция из северной части ОЧНМ в район материкового склона происходит, видимо, в ноябре. На это указывает динамика размерного состава уловов и средней длины самцов в исследованных районах (рис. 3, 4). Доминирование в уловах самок в северной части ОЧНМ в ноябре может быть обусловлено задержкой их нагульных миграций из-за вымета предличинки в отдаленных районах или в поздние сроки.

Увеличение в уловах доли крупных самцов в северной части ОЧНМ в ноябре по сравнению с октябрём можно объяснить их перемещением в этот район из южной части ОЧНМ при одновременной миграции более мелких рыб за пределы ОЧНМ (рис. 4). Вместе с тем нет оснований исключать, что часть наиболее крупных самцов может задерживаться в южной части ОЧНМ и не совершать возвратных миграций в район материкового склона. В отличие от самок у них нет необходимости мигрировать в места вымета предличинок на материковом склоне, а температурные условия в мезопелагиали Норвежского моря обеспечивают возможность их зимовки в этом районе. Отсутствие наблюдений в зимний период не позволяет сделать однозначного заключения на этот счёт, однако косвенным свидетельством может служить относительно низкая доля в уловах наиболее крупных особей в ноябре в северной части ОЧНМ по сравнению с южной частью в октябре, а также доминирование по численности самцов в южной части ОЧНМ в начальный период нагула.

Причиной высокой доли крупных особей в уловах окуня-клевача в октябре в южной части ОЧНМ и в ноябре в северной части ОЧНМ (рис. 4, 5) может быть также присутствие в этих районах рыб из североатлантической популяции, если основываться на предположении, что из моря Ирмингера в центральную часть Норвежского моря способны мигрировать лишь наиболее крупные особи вида. Относительная численность в уловах особей североатлантической популяции в октябре–ноябре должна резко возрасти на фоне возвратных миграций рыб норвежско-баренцевоморской популяции в районы зимовки и нереста на материковом склоне. Результаты анализа динамики размерного состава уловов соответствуют таким представлениям, однако для окончательного вывода необходимо проведение в будущем дополнительных исследований с использованием методов генетического и биохимического анализов для идентификации популяционной принадлежности рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Полярного 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

В работе использованы уже имеющиеся результаты проведенных ранее исследований. Решение на проведение подобных аналитических исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакай Ю.И. 2022. Структура сообществ паразитов и особенности популяционной биологии морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 258 с.

Барсуков В.В., Шестова Л.М., Мухина Н.В. 1986. Морские окуни рода *Sebastes* // Ихтиофауна и условия её существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. С. 48–55.

Винниченко В.И. 2005. О возможности промысла пелагического окуня-клевача в Норвежском море // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов Мирового океана”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 105.

Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др. 1977. Морской окунь клеворылый (клевач) — *Sebastes mentella* Travin // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 72–87.

Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. 2004. Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. М.: Изд-во ВНИРО, 300 с.

Мельников С.П. 2016. О дифференциации запасов окуня-клевача *Sebastes mentella* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Вопр. рыболовства. Т. 17. № 2. С. 189–202.

Мельников С.П., Бакай Ю.И. 2009. Пополнение запаса окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 669–680.

Мельников С.П., Глубоков А.И. 2017. Направления внутривидовой дифференциации окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Атлантического океана и сопредельных вод // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 66–75.

Мельников С.П., Древетняк К.В. 2010. Структура и особенности формирования скоплений окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) в пелагиали Норвежского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 796–804.

Методическое пособие по проведению инструментальных съёмок запасов промысловых гидробионтов в районах исследований ПИНРО. 2006. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 163 с.

Сорокин В.П. 1960. О миграциях морского окуня *Sebastes mentella* Медвежинско-Шпицбергенского стада // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М.: Рыб. хоз-во. С. 285–298.

Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева, Белого и Карского морей и Северной Атлантики в 2022 г. 2022. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 161 с.

Шибанов В.Н., Крысов А.И., Мурашко П.А. 2016. Об использовании рыбаками России сырьевой базы Норвежского моря в 2004–2013 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 80–94.

Филин А.А. 2020. Влияние изменения селективности промысла на динамику запаса норвежско-баренцевоморского окуня-клевача (*Sebastes mentella*) // Вопр. рыболовства. Т. 21. № 4. С. 411–422. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2020-21-4-411-422>

Drevetnyak K., Nedreaas K.H. 2009. Historical movement pattern of juvenile beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the Barents Sea as inferred from long-term research survey series // Mar. Biol. Res. V. 5. № 1. P. 86–100. <https://doi.org/10.1080/17451000802534865>

Drevetnyak K.V., Nedreaas K.H., Planque B. 2011. Redfish // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 292–307.

Olsen E., Michalsen K., Ushakov N.G., Zabavnikov V.B. 2011. The ecosystem survey // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 604–608.

Pennington M., Shevelev M.S., Vølstad J.H., Nakken O. 2011. Bottom trawl surveys // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 570–583.

Planque B., Kristinsson K., Astakhov A. et al. 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // Aquat. Living Resour. V. 26. № 4. P. 293–306. <https://doi.org/10.1051/alr/2013062>

Sigurdsson T., Thorsteinsson V., Gústafsson L. 2006. In situ tagging of deep-sea redfish: application of an underwater, fish-tagging system // ICES J. Mar. Sci. V. 63. № 3. P. 523–531. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.023>

SEASONAL MIGRATIONS OF BEAKED REDFISH *SEBASTES MENTELLA* (SEBASTIDAE) AND DYNAMICS OF THE SIZE AND SEX COMPOSITION OF CATCHES IN THE NORWEGIAN SEA

A. A. Filin¹, *

¹ Knipovich Polar Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Murmansk, Russia

*E-mail: filin@pinro.vniro.ru

The spatial and temporal dynamics of the size and sex composition of catches of beaked redfish *Sebastes mentella* in the mesopelagic and bathyal zones of the Norwegian Sea during the species' feeding migrations are analyzed. These data make it possible to assess the direction, intensity, and duration of seasonal migrations of beaked redfish from the continental slope to the central Norwegian Sea. The higher abundance of females in international waters of the Norwegian Sea at the beginning of the feeding period indicates that females reach this area earlier than males; this pattern is probably related to the fact that some females move to feeding grounds from prelarval release areas rather than from wintering areas. In August–September, the migratory activity of beaked redfish in the Norwegian Sea decreases, as indicated by the relative stability of the size and sex composition of catches during this period. Return migrations of beaked redfish from the mesopelagic zone of the Norwegian Sea to the continental slope begin in October. Medium-sized males up to 36 cm long appear to be the first to undertake return migration. Some of the largest males may remain in the mesopelagic zone and not undertake return migration to the continental slope.

Keywords: beaked redfish *Sebastes mentella*, size composition, sex composition, migrations, continental slope, mesopelagic zone, Norwegian Sea.

УДК 597.555.51.504.054(268.45)

О ВСТРЕЧАЕМОСТИ ПЛАСТИКА В ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОМ ТРАКТЕ АТЛАНТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA* (GADIDAE) ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2026 г. Д. А. Манухова^{1, *}, О. В. Ильина¹, О. Н. Светочева², В. В. Ильинский¹, И. А. Жданов^{3, 4}, М. И. Виноградская¹, А. А. Поярков¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Мурманский морской биологический институт РАН – ММБИ РАН, Мурманск, Россия

³Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

⁴Новгородский государственный университет, Великий Новгород, Россия

*E-mail: nida.99@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2025 г.

После доработки 05.02.2026 г.

Принята к публикации 06.02.2026 г.

Пластик является распространённым поллютантом в водной среде, его могут заглатывать представители морской биоты, в том числе рыбы, входящие в рацион человека. У 60% исследованных особей молоди атлантической трески *Gadus morhua* из прибрежного района Баренцева моря вблизи пос. Дальние Зеленцы (Кольский п-ов, Мурманская обл.) в желудочно-кишечном тракте обнаружены частицы пластика линейными размерами 0.21–10.24 мм. Всего исследовано 23 экз., выловленных в одной локации в летние сезоны 2022 и 2023 гг. Несмотря на незначительные объёмы двух выборок, собранных в разные годы, они не различались по среднему числу частиц пластика в одной особи. Частота встречаемости пластика в желудочно-кишечных трактах исследованных рыб значительно превышает описанный в литературе аналогичный показатель у представителей семейства тресковых (Gadidae) Североатлантического бассейна.

Ключевые слова: экология, микропластик, загрязнение морской среды пластиком, загрязнение морепродуктов, трофический перенос.

DOI: 10.7868/S3034514626050094

Многочисленные исследования последних десятилетий отмечают повсеместное присутствие микропластика (МП) в водной толще и в донных отложениях Мирового океана (Eriksen et al., 2014; Andrady, 2015; Чубаренко и др., 2021). Заглатывание частиц МП и их присутствие в содержимом желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) описано для разных форм морских организмов, включая зоопланктон (Cole et al., 2013), рыб (Lusher et al., 2016) и морских млекопитающих (Zantis et al., 2021; Merrill et al., 2023). Размеры частиц МП совпадают с таковыми многих планктонных организмов, вследствие чего пластик

способен попадать в организмы детритофагов и планктофагов в ходе их трофической активности (Wright et al., 2013). В организм рыб МП может попадать как напрямую, так и в составе зоопланктонных организмов, уже содержащих его частицы в своих тканях и в полости ЖКТ (Cole et al., 2013).

Согласно моделям океанических течений, Баренцево море может выступать зоной аккумуляции флотирующего пластика в арктическом регионе (Van Sebille et al., 2012). В то же время Баренцево море относится к промысловым районам международного значения. Ранее (Cózar et

al., 2017) было показано присутствие пластика в высоких концентрациях в северных и восточных районах Баренцева моря. Однако в ходе ежегодного мониторинга в морях Северного Ледовитого океана, в частности в восточной части Баренцева моря, локальных скоплений флотирующего пластика не обнаружено (Колончин и др., 2023). При изучении распределения морского пластикового мусора на архипелаге Новая Земля было отмечено повышенное его количество на западном побережье, обращённом к Баренцеву морю, по сравнению с восточным (Ершова и др., 2025), что подтверждает повышенную концентрацию пластиковых отходов в акватории Баренцева моря в сравнении с краевыми морями Северного Ледовитого океана, расположенными восточнее.

В Баренцевом море одним из наиболее значимых промысловых видов, а также популярным объектом любительского рыболовства является атлантическая треска *Gadus morhua*. Этот вид занимает верхние уровни трофической сети, является консументом третьего порядка, потребляя, помимо прочего, собственную молодь и других меньших по размеру хищников. Взрослая (промысловая) треска в возрасте 8–10 лет относится к бентопелагическим демерсальным рыбам, живущим и питающимся как у дна, так и в толще воды (Андрияшев, 1954). Пищевой спектр взрослой трески характеризуется широким разнообразием объектов и включает в себя арктобореальные, бореальные и арктические виды нектона, планктона и бентоса. Всего в пище трески отмечено >200 видов организмов, из которых наиболее важное значение имеют 20–25

(Бойцов и др., 1996; Долгов, 1999, 2016; Holt et al., 2019; Townhill et al., 2021).

Цель работы — оценить количественные показатели содержания частиц пластика и проанализировать их состав в ЖКТ атлантической трески Баренцева моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проведён анализ содержимого ЖКТ 23 экз. атлантической трески, выловленных в прибрежной зоне Баренцева моря вблизи пос. Дальние Зеленцы (Мурманская обл.). Образцы ЖКТ получены в ходе коммерческих рыболовных выездов Спортивно-туристического центра “Дальние Зеленцы” в летний сезон 2022 и 2023 гг. Рыб вылавливали электронным спиннингом с датчиком глубины напротив открытого скалистого побережья на глубинах 40–90 м в 1.0–1.5 км от береговой линии (рис. 1). Биологические материалы (ЖКТ целиком) были извлечены из рыб, выловленных участниками выездов, в количестве, обеспечивающем минимально достаточную статистическую достоверность анализа.

В полевых условиях непосредственно в ходе рыболовных выездов авторы регистрировали координаты точки вылова, измеряли массу и длину тела каждой особи и извлекали ЖКТ. Образцы помещали в 70%-ный этанол и транспортировали в лабораторию.

В лабораторных условиях образцы промыли дистиллированной водой, вскрывали, подвергали ультразвуковой обработке для улучшения отделения пластиковых частиц от стенок

ЖКТ. Содержимое ЖКТ и смывы анализировали в соответствии с протоколом Национального управления океанических и атмосферных исследований (США) (Masura et al., 2015). Обработка проб включала перекисное окисление органического материала в присутствии реактива Фентона и плотностную сепарацию в насыщенном растворе хлорида цинка (Masura et al., 2015). После сепарации образцы переносили на фильтры из нержавеющей стали (ячей 40 мкм), помещали в стеклянные чашки Петри и высушивали. Содержимое фильтров анализировали под бинокулярным микроскопом с рабочим увеличением от $\times 10$ до $\times 40$. Нижний предел визуального обнаружения частиц МП составлял 200 мкм. Обнаруженные частицы относили к пластику по визуальным признакам либо по итогам теста горячей иглой. Все спорные частицы исключали из анализа. Параметры каждой частицы заносили в базу данных, указывали категорию её морфологии (фрагмент, плёнка, микроволокно, частицы краски), цвет, максимальный линейный размер (Пахомова и др., 2024).

Химический состав частиц определяли с применением инфракрасной спектроскопии с преобразованием Фурье (ИК-Фурье спектроскопия) на приборе PerkinElmer Spectrum Two, (“PerkinElmer Inc.”, США), снабженном детектором DTGS в режиме отражения. Анализировали частицы размером не менее 1×1 мм, что соответствует пороговым техническим возможностям прибора. Каждый спектр сравнивали с библиотекой PerkinElmer ATR Polymers. Все полученные спектры проверяли вручную для контроля согласия со спектрами библиотеки (Пахомова и др., 2024). Частицы, размеры которых не позволяли провести спектральный анализ на доступном оборудовании, относили к пластику на основе визуальных признаков, что соответствует часто применяемой методике выявления пластика (Gray et al., 2018; Siddique et al., 2022; Hamilton et al., 2024). Лабораторный анализ проводили в пылезащищенных боксах с использованием хлопчатобумажной защитной одежды. Контроль лабораторного загрязнения осуществляли посредством анализа “пустых” фильтров, экспонированных в рабочем пространстве бокса в течение всего времени анализа. Эффективность выделения пластика из содержимого ЖКТ оценивали повторным анализом смыва из ЖКТ, который обрабатывали параллельно с экспериментальными образцами. Этот анализ включал те же этапы, что и обработка экспериментальных проб.

Статистический анализ данных проводили с использованием программного обеспечения Past 4.03 (Hammer et al., 2001) и STATISTICA 12 (“StatSoft, Inc.”, США). Среднее значение содержания частиц пластика в ЖКТ рассчитывали с учётом всех особей, включая тех, в которых пластик не обнаружен. Для сравнения выборок, в которых распределение особей отличалось от нормального, применяли непараметрический критерий Манна–Уитни. Корреляцию между размерами и массой тела исследуемых особей и числом частиц пластика в них выявляли с использованием коэффициента корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика исследованных особей атлантической трески. Общая длина тела рыб варьировала в пределах 19.8–43.2 см, масса — 72.6–767.6 г. В выборки были включены все особи, выловленные в прибрежной зоне Баренцева моря на севере от губы Зеленецкая (рис. 1). Особи, отловленные в течение двух последовательных сезонов, достоверно не различались по средним массе (критерий Манна–Уитни: $U = 48.0, p = 0.30$) и длине тела ($U = 43.5, p = 0.19$).

Общие количественные показатели содержания пластика в ЖКТ рыб. По среднему числу частиц пластика, приходящемуся на одну особь, выборки, полученные в течение двух последовательных сезонов, не различались ($U = 3.5, p = 0.29$ при $U_{кр 0.05} = 37$), на основании чего мы их объединили. Число частиц пластика в одной особи в выборках 2022 и 2023 гг. в среднем составило соответственно 1.08 ± 0.33 и 1.40 ± 0.52 ед. (в объединённой выборке — 1.22 ± 0.29 ед.) (таблица). Доли особей, в содержимом ЖКТ которых был обнаружен пластик, составили 61.5 и 60.0% соответственно для 2022 и 2023 гг. (в суммарной выборке — 60.9%).

Корреляция между размерами и массой тела исследованных особей и числом частиц пластика в их ЖКТ не выявлена — коэффициент корреляции Пирсона составил соответственно 0.38 ($p = 0.07$) и 0.29 ($p = 0.19$).

В “пустых” фильтрах, экспонированных для контроля их возможного загрязнения при лабораторном анализе, частицы пластика обнаружены не были. Частицы краски, обнаруженные в ЖКТ разных особей, по цвету не имели аналогов на судовом оборудовании, задействованном при вылове рыб, поэтому идентифицированные



Рис. 1. Расположение мест вылова атлантической трески *Gadus morhua* в 2022 (1) и 2023 (2) гг. Масштаб, км: основная карта-схема — 10, выноска — 2.

частицы были также включены в результаты анализа.

Распределение частиц пластика по размерным категориям. Линейные размеры частиц, выделенных из ЖКТ рыб, варьировали от 0.21 до 10.24 мм, из них 89% отнесены к категории МП и 11% – к мезопластiku (5–20 мм). В общей выборке преобладали частицы линейными размерами 0.5–1.0 мм (32.1%) (рис. 2).

Распределение частиц пластика по морфологии. В составе идентифицированных в ЖКТ трески частиц пластика в суммарной выборке преобладали фрагменты (47%), также были отмечены микроволокна (18%), плёнки (21%) и частицы краски (14%) (рис. 3, 4). В выборках 2022 и 2023 гг. присутствовали фрагменты (соответственно 43 и 50%), плёнка (29 и 14%), микроволокна (14 и 22%) и частицы краски (14% в обеих выборках).

В среднем число морфологических категорий (типов) частиц в ЖКТ одной особи составило

0.96 ± 0.22 в общей выборке. Число типов частиц в одной особи коррелирует с общим числом частиц в одной особи ($r = 0.91, p < 0.01$). Наибольшее число категорий частиц пластика в одном ЖКТ отмечено у трёх особей, у одной из которых так же выявлено максимальное суммарное число его частиц (5). В этом же образце были выявлены фрагменты, микроволокно и частица краски. В трёх образцах ЖКТ обнаружено по два типа частиц. В остальных восьми образцах, в которых был обнаружен пластик, присутствуют от одной до трёх частиц только одной категории.

Распределение частиц пластика по цветности. В суммарной выборке преобладали прозрачные частицы (64%), также были отмечены частицы зеленого (11%), белого (11%), синего (7%), черного (4%) и красного (4%) цветов (рис. 5). Распределение частиц по цветности было сходным в обеих выборках, полученных из ЖКТ рыб. Доля прозрачных частиц составляла 57 и 72% в выборках соответственно 2022 и 2023 гг., белых – 15 и 7%,

Количественные показатели содержания пластика в желудочно-кишечном тракте атлантической трески *Gadus morhua*

Год	Число рыб, экз.	Доля особей, у которых обнаружен пластик, %	Число частиц пластика, ед.		
			всего	в среднем в одной особи	максимальное в одной особи
2022	13	61.5	14	1.08 ± 0.33	3
2023	10	60.0	14	1.40 ± 0.52	5
Суммарно	23	60.9	28	1.22 ± 0.29	5

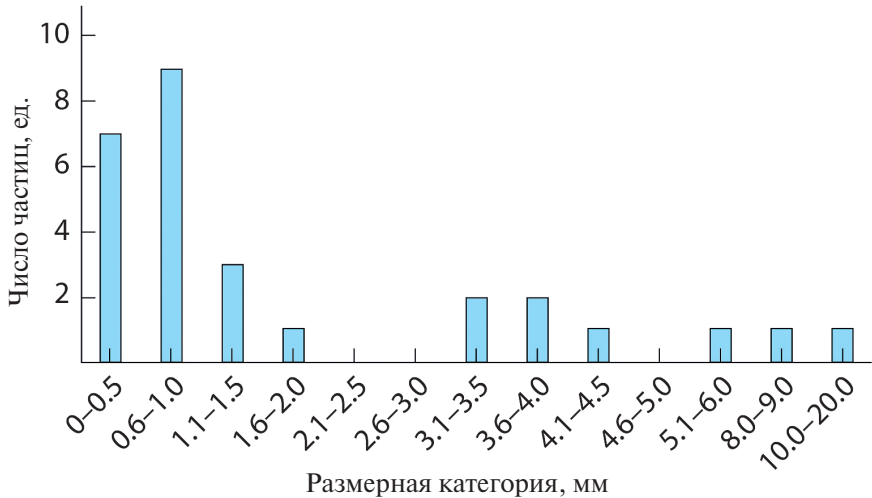


Рис. 2. Распределение по размерным категориям частиц пластика ($n = 28$) из желудочно-кишечных трактов атлантической трески *Gadus morhua*.

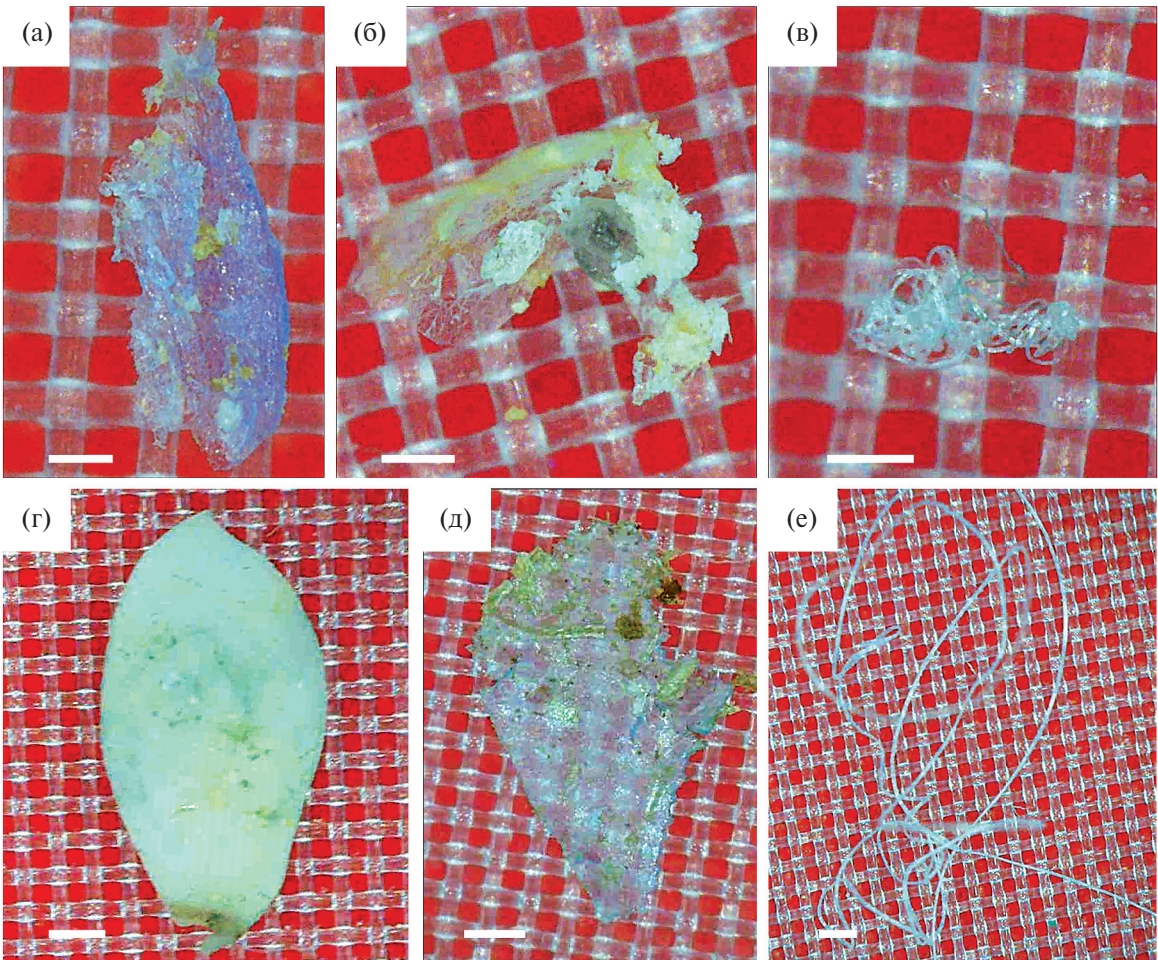


Рис. 3. Общий вид частиц пластика, обнаруженных в желудочно-кишечных трактах атлантической трески *Gadus morhua*: а – плёнка (полипропилен), б – фрагмент (полипропилен), в – микроволокно (полиэфир), г – плёнка (полиизопрен), д – плёнка (полиэтилен), е – микроволокно (полиэфир). Масштаб, мм: а–в – 0.5, г–д – 1.

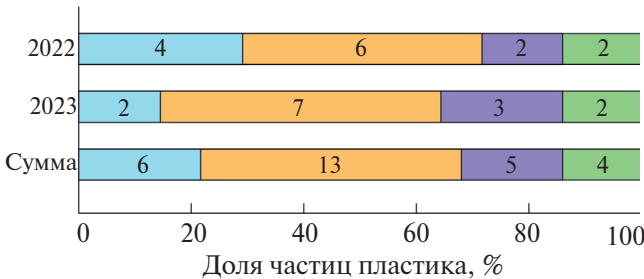


Рис. 4. Представленность разных форм частиц пластика в желудочно-кишечных трактах атлантической трески *Gadus morhua* в 2022 и 2023 гг.: (■) – плёнка, (■) – фрагмент, (■) – микроволокно, (■) – частица краски. Здесь и на рис 5 цифрами указано число частиц каждой формы, ед.

зеленых – 14 и 7%, синих – 7% в обеих выборках, красные частицы были представлены лишь в выборке 2022 г. с долей в 7%. Среднее число ва-

риантов окраски частиц в ЖКТ одной особи составило 0.91 ± 0.20 в общей выборке. Число цветов частиц в одной особи коррелирует с общим числом частиц в одной особи ($r = 0.95, p < 0.01$). Прозрачные частицы, относящиеся к наиболее многочисленной цветовой категории пластика, были обнаружены в 11 из 14 образцов – от одной до трёх. Максимальное число прозрачных частиц отмечено в образце, в котором также наблюдалось и максимальное суммарное число частиц пластика. Частицы других цветов были отмечены в восьми из 14 образцов – не более одной частицы каждого цвета в особи.

Состав частиц пластика. Методом спектроскопии ИК-Фурье определили состав семи частиц, выделенных из ЖКТ рыб, что составило 25% общего количества идентифицированных

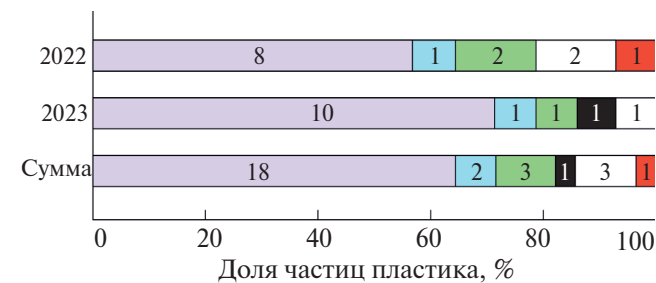


Рис. 5. Представленность частиц пластика разных цветовых типов в желудочно-кишечных трактах атлантической трески *Gadus morhua* в 2022 и 2023 гг: (■) — прозрачный, (■) — синий, (■) — зеленый, (■) — чёрный, (□) — белый, (■) — красный.

частиц. В составе проанализированных частиц присутствовал полиэфир (три частицы), полипропилен (две частицы), полиэтилен (одна частица) и полиизопрен (одна частица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно справочным данным (Андрияшев, 1954), размеры тела исследованной атлантической трески соответствовали особям в возрасте 2–4 года (большая часть выборки относилась к возрасту 2–3 года). Следовательно, все изученные рыбы относились к молоди, ведущей донный образ жизни и являющейся хищником по типу питания. В течение первых четырёх лет жизни треска способна совершать непродолжительные миграции в местах нагула, но в целом для этого вида до наступления половой зрелости (8–10 лет) не характерны значительные перемещения по акватории (Løversen, 1946; Moksness, Øiestad, 1984). Таким образом, исследованных особей мы можем рассматривать как случайную выборку из представителей прибрежной популяции, которая подвергается воздействию фоновых уровней загрязнения акватории в зоне их вылова.

Характеристики частиц пластика, выделенного из ЖКТ рыб

Максимальный размер частиц, обнаруженных в ЖКТ рыб, составил 10.24 мм. Размерная категория 0.5–1.0 мм оказалась самой многочисленной. Очевидно, в случае с заглатыванием пластика его размеры физически ограничены анатомическими особенностями рыб. В составе пластика, выделенного из содержимого ЖКТ рыб, преобладают прозрачные, белые и зелёные

частицы. Преобладание бесцветных частиц пластика в ЖКТ трески было также отмечено ранее (Bråte et al., 2016).

Из семи частиц пластика, состав которых был определён, четыре (одна частица полиэтилена, две полипропилена и одна полиизопрена) имеют положительную плавучесть, однако они были обнаружены в ЖКТ представителей вида, для которого характерно питание в водной толще или у дна. Не исключено, что возможность заглатывания таких частиц связана с биологическим обрастанием, которое приводит к потере ими плавучести и, соответственно, к погружению в более глубокие водные слои.

Количественные показатели содержания пластика в ЖКТ трески

В ряде исследований были установлены значительно более низкие показатели содержания частиц пластика в ЖКТ атлантической трески (Bråte et al., 2016; Lenz et al., 2016) в сравнении с данными, полученными в нашей работе. Однако из-за отсутствия унифицированных методов анализа пластика в живых объектах и разнообразия самих объектов исследования сравнение результатов зачастую затруднено (Provencher, 2017). В выборке особей трески, выловленной в Баренцевом море у побережья Норвегии, только 3% рыб содержали в ЖКТ частицы пластика (Bråte et al., 2016). Однако в упомянутом исследовании рассматривали только частицы размерами ≥ 3.2 мм, в то время как в нашей работе большинство обнаруженных частиц имело размеры < 2.0 мм (рис. 1), и эти размерные категории составили основную долю обнаруженного пластика. При исключении из результатов нашей работы частиц < 3.2 мм для более корректного сопоставления встречаемость пластика в особях трески снижается с 60 до 26%, однако и это значение почти в девять раз превышает показатель, указанный выше.

Число работ, в которых оценено содержание пластика в ЖКТ представителей ихтиофауны и приведена информация о нижнем размерном пороге обнаружения частиц, весьма ограничено. В результате анализа литературных данных была обнаружена одна работа (Boerger et al., 2010) по анализу встречаемости МП в ЖКТ, в которой использована методика, сопоставимая по чувствительности с примененной в нашем исследовании (нижний размерный порог обнаружения частиц составлял 1 мм). В этой работе проводили исследование рыб, относящихся к планктофагам,

в зоне субтропической циркуляции Тихого океана. Среднее число частиц МП, приходящееся на одну особь, составило 2.1 ± 5.8 ед., пластик был обнаружен у 35% исследованных особей. Различия в трофических нишах исследуемых рыб и объёмах выборок не позволяют проводить прямое сравнение. Тем не менее, представляется заслуживающим внимания тот факт, что в нашей работе два года подряд без достоверных различий воспроизводятся показатели встречаемости пластика в ЖКТ рыб, которые всего в два раза ниже по абсолютному числу частиц, но более чем в два раза выше по частоте их встречаемости в сравнении с аналогичными показателями, описанными для северо-тихоокеанской субтропической системы, являющейся одной из самых загрязнённых пластиком зон Мирового океана (Lebreton et al., 2018). По меньшей мере полученные в нашей работе данные могут свидетельствовать о значительных величинах показателей пластикового загрязнения в зоне вылова и указывать на необходимость дальнейших исследований прибрежной зоне Баренцева моря в рамках данной тематики.

Экологические риски, ассоциированные с присутствием пластика в организмах рыб, и перспективы дальнейших исследований

Присутствие пластика в ЖКТ атлантической трески, выявленное даже в локальном масштабе, ставит серию вопросов о потенциальном экологическом ущербе, связанном с этим явлением. В первую очередь представляется закономерным вопрос, насколько частицы пластика в том количестве, в котором они присутствуют в ЖКТ рыб, токсичны в отношении самих представителей ихтиофауны.

Косвенное сравнение полученных результатов с данными токсикологических исследований, проводимых на ихтиологических объектах, не позволяет получить однозначных ответов, поскольку лабораторные исследования проводят при концентрациях пластика, на несколько порядков превышающих наблюдаемые в Баренцевом море и в аналогичных водных объектах (Lei et al., 2018; Qiao et al., 2019). Кроме того, лабораторные эксперименты имеют объективные ограничения по времени и не учитывают всего спектра хронических и синергетических эффектов, возможных при пожизненном взаимодействии рыб с поллютантом. В ЖКТ исследованных особей трески обнаружены частицы полиэтилена, полипропилена, полиэфира и полиизопрена. Негативные эффекты полиэтилена

и полипропилена (повреждение кишечника, воспалительные реакции, нарушение метаболизма) описаны для модельных видов рыб, таких как данио *Danio rerio*, при концентрациях пластика, превышающих наблюдаемые в Баренцевом море на 3–7 порядков (Lei et al., 2018; Qiao et al., 2019). Результаты исследований, в которых была бы приведена оценка токсичности полиэфира в отношении рыб, до настоящего времени не опубликовано. Однако показано токсическое воздействие полиэфира на личинок земноводных (гладкая шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*), включая повреждения пищеварительного тракта и снижение подвижности организмов, но размеры и концентрации частиц МП в экспериментах сильно превышали таковые, известные для среды обитания данного вида (Vacchetta et al., 2021). Что касается полиизопрена, то он не относится к широко распространенным типам пластика, и специфические токсикологические данные по нему отсутствуют.

В нашей работе присутствие пластика показано на небольшой выборке рыб, относящихся к одному биологическому виду и обитающих на отдельном прибрежном участке Баренцева моря. Очевидно, для более полного понимания масштабов явления и особенностей его пространственного распределения необходимы исследования на других участках акватории, а также на представителях видов, относящихся к другим трофическим нишам либо имеющим отличия в пищевом поведении.

Участок вылова исследованных особей является популярной туристической зоной, где треска служит основным объектом любительского рыболовства. Присутствие пластика в организмах рыб, выловленных во время летней навигации, когда морская рыбалка протекает наиболее интенсивно, ставит вопрос о необходимости оценки токсикологических рисков непосредственно для человека. В частности, имеет значение, способны ли частицы пластика малых размерных категорий попадать в мышечные ткани рыб и передаваться в организм человека, а также превышает ли этот источник МП в составе морепродуктов фоновые уровни воздействия поллютанта, которым подвержен человек. Эти вопросы дают широкий простор для дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Присутствие частиц пластика в ЖКТ молоди атлантической трески впервые было выявлено в акватории российских территориальных вод Баренцева моря. В двух последовательных по годам выборках, несмотря на небольшое число изученных особей, показаны статистически однородные данные, что предположительно указывает на устойчивый характер явления заглатывания пластика рыбами. Полученные показатели содержания пластика в ЖКТ рыб значительно превышают таковые, описанные в литературе у данного вида из других зон Атлантического океана.

Обнаружение пластика в организме атлантической трески не только демонстрирует масштаб антропогенного воздействия на экосистему, но и создает основу для дальнейших исследований токсикологических последствий такого загрязнения как для самой популяции трески, так и для потребляющего её человека. На данном этапе можно предположить, что пластик не вызывает выраженных острых токсических эффектов у атлантической трески. Однако данные о хроническом влиянии частиц пластика на морские организмы остаются недостаточными для полноценного анализа экологических рисков, что делает необходимым проведение комплексных токсикологических и экологических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность администрации Спортивно-туристического центра “Дальние Зеленцы”, а также К.Е. Шафранскому (АО “Река Поной”) за содействие в сборе полевых материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работы по отбору проб выполнены в соответствии с планом научно-исследовательских работ и государственным заданием Мурманского морского биологического института РАН (ФМБЕ-2024-0015). Лабораторная обработка проб и обработка полученных данных проведена в рамках государственного задания Московского государственного университета (тема № 121032300131-9). Работы по спектральному анализу образцов выполнены в рамках государственного задания Института океанологии РАН (ФМВЕ-2024-0015).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Заключение № 10 о соответствии исследования действующим международным актам, рекомендациям, законам и иным нормативно-правовым актам Российской Федерации, нормам этичного проведения исследований с использованием животных выдано 24.01.2025 г. Комиссией по биоэтике Мурманского морского биологического института РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П. и др. 1996. Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 285 с.
- Долгов А.В. 1999. Питание и трофические отношения трески Баренцева моря в 80–90-е годы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Долгов А.В. 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 336 с.
- Ершова А.А., Голубева Е.А., Антонов Е.В., Сердюкова Е.А. 2025. Сравнительный анализ результатов учёта морского мусора наземными и дистанционными (БПЛА) методами на побережье архипелага Новая Земля в 2023 г. // Гидрометеорология и экология. Т. 81. С. 699–717. <https://doi.org/10.33933/2713-3001-2025-81-699-717>
- Колончин К.В., Педченко А.П., Беляев В.А. 2023. Исследования содержания микропластика в воде и промысловых рыбах: от научного поиска к масштабному мониторингу // Тр. ВНИРО. Т. 193. С. 162–173. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-193-162-173>
- Пахомова С.В., Ершова А.А., Жданов И.А., Якушев Е.В. 2024. Методы исследования загрязнения микропластиком природных вод: современное состояние и рекомендации // Океанол. исследования. Т. 52. № 1. С. 80–120.

[https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2024.52\(1\).5](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2024.52(1).5)

Чубаренко И.П., Есюкова Е.Е., Хатмуллина Л.И. и др. 2021. Микропластик в морской среде. М.: Науч. мир, 520 с.

Andrady A.L. 2015. Persistence of plastic litter in the oceans // Marine anthropogenic litter. Cham: Springer. P. 57–72. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3_3

Bacchetta R., Winkler A., Santo N., Tremolada P. 2021. The toxicity of polyester fibers in *Xenopus laevis* // Water. V. 13. № 23. Article 3446. <https://doi.org/10.3390/w13233446>

Boerger C.M., Lattin G.L., Moore S.L., Moore C.J. 2010. Plastic ingestion by planktivorous fishes in the North Pacific Central Gyre // Mar. Pollut. Bull. V. 60. № 12. P. 2275–2278. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.08.007>

Bråte I.L.N., Eidsvoll D.P., Steindal C.C., Thomas K.V. 2016. Plastic ingestion by Atlantic cod (*Gadus morhua*) from the Norwegian coast // Mar. Pollut. Bull. V. 112. № 1–2. P. 105–110. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.08.034>

Cole M., Lindeque P., Fileman E. et al. 2013. Microplastic ingestion by zooplankton // Environ. Sci. Technol. V. 47. № 12. P. 6646–6655. <https://doi.org/10.1021/es400663f>

Cózar A., Martí E., Duarte C.M. et al. 2017. The Arctic Ocean as a dead end for floating plastics in the North Atlantic branch of the Thermohaline Circulation // Sci. Adv. V. 3. № 4. Article e1600582. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600582>

Eriksen M., Lebreton L.C.M., Carson H.S. et al. 2014. Plastic pollution in the world's oceans: more than 5 trillion plastic pieces weighing over 250,000 tons afloat at sea // PLOS ONE. V. 9. № 12. Article e111913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111913>

Gray A.D., Wertz H., Leads R.R., Weinstein J.E. 2018. Microplastic in two South Carolina Estuaries: occurrence, distribution, and composition // Mar. Pollut. Bull. V. 128. P. 223–233. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.01.030>

Hamilton B.M., Harris L.N., Maksagak B. et al. 2024. Microplastic and other anthropogenic microparticles in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and their coastal habitat: a first-look at a central Canadian Arctic commercial fishery // Sci. Total Environ.

V. 932. Article 172854.

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.172854>

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.

Holt R.E., Bogstad B., Durant J.M. et al. 2019. Bar-ents Sea cod (*Gadus morhua*) diet composition: long-term interannual, seasonal, and ontogenetic patterns // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 6. P. 1641–1652. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz082>

Lebreton L., Slat B., Ferrari F. et al. 2018. Evidence that the Great Pacific Garbage Patch is rapidly accumulating plastic // Sci. Rep. V. 8. Article 4666. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22939-w>

Lei L., Wu S., Lu S. et al. 2018. Microplastic particles cause intestinal damage and other adverse effects in zebrafish *Danio rerio* and nematode *Caenorhabditis elegans* // Sci. Total Environ. V. 619–620. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.103>

Lenz R., Enders K., Beer S. et al. 2016. Analysis of microplastic in the stomachs of herring and cod from the North Sea and Baltic Sea. Kongens Lyngby, Denmark: DTU Aqua. Natl. Inst. Aquat. Res., 219 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1625.1769>

Løversen R. 1946. Torskens vekst og vandringer på Sørlandet // Fiskeridirektoratets Skrifter. Ser. Havundersøkelser. V. 8. № 6. 27 p.

Lusher A.L., O'Donnell C., Officer R., O'Connor I. 2016. Microplastic interactions with North Atlantic mesopelagic fish // ICES J. Mar. Sci. V. 73. № 4. P. 1214–1225. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv241>

Masura J., Baker J., Foster G., Arthur C. 2015. Laboratory methods for the analysis of microplastics in the marine environment // NOAA Tech. Memo. NOS-OR&R-48. 31 p.

Merrill G.B., Hermabessiere L., Rochman C.M., Nowacek D.P. 2023. Microplastics in marine mammal blubber, melon, & other tissues: evidence of translocation // Environ. Pollut. V. 335. Article 122252. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.122252>

Moksness E., Øiestad V. 1984. Tagging and release experiments on 0-group coastal cod (*Gadus morhua* L.) reared in an outdoor basin // Proc. Int. Symp. “The propagation of cod *Gadus morhua* L.”. Pt. 2. Arendal: Inst. Mar. Res.; Flødevigen Biol. Stn. P. 787–794.

- Qiao R., Deng Y., Zhang S. et al. 2019. Accumulation of different shapes of microplastics initiates intestinal injury and gut microbiota dysbiosis in the gut of zebrafish // *Chemosphere*. V. 236. Article 124334. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.07.065>
- Siddique M.A.M., Uddin A., Rahman S.M.A. et al. 2022. Microplastics in an anadromous national fish, hilsa shad *Tenualosa ilisha* from the Bay of Bengal, Bangladesh // *Mar. Pollut. Bull.* V. 174. Article 113236. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.113236>
- Townhill B.L., Holt R.E., Bogstad B. et al. 2021. Diets of the Barents Sea cod (*Gadus morhua*) from the 1930s to 2018 // *Earth Syst. Sci. Data*. V. 13. № 3. P. 1361–1370. <https://doi.org/10.5194/essd-13-1361-2021>
- Van Sebillie E., England M.H., Froyland G. 2012. Origin, dynamics and evolution of ocean garbage patches from observed surface drifters // *Environ. Res. Lett.* V. 7. № 4. Article 044040. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044040>
- Wright S.L., Thompson R.C., Galloway T.S. 2013. The physical impacts of microplastics on marine organisms: a review // *Environ. Pollut.* V. 178. P. 483–492. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.02.031>
- Zantis L.J., Carroll E.L., Nelms S.E., Bosker T. 2021. Marine mammals and microplastics: a systematic review and call for standardisation // *Environ. Pollut.* V. 269. Article 116142. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.116142>

ON THE OCCURRENCE OF PLASTIC IN THE GASTROINTESTINAL TRACT OF ATLANTIC COD *GADUS MORHUA* (GADIDAE) IN THE COASTAL ZONE OF THE BARENTS SEA

D. A. Manukhova^{1,*}, O. V. Il'ina¹, O. N. Svetocheva², V. V. Il'inskii¹, I. A. Zhdanov^{3,4},
M. I. Vinogradskaya¹, and A. A. Poyarkov¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia

³Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁴Novgorod State University, Veliky Novgorod, Russia

*E-mail: nida.99@mail.ru

Plastic is a common pollutant in aquatic environments and can be ingested by marine biota, including fish consumed by humans. 60% of the juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* studied from the coastal area of the Barents Sea near the village of Dalnie Zelentsy (Kola Peninsula, Murmansk Region) were found to have plastic particles ranging in size from 0.21 to 10.24 mm in their gastrointestinal tracts. A total of 23 specimens, caught in the same location during the summer seasons of 2022 and 2023, were analyzed. Despite the small sample sizes collected over the two years, they did not differ in the average number of plastic particles per specimen. The frequency of occurrence of plastic in the gastrointestinal tracts of the studied fish significantly exceeds the similar indicator described in the literature for representatives of the family Gadidae of the North Atlantic basin.

Keywords: ecology, microplastics, marine plastic pollution, seafood pollution, trophic transfer.

УДК 597.58.591.185.31.591.53

ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ БАРРАМУНДИ *LATES CALCARIFER* (LATIDAE). 1. КАРБОНОВЫЕ КИСЛОТЫ

© 2026 г. А. О. Касумян^{1, 2, *}, О. М. Исаева³, Л. Т. К. Оань⁴

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

³Камчатский государственный университет, Петропавловск-Камчатский, Россия

⁴Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского
и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 11.12.2025 г.

После доработки 22.12.2025 г.

Принята к публикации 26.12.2025 г.

Определена вкусовая привлекательность 24 карбоновых кислот, двух их солей, аскорбиновой (витамин С) и борной кислот (0.1 М) для молоди баррамунди *Lates calcarifer*. Среди карбоновых кислот 13 имеют привлекательный вкус (лимонная, молочная, яблочная и другие) и стимулируют потребление агар-агаровых гранул, три кислоты — отталкивающий, восемь — безразличный. Все кислоты с отталкивающим вкусом и большинство с привлекательным относятся к монокарбоновым, большинство дикарбоновых кислот, а также аскорбиновая кислота не влияют на потребление гранул. Между вкусовой привлекательностью карбоновых кислот и их молекулярной массой, а также рН достоверная связь отсутствует. Наличие в молекуле функциональных групп ($-\text{OH}$, $-\text{NH}_2$), но не двойных связей, изменяет вкусовые свойства кислот. Натриевые соли привлекательных лимонной и яблочной кислот являются отталкивающими по вкусу и снижают потребление гранул в 8–10 раз. Значимая корреляция между баррамунди и другими видами рыб по вкусовой привлекательности карбоновых кислот в большинстве случаев отсутствует. Пищевое поведение баррамунди, проявляемое в ходе оросенсорного тестирования, сопровождается многочисленными схватываниями гранул, особенно содержащих безразличные или слабые по вкусовым свойствам кислоты. Более чем в половине случаев гранула рыбами разрушается. Время удержания гранул в ротовой полости тем продолжительнее, чем привлекательнее их вкус и чем выше вероятность завершения потреблением их тестирования.

Ключевые слова: вкусовая система, вкусовая привлекательность, карбоновые кислоты, органические кислоты, лимонная кислота, аскорбиновая кислота, пищевое поведение, баррамунди.

DOI: 10.7868/S3034514626050102

Функциональные характеристики вкусовой системы исследованы у многих видов рыб, почти все они не принадлежат к морским обитателям тропической зоны (Morais, Kasumyan, 2025). Вместе с тем тропические рыбы представляют большой интерес для изучения вкусовой рецепции благодаря разнообразию пищевой специализации и наличию различных морфологических, поведенческих и иных адаптаций, свя-

занных с питанием (Fishelson, 1977; Sazima et al., 2007; Miller, Pawlik, 2013; Lobato et al., 2014; Lange et al., 2020; Pryor, Milton, 2023; Ng et al., 2024; Ebner, Morgan, 2025). Прогрессирующая деградация коралловых рифов и других прибрежных экосистем и возрастающее внимание к мерам по их сохранению и восстановлению стимулируют изучение биологии обитающих здесь рыб, в том числе их поведения и сенсорных систем (Fuku-

mori et al., 2010; Mouritsen et al., 2013; Gardiner, Jones, 2016; Hu et al., 2022). В отличие от других сенсорных систем вкусовая рецепция является определяющей в селективном питании рыб и, следовательно, в формировании трофических связей, обеспечивающих стабильность и устойчивость водных сообществ (Kasumyan, Døving, 2003).

Сведения о вкусовой системе морских тропических рыб ограничены в основном данными о морфологии и топографии внутриротовых вкусовых почек у отдельных видов из семейств Apogonidae, Gobiidae, Blenniidae, Acanthuridae, Sparidae, Siganidae, Trichiuridae, Labrisomidae, Kyphosidae, Girellidae, Xiphiidae, Scombridae, Synodontidae (Kawamura et al., 2003; Fishelson, Delarea, 2004, 2014; Fishelson et al., 2004, 2010, 2012, 2014; Abbate et al., 2017; Hu et al., 2019; Sayed et al., 2019; Majoris et al., 2021; Brodnicke et al., 2022; El-Bakary et al., 2023). У некоторых морских тропических рыб из семейств Mullidae, Pomacentridae, Plotosidae, Polynemidae найдены также наружные вкусовые почки на усах и лучах плавников (McCormick, 1993; Sakata et al., 2001; Kiyohara et al., 2002; Presti et al., 2020; Hardy, Hale, 2022; Mittelheiser et al., 2025). О функциональных возможностях вкусовой системы этих рыб известно мало. Сообщается, что наружные вкусовые почки, расположенные на подбородочных усах у султанки *Parupeneus porphyreus* (Mullidae), чувствительны к некоторым аминокислотам, доминирующим в объектах питания. Благодаря наружным вкусовым рецепторам аносмированные султанки способны проявлять пищевое возбуждение и пищевой поиск в ответ на предъявляемый в эксперименте экстракт корма (Holland, 1978). Высокая чувствительность к различным аминокислотам, бетаину и нуклеотидам и видовая специфичность вкусовых спектров выявлены электрофизиологическими методами у *Siganus fuscescens* (Siganidae), *Parapristipoma trilineatum* (Haemulidae), *Seriola dumerili* (Carangidae), *Thunnus orientalis* (Scombridae), *Plotosus lineatus* (Plotosidae) и некоторых других видов (Ishida, Hidaka, 1987; Marui et al., 1988; Kohbara et al., 2006).

Вкусовые предпочтения у морских тропических рыб исследованы слабо. Выявлено, что аминокислоты, особенно в присутствии бетаина (производной аминокислоты глицина), повышают потребление искусственных гранул группером *Epinephelus fuscoguttatus* (Epinephelidae) (Lim et al., 2016, 2025). Для одного из гибридов между

групперами, внедряемыми в практику аквакультуры, определены вкусовые свойства нескольких нуклеотидов и нуклеозидов (Lim et al., 2017). Более полные данные получены для баррамунди *Lates calcarifer* (Latidae), также широко культивируемого во многих странах тропической зоны. Обнаружено, что вкусовой привлекательностью для баррамунди обладает лимонная кислота, использованная в качестве одного из классических вкусовых веществ, и лишь две аминокислоты, цистеин и аланин, тогда как 12 аминокислот (большинство) имеют безразличный вкус и семь — отталкивающий (Kasumyan et al., 2022b). Показано также присутствие вкусовых детергентов для баррамунди в морской звезде терновый венец *Acanthaster planci* и в ряде других иглокожих (Echinodermata), обычных для прибрежной зоны в тропических морских водах (Kasumyan et al., 2022a). Это подтверждает распространённость среди гидробионтов химического способа защиты с помощью веществ, обладающих для рыб отталкивающими вкусовыми свойствами (Pawlik et al., 1995; Slattery, 2010; Касумян, Тинькова, 2014; Marty et al., 2016; Kasumyan et al., 2020).

Узкий спектр аминокислот, эффективных для вкусовой рецепции баррамунди, особенно привлекательных, предполагает, что вкусовой облик кормовых организмов для баррамунди может формироваться иными веществами. Привлекательность для баррамунди лимонной кислоты, стимулирующей потребление схваченных гранул, даёт основания полагать, что среди карбоновых кислот могут быть и другие кислоты с такими же вкусовыми свойствами. В связи с этим цель настоящего исследования, являющегося дальнейшим развитием наших работ по изучению хеморецепции рыб Вьетнама (Kasumyan et al., 2022b), — оценить вкусовую привлекательность для баррамунди различных карбоновых кислот и их производных, получить новые сведения о пищевом поведении, проявляемом баррамунди при оросенсорном тестировании пищи с разными вкусовыми свойствами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для экспериментов использовали ювенильных баррамунди, приобретённых на местной ферме по выращиванию ранней молоди этого вида (Công ty Trách nhiệm Hữu hạn Thủy sản Khánh Hòa, провинция Кханьхоа) для последующей реализации морским садковым товарным хозяйствам. Рыб (50 экз.) доставляли в лабораторию Приморского отделения Совместного рос-

сийско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам) на автотранспорте в течение 30 мин в полиэтиленовых мешках, заполненных кислородом, и помещали в общий аквариум (90 л) с внешним биофильтром и постоянной аэрацией воды. Гибель рыб при перевозке отсутствовала. Рыбы имели среднюю абсолютную длину тела 4,8 см и массу тела ~1,6 г, ко времени окончания опытов (через месяц) их длина составила 8—10 см, масса 9—13 г.

После доставки на следующий день случайно отобранных рыб рассаживали поодиночке в стандартные по размеру прямоугольные стеклянные аквариумы без грунта (29 × 25 × 25 см, объём 15 л), объединёнными в две замкнутые системы водооборота из 12 аквариумов каждая. Аквариумы накрывали пластиковыми крышками с отверстием в центре для внесения корма. Вода из биофильтра с помощью помпы AP5600 (“Guangdong Zhenhua Electrical Appliance Co., LTD”, Китай) поступала по поливинилхлоридным трубам сверху в заднюю часть каждого аквариума. Скорость поступления воды поддерживалась равной 1,5—1,7 л/мин с использованием вентиля на подающем патрубке. Слив воды из аквариумов осуществлялся через отверстие в передней стенке в 5 см от верхнего края, откуда вода по патрубку поступала в общую сливную трубу и возвращалась в биофильтр (200 л), заполненный кусочками (5 × 5 × 2 см) пластикового крупнопористого материала. Воду в биофильтрах аэрировали с применением керамических распылителей и микрокомпрессоров EP-9000 (“RAMBO”, Китай). Периодически часть воды в системе заменяли свежей, доставленной в лабораторию из удалённого района зал. Нячанг и хранившейся в пластиковой ёмкости (3,5 м³). Температуру воды, циркулировавшей в системах, не регулировали, она составляла 31 ± 0,5°C, солёность воды была 32—33‰.

У рассаженных по одиночным аквариумам баррамунди слабые пугливость и настороженность сохранялись лишь в первые 1—2 сут, малейшие попытки выпрыгнуть из аквариума у большинства рыб отсутствовали. Рыбы быстро привыкали к кормлению и переставали удаляться к противоположной стенке аквариума при приближении экспериментатора. Спокойное и неторопливое плавание часто прерывалось длительным замиранием в толще воды в типичной для баррамунди наклонной позе головой вниз

примерно под углом 30°—50°, обычно у передней стенки аквариума.

Для обучения рыб схватывать подаваемые гранулы использовали вначале кусочки (длина ~5—8 мм) свежзамороженной очищенной креветки *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, подкрашенные раствором красного пищевого красителя Ponceau 4R, вносимые в аквариум поштучно с помощью пинцета, а затем агар-агаровые гранулы, содержащие водный экстракт этой креветки (300 г сырой массы/л). Обучение завершили после того, как все рыбы стали подплывать и быстрым броском схватывать поданную гранулу в течение первых 2—3 с после падения её в воду. Обученные рыбы крайне редко игнорировали поданную в аквариум гранулу. Рыбы внимательно следили за движениями экспериментатора, готовность схватить поданную гранулу сохраняли в течение всех суток.

Для приготовления экстракта креветки нужное количество биологического материала взвешивали на портативных весах FEM (200 г/0,01 г) (“Fuzhou Furi Electronics Co., Ltd.”, Китай), гомогенизировали в мраморной ступке в небольшом количестве воды. Полученный гомогенат центрифугировали 45 мин при 7800 об/мин на центрифуге с охлаждением Eppendorf Centrifuge 5430 R (Германия) с радиусом ротора 10 см, температура 3°C. Полученный супернатант вносили в горячий (70°C) 2%-ный раствор агар-агара (“Reanal”, Венгрия).

Для опытов использовали гранулы, в составе которых присутствовала одна из карбоновых или других органических кислот (аскорбиновая, борная) или их производных. Все тестируемые вещества в виде водного раствора вносили в раствор агар-агара, перемешивали и выливали в чашку Петри, в ней после охлаждения образовывался гель, из которого непосредственно перед опытом вырезали гранулы. Концентрация тестируемых веществ в геле была 0,1 М. Вместе с тестируемыми веществами или экстрактом креветки все гранулы содержали краситель Ponceau 4R (5 мкМ). Гранулы, содержащие только краситель, использовали в качестве контрольных. Все гранулы имели цилиндрическую форму диаметром 1,15 и длиной 4 мм. Для приготовления экстракта, агар-агарового геля и растворов тестируемых веществ использовали морскую воду, для раствора красителя Ponceau 4R — дистиллированную. Гели хранили в холодильнике при температуре 5°C — до 10 сут с веществами, до 2 сут — с экстрактом креветки.

В тестировании использовали 26 веществ, представленных карбоновыми кислотами, включая различные их производные и соли этих кислот, и две кислоты (аскорбиновую и борную), которые к карбоновым не принадлежат. Все эти вещества разбили на три условные группы: 1) монокарбоновые кислоты (13 веществ); 2) дикарбоновые кислоты (8); 3) другие кислоты и вещества (7). Эти группы веществ протестировали последовательно разными сериями опытов – 1, 2 и 3. В каждой серии выполняли контрольные опыты, в которых использовали контрольные гранулы (плацебо) и гранулы с экстрактом креветки (позитивный контроль). Проведение контрольных опытов в каждой серии вызвано выявленным ранее (Kasumyan et al., 2022b) дрейфом потребления рыбами контрольных гранул.

В каждом опыте в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу и регистрировали: 1) число схватываний гранулы рыбой; 2) продолжительность удержания гранулы в ротовой полости после первого схватывания; 3) продолжительность удержания гранулы в течение всего опыта; 4) потребление гранулы – была ли она проглочена или отвергнута рыбой к концу опыта; 5) разрушена гранула рыбой в процессе тестирования или нет. Момент проглатывания гранулы хорошо заметен по характерному “глотательному” движению рыбы – разовому широкому раскрытию жаберных крышек и следующему сразу за этим восстановлению обычной амплитуды и ритма движений. Об отказе от потребления судили по потере интереса к отвергнутой грануле, прекращению повторных схватываний и уходу или ориентации рыбы в другую от гранулы сторону.

Если рыба не схватывала поданную гранулу в течение 1 мин или потребление гранулы невозможно было определить из-за её измельчения рыбой на мелкие фрагменты, опыт не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты удаляли из аквариума сразу после окончания опыта. Каждый опыт продолжался до ~1–2 мин.

Гранулы с разными веществами, а также контрольные и гранулы с экстрактом креветки подавали рыбам в случайной последовательности. Экспериментатор не знал, какой тип гранул он использует в опыте. С каждой рыбой выполняли равное или близкое число опытов с каждым типом гранул. Интервал между опытами был не менее 10–15 мин. В течение суток каждая из рыб получала не более 20–25 гранул.

Опыты проводили с 09:00 до 11:00 и с 14:00 до 17:00 при искусственном освещении комнаты люминесцентными светильниками (250 лк). После окончания опытов рыб кормили до насыщения мелко нарезанной свежемороженой креветкой.

Общее число выполненных опытов составило 3142. Статистическую оценку результатов проводили с применением критерия χ^2 , U -критерия Манна–Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Индекс вкусовой привлекательности вычисляли по формуле: $Ind_{pal} = (R - C)/(R + C) \times 100$, где R – потребление гранул с веществом, %; C – потребление контрольных гранул, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Монокарбоновые кислоты. Эта группа включает 13 веществ, в число которых входят одноосновные карбоновые кислоты и некоторые их производные. Большинство веществ (семь) достоверно повышают потребление гранул, из них молочная кислота по эффективности приближается к экстракту креветки, вызывающему потребление гранул в 100% опытов. Отталкивающим для рыб вкусом обладают три вещества, причём действие аминокислотной кислоты наиболее сильное – она снижает потребление гранул в 4.8 раза относительно контроля (табл. 1).

Дикарбоновые кислоты. Из восьми веществ этой группы привлекательным для рыб вкусом обладают три, из которых наиболее сильный стимулирующий эффект у малоновой кислоты, повышающей потребление гранул в 1.9 раз. Остальные пять веществ значимого влияния на потребление гранул не оказывают (табл. 1).

Другие кислоты и вещества. Повышение потребления гранул вызывают три вещества из семи, протестированных в этой серии опытов. Наиболее сильным привлекательным вкусом обладает лимонная кислота, повышающая потребление в 2.7 раза, эффект яблочной и гликолевой кислот несколько ниже. Ещё три вещества снижают потребление гранул, из них натриевые соли лимонной и яблочной кислот снижают потребление в 3.8 раза относительно контроля, при этом потребление гранул с кислотой и её солью в обоих случаях достоверно различается ($p < 0.001$). Сильным детеррентным действием обладает борная кислота, аскорбиновая кислота значимого влияния на потребление гранул не оказывает (табл. 1).

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) баррамунди *Lates calcarifer* на гранулы с карбоновыми кислотами и другими веществами

Раздражитель	Потребление гранул, %	Разрушение гранул, %	Число схватываний	Длительность удержания гранулы, с		n
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Серия 1: монокарбоновые кислоты						
Молочная кислота	86.5 ± 3.5***	67.7 ± 4.8**	2.9 ± 0.2	12.7 ± 1.0***	21.2 ± 1.2***	96
Сорбиновая кислота	67.7 ± 4.8***	66.7 ± 4.8**	4.6 ± 0.3*	8.6 ± 0.9***	21.4 ± 1.3***	96
Капроновая кислота	63.5 ± 4.9***	56.3 ± 5.1	3.2 ± 0.3	9.0 ± 1.0***	17.2 ± 1.3**	96
Масляная кислота	59.4 ± 5.0***	61.5 ± 5.0	4.8 ± 0.4*	7.6 ± 0.9***	21.5 ± 1.7***	96
Изовалериановая кислота	52.6 ± 5.2*	63.2 ± 5.0*	3.9 ± 0.3	7.0 ± 0.8***	15.7 ± 1.0**	95
Изомасляная кислота	52.1 ± 5.1*	53.1 ± 5.1	4.0 ± 0.3	6.4 ± 0.8***	16.7 ± 1.4**	96
Кротоновая кислота	50.0 ± 5.1*	58.3 ± 5.1	4.6 ± 0.4	10.4 ± 1.3***	21.2 ± 1.7***	96
Уксусная кислота	47.9 ± 5.1	65.6 ± 4.9*	4.2 ± 0.3	5.6 ± 0.6***	12.2 ± 1.1**	96
Пропионовая кислота	41.7 ± 5.0	54.2 ± 5.1	4.2 ± 0.3	4.3 ± 0.5**	14.2 ± 0.9*	96
DL-α-амино-η-масляная кислота	27.1 ± 4.6	38.5 ± 5.0	3.4 ± 0.3	3.1 ± 0.3*	10.7 ± 0.8	96
γ-Амино-η-масляная кислота	20.8 ± 4.2*	29.2 ± 4.7**	5.0 ± 0.4*	2.2 ± 0.2*	11.9 ± 0.9	96
Муравьиная кислота	13.5 ± 3.5***	54.2 ± 5.1	2.8 ± 0.2	2.5 ± 0.2	7.2 ± 0.5**	96
Аминокислотная кислота	7.4 ± 2.7***	20.0 ± 4.1***	3.9 ± 0.4	1.9 ± 0.1	8.7 ± 0.7	95
Экстракт креветки	100 ± 0***	4.2 ± 0.0***	1.2 ± 0.0***	9.9 ± 0.4***	11.3 ± 0.4*	96
Контроль	35.4 ± 4.9	47.9 ± 5.1	3.9 ± 0.3	2.8 ± 0.3	10.9 ± 0.8	96

Таблица 1. Окончание

Раздражитель	Потребление гранул, %	Разрушение гранул, %	Число схватываний	Длительность удержания гранулы, с		n
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Серия 2: дикарбоновые кислоты						
Малоновая кислота	56.3 ± 5.1***	63.5 ± 4.9	1.8 ± 0.1***	4.5 ± 0.5***	7.7 ± 0.6	96
α-Кето-глутаровая кислота	52.1 ± 5.1**	75.0 ± 4.4*	1.7 ± 0.1***	4.2 ± 0.4***	6.7 ± 0.5	96
Фумаровая кислота	45.8 ± 5.1*	71.9 ± 4.6	2.0 ± 0.1***	4.0 ± 0.5***	7.6 ± 0.7	96
Малеиновая кислота	42.7 ± 5.1	69.8 ± 4.7	1.5 ± 0.1***	4.2 ± 0.5***	6.1 ± 0.6*	96
Янтарная кислота	40.6 ± 5.0	72.9 ± 4.6	1.9 ± 0.1***	2.9 ± 0.3***	6.1 ± 0.5	96
Щавелевая кислота	38.5 ± 5.0	80.2 ± 4.1**	1.8 ± 0.1***	3.5 ± 0.4***	5.9 ± 0.4	96
Винная кислота	37.5 ± 5.0	71.9 ± 4.6	1.8 ± 0.1***	3.9 ± 0.4***	6.8 ± 0.6	96
Адипиновая кислота	18.8 ± 4.0	62.5 ± 5.0	2.1 ± 0.1***	2.7 ± 0.3***	6.2 ± 0.6	96
Контроль	29.2 ± 4.7	60.4 ± 5.0	2.9 ± 0.2	1.2 ± 0.1	7.0 ± 0.5	96
Серия 3: другие кислоты и вещества						
Лимонная кислота	53.1 ± 5.1***	71.9 ± 4.6***	1.8 ± 0.1**	3.9 ± 0.5**	6.8 ± 0.6	96
Яблочная кислота	41.7 ± 5.1**	53.1 ± 5.1*	2.0 ± 0.2*	3.4 ± 0.5	6.2 ± 0.5	96
Гликолевая кислота	40.6 ± 5.0**	70.8 ± 4.7***	2.0 ± 0.1*	3.3 ± 0.4**	6.5 ± 0.5	96
Аскорбиновая кислота	29.2 ± 4.7	36.5 ± 4.9	2.1 ± 0.2*	2.7 ± 0.4	6.0 ± 0.6	96
Борная кислота	7.3 ± 2.7*	29.2 ± 4.7*	2.3 ± 0.2*	1.1 ± 0.1***	4.1 ± 0.5***	96
Цитрат натрия (Na ₃)	5.2 ± 2.3**	32.3 ± 4.8	2.4 ± 0.2	1.3 ± 0.1*	4.5 ± 0.5**	96
Малат натрия (Na ₂)	5.2 ± 2.3**	27.1 ± 4.6*	2.2 ± 0.2*	1.2 ± 0.1	4.0 ± 0.4***	96
Экстракт креветки	100 ± 0***	0 ± 0***	1.0 ± 0***	9.4 ± 0.5***	9.4 ± 0.5***	72
Контроль	19.8 ± 4.1	44.8 ± 5.1	2.8 ± 0.3	1.7 ± 0.2	5.9 ± 0.5	96

Примечание. Концентрация всех кислот, цитрата и малата натрия – 0.1 М, экстракта креветки *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* – 300 г сырой массы/л; $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка, n – число опытов; отличия от контроля достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Пищевое поведение. Рыбы схватывают внесённую гранулу после приближения к ней и короткого и быстрого броска в толще воды примерно в 3–4 см от поверхности. Схватывания со дна аквариума совершают редко и неохотно. Схваченную гранулу рыбы могут отвергать и схватывать повторно – доля таких опытов превышает 60% среди 3142 выполненных. В 75% случаев в опыте происходит не более трёх схватываний (рис. 1а), максимальное число схватываний гранулы – 20, но опытов с большим числом схватываний мало:

2.1 и 0.6% для опытов соответственно с >10 и >15 схватываний. Среднее число схватываний гранул разного типа варьирует от 1 до 5 и не коррелирует с их потреблением (табл. 1, 2).

Схваченную гранулу рыбы удерживают во рту до 40–50 с при первом схватывании и до 80–90 с суммарно при всех схватываниях, совершаемых в опыте. Однако наиболее часто удержания гранулы более короткие – доля опытов с удержанием гранулы не более 5 с при первом схватывании

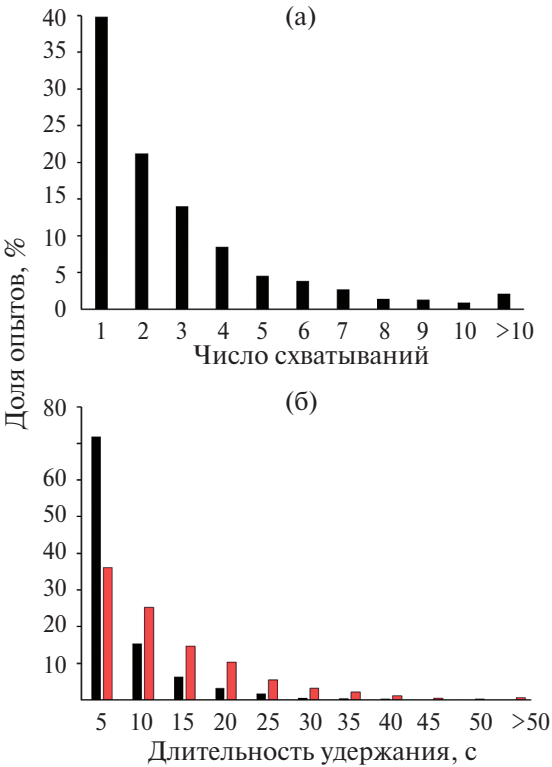


Рис. 1. Распределение выполненных опытов по параметрам ответа баррамунди *Lates calcarifer* на гранулы с карбоновыми кислотами и другими веществами ($n = 3142$): а – число схватываний гранулы в опыте, б – длительность удержания гранулы после первого схватывания (■) и суммарная длительность удержания гранулы (■) в опыте.

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами вкусовых ответов баррамунди *Lates calcarifer* на гранулы с карбоновыми и другими кислотами

Вкусовой ответ	Разрушение гранул	Схватывания гранул	Удержание гранул после первого схватывания	Удержание гранул в течение опыта
Потребление гранул	0.39/0.44*	–0.27/–0.26	0.54**/0.58**	0.12/0.20
Разрушение гранул		–0.66***/–0.60**	0.14/0.31	0.44*/–0.18
Схватывания гранул			0.26/0.25	0.80***/0.75***
Удержание гранул после первого схватывания				0.68***/0.72***

Примечание. До черты – между ответами на гранулы с карбоновыми кислотами, после – с карбоновыми кислотами, аскорбиновой и борной кислотами. Здесь и в табл. 4: концентрация всех кислот – 0.1 М; связь достоверна при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

и суммарно за опыт составляет соответственно 71.8 и 36.1% (рис. 1б), доля опытов с удержанием не более 1 с — 23.4 и 8.8%. Минимальное время удержания гранулы равно 0.16 с. Гранулы рыбы удерживают во рту при первом схватывании и суммарно за опыт тем дольше, чем выше их потребление (табл. 2).

Характерной особенностью баррамунди является разрушение схваченной гранулы, это происходит в 53.8% всех опытов. Рыбы могут разжёвывать или откусывать часть гранулы. Разжёвывание обычно сопровождается хорошо заметными ритмичными жующими движениями челюстями, в результате которых рыбы разрушают гранулу до нескольких крупных фрагментов. Отвергнув их, рыбы схватывают фрагменты повторно, последовательно один за другим, проглатывают или вновь отвергают. Но в некоторых случаях разрушение гранулы происходит при внешне неподвижных челюстях, причём гранула может быть фрагментирована рыбой до многочисленных мелких частиц, одновременно извергаемых изо рта в виде своеобразного “облака”. Более чем в половине случаев разрушение гранул происходит после одного—трёх последовательных схватываний, но в некоторых опытах рыбы схватывали гранулу или её фрагменты до 15–20 раз (рис. 2). Контрольные гранулы рыбы разрушают в 45–60% опытов, гранулы с большинством веществ (15) рыбы разрушают столь же часто. Менее всего рыбы разрушают гранулы с экстрактом креветки и с некоторыми веществами,

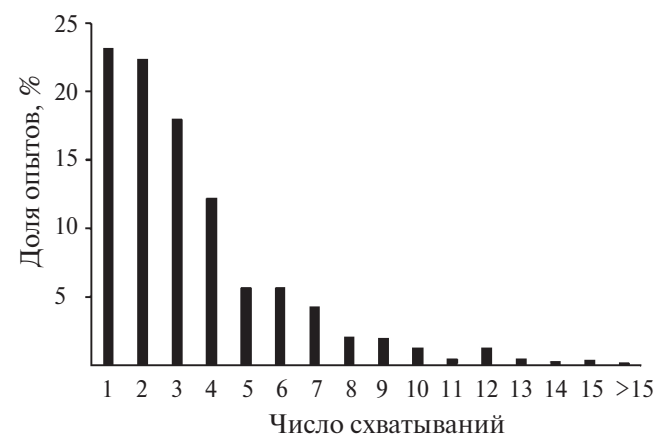


Рис. 2. Распределение выполненных на баррамунди *Lates calcarifer* опытов, завершившихся разрушением гранул с карбоновыми кислотами и другими веществами, по числу схватываний гранулы в опыте ($n = 1691$).

вызывающими снижение потребления гранул (γ -амино-*n*-масляная, аминокусусная и борная кислоты, натриевая соль яблочной кислоты) (табл. 1). Однако достоверная связь числа разрушенных гранул с их вкусовой привлекательностью (потреблением) отсутствует или слабая, но с числом схватываний гранулы — сильная отрицательная (табл. 2).

Поведение баррамунди различается в опытах, которые завершаются потреблением гранулы (ПГ-опыты) или отказом от неё (ОГ-опыты). В ПГ-опытах рыбы схватывают гранулу повторно в 1.5–2.0 раза чаще, чем в ОГ-опытах, — различия достоверны для 19 типов гранул, включая контрольные, из 29, для которых проведение статистического сравнения было возможным (число опытов в выборке ≥ 6). Наиболее сильно различались другие параметры ответа — в ПГ-опытах рыбы в среднем до 5–8 раз дольше удерживали гранулу после первого схватывания и до 3–5 раз в течение всего опыта, а также в 5–15 раз чаще разрушали гранулу к концу опыта — различия достоверны для всех типов гранул ($p < 0.001$ для большинства случаев), за исключением гранул с α -кето-глутаровой кислотой ($p > 0.05$) (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Карбоновые кислоты и аминокислоты. Карбоновые кислоты, являющиеся, как и аминокислоты, субстратами и продуктами основных метаболических реакций, протекающих в живых организмах, широко представлены в объектах питания рыб (Sterry et al., 1985; Daldorph, Thomas, 1991; Liu et al., 2018; Nelson, Cox, 2021). Проведённое тестирование показало, что более половины карбоновых кислот из использованных для тестирования — 16 из 24, т.е. 66.7% — обладают для баррамунди привлекательным или отталкивающим вкусом (соответственно 13 и 3) и оказывают влияние на потребление гранул (рис. 4). Это значительно больше, чем у аминокислот, среди которых только 9 из 21, т.е. 42.9%, являются эффективными вкусовыми веществами для баррамунди, причём лишь две аминокислоты, *L*-цистеин и *L*-аланин, имеют привлекательный вкус (Kasumyan et al., 2022b).

Для ранее исследованных рыб многие карбоновые кислоты также являются эффективными вкусовыми раздражителями. У большинства видов они вызывают в основном аверсивные вкусовые реакции (девятииглая колюшка

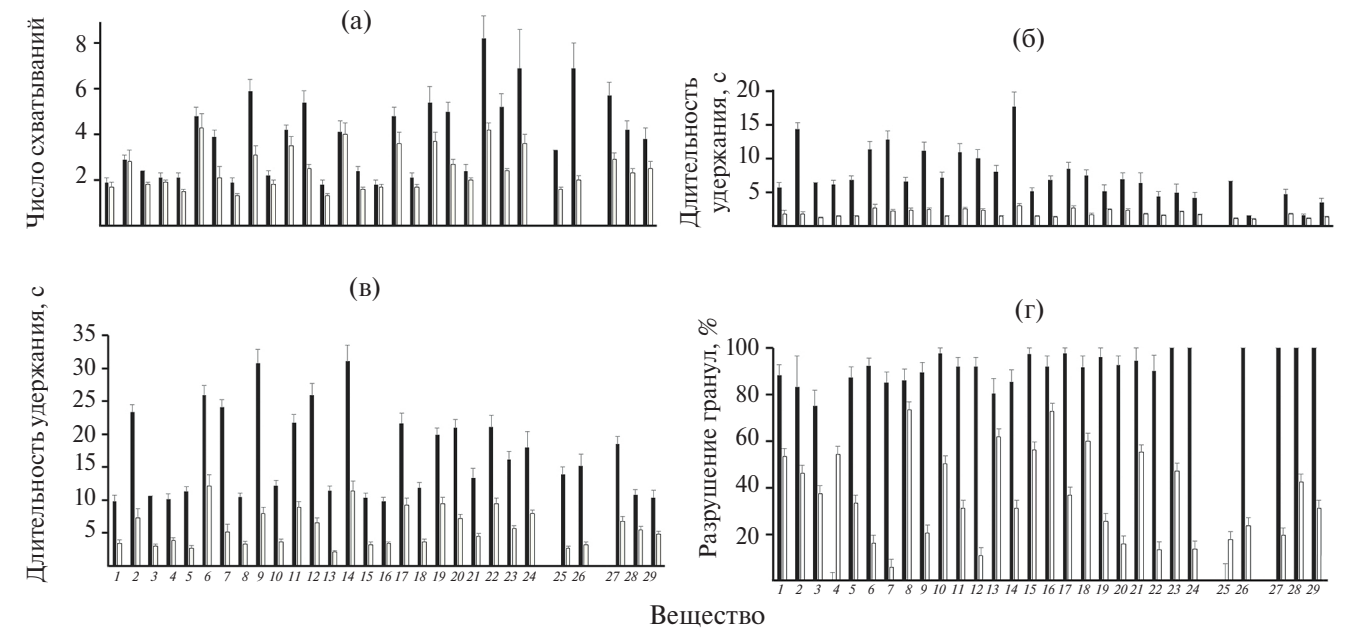


Рис. 3. Число схватываний (а), длительность удержания гранулы после первого схватывания (б), суммарная длительность удержания гранулы (в) и доля разрушенных гранул (г) у баррамунди *Lates calcarifer* в опытах, завершившихся потреблением (■) или отказом от потребления гранулы (□): (Т) — ошибка среднего значения. Тестируемые вещества: кислоты (0.1 М): 1 — лимонная, 2 — молочная, 3 — яблочная, 4 — гликолевая, 5 — малоновая, 6 — сорбиновая, 7 — капроновая, 8 — α -кето-глутаровая, 9 — масляная, 10 — фумаровая, 11 — изовалериановая, 12 — изомасляная, 13 — малеиновая, 14 — кротоновая, 15 — янтарная, 16 — щавелевая, 17 — уксусная, 18 — винная, 19 — пропионовая, 20 — *DL*- α -амино-*n*-масляная, 21 — адипиновая, 22 — γ -амино-*n*-масляная, 23 — муравьиная, 24 — аминокусусная, 25 — аскорбиновая, 26 — борная; 27–29 — контроль серий 1, 2 и 3. Вещества расположены по убыванию индекса вкусовой привлекательности. Различия между опытами, завершившимся потреблением или отказом от потребления гранулы по числу схватываний достоверны для фумаровой, уксусной и аминокусусной кислот при $p < 0.05$; для малоновой, α -кето-глутаровой, малеиновой и пропионовой кислот при $p < 0.01$; для капроновой, масляной, изомасляной, янтарной, *DL*- α -амино-*n*-масляной, γ -амино-*n*-масляной, муравьиной, аскорбиновой и борной кислот и для контроля 1, 2 и 3 при $p < 0.001$. Различия по длительности удержания гранулы после первого схватывания достоверны для борной кислоты и контроля 2 при $p < 0.05$; для муравьиной кислоты при $p < 0.01$, для всех остальных — при $p < 0.001$. Различия по суммарной длительности удержания гранулы в течение опыта достоверны для всех типов гранул при $p < 0.001$. Различия по доле разрушенных гранул недостоверны для α -кето-глутаровой кислоты ($p > 0.05$), достоверны для щавелевой кислоты при $p < 0.05$, для молочной и адипиновой кислот — при $p < 0.01$, для всех остальных — при $p < 0.001$.

Pungitius pungitius, плотва *Rutilus rutilus*, горчак *Rhodeus amarus*, елец *Leuciscus leuciscus*) и лишь для некоторых многие из карбоновых кислот имеют, как и для баррамунди, привлекательный вкус (линь *Tinca tinca*, мраморный элетрис *Oxyeotris marmorata*) (табл. 3) (Касумян, Михайлова, 2025а). Сравнение показывает, что доля эффективных карбоновых кислот у почти всех исследованных видов рыб выше 60%, а у пяти из восьми видов — выше 80–90%, что значительно больше, чем у аминокислот. Таким образом, карбоновые кислоты могут быть для рыб значимыми вкусовыми регуляторами потребления пищи и вместе с аминокислотами формировать вкусовой облик кормовых организмов.

Межвидовые сравнения вкусовой привлекательности карбоновых кислот показывают, что вкусовые качества карбоновых кислот для баррамунди и других рыб не совпадают или противоположны. Например, яблочная кислота, стимулирующая потребление гранул у баррамунди и линя, не оказывает влияние на карпа и резко снижает потребление гранул у ельца, плотвы и горчака. Разными вкусовыми качествами для рыб характеризуются и другие карбоновые кислоты (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Касумян, Михайлова, 2025а). Значимая корреляция между вкусовыми ответами на карбоновые кислоты баррамунди и большинства исследованных видов отсутствует. Включение в анализ не только карбоновых, но и аскорбиновой и борной кислот приводит к такому же

Таблица 3. Доля эффективных и неэффективных веществ во вкусовых спектрах карбоновых кислот и аминокислот у рыб, %

Вид	Карбоновые кислоты				Аминокислоты			
	эффективные			“+/-”	эффективные			“+/-”
	“+”	“—”	всего		“+”	“—”	всего	
1. Баррамунди <i>Lates calcarifer</i>	54.2	12.5	66.7	33.3	9.5	33.4	42.9	57.1
2. Елец <i>Leuciscus leuciscus</i> ^{1, 2}	23.5	58.9	82.4	17.6	38.1	0	38.1	61.9
3. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> ^{1, 3}	0	86.7	86.7	13.3	33.4	0	33.4	66.7
4. Карп <i>Cyprinus carpio</i> ^{1, 4}	20.0	6.7	26.7	73.3	28.6	33.3	61.9	38.1
5. Горчак <i>Rhodeus amarus</i> ²	0	70.6	70.6	29.4	19.0	42.9	61.9	38.1
6. Линь <i>Tinca tinca</i> ⁵	94.1	0	94.1	5.9	57.1	0	57.1	42.9
7. Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> ^{6, 7}	0	100	100	0	76.2	0	76.2	23.8
8. Мраморный элеотрис <i>Oxeyeotris marmorata</i> ⁸	100	0	100	0				
В среднем	36.3	41.5	77.8	22.2	38.5	15.6	54.1	45.9

Примечание. Вкусовые свойства (вкус): “+” — привлекательный, “+/-” — безразличный, “—” — отталкивающий. Здесь и в табл. 4: по: ¹ Касумян, Михайлова, 2025а; ² Касумян, Исаева, 2023; ³ Kasumyan, Nikolaeva, 2002; ⁴ Касумян, Морси, 1996; ⁵ Касумян, Прокопова, 2001; ⁶ Михайлова, Касумян, 2015; ⁷ Михайлова, Касумян, 2018; ⁸ Lim et al., 2017.

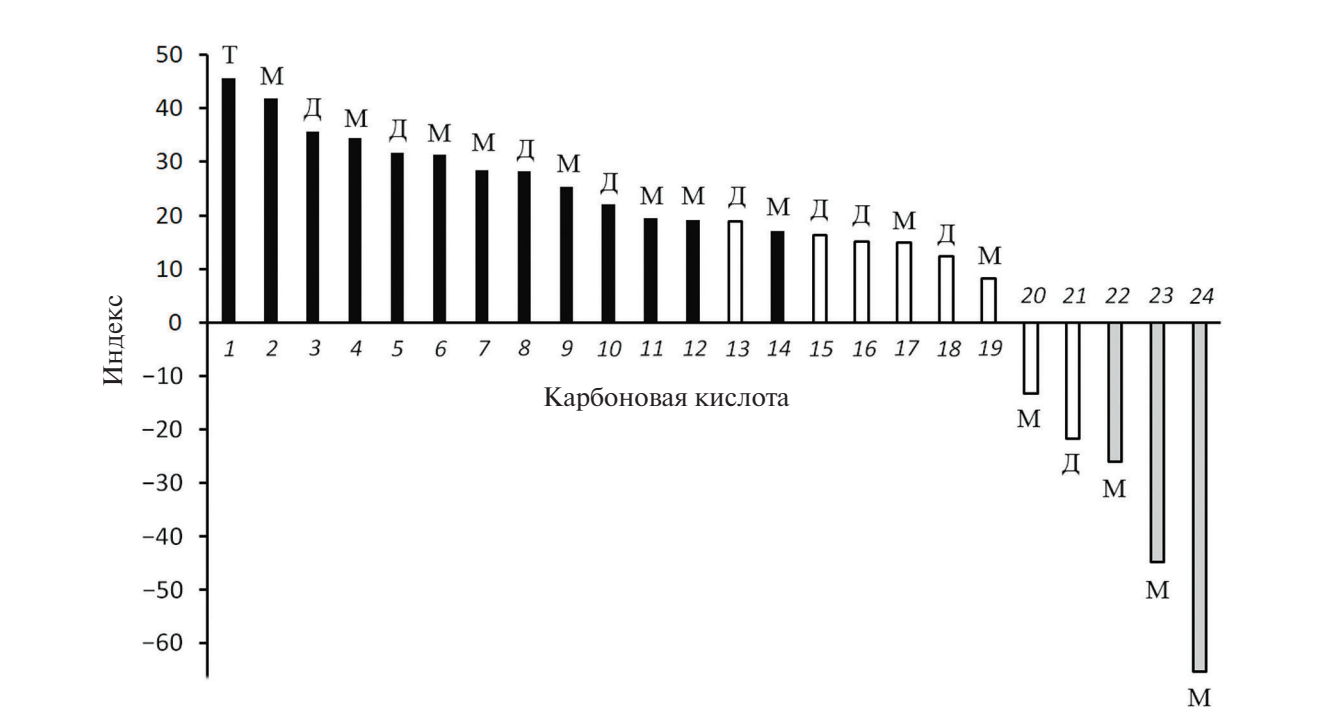


Рис. 4. Индекс вкусовой привлекательности карбоновых кислот (0.1 М) для баррамунди *Lates calcarifer*. Номера кислот соответствуют приведённым на рис. 3; здесь и на рис. 6, 7: М, Д и Т — соответственно моно-, ди- и трикарбоновые кислоты; здесь на рис. 6–9: (■), (□) и (▨) — кислоты, соответственно достоверно повышающие, не влияющие и значимо снижающие потребление гранул.

результату (табл. 4). Это подтверждает сформулированный ранее вывод о видовой специфичности вкусовых спектров у рыб. С какими видовыми особенностями питания или другими

асpekтами биологии или обмена веществ рыб могут быть связаны привлекательность одних веществ и отталкивающие свойства других, остаётся невыясненным (Kasumyan, 2024).

Таблица 4. Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена вкусовой привлекательности карбоновых кислот, а также карбоновых кислот и других органических кислот (аскорбиновая, борная) между баррамунди *Lates calcarifer* и другими видами рыб

Вид	Кислоты	
	карбоновые	карбоновые и другие
1. Елец <i>Leuciscus leuciscus</i> ^{1, 2}	−0.58*	−0.57*
2. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> ^{1, 3}	−0.74**	−0.73***
3. Карп <i>Cyprinus carpio</i> ^{1, 4}	0.18	−0.15
4. Горчак <i>Rhodeus amarus</i> ²	−0.46	−0.44
5. Линь <i>Tinca tinca</i> ⁵	0.44	0.45
6. Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> ^{6, 7}	−0.14	−0.13
7. Мраморный элеотрис <i>Oxeyeotris marmorata</i> ⁸	−0.33	−0.43

Размер молекулы. Между вкусовой привлекательностью всех использованных кислот (26 веществ) и их молекулярной массой обнаружена достоверная положительная связь ($r_s = 0.40$, $p < 0.05$) (рис. 5а), не проявляющаяся при использовании для анализа только карбоновых кислот (без аскорбиновой и борной кислот) ($r_s = 0.36$; $p > 0.05$). У других рыб зависимость вкусовой привлекательности карбоновых кислот от размера молекулы слабая и разная по характеру (елец, горчак, карп, линь) либо отсутствует (плотва, девятииглая колюшка) (Касумян, Михайлова, 2025а).

При сравнении монокарбоновых кислот без двойных связей и других модификаций молекулы, но отличающихся по молекулярной массе и числу атомов углерода (с учётом атома углерода карбоксильной группы), хорошо заметна закономерность: вкусовая привлекательность кислот тем выше, чем больше молекулярная масса, т.е. чем длиннее углеродная цепь радикала. У дикарбоновых предельных кислот такая закономерность не прослеживается (рис. 5б).

Основность кислот. Карбоновые кислоты, обладающие привлекательным вкусом для баррамунди, чаще встречаются среди монокарбоновых (одноосновных) кислот — восемь из 14 — и реже среди дикарбоновых кислот, где их меньше

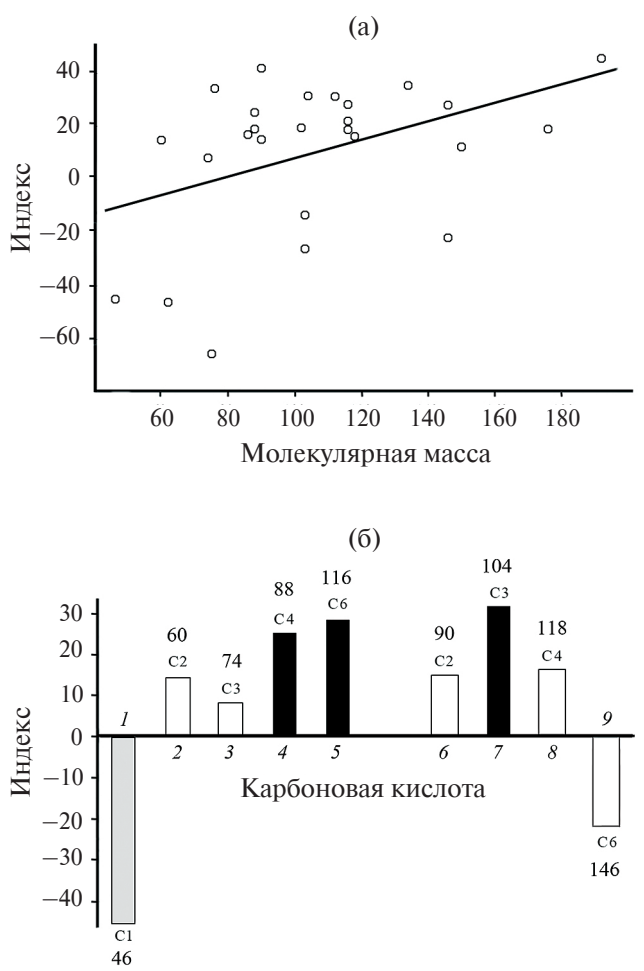


Рис. 5. Зависимость индекса вкусовой привлекательности 24 карбоновых, аскорбиновой и борной кислот (0.1 М) от молекулярной массы (а) и индекс вкусовой привлекательности предельных моно- и дикарбоновых кислот с разной молекулярной массой и числом атомов углерода в молекуле (б) для баррамунди *Lates calcarifer*: монокарбоновые кислоты: 1 — муравьиная, 2 — уксусная, 3 — пропионовая, 4 — масляная, 5 — капроновая; дикарбоновые: 6 — щавелевая, 7 — малоновая, 8 — янтарная, 9 — адипиновая; над/под столбцами указана молекулярная масса. Здесь и на рис. 7–9: С — число атомов углерода в молекуле.

половины — четыре из девяти. Дикарбоновые и монокарбоновые представлены примерно в равной мере среди наиболее привлекательных (рис. 4). Вместе с тем все три кислоты, имеющие отталкивающий вкус, также принадлежат к монокарбоновым (γ-амино-н-масляная, муравьиная, аминоксусная), среди дикарбоновых кислот вкусовые вещества такого типа отсутствуют. Вкус единственной трикарбоновой кислоты

(лимонной) оказался для баррамунди наиболее привлекательным. Таким образом, у баррамунди наблюдается определённая тенденция к усилению вкусовой привлекательности карбоновых кислот с увеличением основности — от монокарбоновых, представленных привлекательными и отталкивающими кислотами, к дикарбоновым, среди которых есть высоко привлекательные и отсутствуют непривлекательные. Замыкает эту последовательность наиболее привлекательная по вкусу лимонная кислота. Стимулирующий эффект лимонной кислоты был сильным также в исследовании, выполненном на баррамунди ранее (Kasumyan et al., 2022b).

Эту тенденцию подтверждает попарное сравнение предельных моно- и дикарбоновых кислот с равным числом углеродных атомов в молекуле (без учёта атомов углерода карбоксильных групп) — привлекательность дикарбоновых кислот всегда выше, чем соответствующих монокарбоновых (рис. 6а). Однако при сравнении кислот с равным общим числом углеродных атомов в молекуле, т.е. с учётом атомов углерода в карбоксильных группах, такая закономерность не проявляется (рис. 6б).

У других видов рыб связь между числом карбоксильных групп в молекуле карбоновых кислот и их вкусовой привлекательностью может быть прямой и обратной или отсутствовать вовсе (Касумян, Михайлова, 2025а). У человека интенсивность кислого вкуса, вызываемого раствором кислот, снижается с увеличением в их молекуле числа карбоксильных групп (CoSeteng et al., 1989).

Водородный показатель (рН). Достоверная связь между вкусовой привлекательностью карбоновых кислот и рН их раствора (0.1 М), оценённая для баррамунди по 16 веществам, для которых значения рН были найдены в справочной литературе, не выявлена ($r_s = -0.33$; $p > 0.05$). У других рыб эта связь также отсутствует, либо разная по характеру (Касумян, Прокопова, 2001; Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Михайлова, 2025а). Связь между рН раствора кислот и интенсивностью вызываемого ими кислого ощущения не выявлена и у человека (Pangborn, 1963; Moskowitz, 1971). Эти результаты подтверждают существующие представления о важной роли в формировании вкусовых ощущений не только образующегося при диссоциации кислоты H^+ , но и её аниона и протонированных недиссоциированных молекул, присутствующих в стимульном растворе одновременно с обоими

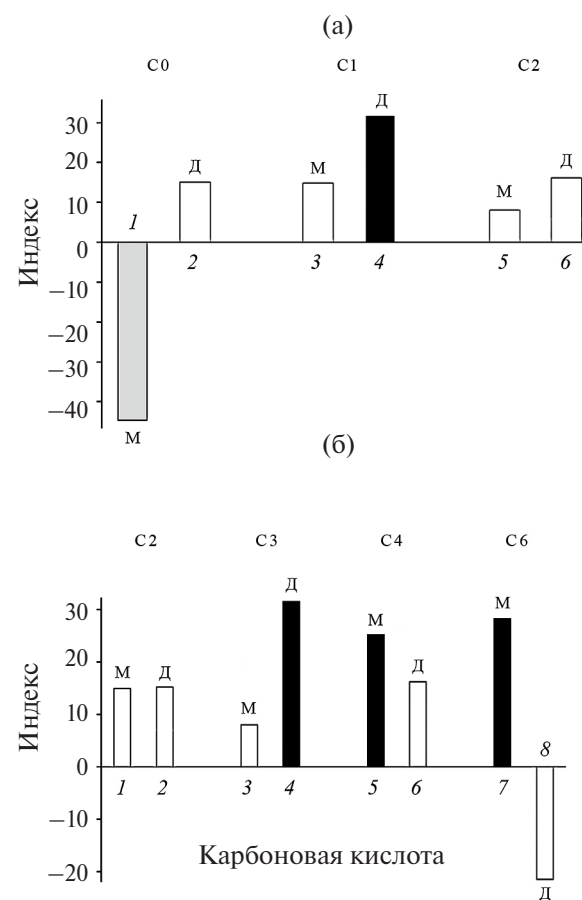


Рис. 6. Индекс вкусовой привлекательности предельных моно- и дикарбоновых кислот (0.1 М) для баррамунди *Lates calcarifer*: а — кислоты с равным числом атомов углерода (С) без учёта карбоксильных групп: 1 — муравьиная, 2 — шавелевая, 3 — уксусная, 4 — малоновая, 5 — пропионовая, 6 — янтарная; б — то же с учётом карбоксильных групп: 1 — уксусная, 2 — шавелевая, 3 — пропионовая, 4 — малоновая, 5 — масляная, 6 — янтарная, 7 — капроновая, 8 — адипиновая.

ионами (Ganzevles, Kroeze, 1987; Da Conceicao Neta et al., 2007; Frank et al., 2022).

Модификация молекулы приводит к значительным изменениям вкусовых свойств монокарбоновых кислот для баррамунди. Так, появление ОН-группы в молекуле преобразует индифферентные по вкусу пропионовую и уксусную кислоты в привлекательные по вкусу соответственно молочную и гликолевую кислоты (рис. 7). Но появление в молекуле двух ОН-групп, преобразующих янтарную кислоту в винную, не приводит к каким-либо различиям во вкусовых качествах этих кислот. Появление NH_2 -группы в молекуле индифферентной уксусной кисло-

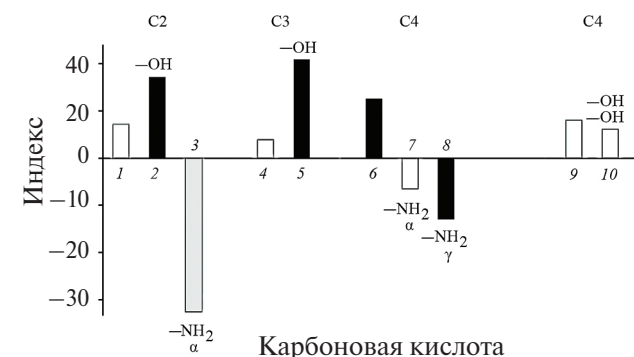


Рис. 7. Индекс вкусовой привлекательности для баррамунди *Lates calcarifer* предельных моно- и дикарбоновых кислот (0.1 М), различающихся наличием и положением гидроксильной ($-OH$) и аминогруппы ($-NH_2$) в молекуле: монокарбоновые кислоты: 1 — уксусная, 2 — гликолевая, 3 — аминоуксусная, 4 — пропионовая, 5 — молочная, 6 — масляная, 7 — DL - α -амино- n -масляная, 8 — γ -амино- n -масляная; дикарбоновые: 9 — янтарная, 10 — винная.

ты преобразует её в аминоуксусную кислоту (= глицин), имеющую сильный отталкивающий вкус, а привлекательную по вкусу масляную кислоту — в индифферентную DL - α -амино- n -масляную или отталкивающую по вкусу γ -амино- n -масляную кислоту. В предыдущем нашем исследовании аминокислота L -глицин была для баррамунди инертным вкусовым веществом, но занимала последнее место среди таких веществ, ранжированных по индексу привлекательности (Kasumyan et al., 2022b).

Появление двойных связей в молекуле предельных карбоновых кислот почти не изменяет вкусовых качеств непредельных кислот, возникающих в результате такого преобразования. Так, кротоновая кислота, имеющая одну двойную связь, лишь несколько уступает по вкусовой привлекательности соответствующей ей масляной, а вкусовая привлекательность сорбиновой кислоты, имеющей в молекуле две двойные связи, такая же, как у капроновой кислоты, отличающейся по структуре лишь отсутствием таких связей. Сходная вкусовая привлекательность у предельной янтарной кислоты и непредельных малеиновой и фумаровой кислот (рис. 8).

Вкусовые свойства малеиновой и фумаровой кислот, представляющих собой *цис*- и *транс*-изомеры двухосновной непредельной бутендиовой кислоты, сходные у большинства исследованных ранее рыб, за исключением линя (Касумян, Прокопова, 2001; Касумян, Михайлова, 2025а).

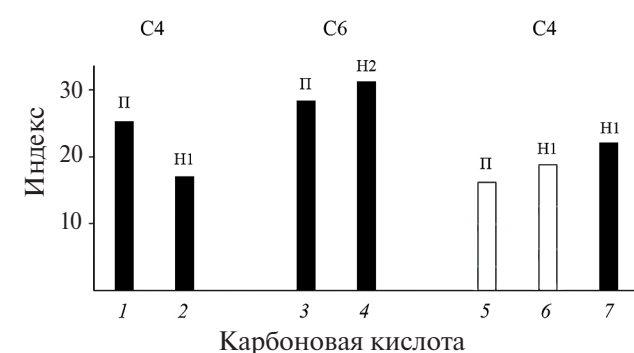


Рис. 8. Индекс вкусовой привлекательности для баррамунди *Lates calcarifer* моно- и дикарбоновых кислот (0.1 М) с равным числом атомов углерода в молекуле, но различающихся наличием двойных связей; монокарбоновые кислоты: 1 — масляная, 2 — кротоновая, 3 — капроновая, 4 — сорбиновая; дикарбоновые: 5 — янтарная, 6 — малеиновая, 7 — фумаровая. П, Н — предельные и непредельные (указано число двойных связей) кислоты.

Близкую вкусовую привлекательность эти два изомера имеют и для баррамунди, хотя из-за небольших различий в потреблении гранул фумаровая кислота попадает в число привлекательных вкусовых веществ, а малеиновая — индифферентных (рис. 8, табл. 1). Такая же ситуация с изомерами аминомасляной кислоты, различающихся положением аминогруппы в молекуле, — оба вещества близки по влиянию на потребление гранул, но при сравнении их эффекта с контролем попадают в разные вкусовые категории (рис. 7). Способность рыб различать вкусовые свойства некоторых изомеров аминокислот у рыб хорошо выражена (Kasumyan, Mouromtsev, 2020; Левина, Касумян, 2024).

Соли кислот. Лимонная и яблочная кислоты являются для баррамунди наиболее привлекательными по вкусу карбоновыми кислотами, тогда как их натриевые соли обладают отталкивающим вкусом, снижают потребление гранул в 10 и 8 раз по сравнению с соответствующими кислотами и имеют отрицательные значения индекса вкусовой привлекательности (табл. 1, рис. 9). Сравнительные оценки вкусовых свойств карбоновых кислот и их солей для других рыб ограничены данными, полученными для цихлидовых рыб (Cichlidae) (Касумян, Левина, 2024). Тестирование органических кислот, их натриевых и других солей на нескольких видах цихлид обнаружило, что вкусовая привлекательность органических кислот и их солей различается

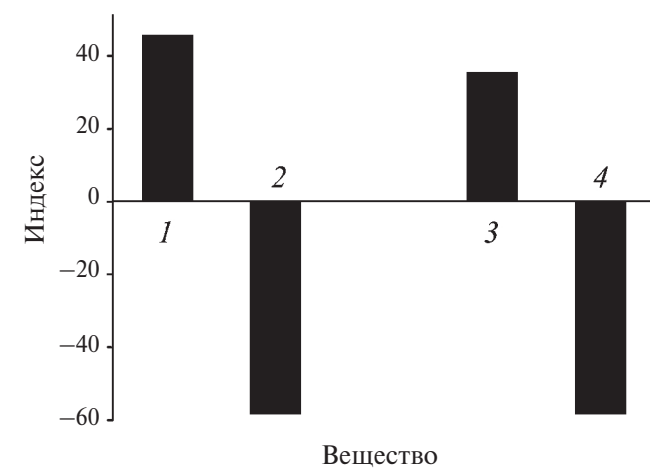


Рис. 9. Индекс вкусовой привлекательности для баррамунди *Lates calcarifer* карбоновых кислот и их солей (0.1 М): 1 – лимонная кислота, 2 – цитрат натрия трёхзамещённый, 3 – яблочная кислота, 4 – малат натрия двухзамещённый.

лишь в половине случаев, причём чаще она выше у солей, чем у кислот. В частности, натриевая соль яблочной кислоты имеет более высокую привлекательность, чем собственно кислота, у половины видов исследованных цихлид. У большинства цихлид вкусовые свойства лимонной кислоты и её натриевой соли близки (Касумян, Левина, 2024). Таким образом, резкое различие вкусовой привлекательности лимонной и яблочной кислот и их солей, обнаруженное у баррамунди, не даёт оснований считать, что такие же изменения произойдут при образовании солей других карбоновых кислот.

Аскорбиновая кислота. У костистых рыб (Teleostei) аскорбиновая кислота (витамин С) является незаменимым веществом, дефицит которого в потребляемой пище приводит к развитию различных патологий (Drouin et al., 2011; Mai et al., 2022). Несмотря на это, аскорбиновая кислота для баррамунди имеет безразличный вкус и не может стимулировать потребление пищи, в которой содержится. Для многих других рыб аскорбиновая кислота обладает таким же либо отталкивающим вкусом, что подтверждает отсутствие прямой связи между физиологической потребностью и вкусовой привлекательностью веществ (Касумян, 2016; Kasumyan, 2024).

Пищевое поведение. Для пищевого поведения баррамунди, как и большинства рыб, характерны отвергания и повторные схватывания гранул.

Число таких циклов – схватываний–отверганий–схватываний одной и той же гранулы – у баррамунди достигает 18–20, что соответствует поведению дневных рыб, обитающих в условиях, в которых течение воды отсутствует или слабое. Речные рыбы и рыбы, использующие для поиска, обнаружения и схватывания жертвы иные сенсорные системы, чем зрение, таких действий предпочитают не совершать, поскольку это приводит к потере объекта охоты (Касумян, Михайлова, 2025б). Достоверная корреляция между числом схватываний и вкусовой привлекательностью веществ, содержащихся в гранулах, отсутствует (табл. 2), но связь между этими параметрами аппроксимируется куполообразной кривой с максимумом в области индексов вкусовой привлекательности, близких к нулю (рис. 10а). Это указывает на то, что рыбы совершают повторные схватывания чаще в тех случаях, когда в гранулах содержатся вещества, обладающие безразличным или слабым вкусом, и реже, если гранулы содержат вещества с сильными вкусовыми свойствами. Аналогичная куполообразная кривая с ещё более выраженным максимумом в той же области аппроксимирует зависимость частоты разрушения рыбами гранул от их вкусовой привлекательности (рис. 10б). Таким образом, пищевые объекты с яркими вкусовыми качествами, независимо позитивные они или негативные, требуют от рыб меньшего числа повторных оросенсорных тестирований и, как следствие, тестирование таких гранул реже завершается их разрушением.

Однако от вкусовых качеств пищевого объекта у всех рыб, в том числе у баррамунди, зависит длительность оросенсорного тестирования: она тем больше, чем привлекательнее вкус схваченного объекта и чем выше вероятность, что рыба его проглотит. Предполагается, что на сенсорный контроль и принятие решения о заглатывании рыбам требуется больше времени, чем для отказа от потребления схваченной пищи (Касумян, Михайлова, 2025б). Такие же результаты для баррамунди получены в опытах с аминокислотами (Kasumyan et al., 2022b).

Разрушение гранул в ходе оросенсорного тестирования типично для поведения баррамунди (зарегистрировано более чем в половине всех опытов), но относительно редко наблюдается у других рыб. Разрушение гранулы происходит не только за счёт откусывания или разжёвывания, но и после удержания во рту при внешне неподвижных челюстях, несмотря на то что режущие

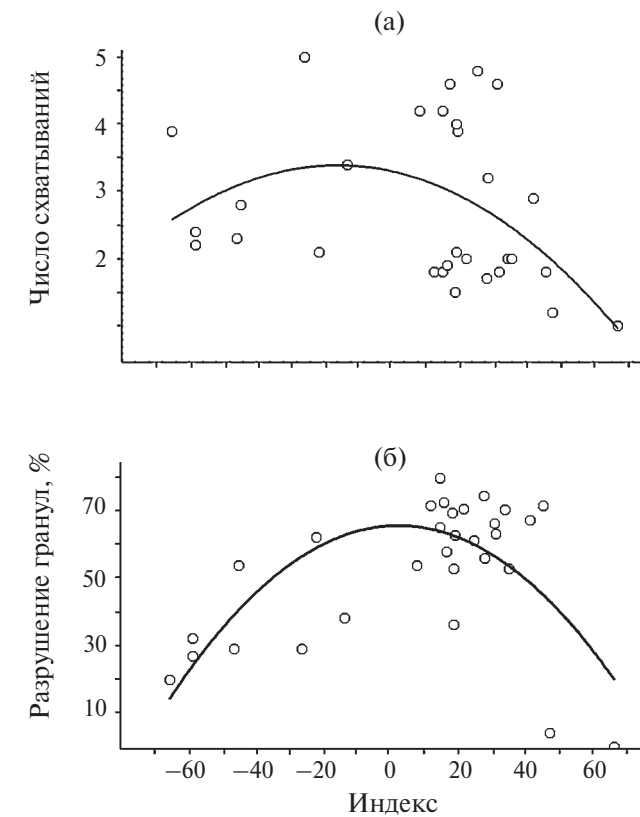


Рис. 10. Зависимость числа схватываний баррамунди *Lates calcarifer* гранул (а) и доли разрушенных гранул (б) от индекса вкусовой привлекательности содержащихся в них веществ.

и жевательные зубы у баррамунди, заглатывающего жертв целиком, отсутствуют, а относительные размеры гранул значительно меньше (~5% длины тела рыбы), чем размеры обычных объектов питания в природе (до 60%) (Davis, 1985). Гранулы с крайне привлекательным экстрактом креветки и гранулы с веществами с сильным отталкивающим вкусом (аминоуксусная, γ -амино-*n*-масляная и муравьиная кислоты, цитрат и малат натрия) баррамунди разрушает намного реже, чем другие гранулы, что подтверждает аппроксимацию связи между этими параметрами куполообразной кривой (рис. 10б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Баррамунди широко распространён в тропической зоне Индо-Тихоокеанского региона и отличается сложным жизненным циклом и разнообразием жизненных стратегий (Russell, 2014). Сведения о сенсорных системах баррамунди и их функциональных возможностях немногочисленны (Mukai et al., 2007; Yahaya et

al., 2011; Mukai, Lim, 2014; Касумян и др., 2025). О морфологии и распределении вкусовых почек данные в литературе отсутствуют, но известно, что вкусовая рецепция позволяет баррамунди дифференцированно реагировать на гранулы, содержащие различные вещества, а также проявлять аверсивные вкусовые ответы на природные химические детергенты многих морских гидробионтов – иглокожих, восьмилучевых кораллов (Octocorallia), брюхоногих моллюсков (Gastropoda) (Kasumyan et al., 2021, 2022a, 2022b). Результаты нашего исследования не только расширяют знания о вкусовых предпочтениях баррамунди, но и позволяют считать карбоновые кислоты важными регуляторами избирательного питания для рыб в целом.

Баррамунди культивируют во многих странах, объёмы его выращивания быстро увеличиваются (FAO, 2025). Энергетические затраты, требуемые для переваривания пищи у баррамунди существенно снижаются при потреблении пищи с пониженным pH (Goodrich et al., 2022). Широкий спектр карбоновых кислот, имеющих для баррамунди привлекательный вкус, свидетельствует о перспективности использования пищевых подкислителей (dietary acidifiers) для стимулирования потребления корма и оптимизации энергетического метаболизма (Shah et al., 2015; Abdel-Tawwab et al., 2019; Huang et al., 2022). Для баррамунди, склонного к многократным повторным схватываниям и разрушению гранул с невысокими вкусовыми свойствами, это особенно важно. Однако присутствие среди кислот не только привлекательных, но и вызывающих аверсивные вкусовые ответы делает обязательной предварительную оценку вкусовой привлекательности подкислителей и их компонентов. Продолжение исследований может привести к обнаружению среди органических кислот ещё более эффективных стимуляторов питания для баррамунди и других рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Приморскому отделению Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, оказавшему поддержку и обеспечение выполненного исследования. Авторы благодарны А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в оформлении рукописи и П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное и конструктивное редактирование статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-00009.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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>). Протокол исследований одобрен Совместным российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (разрешение № 1632 от 07.05.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку среди авторов статьи присутствует член редакционной коллегии журнала, рукопись статьи прошла через двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило возможное влияние данного автора на процесс рецензирования. Кроме того, решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Касумян А.О. 2016. Вкусовая привлекательность и физико-химические и биологические свойства свободных аминокислот (на примере рыб) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 52. № 4. С. 245–254.

Касумян А.О., Исаева О.М. 2023. Вкусовые предпочтения карповых рыб (Cyprinidae). Сравнительное исследование // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 1. С. 81–109. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010071>

Касумян А.О., Левина А.Д. 2024. Вкусовая привлекательность органических кислот и их производных для цихлидовых рыб (Cichlidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. Т. 79. № 2S. С. 73–80. <https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-79-2S-7>

Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2025а. Вкусовые ответы карповых рыб на карбоновые кислоты. 1. Вкусовые предпочтения // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 2. С. 227–240. <https://doi.org/10.7868/S3034514625020096>

Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2025б. Вкусовые ответы карповых рыб на карбоновые кислоты. 2. Пищевое поведение // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 3. С. 372–389. <https://doi.org/10.7868/S3034514625030105>

Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 386–399.

Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670–685.

Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2014. Распространение детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // Докл. РАН. Т. 454. № 2. С. 237–240. <https://doi.org/10.7868/S0869565214020273>

Касумян А.О., Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К. 2025. Орган обоняния баррамунди *Lates calcarifer* (Latiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 4. С. 407–418. <https://doi.org/10.7868/S3034514625040022>

Левина А.Д., Касумян А.О. 2024. Вкусовая привлекательность изомеров аминокислот для цихлидовых рыб (Cichlidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 1. С. 94–106. <https://doi.org/10.31857/S0042875224010095>

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трёх географически удаленных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 541–564. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050112>

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040124>

Abbate F., Guerrera M.C., Cavallaro M. et al. 2017. LM and SEM study on the swordfish (*Xiphias gladius*) tongue // Tissue Cell. V. 49. № 6. P. 633–637. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2017.09.007>

Abdel-Tawwab M., Khattaby A.-R.A., Monier M.N. 2019. Dietary acidifiers blend enhanced the production of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), striped mullet (*Mugil cephalus*), and African catfish (*Clarias gariepinus*) polycultured in earthen ponds // Aquacult. Int. V. 27. № 2. P. 369–379. <https://doi.org/10.1007/s10499-018-0329-0>

Brodnicke O.B., Hansen C.E., Huie J.M. et al. 2022. Functional impact and trophic morphology

of small, sand-sifting fishes on coral reefs // Funct. Ecol. V. 36. № 8. P. 1936–1948. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14087>

CoSeteng M.Y., McLellan M.R., Downing D.L. 1989. Influence of titratable acidity and pH on intensity of sourness of citric, malic, tartaric, lactic and acetic acid solutions on the overall acceptability of imitation apple juice // Can. Inst. F. Sci. Tec. J. V. 22. № 1. P. 46–51. [https://doi.org/10.1016/S0315-5463\(89\)70300-X](https://doi.org/10.1016/S0315-5463(89)70300-X)

Da Conceicao Neta E.R., Johanningsmeier S.D., Drake M.A., McFeeters R.F. 2007. A chemical basis for sour taste perception of acid solutions and fresh-pack dill pickles // J. Food. Sci. V. 72. № 6. P. S352–S359. <https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2007.00400.x>

Daldorph P.W.G., Thomas J.D. 1991. Snail cadavers as sources of short-chain carboxylic acids to scavenging freshwater invertebrates // Hydrobiologia. V. 209. № 2. P. 133–140. <https://doi.org/10.1007/bf00006925>

Davis T.L.O. 1985. The food of barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch), in coastal and inland waters of van Diemen Gulf and the Gulf of Carpentaria, Australia // J. Fish Biol. V. 26. № 6. P. 669–682. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb04307.x>

Drouin G., Godin J.-R., Pagé B. 2011. The genetics of vitamin C loss in vertebrates // Curr. Genomics. V. 12. № 5. P. 371–378. <https://doi.org/10.2174/138920211796429736>

Ebner B.C., Morgan D.L. 2025. Another novel feeding mode in the Labridae: juvenile tuskfish fan sand with vigorous single pectoral fin swipes // Mar. Ecol. V. 46. № 4. Article e70034. <https://doi.org/10.1111/maec.70034>

El-Bakary N.E.R., Alsafy M.A.M., Rutland C.S. et al. 2023. Anatomical oropharyngeal cavity specializations in the cutlassfish (*Trichiurus lepturus*, Linnaeus, 1758) // Anat. Histol. Embryol. V. 52. № 6. P. 862–873. <https://doi.org/10.1111/ahe.12943>

FAO. 2025. *Lates calcarifer* Bloch, 1790 // Fisheries and aquaculture (<https://www.fao.org/fishery/en/aqspecies/3068/en>. Version 12/2025).

Fishelson L. 1977. Sociobiology of feeding behavior of coral fish along the coral reef of the Gulf of Elat (=Gulf of 'Aqaba), Red Sea // Isr. J. Zool. V. 26. № 1–2. P. 114–134. <https://doi.org/10.1080/00212210.1977.10688443>

Fishelson L., Delarea Y. 2004. Taste buds on the lips and mouth of some blennioid and gobioid fishes: comparative distribution and morphology // J. Fish

Biol. V. 65. № 3. P. 651–665. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00475.x>

Fishelson L., Delarea Y. 2014. Comparison of the oral cavity architecture in surgeonfishes (Acanthuridae, Teleostei), with emphasis on the taste buds and jaw “retention plates” // Environ. Biol. Fish. V. 97. № 2. P.173–185. <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0139-1>

Fishelson L., Delarea Y., Zverdling A. 2004. Taste bud form and distribution on lips and in the oropharyngeal cavity of cardinal fish species (Apogonidae, Teleostei), with remarks on their dentition // J. Morphol. V. 259. № 3. P. 316–327. <https://doi.org/10.1002/jmor.10186>

Fishelson L., Golani D., Galil B., Goren M. 2010. Comparison of taste bud form, number and distribution in the oropharyngeal cavity of lizardfishes (Aulopiformes, Synodontidae) // Cybium. V. 34. № 3. P. 269–277. <https://doi.org/10.26028/cybium/2010-343-005>

Fishelson L., Baldwin C.C., Hastings P.A. 2012. Comparison of the oropharyngeal cavity in the Starksiini (Teleostei: Blenniiformes: Labrisomidae): taste buds and teeth, including a comparison with closely-related genera // J. Morphol. V. 273. № 6. P. 618–628. <https://doi.org/10.1002/jmor.20008>

Fishelson L., Golani D., Diamant A. 2014. SEM study of the oral cavity of members of the Kyphosidae and Girellidae (Pisces, Teleostei), with remarks on *Crenidens* (Sparidae), focusing on teeth and taste bud numbers and distribution // Zoology. V. 117. № 2. P. 122–130. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.10.012>

Frank H.E.R., Amato K., Trautwein M. et al. 2022. The evolution of sour taste // Proc. R. Soc. B. V. 289. № 1968. Article 20211918. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1918>

Fukumori K., Okuda N., Yamaoka K., Yanagisawa Y. 2010. Remarkable spatial memory in a migratory cardinalfish // Anim. Cogn. V. 13. № 2. P. 385–389. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0285-1>

Ganzevles P.G.J., Kroeze J.H.A. 1987. The sour taste of acids. The hydrogen ion and the undissociated acid as sour agents // Chem. Senses. V. 12. № 4. P. 563–576. <https://doi.org/10.1093/CHEMSE/12.4.563>

Gardiner N.M., Jones G.P. 2016. Habitat specialisation, site fidelity and sociality predict homing success in coral reef cardinalfish // Mar. Ecol. Prog. Ser.

V. 558. P. 81–96.

<https://doi.org/10.3354/meps11866>

Goodrich H.R., Wilson R.W., Smullen R. et al. 2022. Acidified fish feeds reduce the energetic and physiological costs of digestion in juvenile barramundi (*Lates calcarifer*) // Aquaculture. V. 546. Article 737400. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737400>

Hardy A.R., Hale M.E. 2022. Extraoral taste buds on the paired fins of damselfishes // Integr. Organism. Biol. V. 4. № 1. Article obac035. <https://doi.org/10.1093/iob/obac035>

Holland K. 1978. Chemosensory orientation to food by a Hawaiian goatfish (*Parupeneus porphyreus*, Mullidae) // J. Chem. Ecol. V. 4. № 2. P. 173–186. <https://doi.org/10.1007/BF00988053>

Hu Y., Majoris J.E., Buston P.M., Webb J.F. 2019. Potential roles of smell and taste in the orientation behaviour of coral-reef fish larvae: insights from morphology // J. Fish Biol. V. 95. № 1. P. 311–323. <https://doi.org/10.1111/jfb.13793>

Hu Y., Majoris J.E., Buston P.M., Webb J.F. 2022. Ear development in select coral reef fishes: clues for the role of hearing in larval orientation behavior? // Ichthyol. Herpetol. V. 110. № 4. P. 759–775. <https://doi.org/10.1643/i2022029>

Huang Z., Ye Y., Xu A. et al. 2022. Dietary supplementation with an acidifier blend (citric, lactic, and phosphoric acids) influences growth, digestive enzymes, and blood chemistry of juvenile Japanese sea-bass (*Lateolabrax japonicus*) // Aquacult. Int. V. 30. № 1. P. 19–32. <https://doi.org/10.1007/s10499-021-00703-8>

Ishida Y., Hidaka I. 1987. Gustatory response profiles for amino acids, glycinebetaine, and nucleotides in several marine teleosts // Nippon Suisan Gakk. V. 53. № 8. P. 1391–1398. <https://doi.org/10.2331/suisan.53.1391>

Kasumyan A. 2024. The taste system in fish // Encyclopedia of fish physiology (Second edition). Amsterdam et al.: Acad. Press. P. 106–123. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90801-6.00118-X>

Kasumyan A.O., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish Fish. V. 4. № 4. P. 289–347. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00121.x>

Kasumyan A.O., Mouromtsev G.E. 2020. The teleost fish, blue gourami *Trichopodus trichopterus*, distinguishes the taste of chemically similar substances // Sci. Rep. V. 10. Article 7487. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64556-6>

Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V. 2002. Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 2. P. S203–S214.

Kasumyan A., Isaeva O., Dgebuadze P. et al. 2020. Comatulids (Crinoidea, Comatulida) chemically defend against coral fish by themselves, without assistance from their symbionts // Sci. Rep. V. 10. Article 6150. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63140-2>

Kasumyan A., Isaeva O., Zvonareva S. 2021. Coloration type of two allied cowries (Ovulidae: Gastropoda) tested through palatability evaluation in feeding experiments with fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 538. Article 151529. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151529>

Kasumyan A.O., Isaeva O.M., Oanh L.T.K. 2022a. Taste attractivity of tropical echinoderms for barramundi *Lates calcarifer* // Aquaculture. V. 553. Article 738051. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738051>

Kasumyan A., Isaeva O., Oanh L.T.K. 2022b. Taste preferences and orosensory feed testing behavior in barramundi *Lates calcarifer* (Latidae, Perciformes) // J. Mar. Sci. Eng. V. 10. № 9. Article 1213. <https://doi.org/10.3390/jmse10091213>

Kawamura G., Masuma S., Tezuka N. et al. 2003. Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis* // The big fish bang. Bergen: Inst. Mar. Res. P. 123–135.

Kiyohara S., Sakata Y., Yoshitomi T., Tsukahara J. 2002. The ‘goatee’ of goatfish: innervation of taste buds in the barbels and their representation in the brain // Proc. Biol. Sci. V. 269. № 1502. P. 1773–1780. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2086>

Kohbara J., Miyazaki T., Takii K. et al. 2006. Gustatory responses in Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Temminck and Schlegel) // Aquac. Res. V. 37. № 9. P. 847–854. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2006.01501.x>

Lange I.D., Perry C.T., Morgan K.M. et al. 2020. Site-level variation in parrotfish grazing and bioerosion as a function of species-specific feeding metrics // Diversity. V. 12. № 10. Article 379. <https://doi.org/10.3390/d12100379>

Lim L.-S., Chor W.-K., Tuzan A.D. et al. 2016. Betaine is a feed enhancer for juvenile grouper (*Epinephelus fuscoguttatus*) as determined behaviourally // J. Appl. Anim. Res. V. 44. № 1. P. 415–418. <https://doi.org/10.1080/09712119.2015.1091329>

Lim L.-S., Firdaus R.F., Shapawi R., Kawamura G. 2017. Taste preference of hybrid grouper (*Epinephelus fuscoguttatus* ♀ × *Epinephelus lanceolatus* ♂) for nucleoside and nucleotides // Borneo J. Mar. Sci. Aqua. V. 1. P. 39–43. <https://doi.org/10.51200/bjomsa.v1i0.989>

Lim L.-S., Yanuhar U., Ebi I. et al. 2025. Feeding response of brown-marbled grouper (*Epinephelus fuscoguttatus*) juveniles to an amino acid mixture: a preliminary study of identifying feeding stimulant for grouper culture // Egypt. J. Aquat. Biol. Fish. V. 29. № 2. P. 1897–1905. <https://doi.org/10.21608/ejabf.2025.421403>

Liu C., Meng F., Tang X. et al. 2018. Comparison of nonvolatile taste active compounds of wild and cultured mud crab *Scylla paramamosain* // Fish. Sci. V. 84. № 5. P. 897–907. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1227-0>

Lobato F.L., Barneche D.R., Siqueira A.C. et al. 2014. Diet and diversification in the evolution of coral reef fishes // PLOS ONE. V. 9. № 7. Article e102094. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102094>

Mai K., Waagbø R., Zhou X.Q. et al. 2022. Vitamins // Fish nutrition (Four edition). London: Acad. Press. P. 57–179. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819587-1.00014-8>

Majoris J.E., Foretich M.A., Hu Y. et al. 2021. An integrative investigation of sensory organ development and orientation behavior throughout the larval phase of a coral reef fish // Sci. Rep. V. 11. Article 12377. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91640-2>

Marty M.J., Blum J.E., Pawlik J.R. 2016. No accounting for taste: palatability of variably defended Caribbean sponge species is unrelated to predator abundance // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 485. P. 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.08.014>

Marui T., Caprio J., Kiyohara S., Kasahara Y. 1988. Topographical organization of taste and tactile neurons in the facial lobe of the sea catfish, *Plotosus lineatus* // Brain Res. V. 446. № 1. P. 178–182. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(88\)91312-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(88)91312-1)

McCormick M.I. 1993. Development and changes at settlement in the barbel structure of the reef fish, *Upeneus tragula* (Mullidae) // Environ. Biol. Fish. V. 37. № 3. P. 269–282. <https://doi.org/10.1007/BF00004634>

Miller A.M., Pawlik J.R. 2013. Do coral reef fish learn to avoid unpalatable prey using visual cues? // Anim. Behav. V. 85. № 2. P. 339–347. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.11.002>

Mittelheiser L., Dannemark L., Tovontena L. et al. 2025. Trophic niche diversity in an assemblage of goatfishes (Mullidae): roles of habitat and barbel morphology // Mar. Biol. V. 172. № 8. Article 129. <https://doi.org/10.1007/s00227-025-04691-8>

Morais S., Kasumyan A.O. 2025. Gustatory system and implications for feeding in fish // Nutrition and physiology of fish and shellfish: feed regulation, metabolism, and digestion. V. 1. London: Acad. Press. P. 189–243. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90873-3.00012-9>

Moskowitz H.R. 1971. Ratio scales of acid sourness // Percept. Psychophys. V. 9. № 3. P. 371–374. <https://doi.org/10.3758/BF03212670>

Mouritsen H., Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2013. Sun compass orientation helps coral reef fish larvae return to their natal reef // PLOS ONE. V. 8. № 6. Article e66039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066039>

Mukai Y., Lim L.S. 2014. Visual thresholds for feeding and optimum light intensity for larval rearing of Asian seabass, *Lates calcarifer* (Bloch) // Aquac. Res. V. 45. № 2. P. 188–194. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03213.x>

Mukai Y., Chai L.L., Shaleh S.R.M., Senoo S. 2007. Structure and development of free neuromasts in barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch) // Zool. Sci. V. 24. № 8. P. 829–835. <https://doi.org/10.2108/zsj.24.829>

Nelson D.L., Cox M.M. 2021. Lehninger Principles of biochemistry. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 4381 p.

Ng I., Bellwood D.R., Strugnell J.M. et al. 2024 The rise of dietary diversity in coral reef fishes // Proc. Biol. Sci. V. 291. № 2029. Article 20241004. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1004>

Pangborn R.M. 1963. Relative taste intensities of selected sugars and organic acids // J. Food Sci. V. 28. № 6. P. 726–733. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1963.tb01680.x>

Pawlik J.R., Chanas B., Toonen R.J., Fenical W. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical deterrence // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 127. P. 183–194. <https://doi.org/10.3354/meps127183>

Presti P., Johnson G.D., Datovo A. 2020. Anatomy and evolution of the pectoral filaments of threadfins (Polynemidae) // Sci. Rep. V. 10. Article 17751. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74896-y>

- Pryor K.J., Milton A.M. 2023. Tool use involving a different prey type, microhabitat and location, and long-term anvil use, by the graphic tuskfish *Choerodon graphicus* (De Vis 1885) // *Mar. Ecol. V. 44. № 6. Article e12768.*
<https://doi.org/10.1111/maec.12768>
- Russell D.J. 2014. *Lates calcarifer* wildstocks: their biology, ecology and fishery // *Biology and culture of Asian seabass Lates calcarifer*. Boca Raton: CRC Press. P. 77–101.
<https://doi.org/10.1201/b15974-5>
- Sakata Y., Tsukahara J., Kiyohara S. 2001. Distribution of nerve fibers in the barbels of sea catfish *Plotosus lineatus* // *Fish. Sci. V. 67. № 6. P. 1136–44.*
<https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00371.x>
- Sayed A.E.-D.H., Mahmoud U.M., Essa F. 2019. The microstructure of buccal cavity and alimentary canal of *Siganus rivulatus*: scanning electron microscope study // *Microsc. Res. Tech. V. 82. № 4. P. 443–451.*
<https://doi.org/10.1002/jemt.23185>
- Sazima C., Krajewski J.P., Bonaldo R.M., Sazima I. 2007. Nuclear-follower foraging associations of reef fishes and other animals at an oceanic archipelago // *Environ. Biol. Fish. V. 80. № 4. P. 351–361.*
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9123-3>
- Shah S.Z.H., Afzal M., Khan S.Y. et al. 2015. Prospects of using citric acid as fish feed supplement // *Int. J. Agric. Biol. V. 17. № 1. P. 1–8.*
- Slattery M. 2010. Bioactive compounds from echinoderms: ecological and evolutionary perspectives // *Echinoderms*. Durham. Boca Raton: CRC Press. P. 591–600.
- Sterry P.R., Thomas J.D., Patience R.L. 1985. Changes in the concentrations of short-chain carboxylic acids and gases during decomposition of the aquatic macrophytes *Lemna paucicostata* and *Ceratophyllum demersum* // *Freshw. Biol. V. 15. № 2. P. 139–153.*
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00188.x>
- Yahaya S., Lim L.-S., Shaleh S.R.M. et al. 2011. Ontogenetic eye development and related behavioural changes in larvae and juveniles of barramundi *Lates calcarifer* (Bloch) // *Mar. Freshw. Behav. Physiol. V. 44. № 6. P. 339–348.*
<https://doi.org/10.1080/10236244.2011.626250>

TASTE PREFERENCES AND FEEDING BEHAVIOR OF BARRAMUNDI *LATES CALCARIFER* (LATIDAE). 1. CARBOXYLIC ACIDS

A. O. Kasumyan^{1,2,*}, O. M. Isaeva³, and L. T. K. Oan⁴

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

³Kamchatka State University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

⁴Coastal Branch, Joint Russia-Vietnam Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

The taste attractiveness of 24 carboxylic acids, two of their salts, ascorbic acid (vitamin C), and boric acid, all tested at 0.1 M, was determined for juvenile barramundi *Lates calcarifer*. Of the carboxylic acids examined, 13 acids, including citric, lactic, and malic acids, showed attractive taste properties and stimulated consumption of agar–agar pellets, whereas three were taste-aversive and eight were taste-indifferent. All acids with aversive taste properties and most acids with attractive taste properties were monocarboxylic acids, whereas most dicarboxylic acids, as well as ascorbic acid, did not affect pellet consumption. No significant relationship was found between the taste attractiveness of carboxylic acids and either their molecular mass or pH. The presence of functional groups (–OH and –NH₂) in the molecule, but not of double bonds, altered the taste properties of the acids. The sodium salts of taste-attractive citric and malic acids were taste-aversive and reduced pellet consumption by a factor of 8–10. In most cases, the taste attractiveness of carboxylic acids in barramundi did not correlate significantly with that reported for other fish species. During orosensory testing, barramundi feeding behavior involved repeated grasps of pellets, especially those containing acids with indifferent or weak taste properties. In more than half of the cases, pellets were destroyed by the fish. The more attractive the taste of the pellets and the more likely they were to be consumed, the longer they were retained in the oral cavity.

Keywords: gustatory system, taste attractiveness, carboxylic acids, organic acids, citric acid, ascorbic acid, feeding behavior, barramundi.