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

Российская Академия Наук

2026, том 66, номер 6 Ноябрь—Декабрь

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

JOURNAL OF ICHTHYOLOGY

НАУКА
1727

СОДЕРЖАНИЕ

Том 66, Номер 6, 2026

Видовой состав и экологическое состояние сообщества рыб скально-кораллово-водорослевого плато Анинуан (Филиппинское море, остров Миндоро, Филиппины)

А. И. Маркевич 673

Распределение и размерный состав щетинистого бычка *Dasycottus setiger* (Psychrolutidae) в российских и южнокорейских водах Японского моря

В. В. Панченко, *А. Н. Вдовин* 686

Пространственное распределение и численность рыб в озере Глубокое при разном уровне воды по данным гидроакустических исследований

Ф. А. Федотов, *Э. С. Борисенко*, *К. В. Кузищин*, *Д. С. Павлов* 698

Стадии раннего развития *Moolgarda* sp. (Mugilidae), идентифицированного методом ДНК-баркодинга, с уникальной для семейства отчётливой структурированностью поверхности хориона

А. М. Шадрин, *А. В. Семенова*, *Т. Х.Т. Нгуен* 708

Биологические показатели и ультраструктура оболочек ооцитов жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus* (Mullidae) залива Нячанг (Центральный Вьетнам)

Н. Г. Емельянова, *Д. А. Павлов*, *Й. Х. Т. Динь* 724

Микроэлементный состав органов и тканей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae), её кормовых объектов и качественные характеристики питания в Куйбышевском заливе (остров Итуруп) в 2022 г.

А. В. Литвиненко, *И. А. Атаманова*, *И. В. Карпенко*, *М. М. Донец*, *М. А. Беланов*, *А. Д. Боровкова*, *В. Ю. Цыганков* 733

Вкусовые предпочтения и пищевое поведение баррамунди *Lates calcarifer* (Latidae). 2. Производные аминокислот и дипептиды

А. О. Касумян, *О. М. Исаева*, *Л. Т. К. Оань* 743

Миграционный полиморфизм гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) в экосистемах лососёвых рек Камчатки разного типа. 1. Мальма *S. malma*

К. В. Кузищин, *М. А. Груздева*, *А. М. Малютина*, *А. Г. Буш*, *Л. А. Пельгунова*, *Д. С. Павлов* 754

Миграционный полиморфизм гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae)
в экосистемах лососёвых рек Камчатки разного типа. 2. Кунджа *S. leucomaenis*

К. В. Кузищин, *М. А. Груздева*, *А. М. Малютина*, *А. Г. Буш*, *Л. А. Пельгунова*, *Д. С. Павлов* 781

Влияние высоконапорной Красноярской ГЭС на рыбное население
приплотинных акваторий

Ю. В. Герасимов, *Э. С. Борисенко*, *А. И. Цветков*, *Д. С. Павлов* 813

ИСПРАВЛЕНИЕ

Исправление к статье А. Г. Осинова “Экологическая и генетическая дифференциация, а также эпизодическая гибридизация эндемичных видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) древнего озера Эльгыгытгын (Чукотка): имеющиеся генетические данные и их интерпретация” 834

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 4, с. 445–460.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 673–685

УДК 597.5.591.553.574.5(265.732)

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ СООБЩЕСТВА РЫБ СКАЛЬНО-КОРАЛЛОВО-ВОДОРОСЛЕВОГО ПЛАТО АНИНУАН (ФИЛИППИНСКОЕ МОРЕ, ОСТРОВ МИНДОРО, ФИЛИППИНЫ)

© 2026 г. А. И. Маркевич[1, *]

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

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

Поступила в редакцию 25.12.2025 г.
После доработки 19.02.2026 г.
Принята к публикации 24.02.2026 г.

С помощью метода визуальных водолазных учётов приведены результаты оценки видового состава и характера распределения рыб на мелководном скальном плато в Филиппинском море у о-ва Миндоро весной и осенью. Всего зарегистрировано 105 видов рыб из 35 семейств, наибольшее разнообразие отмечено среди губановых (Labridae) и помацентровых (Pomacentridae) — соответственно 21 и 13. Видовой состав рыб немного богаче осенью, чем весной (79 видов против 71), а плотность — весной из-за большого количества молоди *Plotosus lineatus*, *Thalassoma lunare*, *Th. amblycephalum*. Самые высокие разнообразие и плотность рыб отмечены у краевых зон плато с наиболее сложной топографией субстрата, бóльшим количеством водорослей-макрофитов и кораллов. Сообщество рыб плато имеет "среднее" разнообразие (индекс Шеннона — 2.7), низкое доминирование (индекс Симпсона — 9.34), хорошую сбалансированность (индекс выравненности Пиелу — 0.76). Сообщество обеднённое, с низкой плотностью ключевых семейств рифовых рыб.

Ключевые слова: прибрежное сообщество рыб, индексы разнообразия рыб, скальный субстрат, макрофиты, кораллы, Филиппинское море, Филиппины

DOI: 10.7868/S3034514626060010

Каменистые субстраты на шельфе — одни из самых богатых по биоразнообразию морских биотопов наряду с коралловыми рифами, зарослями водорослей-макрофитов и морских трав. При изучении закономерностей распределения рыб было отмечено, что видовое богатство и численность рыб у каменистых субстратов прямо зависят от нескольких главных ключевых факторов: гетерогенности, "складчатости" субстрата, глубины его расположения, линейных размеров, наличия поблизости других продуктивных биотопов и течений (Luckhurst B., Luckhurst K., 1978; Мочек, 1987; Falcon et al., 1996; Ferreira et al., 2001). В тропической зоне Мирового океана коралловые рифы формируют на скальных основаниях субстраты, подобные каменистым, с огромным разнообразием убежищ и богатейшей кормовой базой для рыб, что обеспечивает здесь наибольшее видовое разнообразие последних и их высокую численность (Smith, Tyler, 1972; Gladfelter W., Gladfelter E., 1978; Sutton, 1985; Friedlander, Parrish, 1998; Benfield et al., 2008; Sheppard et al., 2009).

Разнообразие рыб коралловых рифов Филиппинских о-вов очень велико, оно насчитывает ~2000 видов (Carpenter, Springer, 2005; Froese, Pauly, 2025). Несмотря на то что фауна коралловых рыб Филиппин изучена неплохо, подробных сведений о характере распределения видов на рифах, каменистых субстратах и среди водорослей-макрофитов относительно мало (McManus et al., 1981, Quimpo et al., 2019; Eviota

et al., 2021). Немного более подробно изучены связи рыб с характером субстрата в акваториях морских парков для того, чтобы можно было оценить эффект ограничения рыболовства (Carpenter et al., 1981; Murdy et al., 1981; Alcala, 1988; Balisco et al., 2023).

В настоящее время кораллы повсеместно погибают от повышения температуры, загрязнения и закисления вод, из-чего затем на рифах массово поселяются водоросли (Sheppard et al., 2009; Cheal et al., 2010). У Филиппинских о-вов общее покрытие кораллами в 2014–2017 гг. составило в среднем 22.8%, за десятилетие (2003–2013) оно снизилось на ⅓, причём в море Сулу отмечен самый высокий уровень покрытия, а самый низкий — у восточного побережья островов (Licuanan et al., 2019). После гибели живых кораллов их постройки постепенно разрушаются, затем снижается прежде высокое разнообразие рыб (Sheppard et al., 2009; Najeeb et al., 2025), но негативное влияние исчезновения кораллов не всегда и не везде отрицательно влияет на сообщество рыб (Mochek, Budaev, 2001; Wilson et al., 2009; Tkachenko, Soong, 2010; Pratchett et al., 2011). Сильное деструктивное влияние на разнообразие коралловых рыб оказывают также их перелов и другие негативные антропогенные факторы, которые отмечают в прибрежье Филиппин (Burke et al., 2012; Verdadero et al., 2017). Поэтому существует необходимость выяснить, как изменяется прибрежное сообщество рыб в условиях деградации коралловых рифов и сильного антропогенного влияния.

Цель работы — изучить динамику видового состава и особенности распределения рыб на скально-кораллово-водорослевом мелководье у о-ва Миндоро (Филиппины) весной и осенью, оценить целостность и устойчивость сообщества рыб этого биотопа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили весной (25.02–17.03.2024 г.) и осенью (12.11–03.12.2024 г.) у северного побережья о-ва Миндоро (Филиппинское море). В прибрежье провинции Западное Миндоро у пляжа Анинуан Бич (13°30′13.22″ с.ш,, 120°53′55.23″ в.д.) расположено скальное плато длиной до 110, шириной 8–30 м, площадью ~3000 м^2 (координаты и размеры определены по интернет-ресурсу Google Earth Pro и уточнены промерами рулеткой под водой). Плато представляет собой сплошной скальный массив, состоящий из алевритовых сланцев с интрузиями гранитов, с 3–5-сантиметровым слоем песка на поверхности, покрытый водорослями-макрофитами и кораллами. Имеет форму неправильного прямоугольника, заострённого с восточной стороны. Плато расположено параллельно берегу, глубина воды над ним составляет 1.5–2.7 м, варьируя в зависимости от фазы прилива, северо-восточная его сторона глубже. Глубина возле края плато с береговой стороны 1.8–2.6 м, с мористой 3.1–4.6 м. От берега плато отделено полосой гравия и песка шириной соответственно 5 и 12 м. С мористой стороны плато окружено песчаной равниной, ближайшие глыбы с кораллами (прибрежные патч-рифы) высотой 1.5–3.0 м, отдельно разбросанные на глубине 5–8 м, расположены в 30–50 м. Из-за вымывания песка волнами края плато заканчиваются скальными карнизами, нависающими над дном в северо-восточной оконечности плато. Здесь же край плато разрезают две трещины шириной 0.4–0.6 и длиной 8–10 м. С юго- и северо-западной сторон карнизов нет, плато постепенно сравнивается с песчаным дном, не выступая над ним.

Учёт рыб и наблюдения за ними проводили методом визуальных водолазных наблюдений, используемым для получения информации без изъятия рыб (Мочек, 1987). Весной применяли визуальный осмотр как с поверхности воды, так и при коротких погружениях в технике фридайвинга, наблюдения продолжительностью 1.0–1.5 ч осуществляли 1–3 раза в сутки в дневное (с 10:00 до 17:00, 42 учёта), в сумеречное и ночное (с 18:30 до 19:30, 5 учётов) время, четыре наблюдения и фотосъёмку провели с использованием водолазного оборудования. Осенью провели 30 дневных и семь ночных наблюдений с водолазным снаряжением. При работах осматривали весь наружный периметр плато и 2-метровую полосу прилегающего к нему песчаного дна. Над поверхностью плато передвигались зигзагообразно (Ferreira et al., 2001) от края до края узких сторон с интервалом 5 м, отмечая видовой состав рыб и их число. Для регистрации и точной идентификации рыб вели фотосъёмку камерами EOS Rebel T2i (“Canon”, Япония) и Sports HD DV 2.0 (“SZ Hongfeng century Technology”, Китай) в герметичных боксах; сделано 988 фото и 45 видеозаписей общей продолжительностью 68.7 мин.

Для идентификации рыб по фотоснимкам использовали иллюстрированные определители (Lieske, Myers, 2002; Allen et al., 2003; Allen,

2020; Ryanskiy, 2021), а также определительные ключи и фотографии интернет-ресурса FishBase (Froese, Pauly, 2025). Видовой состав макрофитов и их проективное покрытие определяли по фото, применяя инструменты графического редактора Adobe Photoshop. По характеру субстрата плато условно разделили на четыре зоны: 1) песок с водорослевым матом (>50% покрытия); 2) песок с водорослевым матом, крупными макрофитами и ветвистыми кораллами; 3) скала с водорослевым матом <50% покрытия и неветвистыми кораллами; 4) скала с расщелинами, водорослевым матом, кораллами и карнизами (рис. 1, 2). Степень привязанности рыб к плато оценивали по частоте встречаемости (регистраций) в %: 100–80 — резидент, 79–11 — кочевник, 10–0.1 — мигрант. Показатели целостности сообщества рыб (Mochek, Budaev, 2001) и индекс разнообразия коралловых рыб (Allen, Werner, 2002) определяли по числу видов и особей ключевых семейств рифовых рыб: щетинозубых (Chaetodontidae), помацентровых (Pomacentridae), губановых (Labridae), хирурговых (Acanthuridae). Согласно современным представлениям (Near et al., 2025), скаровые (Scarinae) включены в семейство губановых,

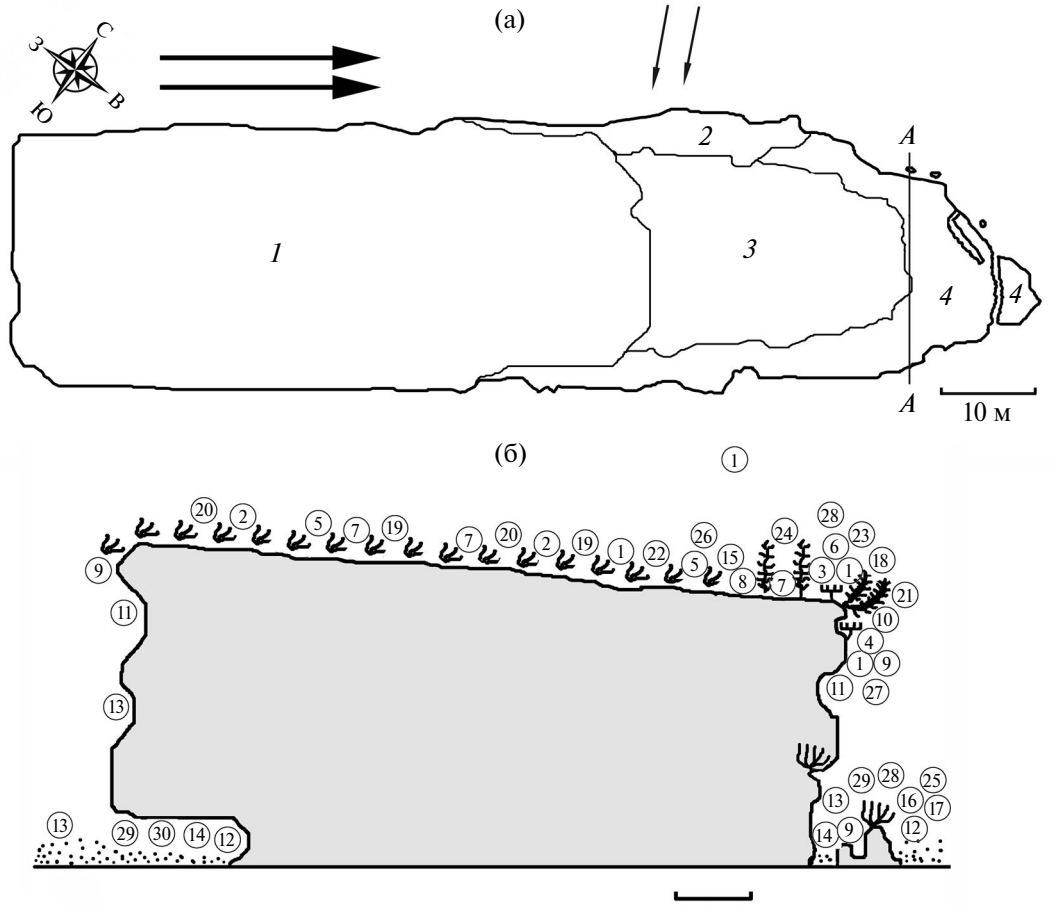


Рис. 1. Схема скального плато у побережья о-ва Миндоро (Филиппины), разделение его на зоны (*1–4*) по типу субстрата (а) и распределение рыб на плато весной 2024 г. (б). *1* – песок с водорослевым матом; *2* – песок с водорослевым матом, крупными макрофитами и ветвистыми кораллами; *3* – скала с водорослевым матом и неветвистыми кораллами; *4* – скала с расщелинами, водорослевым матом, кораллами и карнизами; (⟹) – направление придонного течения, (↙↙) – направление волн, (🌿) – водорослевый мат, (🌿) – саргассум *Sargassum* sp., (🌿) – *Aglaophenia* sp., (🌿) – *Heteroxenia fuscescens*, (⁘)– песок; *А–А* – сечение, на котором отображено распределение рыб (①–㉚): 1 — *Pomacentrus coelestis*, 2 — *Synodus binotatus*, 3 — *Amphiprion clarkii*, 4 — *Dascyllus trimaculatus*, 5 — *Fistularia commersonii*, 6 — *Scolopsis lineata*, 7 — *Thalassoma lunare*, 8 — *Halichoeres scapularis*, 9 — *Labroides dimidiatus*, 10 — *Chaetodon kleinii*, 11 — *Gymnothorax thyrsoideus*, 12 — *Plotosus lineatus*, 13 — *Dendrochirus zebra*, 14 — *Ostorhinchus wassinki*, 15 — *Pomacentrus chrysurus*, 16 — *Arothron manilensis*, 17 — *Iniistius pavo*, 18 — *Abudefduf vaigiensis*, 19 — *Lethrinus harak*, 20 — *Rhinecanthus verrucosus*, 21 — *Zebrasoma scopas*, 22 — *Aulostomus chinensis*, 23 — *Halichoeres hortulanus*, 24 — *Chlorurus japanensis*, 25 — *Cirrhitichthys falco*, 26 — *Canthigaster valentini*, 27 — *Diodon holocanthus*, 28 — *Thalassoma amblycephalum*, 29 — *Grammistes sexlineatus*, 30 — *Pempheris* spp. Масштаб, м: а – 10, б — 1.

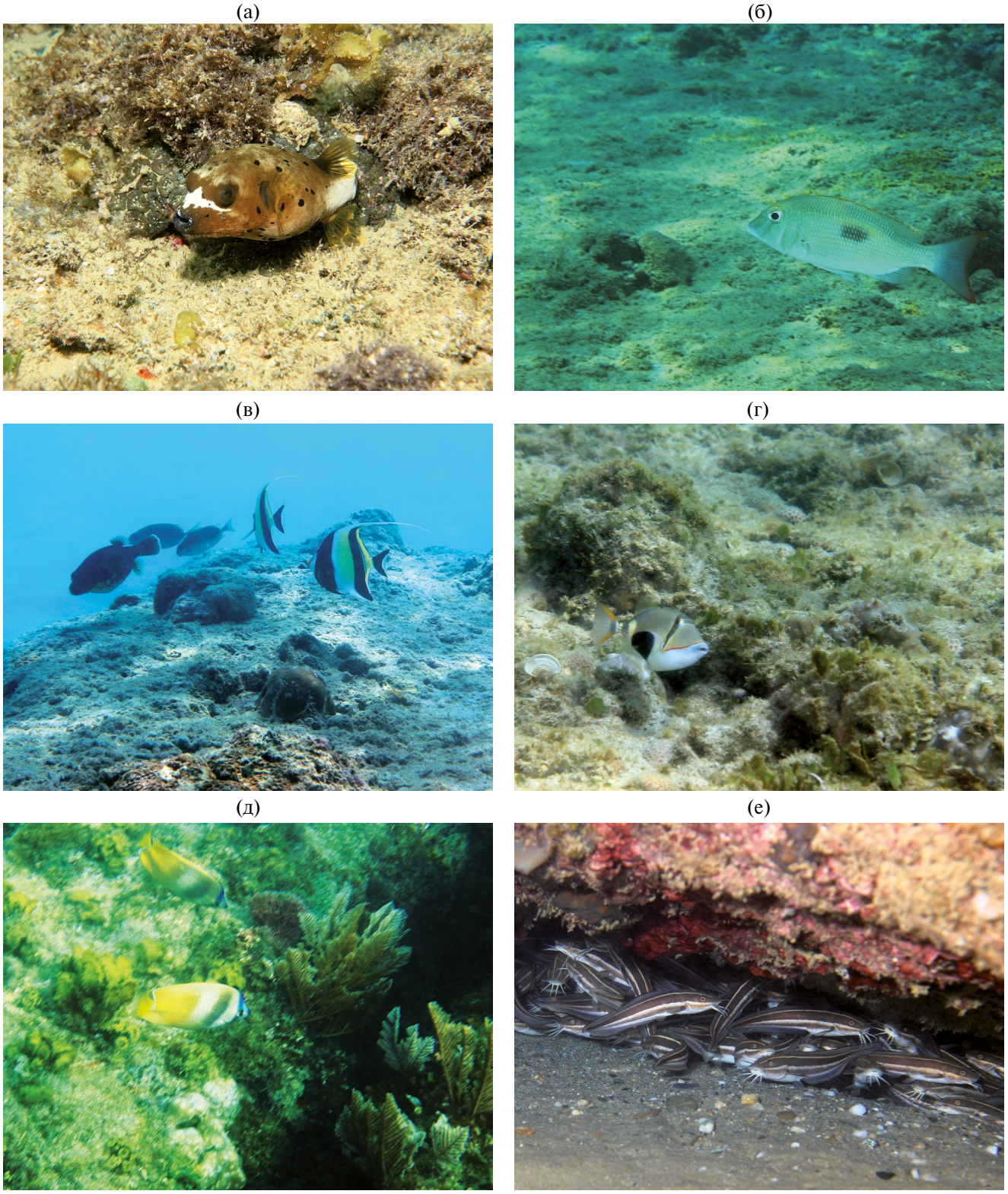


Рис. 2. Рыбы в разных зонах скального плато у побережья о-ва Миндоро весной и осенью 2024 г.: а – *Arothron nigropunctatus* в зоне *1* (весна), б — *Lethrinus harak* в зоне *1* (осень), в – *Ar. nigropunctatus*, *Zanclus cornutus*, *Siganus spinus* в зоне *2* (осень), г — *Rhinecanthus verrucosus* в зоне *3* (осень), д — *Chaetodon kleinii* в зоне *4* (весна), е — *Plotosus lineatus* у берегового карниза (зона *4*, весна и осень). Здесь и на рис. 3: описание и расположение зон см. в тексте и на рис. 1.

но учитывая особо важную роль этих растительноядных рыб в прибрежных сообществах, в данной статье они выделены отдельно. Для сравнения разнообразия рыб в зонах плато вычисляли индексы Шеннона (H'), Маргалефа (D_{Mg}), Менхиника (D_{Mn}), Пиелу (E), Симпсона (Мэгарран, 1992). Индекс Симпсона представлен в виде обратного значения — $1/D_S$. Названия рыб даны по каталогу рыб Эшмайра (Fricke et al., 2026).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Берег, у которого расположено плато, открыт к северо-западу и северо-востоку, поэтому ветра и волны этих направлений сильно влияют на условия под водой. Весной волнение и зыбь высотой волны от 0.3 до 0.7 м были очень редки (5 из 22 сут), осенью волнение (накат) было почти постоянным. Прозрачность воды (определяли визуально) весной составляла 8–15, изредка до 25 м, осенью за счёт большого количества взвеси (мелкого песка) и планктона в воде прозрачность снизилась до 3–7 м, очень редко увеличиваясь до 13 м. В результате частого волнения и влияния прошедших тайфунов, последний из которых (Кристина) прошёл 21–25.10.2024 г. и принёс серьёзные разрушения на побережье Анинуана, изменилась и конфигурация плато. Весной с мористой стороны ширина скального карниза достигала 0.5 м, с береговой — 0.8–1.2 м, высота от дна была до 0.4 м. Осенью карниз с мористой стороны был полностью замыт песком до такой степени, что глубина на всей протяжённости плато здесь уменьшилась на 0.5–0.8 м, ширина берегового карниза, наоборот, увеличилась до 1.5 м. У карнизов почти постоянно была большая турбулентность воды и наибольшая концентрация планктона. И весной, и осенью изредка проявлялось придонное течение, шедшее вдоль берега с северо-запада (рис. 1а). Температура воды варьировала весной от 24 до 27°C, осенью — от 26 до 30°C.

Поверхность плато весной была покрыта почти сплошным слоем (проективное покрытие 91.5%, стандартное отклонение (*SD*) 9.9%, $n = 38$) (матом) водорослей, представленных более чем 50 видами: *Amphiroa* sp., *Gracilaria* sp., *Hypnea* sp., *H. cervicornis*, *H. pannosa*, *Pseudochnoospora implexa*, *Caulerpa serrulata*, *Dictyota* sp., *Padina* sp., *Acanthophora spicifera*, *Asparagopsis taxiformis*, *Gracilaria* sp., *Jania* sp., *Halymenia* sp., *Laurencia* sp. и другими (рис. 2а, 2г). Водорослевый мат не превышал в высоту 0.1 м и имел буровато-серый цвет. Среди мата встречались более высокие, до 0.3 м, саргассумы *Sargassum ilicifolium* и *Sargassum* sp., бóльшая часть их была сконцентрирована в зонах 2 и 4 северо-восточного края плато (рис. 2д). Осенью покрытие мата уменьшилось до 14.1% (*SD* 10.3%, $n = 46$), его толщина — до 0.02–0.05 м, большая часть макрофитов мата и саргассумов была сильно повреждена или исчезла, но у мористого края плато отмечено много водорослей *Udotea* sp. На месте сплошного покрова мата появилось много участков чистого песка до 1 м^2 и больше, особенно в зоне 1 (рис. 2б), обнажилась масса мелких колоний кораллов.

Количество мадрепоровых кораллов на плато было небольшим — в зонах 1 и 3 (рис. 1а) их покрытие составляло не более 8.7% (*SD* 7.9%, $n = 23$), представлены они были некрупными, площадью 0.01–0.04 м^2, колониями корковой и гемисферической формы. В зоне 2 и по краям зоны 4 количество кораллов было больше (18.4% покрытия, *SD* 6.9%, $n = 66$), но ветвистые и дигитатные колонии кораллов семейств Acroporidae, Poritidae площадью до 0.1 м^2 были единичны, бóльшая часть колоний кораллов семейства Faviidae здесь тоже имела гемисферическую или корковую форму. На мористом краю плато (зоны 2 и 4) отмечены до 10 экз. гидроидов *Aglaophenia* sp. (рис. 2д), этот край шириной 2–4 м отличался большим количеством расщелин и выступов в скале размерами до 0.2–0.3 м, в зоне 4 около 6 м^2 занимала колония мягкого коралла *Sinularia* sp. Вертикальная поверхность плато склона была инкрустирована массивными гемисферическими колониями Faviidae, корковыми Poritidae, губками (Porifera) и красными водорослями *Peyssonnelia* sp. В 0.5 м от склона на небольших валунах были несколько колоний коралла *Heteroxenia fuscescens* (рис. 1б), на песке весной появились многочисленные растения *Ulva* sp. Осенью до 80% ветвистых колоний кораллов, гидроидов и *He. fuscescens* исчезли, часть оставшихся была сильно повреждена, ульва пропала.

Всего весной зарегистрирован 71 вид рыб (табл. 1). В самой большой по площади (~1800 м^2) зоне 1 плато (рис. 1а) разнообразие рыб было невелико — 17 видов. Наиболее многочисленной здесь была молодь *Thalassoma lunare* и *Th. amblycephalum* (губановые), *Chrysiptera parasema* (помацентровые) — до 30–40 экз. (рис. 3а), встречались 5–12 экз. *Rhinecanthus verrucosus* и *Scolopsis bilineata*, 2–4 экз. *Synodus binotatus*, *Fistularia commersonii*, *Lethrinus harak*,

Таблица 1. Количественный состав семейств рыб, зарегистрированных на скально-кораллово-водорослевом плато о-ва Миндоро (Филиппинское море, Филиппины) весной (февраль–март) и осенью (ноябрь–декабрь) 2024 г.

Семейство	Число видов			Степень связи рыб с плато*
	Весна	Осень	общее	
Muraenidae	3	2	3	1
Dussumieriidae	1		1	3
Plotosidae	1	1	1	1
Synodontidae	1	1	1	1, 2
Holocentridae	2	1	2	1
Apogonidae	5	5	7	1
Gobiidae	3	2	3	1
Mullidae		3	3	2
Callionymidae	1		1	2
Aulostomidae	1		1	2
Fistulariidae	1		1	1
Carangidae		1	1	3
Echeneidae	1		1	3
Belonidae		1	1	3
Mugilidae	1	1	1	3
Pomacentridae	9	10	13	1
Epinephelidae	1	1	2	2
Grammistidae	1	1	1	2
Scorpaenidae	2	3	5	1, 2
Cirrhitidae	1	2	2	1
Labridae	12	18	21	1, 2
Pempheridae	1	1	1	1
Haemulidae	1		1	2
Lutjanidae	3	2	4	2
Pomacanthidae	1	2	2	1
Chaetodontidae	2	2	2	1
Zanclidae	1	1	1	1
Acanthuridae	2	2	3	2
Nemipteridae	1		1	1
Lethrinidae	1	1	2	2
Siganidae		2	2	1, 2
Diodontidae	1	2	1	1, 2
Tetraodontidae	5	7	7	1, 2
Ostraciidae	1	1	2	1, 2
Balistidae	4	3	4	2
Всего	71	79	105	

Примечание. Порядок расположения семейств соответствует их классификации по: Van der Laan et al., 2026; * 1 — резидент, 2 — кочевник, 3 — мигрант.

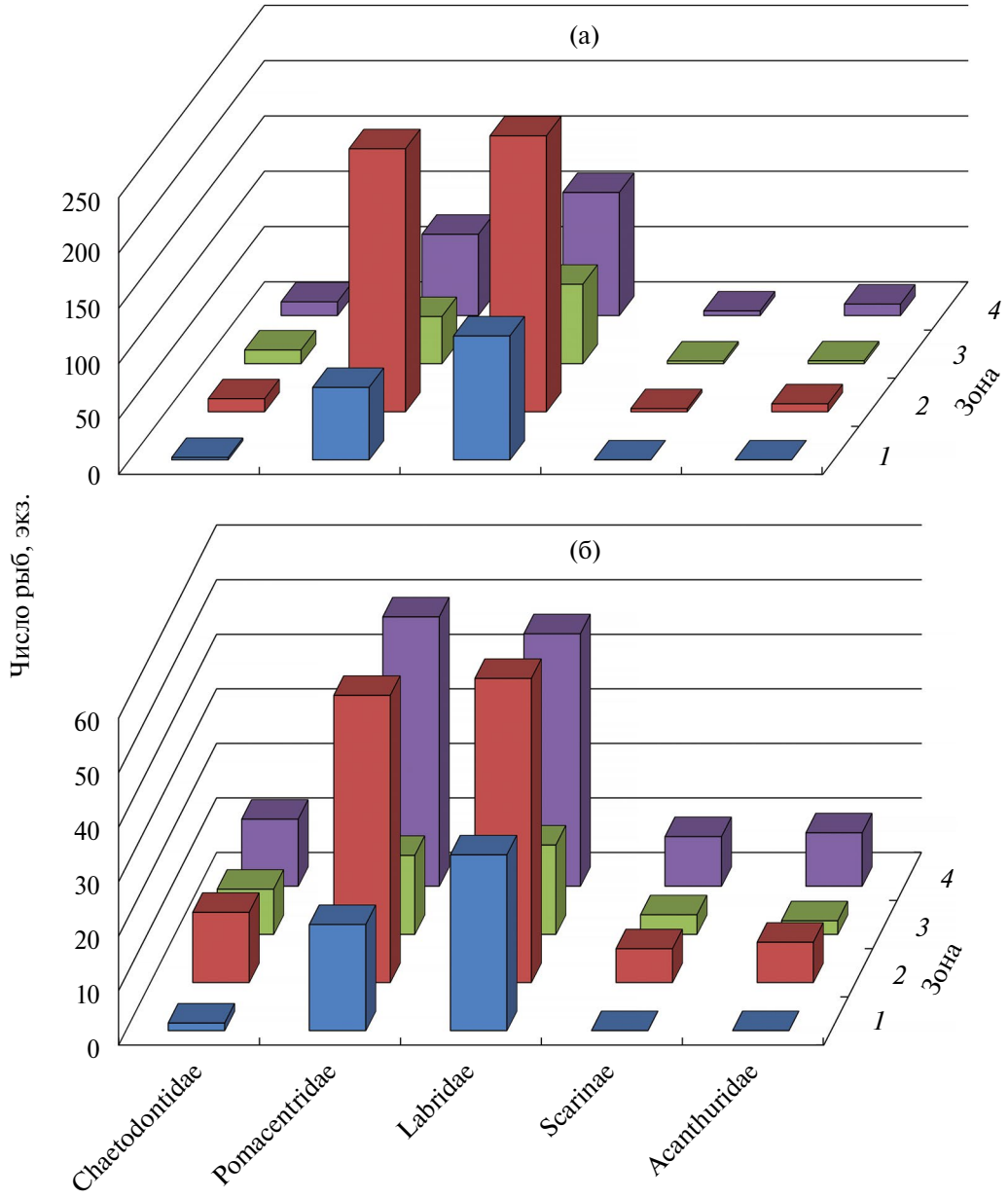


Рис. 3. Число рыб ключевых семейств и подсемейства Scarinae в зонах скального плато у побережья о-ва Миндоро (Филиппины) весной (а) и осенью (б) 2024 г.

Arothron nigropunctatus (рис. 2а). Вблизи единственной актинии *Entacmaea quadricolor*, расположенной вблизи внешнего края плато, держались семья *Amphiprion clarkii* (4 экз.), до 8 экз. молоди *Dascyllus trimaculatus*, по 2 экз. *Chaetodon vagabundus* (щетинозубые) и *Sc. bilineata*. Изредка были отмечены одиночки *Echeneis naucrates* (на черепахах (Chelonioidea)), *Canthigaster valentini*, *Arothron manilensis*, *Diodon holocanthus*, у мористого склона были две "станции очистки" с молодью *Labroides dimidiatus*, вблизи которых обитали взрослые *Da. trimaculatus*. Скаровые и хирурговые не встречались (рис. 3а).

В зоне 2 (200 м^2) видовое богатство рыб (41) и их численность были заметно больше. Здесь регулярно обитали помимо 14 вышеперечисленных видов (кроме *Fi. commersonii*, *Ec. naucrates* и *Am. clarkii*) до шести особей *Chaetodon kleinii*, *Ch. vagabundus* и *Zanclus cornutus* (рис. 2в), до 10 взрослых *Da. trimaculatus* и *Pomacentrus chrysurus*, по 3–4 экз. *Zebrasoma scopas*, *Ctenochaetus binotatus* (хирурговые), *Centropyge vrolikii*, одиночно встречались представители муреновых (Muraenidae: *Gymnothorax flavimarginatus*) и скаровых (*Chlorurus* cf. *japanensis*).

У немногих колоний кораллов держались до 40 экз. молоди *Da. trimaculatus* и 18 экз. *Da. reticulatus*, эпизодически встречались две–четыре особи *Halichoeres hortulanus*, *Ca. valentini*, *Arothron hispidus*, единично — *Cheilio inermis*, *Aulostomus chinensis*, *Lutjanus decussatus*, *Lutjanus* sp. и другие виды.

На внешнем склоне этой зоны плато численность и разнообразие рыб были весьма высокими. Помимо всех вышеупомянутых видов рыб, перемещавшихся по всей зоне, здесь постоянно обитали в расщелинах скалы до пяти особей *Gymnothorax thyrsoideus*, одиночки *Gy. flavimarginatus* и *Echidna nebulosa*, среди красных водорослей на склоне скрывались две особи *Dendrochirus zebra*, держалась одна особь молоди *Plectorhinchus vittatus*. Группы молоди по 6–12 экз. *Th. lunare*, *Th. amblycephalum* и *Acanthochromis polyacanthus* общей численностью свыше 120 особей каждого вида и такие же группы молоди *Ch. parasema*, *Ostorhinchus wassinki* до 40 экз. численностью распределялись вдоль склона, придерживаясь водорослей. К пяти “станциям очистки” у *He. fuscescens* и отдельных валунов со взрослыми особями *La. dimidiatus* (рис. 1б) регулярно подплывали до 8 экз. *Ar. manilensis*, 2–3 экз. *Ar. hispidus*, *Ar. nigropunctatus*, *Di. holocanthus*. На краю склона эпизодически появлялись одиночки *Dactylopus dactylopus*, *Iniistius aneitensis*, *In. pavo*. На полосе песка концентрировалась большая (500–800 экз.) плотная стая молоди *Plotosus lineatus*, которая постоянно перемещалась вдоль склона плато зон 2 и 4 в поисках корма. Здесь же изредка проплывали небольшие группы (4–6 экз.) *Moolgarda crenilabis*. Ночью вдоль склона встречались по 2–3 экз. *Grammistes sexlineatus* и *Ostorhinchus aureus*. *Dendrochirus zebra* встречались на поверхности всей зоны плато и прилегающего песка.

Зона 3 (600 м^2) близка по рельефу к зоне 1 (рис. 2г), но заметно богаче видами — 27. Здесь встречены 15 видов из зоны 1 (кроме *Am. clarkii* и *La. dimidiatus*) и регулярно были отмечены по несколько особей видов, обычных в зонах 2 и 4: *De. zebra*, *Ch. kleinii*, *Ch. vagabundus*, *Za. cornutus*, *Halichoeres scapularis*, *Stethojulis trilineata*, *Sufflamen chrysopterum*, *Scarus* sp., *Altrichthys azurelineatus*, *Coris gaimard* juv. Встречались стаи из нескольких сотен особей *Dussumieria elopsoides*, перемещавшиеся вдоль берегового края плато. В зонах 2 и 3 отмечены рыбы всех ключевых семейств (рис. 3а).

В зоне 4 (400 м^2) зарегистрировано наибольшее разнообразие рыб — 53 вида. Здесь обитали рыбы из всех других трёх зон. Больше всего встречалось молоди *Th. amblycephalum*, молоди и взрослых *Th. lunare*, *Da. trimaculatus*, *Da. reticulatus*, *Ch. parasema*, *Rh. verrucosus*, постоянно обитали небольшие группы других видов губановых (*Oxycheilinus bimaculatus*), помацентровых, щетинозубых (*Ch. vagabundus*, *Ch. kleinii*) и хирурговых, а также *Za. cornutus*. Скаровые, хирурговые, иглобрюхие (Tetraodontidae) (в том числе *Canthigaster bennetti*) и двузубые (Diodontidae) встречались поодиночке и в небольшом количестве. Много рыб скрывалось под скальным карнизом со стороны берега, здесь концентрировалась большая стая (до 100 экз.) взрослых *Pl. lineatus*, до 12 особей *Os. wassinki*, *Os. aureus*, *Os.* cf. *holotaenia*, по несколько представителей *Gr. sexlineatus*, *Pempheris* sp., *Myripristis amaena*, один молодой экземпляр *Ostracion cubicum* (взрослый встречен над плато). Малые группы *Abudefduf vaigiensis* подплывали к углу мористого края плато и вместе с взрослыми *Da. trimaculatus* часто встречались в трещине-проходе плато (рис. 1б). На береговом склоне плато обитало несколько особей *De. zebra*, *Gy. thyrsoideus*, *La. dimidiatus*, у карниза мористой стороны — по несколько особей *De. zebra*, *Gr. sexlineatus*, молоди *Valenciennea strigata*, одиночки *Pempheris* sp., *My. amaena*, *Epinephelus merra*, *Cryptocentrus nigrocellatus*. Ночью абсолютное большинство рыб, встречающихся над поверхностью зон 3 и 4 плато, скрывались и затаивались в убежищах, были активными *De. zebra*, *Gy. thyrsoideus*, встречена *Parascorpaena picta*. Рыбы, обитающие днём под карнизами, перемещались на прилегающую полосу песка, здесь же появлялось несколько особей *Istigobius decoratus*. У мористого склона зоны регулярно нерестились несколько пар *Da. trimaculatus*, здесь же самец *Ac. polyacanthus* (Pomacentridae) охранял группу из >150 мальков. Днём площадь плато ежедневно облавливали местные рыбаки, ставившие жаберную сеть (ячея 20 мм) на 0.5–1.0 ч и активно загонявшие рыб, плавая по поверхности воды и пугая их хлопками рук по воде. Обычный улов — несколько помацентровых и губановых рыб. Ночью на плато и близлежащих патч-рифах до глубины 6 м постоянно охотились три–четыре подводных охотника, которые добывали всех рыб, которых встречали, кроме муреновых, двузубых, иглобрюхих и *Pl. lineatus*.

Осенью зарегистрировано всего 79 видов рыб. В зоне 1 разнообразие рыб увеличилось

до 23 видов. Исчезли *Sy. binotatus*, *Fi. commersonii*, *Sc. bilineata*, *Ec. naucrates*, появились *Siganus guttatus*, барабулевые (Mullidae: *Parupeneus indicus*, *Pa. barberinus*, *Pa. multifasciatus*), единичные особи других видов помацентровых. Было отмечено наибольшее количество молоди *Ostorhinchus cyanosoma*, несколько групп их по 8–12 экз. держались у мористого края плато. Общая численность рыб снизилась из-за сильного уменьшения количества молоди губановых и помацентровых (рис. 3б). Несмотря на обесцвечивание актинии *En. quadricolor*, семья *Am. clarkii* продолжала держаться у неё вместе с несколькими особями молоди *Da. trimaculatus* и *Ch. vagabundus*.

В зоне 2 количество видов рыб также увеличилось, до 60. Появились *Halichoeres nigrescens*, *Ha. marginatus*, *Cheilinus chlorourus*, *Choerodon graphicus*, взрослые *Co. gaimard*, *Scolopsis ciliata*, *Centropyge heraldi*, *Cirrhitichthys falco*, *Pteropterus antennatus*, *Si. guttatus*, *Balistapus undulatus*, *Arothron stellatus* и другие, немного увеличилось количество скаровых (рис. 3б). В несколько раз уменьшилась численность молоди губановых и помацентровых, более чем в 10 раз стало меньше молоди *Pl. lineatus*, исчезли *Da. reticulatus*, *Pl. vittatus*, *Au. chinensis*, *Da. dactylopus*, *In. aneitensis*, *In. pavo*.

В зоне 3 разнообразие рыб снизилось до 23 видов. В несколько раз уменьшилось количество молоди губановых и помацентровых (рис. 3б), исчезли *Sy. binotatus*, *Fi. commersonii*, *Ec. naucrates* и некоторые другие виды. Появилось свыше 20 экз. *Si. guttatus* и *Si. spinus*, небольшие группы барабулевых, как в зоне 1, несколько особей молоди *Va. strigata* поселились в норы в открытом песке на плато. Видовой состав в зоне 4 ещё более увеличился и достиг 75. Как в соседних зонах 2 и 3, появилось свыше 20 экз. *Si. guttatus* и *Si. spinus*, стая первого перемещалась над плато, а второго предпочитала придерживаться ниш под карнизами. Там же укрывалась стая взрослых и молоди *Pl. lineatus*, одиночные особи *Os. aureus*, *Pempheris* sp., *Gr. sexlineatus*, *Ostracion meleagris*, *Is. decoratus*. У внешнего карниза ночью одиночно встречены *Pt. antennatus*, *Pterois volitans*, *Sebastapistes* cf. *strongia*, *Cephalopholis argus*, мелкие группы *Ostorhinchus rubrimacula*, *Os. cyanosoma*. На плато перемещались одиночки *Pa. barberinus*, *Le. harak*, *Le. microdon*, *Lutjanus gibbus*, *Lu. fulvus*, встречены взрослые *Co. gaimard*, *Ar. stellatus*, *Ar. mappa*, *Scarus* cf. *frenatus*, *Scarus* sp. и все виды рыб, встречавшиеся весной. У берегового края зоны отмечены небольшие группы *Mo. crenilabis* и одиночно *Sy. binotatus*, *Carangoides* sp. Обловы сетью рыбаки проводили редко (улов — единичные особи *Co. gaimard*, *Am. clarkii*, *Si. guttatus*). Подводные охотники не охотились из-за постоянного сильного волнения моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

Общий список зарегистрированных рыб на плато насчитывает 105 видов из 35 семейств, весной встречен 71 вид из 31 семейства, осенью — 79 из 29 семейств (табл. 1). Это среднее значение видового богатства рыб, ассоциированных с коралловыми рифами Мирового океана. Например, в Карибском море у патч-рифа на глубине 11.5 м отмечено 75 видов (Smith, Tyler, 1972), там же на глубинах 15–23 м — 107 видов (Collette, Talbot, 1972). В водах Филиппин (о-ва Мактан, Оланго, Сумилон) на глубинах 0–20 м — 141 вид (при одном учёте отдельного патч-рифа — 20 видов) (Carpenter et al., 1981); у о-вов Пат, Абра и Апо общее разнообразие рыб на глубинах от 8 до 35 м весьма высоко — соответственно от 51 до 207 видов, но на глубинах 8–20 м разнообразие значительно ниже — соответственно 14, 26 и 66 видов (Quimpo et al., 2019). У известного своим высоким разнообразием рыб о-ва Сомбреро — 168 видов (McManus et al., 1981), здесь отмечена та же тенденция: если при суммировании всех учётов на участках, выбранных для обследования местообитаний рыб, с глубинами от 1 до 35 м число видов составило 240, то на одном участке, сходном по глубине и рельефу (1–4 м, крупные камни и кораллы) с участком у о-ва Миндоро, учтено всего 66 видов (Murdy et al., 1981). У Калаяанских о-вов (Западно-Филиппинское море) при широком диапазоне покрытия субстратов кораллами (3.35–35.66%) общее число видов 155, но на отдельных участках (0–30 м) разнообразие низкое — 24–55 видов (Acosta et al., 2025). Иная ситуация отмечена у Каламианских о-вов (юго-запад Филиппин) — среднее число учтённых видов на участках 158 при максимуме 211 (Allen, Werner, 2002). Следуя представленной вышеупомянутыми исследователями классификации, общее разнообразие рыб на плато Аниуан можно оценить как среднее (70–99 видов), если же выделять отдельные зоны плато, то как плохое (40–69 видов) и очень плохое (<40).

Такая же тенденция прослеживается и в отношении числа рыб в пределах ключевых семейств — у Каламианских о-вов в общем списке 99 видов помацентровых, 97 губановых, 38 щетинозубых, 33 хирурговых, 26 скаровых (Allen,

Werner, 2002); в море Банда (Индонезия) число заметно ниже — соответственно 52, 47, 27, 19, 15 видов (Limmon et al., 2018); на мелководном участке у о-ва Сомбреро (см. выше) число видов этих семейств ещё ниже — 7, 12, 9, 6, 1 (Murdy et al., 1981), что вполне сравнимо с результатами, полученными на плато о-ва Миндоро — соответственно 13, 18, 2, 3, 2 вида (табл. 1). Такое положение характерно для рифов с обеднённой ихтиофауной, как, например, в Южно-Китайском море у Сингапура, где отмечено 57 видов, из которых зарегистрировано соответственно 17, 11, 3, 0, 2 вида из вышеперечисленных семейств (Lim, Chou, 1991).

Рассчитанные индексы разнообразия рыб разных зон плато (табл. 2) демонстрируют общую тенденцию — возрастание, за некоторыми исключениями, видового разнообразия осенью по сравнению с весной. Так, в водорослевой зоне 1 видовой состав увеличился с 17 до 23 видов, увеличились и значения индексов: $1/D_S$ — с 5.81 до 7.55, H' — с 1.99 до 2.14, D_{Mg} — с 2.98 до 4.42, D_{Mn} — с 1.16 до 1.91. Увеличение видового состава в зоне 2 с 41 до 60 видов отразилось в резком изменении индекса $1/D_S$ с 4.17 до 20.85. В целом значения индексов разнообразия зон с большей топографической сложностью субстрата (2 и 4) выше, чем зон с упрощённым рельефом (1 и 3).

Индекс разнообразия Шеннона (H') <1 принимается как низкий, 1–3 — средний, >3 — высокий (Limmon et al., 2018). В соответствии с этой градацией зоны 2 весной и осенью и 4 осенью имеют высокое разнообразие (3.09–3.84), зоны 1 и 3 весной и осенью (1.99–2.82) и 4 весной (2.00) — среднее (табл. 2). В водах Индонезии этот показатель весьма широко варьирует — 1.45–4.06 (Limmon et al., 2018), 1.36–3.23 (Adrim et al., 2012), у восточного побережья Филиппин (о-в Минданао) при низком видовом разнообразии (13–16 видов) — 2.35–2.65 (Eviota et al., 2021). Индекс доминирования Симпсона ($1/D_S$) является низким при значении >2.50, средним — при величинах 2.50–1.66, высоким, если он <1.25 (Limmon et al., 2018). Согласно этой шкале все зоны плато имеют низкий уровень доминирования какого-либо вида (4.17–20.85), как и у о-ва Минданао (Eviota et al., 2021) — 9.34–13.15. Исключением является зона 4 весной, для которой индекс имеет средний уровень (2.33) за счёт доминирования большого числа молоди *Pl. lineatus*, что подтверждает и средний уровень индекса выравненности Пиелу (E) — 0.50. Все другие значения E для зон плато лежат в пределах 0.68–0.94, что свидетельствует о хорошей сбалансированности сообщества рыб (при стабильном сообществе $E > 0.6$ — по: Limmon et al., 2018). Наблюдаемые значения этого индекса имеют либо узкий интервал — 0.81–0.88 (Eviota et al., 2021), либо очень широкий — 0.38–0.81 (Adrim et al., 2012), 0.36–0.79 (Limmon et al., 2018), что демонстрирует разнообразную ситуацию, а именно: сообщества рыб на разных участках имеют очень вариабельный, нестабильный видовой и численный состав.

Разнообразие рыб на плато сильно зависит от миграции их с близлежащих патч-рифов; доля кочевников (54.3%) превышает долю резидентов (40.8%) при незначительной части мигрантов (4.9%). При этом до 20 видов рыб можно отнести и к резидентам, и к кочевникам, так как они приплывают на плато, остаются здесь на несколько дней, но потом покидают его. Всего лишь ~50 видов рыб проводят у плато всю жизнь. В этом отличие данного местообитания от патч-рифа Карибского моря, где бóльшую часть сообщества (70.7%) составляют резиденты (Smith, Tyler, 1972).

Численность (рис. 3) и плотность (экз/100 м^2) рыб ключевых семейств на плато довольно низка. В зонах 1 и 3 эти показатели самые низкие —

Таблица 2. Индексы видового разнообразия рыб зон скального плато у побережья о-ва Миндоро (Филиппины) весной/осенью 2024 г.

Зона плато	$1/D_S$	H'	E	D_{Mg}	D_{Mn}
1	5.81/7.55	1.99/2.14	0.71/0.68	2.98/4.42	1.16/1.91
2	4.17/20.85	3.09/3.84	0.83/0.94	5.55/10.41	1.12/3.52
3	11.11/13.53	2.73/2.82	0.83/0.89	4.82/4.56	1.82/2.07
4	2.33/9.39	2.00/3.12	0.50/0.72	7.48/12.21	1.64/3.62

Примечание. Зоны плато соответствуют приведённым на рис. 1; индексы: $1/D_S$ — Симпсона (представлен в виде обратного значения), H' — Шеннона, E — Пиелу, D_{Mg} — Маргалефа, D_{Mn} — Менхиника.

плотность соответственно 10.0 и 22.0 экз/100 м^2 весной, осенью ещё ниже — 3.0 и 7.6 экз/100 м^2. При этом в самой большой по площади зоне 1 ни весной (рис. 3а), ни осенью (рис. 3б) не встречались хирурговые и скаровые, а щетинозубые были единичны. Немного выше плотность рыб в других зонах плато: в зоне 3 весной 53.5, осенью 31.7; в зоне 4 — соответственно 254.5 и 67.5 экз/100 м^2. В этих зонах отмечено значительно больше щетинозубых; хирурговые и скаровые были единичны весной. Осенью их количество немного увеличилось (рис. 3б) за счёт снижения вылова, но на всём плато уменьшилась численность помацентровых и губановых из-за отмирания водорослей, разрушения кораллов и убежищ в скалах после тайфунов. Состояние сообщества рыб плато по плотности особей четырёх ключевых семейств и подсемейства скаровых можно оценить как обеднённое (по: Mochek, Budaev, 2001) или очень плохое и плохое, немного выше оценка зоны 2 весной — среднее (по: Acosta et al., 2025). Дополнительной иллюстрацией бедности разнообразия сообщества рыб плато является очень низкое число видов (по два) двух семейств — щетинозубых и помакантовых (Pomacanthidae), которые являются ключевыми при оценке экологического состояния сообщества рыб коралловых рифов (Allen, Werner, 2002; Verdadero et al., 2017).

Проведённые исследования на скальном плато у о-ва Миндоро подтвердили ранее сделанный вывод: чем сложнее, гетерогеннее топография каменистого субстрата, больше его площадь и глубина расположения, выше развитие кораллового покрытия и водорослей, тем разнообразнее видовой состав и плотность рыб на нём (Luckhurst B., Luckhurst K., 1978; Carpenter et al., 1981; Schroeder, 1987; Benfield et al., 2008; Tkachenko, Soong, 2010; Adrim et al., 2012; Verdadero et al., 2017; Bintoro et al., 2023). На плато Анинуан максимальными видовым разнообразием и плотностью рыб отличаются краевые участки с наиболее сложной топографией субстрата, большим количеством убежищ, высокой гидродинамикой и обилием планктона. Но подобное мелководное скальное плато не может служить альтернативной заменой здоровому коралловому рифу из-за меньшего количества экологических ниш, вследствие чего здесь образуется обеднённое сообщество рыб с низкой плотностью входящих в него особей, которое сильно зависит от пополнения рыбами из близких патч-рифов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность О.С. Белоус (ННЦМБ ДВО РАН) за определение водорослей-макрофитов и А.А. Кепелю (ННЦМБ ДВО РАН) — за редактирование рисунков. Благодарю за помощь в организации водолазных наблюдений дайвцентр Deluna (Филиппины, о-в Миндоро) и лично А.С. Проханова, В.А. Святодумова и Д.Е. Домрина; за гостеприимство и радушие — персонал гостиницы Freedive Inn. и лично Л.Д. Селиверстову, А.Л. Селиверстова и Е.А. Метцнер. Большое спасибо за тщательное редактирование финального варианта рукописи П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансирование работы осуществлялось в рамках госбюджетной темы “Биоразнообразие Мирового океана: таксономия и эволюция, репродуктивная биология, биогеография и биоинвазии”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе проводили только наблюдения в естественной среде обитания и не осуществляли изъятие животных из неё. Методика наблюдений не противоречила международным нормам обращения с животными (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 270 с.

Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 181 с.

Acosta R.P., *Porlaje R.Z.*, *dela Torre A. et al.* 2025. Coral reef habitat and associated reef fishes in the Kalayaan island group, West Philippine Sea // Philipp. J. Fish. V. 32. № 1. P. 95–111. https://doi.org/10.31398/tpjf/32.1.2023A005

Adrim M., *Harahap S.A.*, *Wibowo K.* 2012. Community structure of coral reef fishes at Kendari waters // Ilmu Kelaut. Indones. J. Mar. Sci. V. 17. № 3. P. 154–163. https://doi.org/10.14710/ik.ijms.17.3.154-163

Alcala A.C. 1988. Effects of marine reserves on coral fish abundances and yields of Philippine coral reefs // Ambio. V. 17. № 3. P. 194–199.

Allen G.R. 2020. A field guide to tropical reef fishes of the Indo-Pacific. Tokyo, Ruthland, Singapore: Tuttle Publ., 316 p.

Allen G.R., *Werner T.B.* 2002. Coral reef fish assessment in the 'coral triangle' of southeastern Asia // Environ. Biol. Fish. V. 65. № 2. P. 209–214.
https://doi.org/10.1023/A:1020093012502

Allen G., *Steene R.*, *Humann P.*, *DeLoach N.* 2003. Reef fish identification. Tropical Pacific. Jacksonville: New World Publ. Inc., 484 p.

Balisco R.A.T., *Ticzon V.S.*, *Samaniego B.R. et al.* 2023. Marine fishes of Palawan, Philippines: species diversity, new records, and conservation status // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 60. Article 102825.
https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.102825

Benfield S., *Baxter L.*, *Guzman H.*, *Mair J.M.* 2008. A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 88. № 7. P. 1331–1341.
https://doi.org/10.1017/S0025315408002002

Bintoro G., *Isdianto A.*, *Harahab N. et al.* 2023. Reef fish monitoring as a coral reef resilience indicator in the Sempu Strait, South of East Java, Indonesia // Biodiversitas. V. 24. № 9. P. 4950–4959.
https://doi.org/10.13057/biodiv/d240938

Burke L., *Reitar K.*, *Spalding M. et al.* 2012. Reef at risk revisited in the coral triangle. Washington: World Resour. Inst., 72 p.

Carpenter K.E., *Springer V.G.* 2005. The center of the center of marine shore fish biodiversity: the Philippine islands // Environ. Biol. Fish. V. 72. № 4. P. 467–480.
https://doi.org/10.1007/s10641-004-3154-4

Carpenter K.E., *Miclat R.I.*, *Albaladejo V.D.*, *Corpuz, V.T.* 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes // Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. V. 2. Quezon City: Mar. Sci. Center Univ. Philipp. P. 497–502.

Cheal A.J., *MacNeil M.A.*, *Cripps E. et al.* 2010. Coral–macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef // Coral Reefs. V. 29. № 4. P. 1005–1015.
https://doi.org/10.1007/s00338-010-0661-y

Collette B.B., *Talbot F.H.* 1972. Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover // Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull. № 14. P. 98–124.

Eviota M.P., *Cuadrado J.T.*, *Adlaon M.S.* 2021. Species composition of coral reef fish in the Nonoc Island, Philippines // AACL Bioflux. V. 14. № 5. P. 2820–2825.

Falcón J.M., *Bortone S.A.*, *Brito A.*, *Bundrick C.M.* 1996. Structure of and relationships within and between the littoral, rock-substrates fish communities off four islands in the Canarian Archipelago // Mar. Biol. V. 125. № 2. P. 215–231.
https://doi.org/10.1007/BF00346302

Ferreira C.E.L., *Gonçalves J.E.A.*, *Coutinho R.* 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore // Environ. Biol. Fish. V. 61. № 4. P. 353–369.
https://doi.org/10.1023/A:1011609617330

Fricke R., *Eschmeyer W.N.*, *van der Laan R.* (eds.). 2026. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 02/2026).

Friedlander A.M., *Parrish J.D.* 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 224. № 1. P. 1–30.
https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00164-0

Froese R., *Pauly D.* (eds.). 2025. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 04/2025).

Gladfelter W.B., *Gladfelter E.H.* 1978. Fish community structure as a function of habitat structure on West Indian patch reefs // Rev. Biol. Trop. V. 26. Suppl. 1. P. 65–84.

Licuanan W.Y., *Robles R.*, *Reyes M.* 2019. Status and recent trends in coral reefs of the Philippines // Mar. Pollut. Bull. V. 142. P. 544–550.
https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.04.013

Lieske E., *Myers R.* 2002. Coral reef fishes. Indo-Pacific and Caribbean. Princeton: Princeton Univ. Press, 400 p.

Lim G.S.Y., *Chou L.M.* 1991. The fish fauna around proposed reef sites in Singapore // Towards an integrated management of tropical coastal resources. ICLARM Conf. Proc. 22. Singapore; Makati: Natl. Univ. Singapore et al. P. 333–336.

Limmon G.V., *Rijoly F.*, *Ongkers O.T.S. et al.* 2018. Community structure of reef fish in the southern waters of Ambon island, eastern Indonesia // AACL Bioflux. V. 11. № 3. P. 919–924.

Luckhurst B.E., *Luckhurst K.* 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities // Mar. Biol. V. 49. № 4. P. 317–323.
https://doi.org/10.1007/BF00455026

McManus J.W., *Miclat R.I.*, *Palaganas V.P.* 1981. Coral and fish community structure of Sombrero Island, Batangas, Philippines // Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. V. 2. Quezon City: Mar. Sci. Center Univ. Philipp. P. 271–280.

Mochek A.D., *Budaev S.V.* 2001. Ichthyological indication of aquatic ecosystems: coral reefs // J. Ichthyol. V. 41. Suppl. 2. P. S237–S241.

Murdy E.O., *Ferraris C.J., Jr.*, *Hoese D.F.*, *Steene R.C.* 1981. Preliminary list of fishes from Sombrero Island, Philippines, with fifteen new records // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 94. № 4. P. 1163–1173.

Najeeb S., *Khan R.A.A.*, *Deng X.*, *Wu C.* 2025. Drivers and consequences of degradation in tropical reef island

ecosystems: strategies for restoration and conservation // Front. Mar. Sci. V. 12. Article 1518701. https://doi.org/10.3389/fmars.2025.1518701

Near T.J., *Brownstein C.D.*, *Thacker C.E.*, *Wainwright P.C.* 2025. Phylogenetic taxonomy of wrasses and parrotfishes (Labridae) // Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. V. 66. № 2. P. 263–338. https://doi.org/10.3374/014.066.0201

Pratchett M.S., *Hoey A.S.*, *Wilson S.K. et al.* 2011. Changes in biodiversity and functioning of reef fish assemblages following coral bleaching and coral loss // Diversity. V. 3. № 3. P. 424–452. https://doi.org/10.3390/d3030424

Quimpo T.J.R., *Cabaitan P.C.*, *Olavides R.D.D. et al.* 2019. Spatial variability in reef-fish assemblages in shallow and upper mesophotic coral ecosystems in the Philippines // J. Fish Biol. V. 94. № 1. P. 17–28. https://doi.org/10.1111/jfb.13848

Ryanskiy A. 2021. Reef fishes of the coral triangle. S.l.: Amazon Digital Services LLC — KDP, 203 p.

Schroeder R.E. 1987. Effects of patch reef size and isolation on coral reef fish recruitment // Bull. Mar. Sci. V. 41. № 2. P. 441–451.

Sheppard C.R.C., *Davy S.K.*, *Pilling G.M.* 2009. The biology of coral reefs. Oxford: Oxford Univ. Press, 339 p.

Smith C.L., *Tyler J.C.* 1972. Space resource sharing in a coral reef fish community // Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull. № 14. P. 125–170.

Sutton M. 1985. Patterns of spacing in a coral reef fish in two habitats on the Great Barrier Reef // Anim. Behav. V. 33. № 4. P. 1332–1337. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80194-9

Tkachenko K.S., *Soong K.* 2010. Protection of habitat types: a case study of the effectiveness of a small marine reserve and impacts of different habitats on the diversity and abundance of coral reef fishes // Zool. Stud. V. 49. № 2. P. 195–210.

Van der Laan R., *Fricke R.*, *Eschmeyer W.N.* (eds). 2026. Eschmeyer's catalog of fishes: classification (http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification/. Version 02/2026).

Verdadero F.X.D., *Licuanan W.Y.*, *Escudero K.C. et al.* 2017. Status of coral communities and reef-associated fish and invertebrates in Batangas and Northern Palawan // Manila J. Sci. V. 10. P. 101–114.

Wilson S.K., *Dolman A.M.*, *Cheal A.J. et al.* 2009. Maintenance of fish diversity on disturbed coral reefs // Coral Reefs. V. 28. № 1. P. 3–14. https://doi.org/10.1007/s00338-008-0431-2

SPECIES COMPOSITION AND ECOLOGICAL STATE OF THE FISH COMMUNITY OF THE ROCK-CORAL-ALGAE PLATEAU ANINUAN (PHILIPPINE SEA, MINDORO ISLAND, PHILIPPINES)

A. I. Markevich[1, *]

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

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

Using the method of visual diving surveys, the results of the assessment of the species composition and distribution pattern of fish on a shallow rocky plateau in the Philippine Sea near Mindoro Island in spring and autumn are presented. A total of 105 fish species from 35 families have been recorded, with the greatest diversity noted among the Labridae and Pomacentridae — 21 and 13, respectively. The species composition of fish is slightly richer in autumn than in spring (79 species versus 71), and the density is higher in spring due to the large number of juveniles *Plotosus lineatus*, *Thalassoma lunare*, *Th. amblycephalum*. The highest diversity and density of fish are observed in the marginal zones of the plateau with the most complex substrate topography, a greater number of macrophyte algae and corals. The plateau fish community has an "average" diversity (Shannon index — 2.7), low dominance (Simpson index — 9.34), and good balance (Pielou evenness index — 0.76). The community is poor, with low densities of key reef fish families.

Keywords: coastal fish community, fish diversity indices, rock substrate, macrophytes, corals, Philippine Sea, Philippines

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 686–697

УДК 597.58.591.52.591.9(265.54)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ЩЕТИНИСТОГО БЫЧКА *DASYCOTTUS SETIGER* (PSYCHROLUTIDAE) В РОССИЙСКИХ И ЮЖНОКОРЕЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2026 г. В. В. Панченко[1, *], А. Н. Вдовин[2]

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

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

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

Поступила в редакцию 28.01.2026 г.
После доработки 20.02.2026 г.
Принята к публикации 27.02.2026 г.

По результатам донных тралений выявлено, что щетинистый бычок *Dasycottus setiger* в российских водах Японского моря обитает на глубинах 49–750 м при температуре −0.3... +6.0°С. В холодный период года предпочитает диапазон от 150 до 500 м, в тёплый — от 150 до 400 м. Наибольшие плотности распределения вида приурочены к южной части Татарского пролива со стороны о-ва Сахалин. Южная граница ареала щетинистого бычка располагается в водах Республики Корея у 35°40′ с.ш., а возможно, южнее, у 35°19′ с.ш. В российских япономорских водах достигает длины как минимум 39.1 см, в южнокорейских — 38.2 см. Доля молоди в уловах в южнокорейских водах выше. В российских водах на предпочитаемых глубинах прослеживается возрастание с глубиной доли молоди, в корейских на исследованных глубинах 102–400 м такой тенденции не выявлено.

Ключевые слова: щетинистый бычок *Dasycottus setiger*, распределение, плотность, глубина, размеры, температура, Японское море, Корея, Сахалин, залив Петра Великого

DOI: 10.7868/S3034514626060028

Щетинистый бычок *Dasycottus setiger* — широкобореальный тихоокеанский вид, обитающий в приматериковых и приостровных водах северной части Тихого океана от п-ова Корея, о-ва Хонсю и штата Вашингтон на юге до м. Наварин на севере (Линдберг, Красюкова, 1987; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Фёдоров и др., 2003; Kim et al., 2005; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014).

Во многих районах щетинистый бычок довольно многочислен (Тупоногов, Явнов, 2015), что предопределяет его важную роль в донных сообществах. Наиболее изучен вид в северной части своего ареала, где его целенаправленно исследовали. Здесь, в тихоокеанских водах у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов, рассмотрены батиметрическое и пространственное распределение щетинистого бычка, размерный состав, питание и некоторые другие аспекты биологии (Токранов, Орлов, 2001а, 2001б). Во второй из этих работ приведены также данные по достигаемой им длине и массе тела в охотоморских водах (у побережья Западной Камчатки) и в западной части Берингова моря. Изучено питание вида у побережья Аляски (Jewett et al., 1989).

Хотя для российских вод Японского моря щетинистый бычок считается обычным видом (Соколовский и др., 2007), целенаправленных исследований его биологии, в том числе распределения и размерного состава, не проводили.

В южной части моря, водах Республики Корея, исследовали некоторые аспекты размножения (Yang et al., 2007) и питания (Park et al., 2022) этого вида.

Цель нашей работы — описать распределение и размерный состав щетинистого бычка относительно районов обитания, диапазонов глубин и температурных условий в российских водах Японского моря, а также привести некоторые данные о размерном составе и распределении вида в южной части моря, у берегов Республики Корея.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на материалах донных траловых съёмок, проведённых в январе–декабре 1983–2024 гг. на судах Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) вдоль всего побережья российских вод Японского моря — как в его материковой части, так и в прилегающей к Западному Сахалину акватории (рис. 1). Всего выполнено 9552 траления на глубинах 2–940 м, из которых 4624 сопровождали измерением температуры придонного слоя воды. Основная масса тралений проведена донными тралами с длиной верхней подборы 23.2 или 27.1 м (ячея в кутце 30 × 30 мм) и вшитой в кутец селективной вставкой дели (ячея 10 × 10 мм). Для обследования мелководной зоны на юге российских вод (зал. Петра Великого) применяли и меньший трал — с длиной верхней подборы 14.6 м с такой же мелкоячейной делью в кутце. Помимо этого часть тралений в 1980-е и 1990-е гг. выполнена донными тралами других модификаций как с применением мелкоячейной вставки, так и без неё. Существенной разницы в размерном составе щетинистого бычка в этих ловах не отмечено, что позволило объединить данные. Отсутствие явных различий в размерах вылавливаемых рыб показано для подобных ловов и на примере другого представителя семейства — нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Панченко, 2013).

Также использованы результаты совместных работ с учёными Национального института исследований и развития рыболовства Республики Корея у япономорского побережья Южной Кореи (рис. 1) на южнокорейских научно-исследовательских судах “Tamgu-5”, “Tamgu-20” и “Tamgu-21”. Исследования осуществляли донными тралами с длиной верхней подборы от 17.7 до 40.6 м с селективной вставкой дели

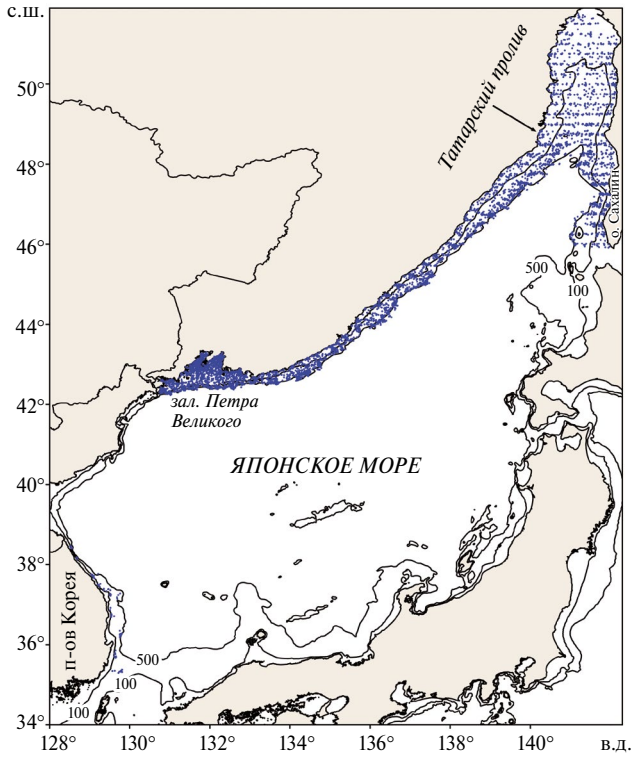


Рис. 1. Места тралений (•) в российских и южнокорейских водах Японского моря: (—) — изобаты.

(ячея 10 × 10 мм) в сентябре–начале ноября 2005–2018 гг. По этому району мы располагаем информацией о 97 тралениях на глубинах 102–400 м, проведённых в 12 съёмках, состоящих из 7–9 точек каждая, а также данными 48 измерений температуры придонного слоя воды.

Для получения сравнимых результатов уловы каждого трала пересчитывали на плотность по формуле: $P = B/S$, где P — плотность (удельная численность или биомасса), экз/км^2 или кг/км^2; B — улов, экз. или кг; S — площадь траления, км^2; коэффициенты уловистости при пересчёте не вводили. Пространственное распределение рыб анализировали с использованием программного пакета Surfer (https://www.goldensoftware.com/products/surfer).

Абсолютную длину рыб (TL) измеряли с точностью до 1 см, при превышении целого значения на 0.1 см и более особь относили к следующему сантиметровому классу. Так, особей TL 19.1–20.0 см включали в размерный класс 20 см (Методическое пособие ..., 2017). Размерный состав щетинистого бычка охарактеризован по результатам промеров 1174 экз. в российских водах и 721 экз. в южнокорейских. В водах Кореи в сентябре–октябре индивидуально взве-

Характеристика собранного в водах Японского моря в разные месяцы 1983–2024 гг. материала по щетинистому бычку *Dasycottus setiger*

Глубины, м	Российские воды												Корейские воды		
	Декабрь–март			Апрель–май			Июнь–август			Сентябрь–ноябрь			Сентябрь–ноябрь		
	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n
<49	32	16	0	453	323	0	1974	288	0	830	193	0	0	0	0
49–100	168	82	12	684	494	18	1049	387	37	625	265	27	0	0	0
101–150	102	47	16	322	239	41	251	121	48	191	99	32	72	38	413
151–200	80	45	15	222	157	57	86	55	22	117	77	30	4	1	104
201–300	183	118	55	358	259	112	165	115	40	197	134	68	6	3	49
301–400	113	72	34	269	200	139	103	79	48	100	81	38	15	6	155
401–500	75	58	19	207	152	72	79	65	19	48	40	20	0	0	0
501–600	23	15	3	159	123	88	62	46	10	28	21	9	0	0	0
601–750	18	13	3	110	93	31	21	16	3	29	21	8	0	0	0
>750	0	0	0	17	15	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Всего	794	466	157	2801	2055	558	3790	1172	227	2167	931	232	97	48	721

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

сили 446 экз. (при взвешивании рыб измеряли с точностью до 1 мм), из них 93 экз. вскрыли для определения пола. В водах России пол при взвешивании не определяли, в целом здесь взвесили 459 экз., в том числе 150 экз. в осенний период. Минимальный размер взвешенных рыб в двух районах был аналогичен — 5 см, максимальный в первом районе составил 38.2 см, во втором 38.5 см.

При делении на сезоны учитывали, что деятельный слой Японского моря максимально охлаждается в феврале–марте (Лучин, 2007), поэтому март, наряду с декабрём–февралём, отнесли к зимнему периоду, а в весенний включили только апрель–май. Летний и осенний сезоны рассматривали соответственно календарным месяцам – июнь–август и сентябрь–ноябрь. Положенный в основу работы материал представлен в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом в российских водах, где исследованный батиметрический диапазон был гораздо больше, чем у берегов Кореи (таблица), щетинистый бычок отмечен на глубинах 49–750 м. Во все сезоны районы, в которых щетинистый бычок концентрировался значительно, как и районы с низкими плотностями его распределения, оставались неизменными. Это позволило нам объединить сезонные данные о его распределении по акватории (рис. 2).

На юге российских вод щетинистый бычок присутствовал в уловах, начиная от приграничного участка проведения работ. Самая же северная находка вида представлена единственной особью и зарегистрирована в Татарском проливе в точке с координатами 50°30′ с.ш., 141°31′ в.д. на глубине 96 м. В прилегающей с юга акватории наблюдались лишь эпизодические и, как правило, единичные поимки щетинистого бычка (рис. 2а). С продвижением далее на юг результативность тралений повышалась, и в южной части пролива с островной стороны плотности скоплений щетинистого бычка оказались наибольшими в российских водах моря. Далее в центральной, приматериковой, части российской акватории плотность распределения рыб в целом уменьшилась, хотя и здесь периодически отмечали значительные

уловы вида. В южной области российских вод, в зал. Петра Великого и в прилегающей акватории, плотность на глубинах обитания была довольно высокой, хотя столь значительных уловов, как у Западного Сахалина, не наблюдалось.

В водах Республики Корея самые южные траления, при разборе уловов которых отмечали особей щетинистого бычка, мы зарегистрировали у южной границы проведения работ — на 35°19′ с.ш. и 35°20′ с.ш., глубины соответственно 140 и 119 м. В обоих тралах вид был представлен единичными экземплярами, а траления проводили после ловов, в которых присутствовало значительное число щетинистого бычка, что не исключает вымывание застрявших в трале особей из предыдущего улова. На десяти других станциях, проведённых в близких координатах в другие годы, уловы щетинистого бычка не отмечены. Достоверная же наиболее южная поимка вида зарегистрирована в координатах 35°40′ с.ш., 129°39′ в.д. на глубине 128 м, где было поймано 5 экз. *TL* 7–9 см. Севернее щетинистый бычок присутствовал в подавляющем большинстве тралений, как в диапазоне от 102 до 150 м, так и глубже, и зачастую образовывал значительные скопления. Наибольшая плотность распределения вида в южнокорейских водах пришлась на центральный район — акваторию в районе 36°–37° с.ш. (рис. 2б).

Несмотря на то что на различных участках акватории российских вод плотность скоплений щетинистого бычка различалась (рис. 2а), повсеместно просматриваются сходные тенденции сезонного батиметрического распределения. Это позволяет рассмотреть данные о его сезонном распределении в целом для российских вод.

Минимальные глубины, на которых был отмечен вид, зимой, весной, летом и осенью различались слабо (соответственно 50, 55, 49 и 54 м). Максимальная же глубина обнаружения составила зимой 743, весной — 750, летом — 638, осенью — 673 м. Казалось бы, различия в этом показателе зимой и летом демонстрируют его смещение в тёплый период года на несколько меньшие глубины, чем в холодный. Но однозначно утверждать это, основываясь на имеющемся материале о максимальных глубинах обнаружения, мы не можем, так как наибольшая глубина исследований летом составила лишь немногим более 650 м, а глубже 638 м было проведено лишь шесть тралений.

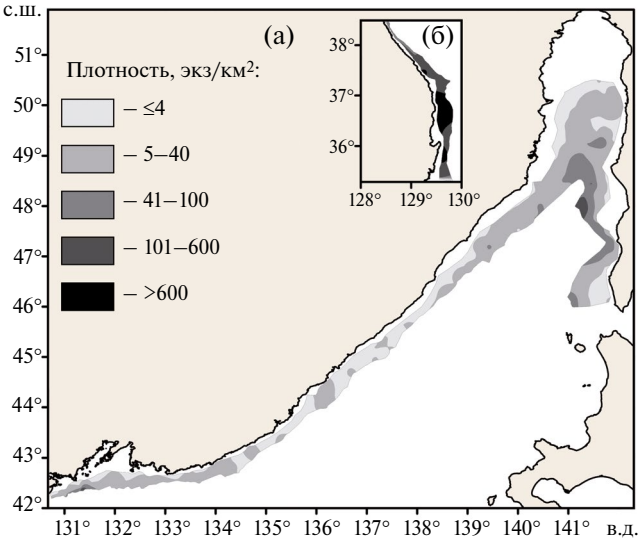


Рис. 2. Распределение щетинистого бычка *Dasycottus setiger* по акватории российских (а) и южнокорейских (б) вод Японского моря.

Однако вне зависимости от того, способны или нет отдельные особи щетинистого бычка опускаться в тёплый период года столь же глубоко, как и в холодный, о тяготении вида зимой к несколько бóльшим глубинам, чем летом, можно объективно судить по анализу глубины предпочтительного обитания (рис. 3). Зимой по величинам его средней плотности как в штучном, так и в массовом выражениях доминировали глубины 401–500 м, далее — 301–400 и 201–300 м, из которых в первом диапазоне была выше удельная численность, во втором — удельная биомасса рыб (рис. 3а). Летом же диапазон от 401 до 500 м не входил в число лидеров. В это время наибольшая численность рыб на единицу площади приходилась на глубины 301–400 м, а наибольшая биомасса — на 151–200 и 201–300 м (рис. 3в). Весной наибольшие плотности по численности были приурочены к 301–400 м, т.е. к тем же глубинам, что и летом. По удельной же биомассе весной наряду с этим диапазоном лидировали глубины от 501 до 600 м. Следует отметить, что не только весной, но и осенью значительные скопления щетинистого бычка отмечались в том числе и на глубинах 501–600 м, т.е. в несколько более глубоких слоях, чем зимой. Между тем, оба удельных показателя щетинистого бычка осенью, как и зимой, оказались наиболее высокими в диапазоне от 401 до 500 м.

В отличие от российских япономорских вод в южнокорейских осенью не прослеживалось поступательного изменения с глубиной

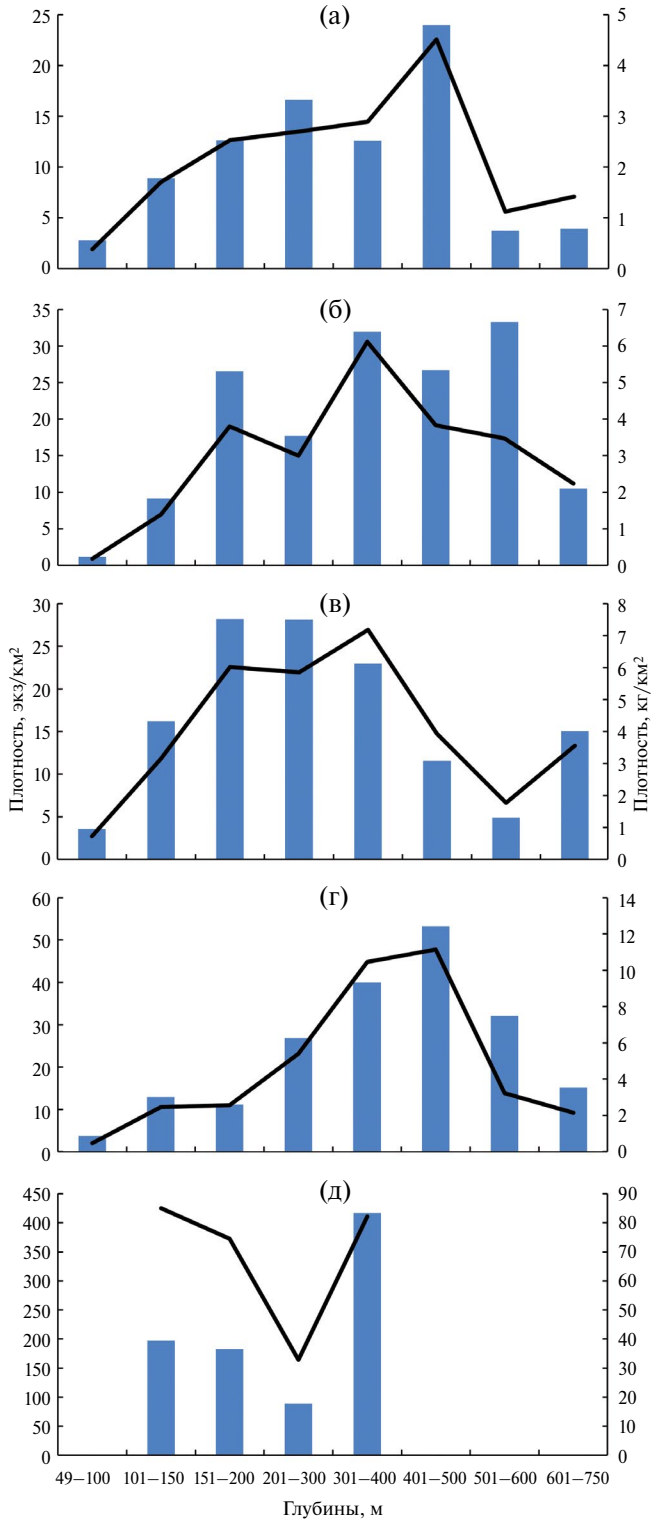


Рис. 3. Средняя плотность щетинистого бычка *Dasycottus setiger* в зависимости от глубины по данным траловых ловов в российских водах Японского моря зимой (а), весной (б), летом (в) и осенью (г), а также в южнокорейских водах Японского моря осенью (д): (—) — в экз/км², (■) — в кг/км².

плотности распределения щетинистого бычка. На минимальных из исследованных здесь глубин (102–150 м) удельная численность оказалась наибольшей. Близкие же значения этого показателя зарегистрированы не на прилегающих глубинах, а на 301–400 м, но удельная биомасса в этом диапазоне оказалась в два раза выше, чем на 102–150 м. На промежуточных глубинах (151–300 м), гораздо менее обеспеченных данными (таблица), чем глубины 301–400 м и в особенности 102–150 м, наименьшие плотности как в штучном, так и в массовом выражениях пришлись на 201–300 м (рис. 3д).

Сравнивая плотность распределения щетинистого бычка в корейских водах в обследованных осенью диапазонах (рис. 3д) с таковой в российских в любой из сезонов (рис. 3а–3г), видно, что в корейских водах удельная численность рыб превышает на порядок таковую в российских, тогда как в величинах удельной биомассы разрыв выражен в меньшей степени. Причина кроется в разнице размерных составов уловов в российских и корейских водах. В обоих районах минимальные и максимальные размеры щетинистого бычка были близки — в российских водах отловлены особи классов *TL* от 5 до 40 см, в корейских — от 5 до 39 см. Однако если у южной границы ареала, в корейских водах, основу уловов составляли мелкоразмерные и среднеразмерные особи, то в российских япономорских водах — среднеразмерные и крупноразмерные (рис. 4) имеющие, соответственно, бóльшую массу тела. В результате >50% промеренных рыб российских вод составляли особи *TL* > 23 см, тогда как в корейских на них пришлось лишь < 20%.

В российских водах Японского моря наиболее крупная из взвешенных особь щетинистого бычка *TL* 38.5 см имела массу 1160 г. В южнокорейских водах самый крупный из взвешенных самец *TL* 38.2 см был массой 843 г, самка *TL* 35.3 см — 754 г. Уп-ова Корея, где измерения проводили в осенний период, аллометрическая зависимость массы щетинистого бычка (*W*, г) от длины (*TL*, см) имела вид: $W = 0.0175 \times TL^{2.9899}$ ($R^2 = 0.9884$). Для российских вод Японского моря формулы оказались следующими: без разделения на сезоны — $W = 0.0210 \times TL^{2.9621}$ ($R^2 = 0.9782$), по осеннему периоду — $W = 0.0187 \times TL^{2.9974}$ ($R^2 = 0.9802$).

При описании батиметрического распределения щетинистого бычка мы указывали, что зачастую в один и тот же сезон его наибольшая

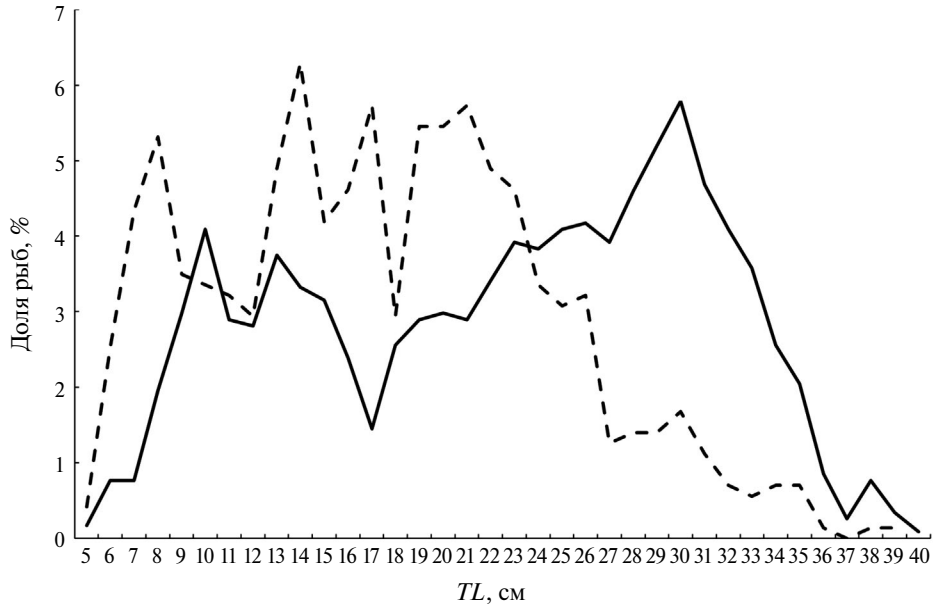


Рис. 4. Размерный состав щетинистого бычка *Dasycottus setiger* из траловых уловов в российских водах Японского моря (——) и в южнокорейских водах Японского моря (– – –). Здесь и на рис. 5: *TL* — абсолютная длина.

численность отмечается в одном диапазоне, а биомасса — в другом. Для российских вод наиболее ярким примером этого служит летний период, когда наибольшая удельная численность рыб приходилась на 301–400 м, а удельная биомасса — на 151–200 и 201–300 м (рис. 3в). Подобные различия в определённой степени проявляются во все сезоны и обусловлены разницей в батиметрических предпочтениях рыб различных размеров и, соответственно, массы тела (рис. 5). В зимний период средние размеры щетинистого бычка в шельфовой зоне российских вод были сходными (~23–24 см), а глубже 200 м прослеживается чёткая тенденция уменьшения этого показателя (рис. 5а). В весенний и осенний сезоны уменьшение средних размеров с глубиной начинает прослеживаться уже в шельфовой зоне от глубин ~100 м, но наблюдается эта тенденция только до 400-метровой изобаты (рис. 5б, 5г). Летом (рис. 5в), как и зимой, постепенное уменьшение средних размеров проявляется за пределами шельфовой зоны при выходе на склон, на глубины >200 м, но, как весной и осенью, глубже 400 м уменьшения этого показателя не прослеживается. Уменьшение средних размеров щетинистого бычка с глубиной в верхней части склона обусловлено повышением доли молоди на предпочитаемых видом глубинах: весной, летом и осенью наибольшую долю мелкоразмерных ($TL \leq 15$ см) особей (относительно промеренных в диапазонах рыб) регистрировали на глубинах 301–400 м, а зимой — на 401–500 м. Однако отмечали таких мелкоразмерных особей во все сезоны, как правило, повсеместно, начиная от близких к минимальным для вида глубин и заканчивая близкими к максимальным. Это же можно сказать про крупноразмерных ($TL > 25$ см) особей. Наименьший же коридор варьирования размеров обычно приходился на глубоководную зону — глубже 500 м (рис. 5а–5г).

В корейских водах обращает на себя внимание большая разница в удельной биомассе щетинистого бычка на глубинах 102–150 и 301–400 м при сходных показателях удельной численности (рис. 3д). Здесь средние его размеры от глубин 102–150 до 201–300 м последовательно понижались, после чего на 301–400 м заметно возросли (рис. 5д). Несмотря на это, наиболее крупные особи зарегистрированы не в последнем диапазоне, а на глубинах ≤ 200 м, минимальные же размеры во всех четырёх обследованных диапазонах были сходными.

Конечно же, на распределение рыб по глубинам существенное влияние оказывает температурный фактор, однако в большей степени это характерно для шельфовых рыб, так как сезонные изменения температуры выражены в основном в верхней части шельфа. Щетинистый же бычок придерживается круглый год верхнего отдела склона и нижней части шельфа, где температура меняется слабо.

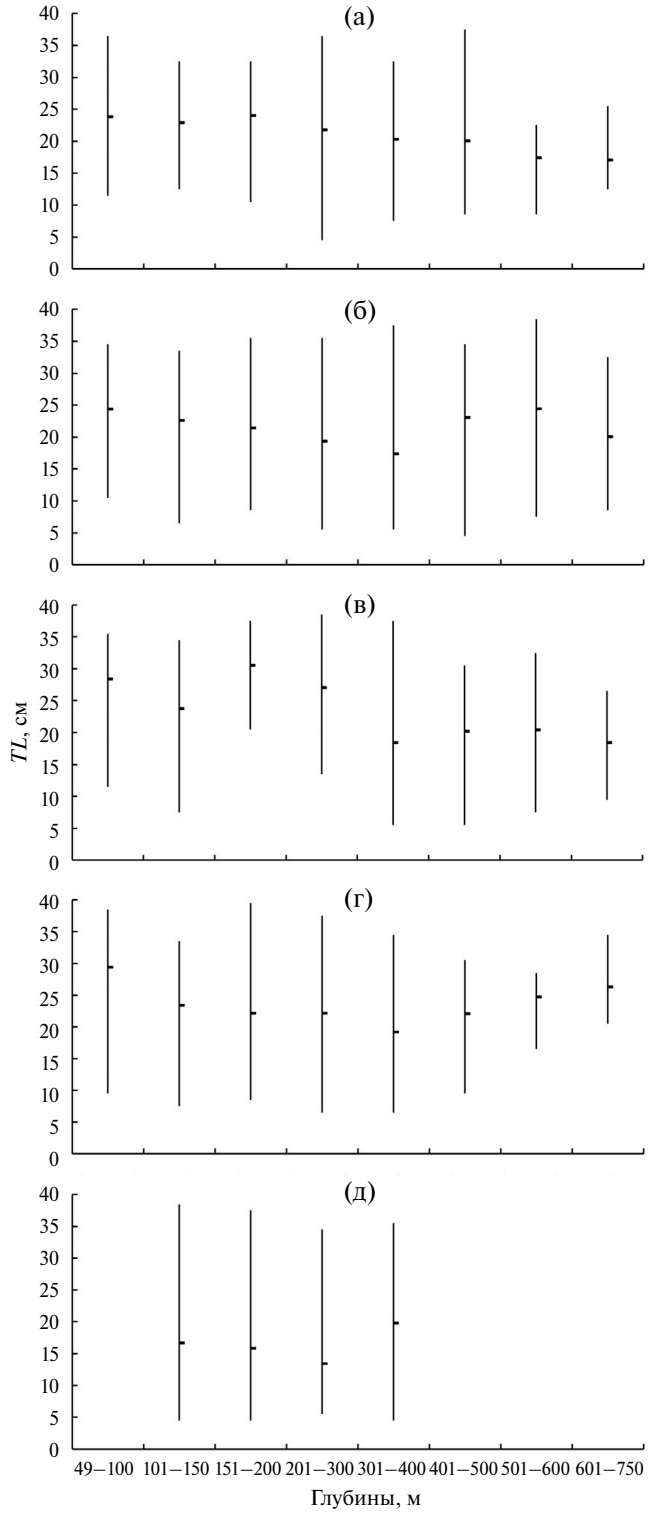


Рис. 5. Размерный состав щетинистого бычка *Dasycottus setiger* в зависимости от глубины по данным траловых ловов в российских водах Японского моря зимой (а), весной (б), летом (в) и осенью (г), а также в южнокорейских водах Японского моря осенью (д): (-) — среднее значение, (|) — пределы варьирования показателя.

В российских исследованных водах температура придонного слоя варьировала от −1.8 зимой до +22.8°С летом. Наибольшие сезонные изменения температуры были характерны для верхней части шельфа, где щетинистый бычок не обитает. На минимальных глубинах обнаружения вида в диапазоне от 49 до 100 м температура по сезонам варьировала от −1.2 до +13.2°С. Глубже резких сезонных температурных изменений не наблюдали, хотя в холодный период года линзы отрицательной температуры отмечали в пределах всего шельфа. В среднем на глубинах 101–150 м температура по сезонам различалась не более чем на полградуса, в пределах 1.3–1.8°С (рис. 6). Глубже, на 151–200 м, зимой и весной температура незначительно повысилась, а летом и осенью понизилась. Далее температура с глубиной постепенно понижалась до слабоположительных (< 1°С) значений, а сезонные температурные различия нивелировались. Минимальная температура, при которой щетинистый бычок был отмечен, составила −0.3°С, максимальная +6.0°С. В связи с предпочтением щетинистым бычком в течение всего года верхнего отдела склона и нижней части шельфа, где температура изменяется слабо, основная масса рыб отмечена при слабоположительной (до 2°С) температуре.

На юге, у п-ова Корея, где траления в верхней части шельфа не проводили, температура на глубинах исследования варьировала от 0.8 до 10.0°С. Средняя температура глубже 200 м была близка к таковой в российских водах, а мельче — несколько большей (рис. 6). Вид был отмечен в температурном диапазоне от 0.8 до 3.9°С.

ОБСУЖДЕНИЕ

До настоящего времени считалось, что наиболее южный участок ареала щетинистого бычка у западного материкового побережья Тихого океана располагается в Японском море у п-ова Корея в районе г. Сокчхо (Kim et al., 2005) — на 38°12′ с.ш. Как показала наша достоверная поимка нескольких особей на 35°40′ с.ш. и возможные единичные поимки на 35°19′ и 35°20′ с.ш., граница проходит гораздо южнее — у входа в Корейский пролив. Прохождение здесь границы ареала этого обитателя нижней части шельфа и верхнего отдела склона вполне закономерно в связи с уменьшением на юге Японского моря глубин на входе в указанный пролив (рис. 1).

С продвижением в центральную часть южнокорейских вод плотность распределения щетинистого бычка повышается, затем у гра-

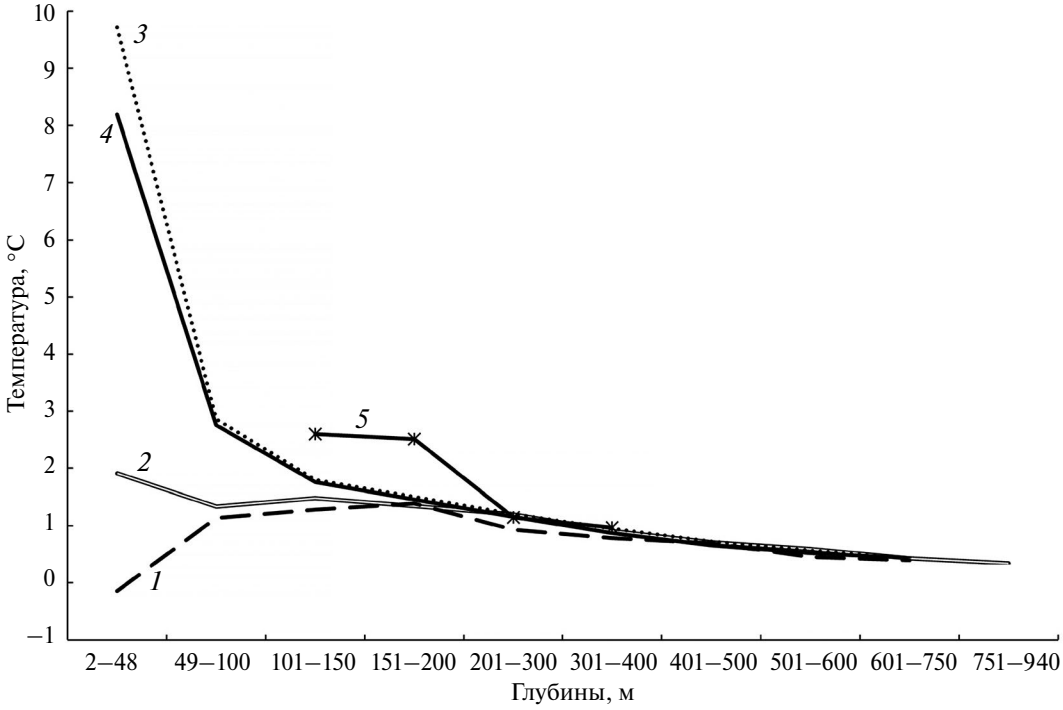


Рис. 6. Средняя температура придонного слоя воды в зависимости от глубины в российских водах Японского моря зимой (*1*), весной (*2*), летом (*3*) и осенью (*4*), а также в южнокорейских водах Японского моря осенью (*5*).

ницы с водами Северной Кореи снижается (рис. 2б). Возможно, плотности скоплений рыб в северокорейских водах имеют промежуточный характер между таковыми здесь и в южной части российских вод — в зал. Петра Великого. Наибольшие среди российских япономорских вод плотности распределения вида приурочены к южной части Татарского пролива у побережья о-ва Сахалин (рис. 2а), чему, возможно, способствует воздействие ветви тёплого Цусимского течения, заходящей к Юго-Западному Сахалину (Яричин, 1980; Зуенко, 2008). Между тем, непосредственного влияния течений на температурный фон мест обитаний вида не наблюдается; в придонных слоях нижнего шельфа и верхней части склона температура была сходной и здесь, и в материковой части Татарского пролива, где вдоль берега движется на юг более охлаждённое течение Шренка, и далее, в зоне влияния холодного Приморского течения, и в зал. Петра Великого, где действие последнего уменьшается и ощущается влияние южных вод. Следует заметить, что в водах Татарского пролива скопления донных рыб в нижней части шельфа и верхнем отделе склона характерны в основном для островного побережья и именно его южной части (Ким Сен Ток, 2001). Хотя это прослеживается не у всех видов. К примеру, среди рыб рода *Triglops* такое наблюдается у большеглазого триглопса *T. scepticus*, тогда как представители близкородственного остроносого триглопса *T. pingelii*, обитающие в Татарском проливе, придерживаются в основном материкового побережья (Пущина и др., 2021).

В северной части Татарского пролива уловы щетинистого бычка как у материкового, так и у островного побережий падают, и севернее 50°30′ с.ш. вид не отмечен. Северной границей ареала щетинистого бычка являются воды Берингова моря, поэтому отсутствие его в Японском море севернее 50°30′ с.ш. связано с местными особенностями. Здесь играет роль мелководность северной части Татарского пролива — наиболее северная поимка щетинистого бычка в водах пролива отмечена на глубине 96 м, а с продвижением на север глубины уменьшаются. К тому же для вида в северной части пролива может быть неблагоприятен гидрологический режим. Здесь в шельфовой зоне формируется подповерхностный слой вод с пониженными температурой и солёностью. Низкая солёность в кутовой части пролива обусловлена интенсивностью материкового стока, по большей части р. Амур. Указанный подповерхностный слой вод опускается за счёт зимней конвекции в придонные области и образует холодный подстилающий слой (Зуенко, 2008).

В районе исследования щетинистый бычок отмечен на глубинах 49–750 м. Отсутствие вида в российских водах Японского моря на глубинах <49 м сомнений не вызывает, так как здесь в каждый из сезонов было проведено большое количество тралений. Глубины же >750 м обследовали лишь 19 тралениями (17 — весной и 2 — осенью) (таблица), поэтому нельзя исключить захода отдельных особей и глубже. Наименее вероятно такое проникновение летом, когда скопления вида относительно других сезонов сдвинуты в сторону берега и, соответственно, максимальные глубины обнаружения вида наименьшие — 638 м. В пользу возможного захода вида в остальные сезоны глубже 750 м свидетельствует и то, что на юге Японского моря он встречается до глубины 800 м (Kim et al., 2005), а в целом для ареала известен до 850 м (Mecklenburg et al., 2002).

Токранов и Орлов (2001а) при исследованиях в тихоокеанских водах у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов в мае–декабре на глубинах 100–850 м выявили, что щетинистый бычок встречается там до гораздо меньших глубин, чем известен для вод Японского моря и в целом для ареала — лишь до 577 м, а основная его масса (81–95%) постоянно концентрируется на глубинах 100–300 м. В соседних районах, у Западной Камчатки и в Кроноцком заливе (Восточная Камчатка), летом и в начале осени при обследовании глубин от <20 до 200 м было выявлено, что среди этих глубин щетинистый бычок придерживается в основном 150–200 м (Токранов, 1981; Токранов, Полутов, 1984). Как показали наши исследования, выявленная в Кроноцком заливе и у Западной Камчатки закономерность сохраняется и с продвижением в российские воды Японского моря — здесь значительных уловов щетинистого бычка на глубинах ≤100 м также не наблюдается (рис. 3а–3г). Возможно, это характерно и для юга ареала вида, вод Республики Корея, по которым данные об исследованиях на глубинах ≤100 м отсутствуют. Однако этому противоречит высокая плотность рыб в южнокорейских водах на минимальных из исследованных здесь глубин (рис. 3д).

В тихоокеанских водах у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов по сравнению с российскими водами Японского моря меньше не только максимальные, но и предпочитаемые глубины обитания рассматриваемого вида. В первом районе предпочитаемый диапазон в мае–декабре в целом составляет от 100 до 300 м (Токранов, Орлов, 2001а) с некоторым смещением осенних скоплений на бóльшие по сравнению с летними глубины (Орлов, 2010), т.е. меньше, чем во втором, в котором в холодный период года щетинистый бычок предпочитал глубины 401–500 м, а в тёплый — 301–400 м (рис. 3).

Несмотря на различия глубин обитания, у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов щетинистый бычок придерживается термических условий, сходных с теми, в которых вид обитает в российских водах Японского моря. В обоих районах он отмечен при температурах от −0.3°С: до +3.7°С в первом районе (Токранов, Орлов, 2001а), до 6.0°С — во втором. Различие в наибольших температурах, видимо, связано с отсутствием исследований глубин <100 м в первом районе. В целом же в обоих районах вид предпочитает слабоположительную температуру до 2.0°С.

По данным Токранова и Орлова (2001а), в тихоокеанских водах у Камчатки и Северных Курил средние размеры щетинистого бычка уменьшаются с возрастанием глубины, а максимальные глубины обитания характерны преимущественно для молоди, хотя при этом не указывается, до какой длины рыб относили к молоди.

В Японском море у п-ова Корея 50% щетинистого бычка достигают половой зрелости при длине 23.4 см (Yang et al., 2007). Максимальная же длина особей вида в южнокорейских и в российских япономорских водах сходная — соответственно 38.2 и 39.1–40.0 см.

По российским водам Японского моря также прослеживается тенденция уменьшения средних размеров щетинистого бычка с глубиной, но в большинстве сезонов лишь до 400 м (рис. 5а–5г). Уменьшение средних размеров до указанных глубин происходит за счёт возрастания доли молоди, к которой, судя по указанному выше размеру полового созревания, однозначно относятся особи длиной до 15, а возможно, и до 20 см. Однако глубже не проявляется тенденция, выявленная у Северных Курил и Камчатки, — обитание на глубинах, близких к максимальным, преимущественно молоди (Токранов, Орлов, 2001а). По водам же Южной Кореи мы не можем проследить изменения размерного состава полностью на глубинах обитания. Можно лишь сказать, что на обследованных здесь глубинах 102–400 м наблюдали сначала уменьшение

средних размеров вида, затем, на 301–400 м, возрастание, а максимальные и в особенности минимальные размеры рыб в уловах существенно не менялись (рис. 5д).

При сходных минимальных и максимальных размерах рыб из уловов в двух районах Японского моря в водах Кореи гораздо выше доля молоди, чем в российских, что проявляется во всех размерных классах. Отсутствие в уловах в обоих районах особей $TL < 5$ см и относительно небольшое количество рыб размерных классов 5, 6 и 7 см, вероятно, объясняется селективностью орудий лова. Доля взрослых рыб $TL > 24$ см, т.е. выше размера массового полового созревания (Yang et al., 2007), в российских япономорских водах была гораздо большей (рис. 4). Соответственно, различался и средний размер рыб: 17.1 см — в южном районе и 22.0 см — в более северном. Подобное различие в размерах бычков из южных и северных участков наблюдали в тихоокеанских водах у Камчатки и Северных Курил: в южном районе в уловах присутствовали особи щетинистого бычка длиной 9–32 см, в северном — 10–39 см. Средний размер различался более чем на 7 см: 19.9 см — в южном районе и 27.1 см — в северном (Токранов, Орлов, 2001а).

У охотоморского побережья Камчатки щетинистый бычок достигает длины 43 см (Токранов, Орлов, 2001б), а в тихоокеанских водах — 32 см у Северных Курил и 39 см у Камчатки (Токранов, Орлов, 2001а), т.е. в последнем случае размеры близки к таковым вида в Японском море. О наиболее крупных особях щетинистого бычка известно из северной части ареала. В статье, посвящённой связи массы тела с его длиной у широкого ряда рыб западной части Берингова моря, для щетинистого бычка отмечено, что эта связь описана по экземплярам длиной от 19 до 73 см (Orlov, Binohlan, 2009). Но в других публикациях с участием одного из авторов этой работы указывается, что предельная длина щетинистого бычка в западной части Берингова моря составляет лишь 45 (Токранов, Орлов, 2001б) или 46 (Токранов, Орлов, 2015) см. В связи с этим, а также с отсутствием в других источниках по этому и другим районам сведений о достижении щетинистым бычком размеров свыше 46 см, следует считать информацию о достижении им длины 73 см ошибочной.

Исходя из приведённых данных, мы не можем говорить о постепенном снижении предельных размеров щетинистого бычка в южном направлении, однако можем говорить о достижении им наибольших размеров в северной части ареала.

Несмотря на схожесть достигаемых размеров рыб двух районов Японского моря, имеющиеся у нас данные свидетельствуют, что взрослые рыбы (во всяком случае крупноразмерная их часть) избегают вод близ южной границы своего ареала. Южнее 36° с.ш. при промере ~100 пойманных особей, кроме одной из них TL 30 см, размер остальных варьировал в пределах 6–26 см, т.е. уловы состояли из молоди и рыб близких к созреванию и недавно достигших половой зрелости. Самая же южная достоверная поимка была представлена молодью TL 7–9 см.

Масса одноразмерных особей щетинистого бычка в российских водах Японского моря во всех размерных классах несколько выше, чем в южнокорейских. Так, масса среднеразмерных рыб TL 25 см согласно приведённым выше зависимостям в российских водах как без разделения на сезоны, так и только по данным осеннего периода составляет 290 г, а в южнокорейских — 265 г. По сборам в апреле–декабре известно, что связь массы с длиной щетинистого бычка западной части Берингова моря имеет вид: $W = 0.0104 \times TL^{3.13}$ ($R^2 = 0.993$) (Orlov, Binohlan, 2009). Любопытно, что согласно этой формуле масса мелко- и среднеразмерных особей щетинистого бычка здесь ниже не только по сравнению с российскими водами Японского моря, но и с южнокорейскими. Так, для особей длиной 25 см она составит в западной части Берингова моря лишь 247 г. Но если у особей российских япономорских вод масса тела и с дальнейшим ростом остаётся относительно сравниваемых районов наиболее высокой, то у крупноразмерных особей южнокорейских и беринговоморских вод различия в массе тела нивелируются.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам российских научных групп, принимавшим наряду с авторами настоящей работы участие в сборе ихтиологической информации. Особая благодарность сотрудникам ТИНРО Д.В. Антоненко, М.И. Бойко, Д.В. Измятинскому, П.В. Калчугину, П.Г. Милованкину, В.А. Нуждину, С.Ф. Соломатову. Также мы признательны членам научных групп судов Национального института исследований и развития рыболовства Республики Корея, в особенности сотрудникам этого института Sang Chul Yoon и Jeong-Ho Park,

неоднократно участвовавшим в совместных исследованиях как российских, так и южнокорейских вод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с рыбами соответствовали действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований животных, что подтверждено заключением комиссии по биомедицинской этике Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН (регистрационный № 29 от 27.01.2026 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.

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

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

Лучин В.А. 2007. Сезонная изменчивость температуры воды в деятельном слое дальневосточных морей // Дальневосточные моря России. Кн. 1. Океанологические исследования. М.: Наука. С. 232–252.

Методическое пособие по сбору промысловой и биологической информации. 2017. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 102 с.

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

Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.
https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1775.3040

Панченко В.В. 2013. Размерно-возрастной состав и динамика численности нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2 (54). С. 208–218.

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

Пущина О.И., *Панченко В.В.*, *Бойко М.И.*, *Галеев А.И.* 2021. Распределение и некоторые черты биологии рогатковых рода *Triglops* (Cottidae) в Японском море // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 88–99.
https://doi.org/10.31857/S0042875221010161

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

Токранов А.М. 1981. Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 2. С. 229–237.

Токранов А.М., *Орлов А.М.* 2001а. Некоторые биологические особенности психролютовых рыб (Psychrolutidae) тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. Сообщение 1. Пространственно-батиметрическое распределение // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 481–489.

Токранов А.М., *Орлов А.М.* 2001б. Некоторые биологические особенности психролютовых рыб (Psychrolutidae) тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. Сообщение 2. Размерно-возрастной, половой состав и питание // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 605–614.

Токранов А.М., *Орлов А.М.* 2015. Рогатковидные рыбы семейств Hemitripteridae и Psychrolutidae прикамчатских вод // Матер. VI Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Ч. I. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 145–150.

Токранов А.М., *Полутов В.И.* 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 9. С. 1363–1373.

Тупоногов В.Н., *Явнов С.В.* 2015. Атлас рыб дальневосточных морей России (окуни, терпуги, бычки, лисички). Владивосток: Русский остров, 264 с.

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

Яричин В.Г. 1980. Состояние изученности циркуляции вод Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 80. С. 46–61.

Amaoka K., *Nakaya K.*, *Yabe M.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.

Jewett S.C., *Day R.H.*, *Feder H.M.* 1989. Feeding biology of the blackfin sculpin (*Malacocottus kincaidi* Gilbert and Thompson, 1905) and the spinyhead sculpin (*Dasycottus setiger* Bean 1890) in the northeastern Gulf of Alaska // Pac. Sci. V. 43. № 2. P. 144–151.

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

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

Orlov A., *Binohlan C.* 2009. Length–weight relationships of deep-sea fishes from the western Bering Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 25. № 2. P. 223–227. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01215.x

Park J.M., *Jung H.K.*, *Kim B.S. et al.* 2022. Dietary habitats of spinyhead sculpin *Dasycottus setiger* in the coastal Waters of the East Sea, Korea // Korean J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. № 3. P. 345–352. https://doi.org/10.5657/KFAS.2022.0345

Yang J.H., *Lee S.I.*, *Hwang S.J. et al.* 2007. Maturity and spawning of spinyhead sculpin, *Dasycottus setiger* (Bean) in the East Sea, Korea // Korean J. Ichthyol. V. 19. № 3. P. 179–184.

DISTRIBUTION AND SIZE COMPOSITION OF THE SPINYHEAD SCULPIN *DASYCOTTUS SETIGER* (PSYCHROLUTIDAE) IN RUSSIAN AND SOUTH KOREAN WATERS OF THE SEA OF JAPAN

V. V. Panchenko[1], *, A. N. Vdovin[2]

[1]*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*
[2]*Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia*

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

The results of bottom trawling revealed that the spinyhead sculpin *Dasycottus setiger* In Russian waters of the Sea of Japan, it inhabits depths of 49–750 m at temperatures ranging from –0.3 to +6.0°C. During the cold season, it prefers depths of 150 to 500 m, and during the warm season, from 150 to 400 m. The highest species distribution densities are found in the southern part of the Tatar Strait near Sakhalin Island. The southern limit of the spinyhead sculpin's range is located in the waters of the Republic of Korea at 35°40′ N, and possibly further south, at 35°19′ N. In Russian waters of the Sea of Japan, it reaches a length of at least 39.1 cm, in South Korean waters — 38.2 cm. The proportion of juveniles in catches in South Korean waters is higher. In Russian waters, at preferred depths, an increase in the proportion of juveniles with depth is observed; in Korean waters, at the studied depths of 102–400 m, such a trend was not revealed.

Keywords: spinyhead sculpin *Dasycottus setiger*, distribution, density, depth, size, temperature, Sea of Japan, Korea, Sakhalin, Peter the Great Bay

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 698–707

УДК 597.5.591.5.639.2.081.7:681.883(28)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ РЫБ В ОЗЕРЕ ГЛУБОКОЕ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ ВОДЫ ПО ДАННЫМ ГИДРОАКУСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2026 г. Ф. А. Федотов[1, 2, *], Э. С. Борисенко[1], К. В. Кузищин[1, 2], Д. С. Павлов[1]

[1]Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия
[2]Московский государственный университет, Москва, Россия

*****E-mail: fedotovfedor2001@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.05.2026 г.
После доработки 24.06.2026 г.
Принята к публикации 26.06.2026 г.

Представлены результаты изучения дневного и ночного распределений рыб в оз. Глубокое в августе 2023 г. с использованием научно-исследовательских гидроакустических комплексов. Выявлено многократное снижение численности рыбного населения озера по сравнению с 2013 г., вызванное аномально низким уровнем воды в озере в 2023 г. Впервые получены данные о распределении половозрелой части популяции окуня *Perca fluviatilis* и щуки *Esox lucius* в открытой части озера. Суточные кочёвки рыб связаны с перемещениями их врагов и кормовых объектов.

Ключевые слова: пространственное распределение рыб, гидроакустические исследования, озеро Глубокое, многолетняя динамика ихтиофауны, кочёвки рыб

DOI: 10.7868/S3034514626060036

Пространственное распределение рыб в водоёмах служит одной из важнейших характеристик ихтиофауны. Для его изучения применяют ряд методов, среди которых важную роль играют гидроакустические съёмки водоёмов. С использованием современного оборудования можно не только определять местоположение рыб, но и оценивать их размеры, а также устанавливать принадлежность к той или иной систематической группе. Такие исследования успешно выполняют в морских экосистемах, в частности, при расчётах запасов промысловых рыб и непосредственно при их добыче (Кузнецов, 2013).

В пресноводных водоёмах этот метод применяют реже (Pollom, Rose, 2016). При этом особую ценность представляют мониторинговые работы, в ходе которых ведут долговременное наблюдение за ихтиофауной конкретного водного объекта. Одним из таких водоёмов является оз. Глубокое (Московская область), где проводят регулярные исследования экосистемы — от оценки абиотических фоновых параметров до анализа структуры рыбного сообщества. Одним из направлений фокусных исследований является изучение распределения и численности рыб, которое продолжается уже более 40 лет (Pavlov et al., 1986; Бойкова, 1987; Павлов и др., 1991; Presnyakov, Borisenko, 1993; Мочек и др., 2015). Наша съёмка, проведённая в конце лета 2023 г., дополняет картину динамики топических предпочтений рыб.

Гидрологический режим оз. Глубокое подвержен значительным межгодовым изменениям. В зависимости от количества осадков, характера снеготаяния и других погодных явлений уровень воды в озере от года к году варьирует в пределах 10–20 см (Бойкова, Коровчинский, 2017). Поскольку озеро обладает широкой полосой литорали с небольшим уклоном, такое изменение уровня воды может существенно влиять на пло-

щадь нерестилищ и укрытий массовых видов рыб и, как следствие, на численность рыбного населения. В связи с этим представляет интерес оценка актуальной численности рыб в оз. Глубокое и анализ её динамики на фоне изменений гидрологического режима.

Цель исследования — изучить гидроакустическими методами пространственное распределение, численность, видовой и размерный составы рыб в открытой части оз. Глубокое, сравнить полученные результаты с данными десятилетней давности, собранными при другом уровне воды и в другие сезоны года, выявить сезонную и многолетнюю динамику изученных параметров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в конце августа 2023 г. на оз. Глубокое (координаты центра озера — 55.753909 с.ш., 36.504919 в.д.). Его площадь составляет 59.3 га, максимальная длина — 1200 м, максимальная ширина — 850 м (Smirnov, 1986). Глубина озера достигает 33 м. Рельеф ложа характеризуется наличием мелководной прибрежной зоны с пологим дном и овальной глубоководной чаши с крутыми склонами. В северо-восточной части озера расположен мелководный (до 5 м), вытянутый в меридиональном направлении залив (Щербаков, 1967; Pavlov et al., 1986).

Для проведения съёмок применяли научный гидроакустический комплекс (ГАК) “Панкор-2” (ООО “Промгидроакустика”, Россия), смонтированный на борту лодки для работы в режиме вертикального зондирования с рабочими частотами 50 и 200 кГц. ГАК был аналогичен тому комплексу, что использовали в работах 2013 г. (Мочек и др., 2015). Датчики-сенсоры ГАК в 2023 г. были оптимизированы для распознавания располагающихся на глубине >2 м рыб длиной тела не менее 5.8 см. Далее для удобства сопоставления результатов разных лет это пороговое значение округлено до 6 см.

С применением этого оборудования определяли так называемую “поверхностную плотность” распределения рыб в разных участках акватории. Эта величина отражает общее число рыб, обнаруженных на единице площади во всех исследуемых слоях водной толщи, и измеряется в экземплярах на гектар. Также гидроакустическим методом определяли длину тела отдельных рыб и их принадлежность к наиболее массовым таксономическим группам. По характеру акустического сигнала можно распознать рыб с двухкамерным, однокамерным симметричным и однокамерным асимметричным плавательным пузырём — соответственно представителей отрядов карпообразных (Cypriniformes), щукообразных (Esociformes) и окунеобразных (Perciformes). Методика таксономической идентификации описана в наших предыдущих работах (Borisenko et al., 1989, 2006).

Линейные размеры зарегистрированных рыб рассчитывали на основе измеренных *in situ* значений силы цели рыб с использованием обобщённого уравнения регрессии, полученного на частоте 200 кГц для наиболее массовых рыб региона (Borisenko et al., 2006): $TS = 23\log FL - 67.5$, где FL — длина рыбы по Смитту, см (от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника); TS — сила цели, дБ.

Проведены две гидроакустические съёмки (дневная и ночная) в открытой акватории над глубинами ≥ 2 м. Каждая съёмка длилась ~2 ч. Маршруты съёмок строили по тому же принципу, что и в 2013 г. (Мочек и др., 2015). Для обеспечения достаточного для корректной экстраполяции данных по плотности распределения рыб и оценки численности рыбного населения озера курс выбирали таким образом, чтобы расстояние между галсами не превышало 300 м. Гидроакустические антенны были прикреплены к борту лодки, оборудованной малошумным электрическим двигателем.

Ихтиофауна озера насчитывает 19 видов рыб (Дгебуадзе, Скоморохов, 2002). Согласно некоторым оценкам (Мочек и др., 2017), самым массовым из них является плотва *Rutilus rutilus*, численность которой постоянно превышает 90% общей численности рыб. Другие исследователи (Дгебуадзе, Скоморохов, 2002) полагают, что верховка *Leucaspius delineatus* также является доминантным видом в оз. Глубокое. Высокой численностью характеризуются также окунь *Perca fluviatilis* и щука *Esox lucius*.

Для того чтобы определить, как соотносятся между собой пространственные предпочтения разных видов, выполнен корреляционный анализ. По результатам дневной и ночной съёмок построены две корреляционные матрицы, отображающие связь между плотностью распределения рыб разных отрядов. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена вычисляли с применением пакета Statistica 8.0 (“StatSoft, Inc.”, США).

В популяциях щуки и окуня мы выделили половозрелую часть, основываясь на длине тела рыб. Исходя из данных литературы можно предположить, что окунь в условиях оз. Глубокое созревает при *FL* 17–18 см (Берг, 1949б; Heibo, Vøllestad, 2002; Ning et al., 2025). Щука обычно достигает половой зрелости при *FL* от 30–40 см (Берг, 1948; Frost, Kipling, 1967), но в небольших озёрах даже особи *FL* > 25 см могут быть половозрелыми (Billard, 1996).

Архивные данные об изменении уровня воды в озере, состоянии зарослей макрофитов и конфигурации береговой линии любезно предоставил ведущий научный сотрудник Гидробиологической станции “Глубокое озеро” Н.М. Коровчинский.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе дневной съёмки на оз. Глубокое в общей сложности было зарегистрировано 19 тыс. рыб, в ходе ночной — 62 тыс. При этом плотность и распределение рыб в водоёме в дневное и ночное время существенно различались: днём рыбы довольно компактно концентрировались в центральной, наиболее глубокой части озера, а ночью распределялись по акватории более равномерно (рис. 1). Компактные скопления рыб наблюдали в основном в светлое время суток, после заката они распадались (рис. 2а, 2б). В момент проведения работ (30 августа) температура воздуха составляла 21°С. По данным гидрологических наблюдений, проведённых в тот же день, слой температурного скачка в озере располагался на глубине ~5 м (рис. 2в).

Гидроакустическая съёмка показала преобладание карпообразных рыб в составе рыбного сообщества — 86.2%. Доли окунеобразных и щукообразных составили соответственно 12.3 и 1.4%. Рыб с неустановленной таксономической принадлежностью было пренебрежимо мало (менее 0.1%). Показательно, что все массовые виды рыб предпочитали одни и те же участки водоёмов. Статистический анализ показал, что плотность распределения окунеобразных и щукообразных и в дневное, и в ночное время положительно коррелировала с плотностью распределения плотвы (табл. 1).

Анализ распределения половозрелой части популяций хищных рыб в дневное и ночное время показал, что они, как и бóльшая часть рыбного населения водоёма, днём пребывали в центральной, глубокой, части озера, а ночью были более равномерно рассеяны по пелагиали (рис. 3). Так, выявлено, что щуки *FL* ≥ 25 см в дневное время придерживались участков с глубинами не менее 15 м, а в ночное время распределялись по всей

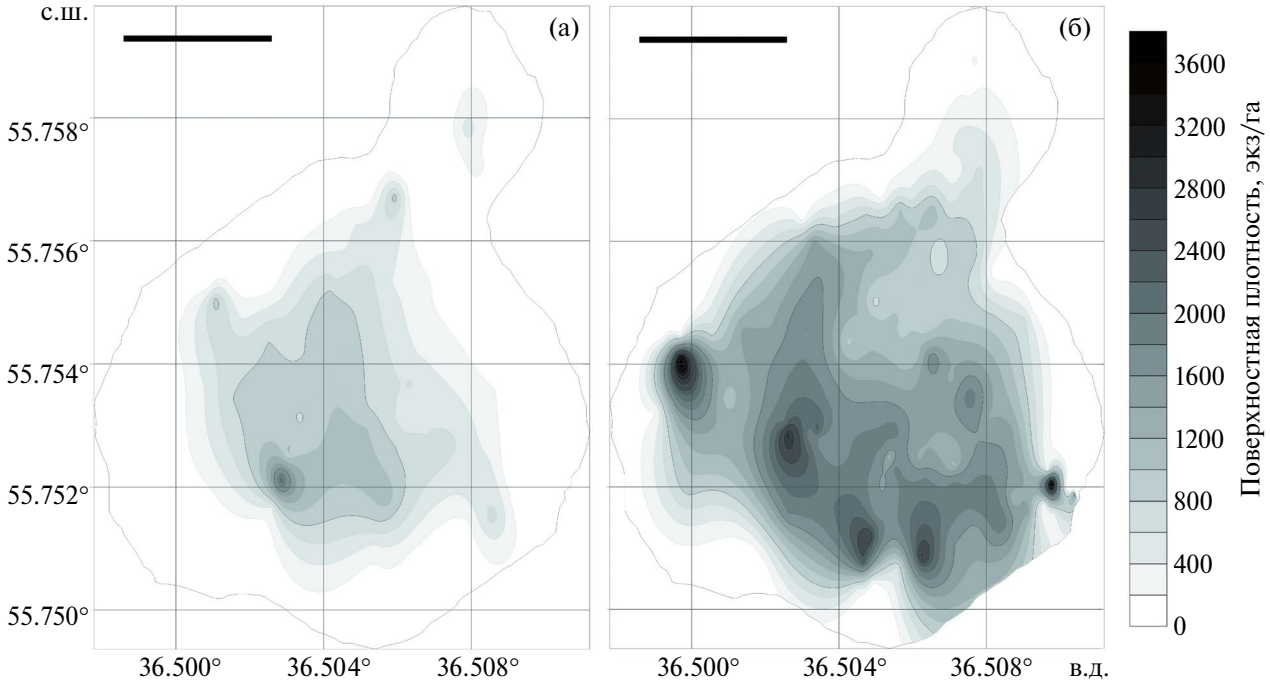
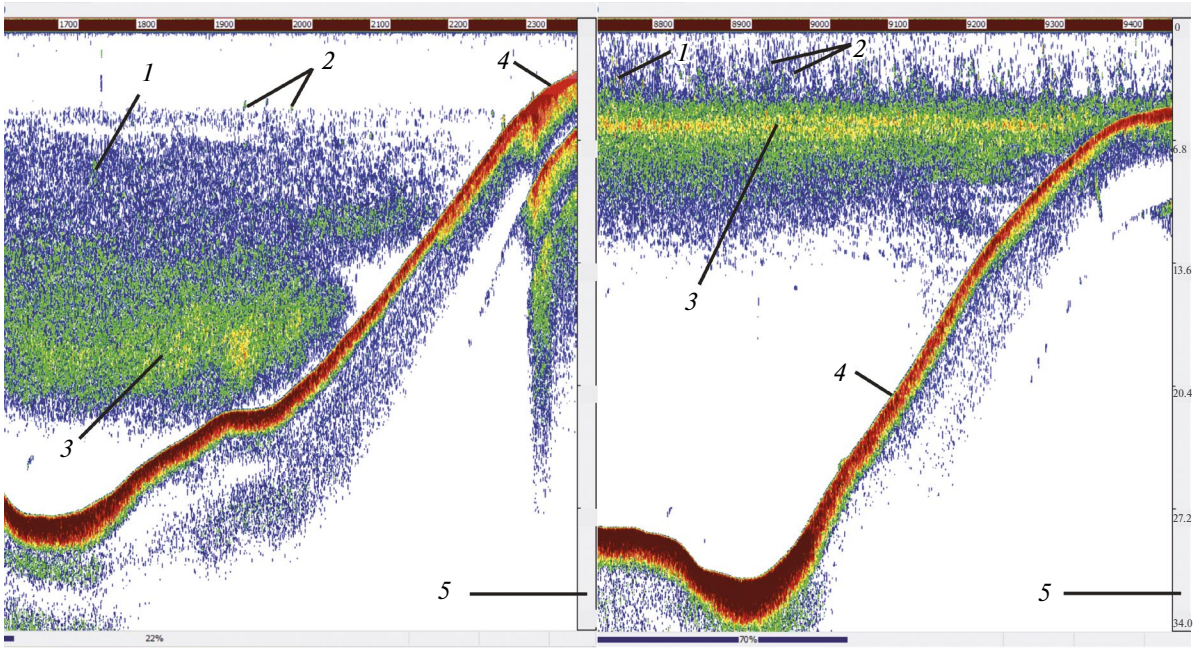
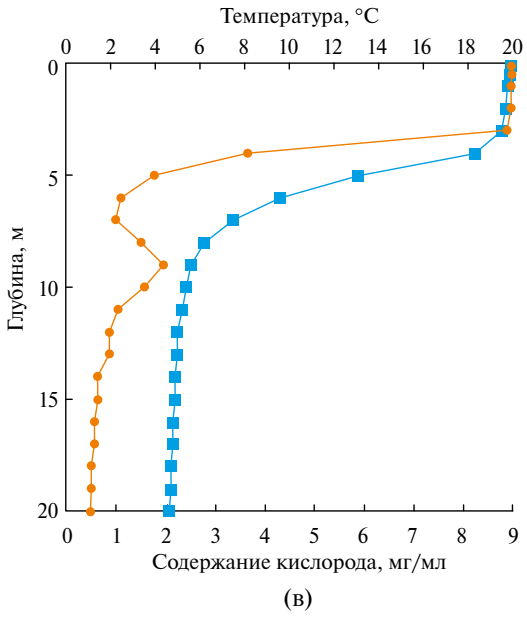


Рис. 1. Поверхностная плотность распределения рыб в оз. Глубокое в дневное (а) и ночное (б) время 30.08.2023 г. Масштаб: 250 м.



(а) (б)



(в)

Рис. 2. Характерные эхограммы в дневное (а) и ночное (б) время, температурный (—●—) и кислородный (—■—) профиль (в) оз. Глубокое в августе 2023 г.: *1* — скопления рыб, *2* — отдельно регистрируемые рыбы, *3* — скопления зоопланктона, *4* — дно озера, *5* — шкала глубин.

Таблица 1. Корреляционный анализ пространственного распределения рыб в озере Глубокое ночью (над диагональю) и днём (под диагональю)

Отряд	Cypriniformes	Perciformes	Esociformes
Карпообразные (Cypriniformes)		0.92	0.60
Окунеобразные (Perciformes)	0.90		0.58
Щукообразные (Esociformes)	0.85	0.83	

Примечание. Приведены значения коэффициента ранговой корреляции Спирмена при $p < 0.05$.

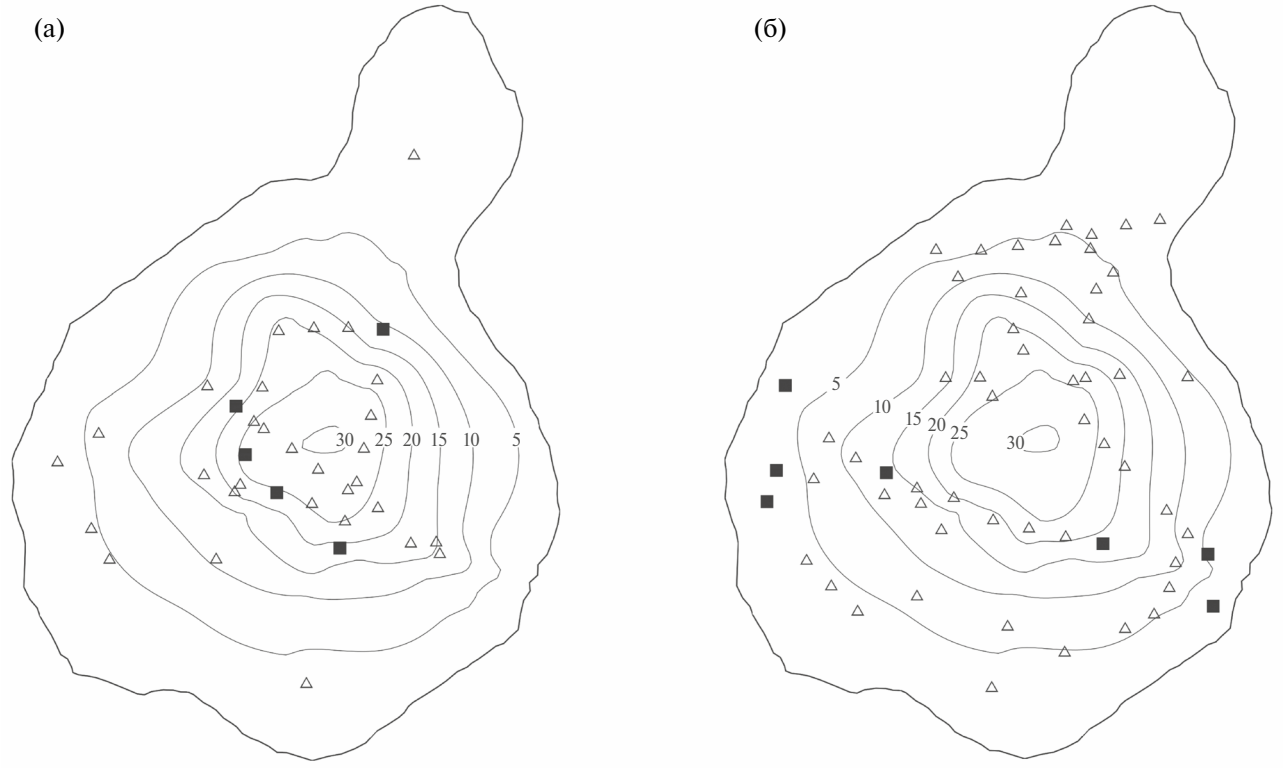


Рис. 3. Распределение половозрелых рыб в оз. Глубокое в дневное (а) и ночное (б) время 30.08.2023 г.: (△) — окунь *Perca fluviatilis*, (■) — щука *Esox lucius*, (——) — изобаты.

центральной котловине, при этом заплывали и в прибрежную зону глубиной < 5 м. Окунь *FL* > 17 см в силу своей большей численности и днём, и ночью распределялся шире, чем щука, но его дневное распределение было также компактнее ночного.

По результатам нашей съёмки модальная длина тела рыб в озере составила 8.6 см (рис. 4). При этом численность более мелких рыб оказалась значительно ниже.

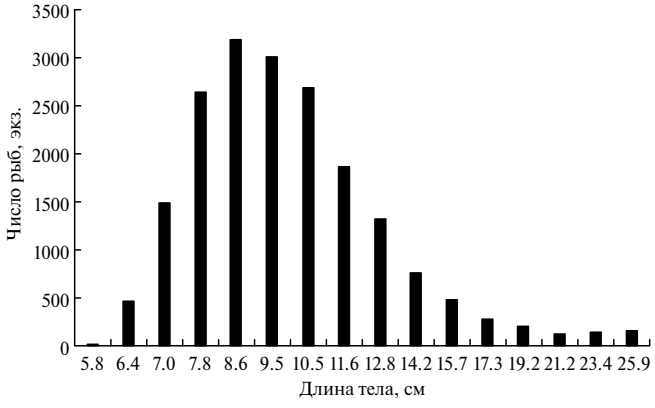


Рис. 4. Размерный состав ихтиофауны оз. Глубокое 30.08.2023 г.; здесь и на рис. 6: длина рыб по Смитту.

ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении собранных в 2023 г. данных с результатами исследования 2013 г., использованными при подготовке нашей предыдущей работы (Мочек и др., 2015), обращает на себя внимание резкое снижение общей численности рыб в водоёме. Так, ночью в июле 2013 г. только на глубине >2 м было обнаружено 123 тыс. рыб длиной > 6 см, в октябре того же года — 324 тыс., тогда как в конце августа 2023 г. общая численность рыб составила только 62 тыс. экз. (табл. 2).

Причиной столь явного изменения численности могли стать межгодовые изменения водного режима — 2013 г. был необычайно многоводным, а 2023 г. , наоборот, крайне сухим. Уровень воды в оз. Глубокое по местному водомерному посту 11.05.2013 г. составлял 40 см (Бойкова, Коровчинский, 2017), а 06.05.2023 г. — 22 см. В результате наиболее массовые виды рыб, в первую очередь плотва и верховка, лишились значительной части укрытий в прибрежной растительности и столкнулись с более сильным давлением хищников. Таким образом, уровень воды в озере можно рассматривать как один из факторов, определяющих ёмкость среды для доминирующих видов рыб в оз. Глубокое.

Таблица 2. Оценка общей численности рыб в оз. Глубокое в 2013 и в 2023 гг.

Показатель	Июль 2013*		Октябрь 2013*		Август 2023	
	День	Ночь	День	Ночь	День	Ночь
Общая численность рыб длиной >6 см на глубине >2 м, тыс. экз.	132	123	302	324	19	62
Поверхностная плотность распределения рыб, экз/га:						
средняя	2237	2085	5119	5492	322	1051
максимальная	45314	52931	12591	11331	2571	4073
Результаты таксономического анализа на уровне отрядов, % от общей численности одиночно зарегистрированных рыб:						
карпообразные (Cypriniformes)		96.8		81.9		86.2
окунеобразные (Perciformes)		2.1		8.8		12.3
щукообразные (Esociformes)		0		5.9		1.4
неидентифицированные		1.1		3.4		0.1

Примечание. *Данные основаны на первичной информации, использованной при подготовке нашей предыдущей публикации (Мочек и др., 2015).

Межгодовое сравнение численности рыбного населения проводили по данным ночных съёмок, так как во всех случаях ночью было зарегистрировано рыб больше, чем днём. Вероятно, в светлое время суток рыбы больше предпочитают прибрежные участки озера, где гидроакустические комплексы неэффективны, при этом в открытой части озера встречаются лишь отдельные скопления. Ночью бóльшая часть рыб отходит от берегов в пелагиаль, широко распределяясь в пространстве. Такой характер суточного перемещения рыб в оз. Глубокое уже наблюдали ранее (Мочек и др., 2018). Карты плотности, построенные по результатам съёмок (рис. 1), подтверждают эту гипотезу.

Подобное поведение карпообразных, в частности плотвы, было описано в озёрах, сопоставимых с оз. Глубокое по площади зеркала и подводному рельефу (Bohl, 1979; Romare et al., 2003; Gliwicz et al., 2006). В этих работах было показано, что плотва в светлое время суток концентрируется в прибрежных зарослях макрофитов, а с наступлением вечерних сумерек выходит в пелагиаль.

Суточные перемещения плотвы можно рассматривать как форму оборонительного поведения. Известно, что окунь и щука при охоте полагаются на зрение, поэтому в светлое время суток они питаются активнее, чем ночью (Nilsson et al., 2012; Bretzel et al., 2021). Давление хищников становится особенно сильным с началом вечерних сумерек, поскольку снижение освещённости приводит к рассеиванию стай жертв (Мантейфель и др., 1965). При этом известно, что стайное поведение прекращается при освещённости, вполне достаточной для питания щуки и окуня (Мантейфель и др., 1965; Касумян, Павлов, 2018). В это время плотва предпочитает укрываться в прибрежных зарослях. В глубоких сумерках, когда активность хищников снижается, плотва распределяется по открытой части озера.

Кроме того, ночное распределение плотвы и окуня может быть следствием распределения планктона как потенциального корма для этих рыб. По результатам наших съёмок установлено, что скопления зоопланктона днём располагаются на глубинах >10 м, к ночи они поднимаются до отметки 5 м (рис. 2а, 2б). Именно на этой глубине наблюдается скачок температуры и концентрации кислорода (рис. 2в). Таким образом, в верхних, обогащённых кислородом, слоях воды оказывается значительная часть планктона, которым плотва может активно питаться.

В пространственном распределении зоопланктона в оз. Глубокое описан так называемый “феномен избегания берега”, то есть плотность планктонных организмов в прибрежной полосе

(3–5 м от кромки водной растительности) значительно ниже, чем в центральной части озера (Бойкова, 1987). Это явление в целом характерно для пресноводных озёр (Gliwicz, Rykowska, 1992). Ряд исследователей (Gliwicz et al., 2006) видит в нём объяснение суточных миграций плотвы — днём она предпочитает прибрежные гетерогенные биотопы, предоставляющие ей защиту от хищников, а с наступлением сумерек она выходит в пелагиаль для питания зоопланктоном.

Это мнение не учитывает важной особенности питания планктофагов — эффективное схватывание планктона возможно только при дневной или сумеречной освещённости. Было показано, что плотва наиболее интенсивно питается в утренние и вечерние часы (Задорожная, 1975). На это же время приходится пик активности окуня и щуки (Мантейфель и др., 1965). Ряд исследователей разрешает это противоречие с помощью модели “безопасного окна” (Clark, Levy, 1988). Согласно этой модели, существуют такие значения освещённости, при которых планктофаги могут эффективно питаться, а хищники — нет. Вероятно, именно в это время плотва начинает перемещаться в открытую часть озера. Для того чтобы проверить, насколько эта гипотеза применима к планктофагам и хищникам оз. Глубокое, необходимы дополнительные исследования, которые позволят определить временны́е рамки миграций рыб и связать их с изменением освещённости.

Распределение рыб в оз. Глубокое в 2013 г. характеризовалось не только пространственной, но и сезонной динамикой (Мочек и др., 2015). Было установлено, что осенью рыбы распределяются в акватории озера компактнее, чем летом. Поскольку гидроакустическую съёмку в 2023 г. проводили по тому же протоколу, что и в 2013 г., и с применением аналогичного оборудования, представляется возможным сравнить наши и предыдущие результаты для получения единой картины сезонной динамики распределения рыб с июля по октябрь. При сопоставлении съёмок проявляется тенденция к последовательному переходу от летнего, более равномерного распределения к компактному осеннему (рис. 5) В июле 2013 г. было обнаружено несколько крупных скоплений общей площадью 2.9 га, в августе — только одно скопление площадью 2.4 га. Наконец, в октябре бóльшая часть рыбного населения была сосредоточена в нескольких очень плотных скоплениях общей площадью всего 0.4 га (рис. 5).

Показательно, что в подлёдный период рыбы по акватории распределяются ещё более компактно, чем в октябре (Павлов и др., 1991). Вероятно, это связано с тем, что в условиях летней стратификации всё рыбное население распола-

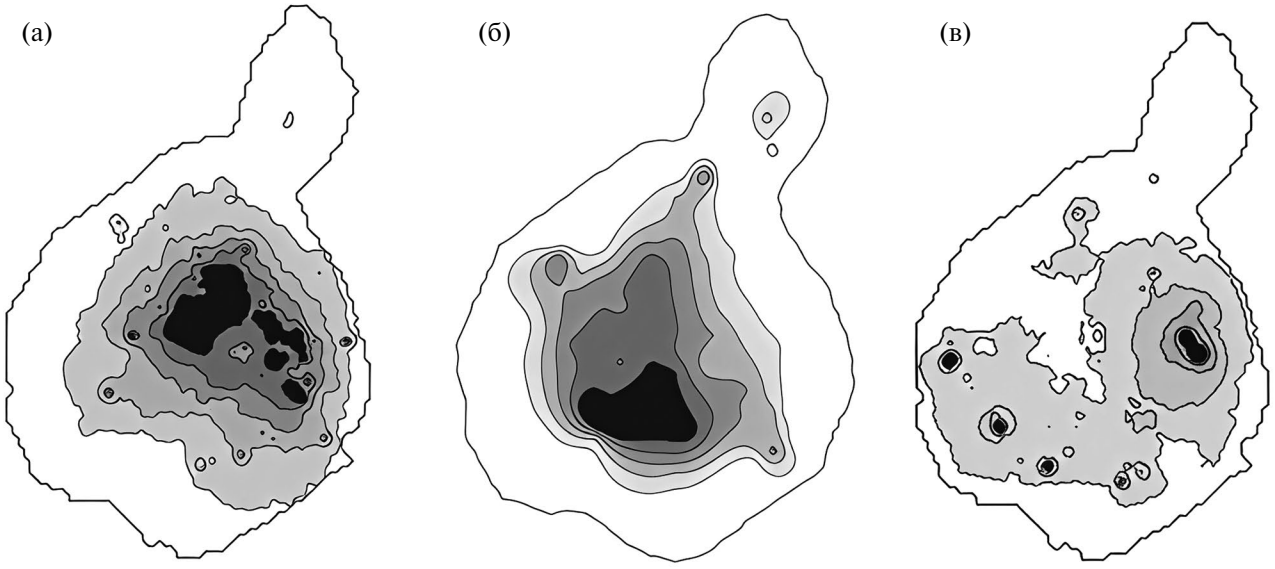


Рис. 5. Поверхностные плотности дневного распределения рыб в оз. Глубокое в разные сезоны: а – июль 2013 г., б – август 2023 г., в – октябрь 2013 г. Чёрным цветом выделены участки, на которых поверхностная плотность составляет больше половины максимальной, общая площадь этих участков, га: (а) — 2.9, (б) — 2.4, (в) — 0.4. Здесь и на рис. 6: по 2013 г. использованы первичные данные наших исследований, результаты которых были опубликованы ранее (Мочек и др., 2015); по 2023 г. — результаты текущего исследования.

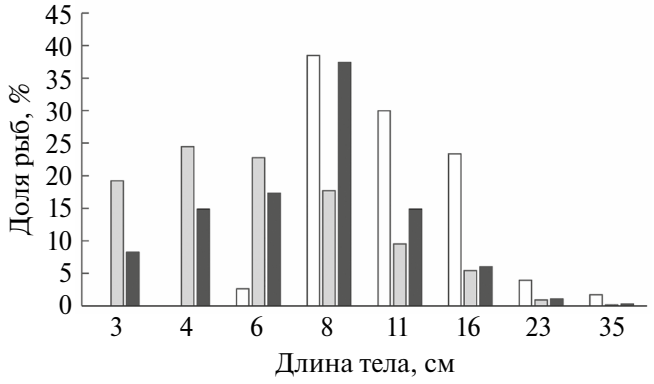


Рис. 6. Размерный состав ихтиофауны оз. Глубокое в июле (□) и октябре (■) 2013 и в августе (□) 2023 гг. Данные приведены по результатам дневных съёмок.

гается в верхних слоях озера, насыщенных кислородом. В таких условиях рыбы распределяются по всему эпилимниону. С наступлением осенней гомотермии подросшие рыбы осваивают более глубокие слои водной толщи, а в зимнее время сосредотачиваются в ограниченных участках гиполимниона (Мочек и др., 2017).

Из результатов исследований 2013 г., лёгших в основу предыдущей публикации (Мочек и др., 2015), следует, что модальная длина тела рыб с июля по октябрь увеличилась с 4 до 8 см (рис. 6). Это обусловлено довольно интенсивным ростом молоди рыб в течение лета. Такое объяснение основывается на предположении, что во всех съёмках 2013 и 2023 гг. преобладает плотва в возрасте 1+. Это, в свою очередь, подтверждают и сведения литературы о темпах роста данного вида. Обзорное исследование (Tarkan, Vilizzi, 2015) показало, что в зоне Dfb по Кёппену-Гейгеру (холодная зона с чётко выраженными границами лета и зимы, без сухого сезона и с тёплым летом), в которой расположено оз. Глубокое, плотва на втором году жизни в среднем вырастает с 5 до 8 см. При этом в малых лесных озёрах Финляндии к концу первого года жизни плотва достигает *TL* 5 см, что соответствует *FL* ~ 4 см (Olin et al., 2017). Классические представления о темпах роста плотвы на территории России (Берг, 1949а) и современные оценки (Ризевский и др., 2023) также подтверждают эту гипотезу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственное распределение рыб в оз. Глубокое подвержено суточным, сезонным и многолетним изменениям. Его суточная динамика объясняется циркадными ритмами пищевого и оборонительного поведения в системе триотрофа (Мантейфель и др., 1965). Наиболее массовый вид рыб в водоёме — плотва — в светлое время суток предпочитает пребывать в прибрежных участках водоёма, обеспечивающих ей защиту от хищников, а с наступлением сумерек осваивает открытые водные пространства в поисках пищи.

Общая картина сезонной динамики пространственного распределения рыб в оз. Глубокое определяется динамикой численности молоди плотвы в течение лета. Сокращение численности сеголеток плотвы с июля по октябрь приводит к снижению общей доли карпообразных в таксономическом составе ихтиофауны, а рост — к увеличению средних размеров рыб в водоёме. Кроме того, с июля по октябрь пространственное распределение рыб в водоёме становится более компактным.

Наши исследования указывают на то, что состав и структура рыбного населения подвержены межгодовой динамике. Однако истинные причины этих изменений пока остаются не ясными. Целесообразно продолжать гидроакустические наблюдения на оз. Глубокое, чтобы подробно описать механизм влияния гидрологического режима на рыбное население. Наличие такого рода данных позволит лучше понимать характер ответной реакции ихтиофауны не только на динамику климатических факторов, но и на антропогенное воздействие на водные экосистемы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят благодарность Н.М. Коровчинскому (Гидробиологическая станция “Глубокое озеро”) за помощь в организации исследования и предоставление сведений об уровне воды, а также М.Г. Гречушниковой (Географический факультет МГУ) за предоставление данных о температурном и кислородном профиле водоёма.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН и Московского государственного университета.

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 ответ-

ственном 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 члены 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

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.

Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 467–925.

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

Бойкова О.С. 1987. Питание рыб и их влияние на некоторые элементы экосистемы мезотрофного озера Глубокое: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 22 с.

Бойкова О.С., *Коровчинский Н.М.* 2017. Пелагический рачковый зоопланктон озера Глубокого в 2009–2016 годах // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. Т. 11. С. 63–73.

Дгебуадзе Ю.Ю., *Скоморохов М.О.* 2002. Ихтиологические исследования на озере Глубоком: некоторые итоги и перспективы // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. Т. 8. С. 103–106.

Задорожная Е.А. 1975. О суточном ритме питания и рационе плотвы Можайского водохранилища // Тр. ВНИРО. Т. 107. С. 151–155.

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

Кузнецов М.Ю. 2013. Гидроакустические методы и средства оценки запасов рыб и их промысла. Часть 1. Гидроакустические средства и технологии их использования при проведении биоресурсных исследований ТИНРО-центра // Изв. ТИНРО. Т. 172. С. 20–51.

Мантейфель Б.П., *Гирса И.И.*, *Лещева Т.С.*, *Павлов Д.С.* 1965. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С. 3–81

Мочек А.Д., *Борисенко Э.С.*, *Будаев С.В.*, *Павлов Д.С.* 2015. Летнее и осеннее распределение рыб в озере Глубокое // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 279–287.
https://doi.org/10.7868/S0042875215030108

Мочек А.Д., *Павлов Д.С.*, *Борисенко Э.С.* 2017. Экологическая динамика рыб озера Глубокого // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. Т. 11. С. 129–138.

Мочек А.Д., *Борисенко Э.С.*, *Павлов Д.С.* 2018. Кочёвки рыб в озере Глубокое // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 377–381.
https://doi.org/10.7868/S0042875218030189

Павлов Д.С., *Гусар А.Г.*, *Михеев В.Н. и др.* 1991. Пространственное распределение и биология плотвы в пелагиали озера Глубокого в подледный период // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 2. С. 95–101.

Ризевский В.К., *Лещенко А.В.*, *Гайдученко Е.С.*, *Куницкий Д.Ф.* 2023. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* водных объектов Беларуси // Электрон. сб. матер. Респ. науч.-практ. конф. "Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия". Брест: Изд-во БрГУ. С. 202–206 (https://goo.su/hZ4UoY. Version 05/2026).

Щербаков А.П. 1967. Озеро Глубокое: гидробиологический очерк. М.: Наука, 379 с.

Beck H.E., *Zimmermann N.E.*, *McVicar T.R. et al.* 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution // Sci. Data. V. 5. Article 180214.
https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214

Billard R. 1996. Reproduction of pike: gametogenesis, gamete biology and early development // Pike: biology and exploration. Dordrecht: Springer. P. 13–43.
https://doi.org/10.1007/978-94-015-8775-4_2

Bohl E. 1979. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish // Oecologia. V. 44. № 3. P. 368–375.
https://doi.org/10.1007/BF00545241

Borisenko E.S., *Gusar A.G.*, *Goncharov S.M.* 1989. The target strength dependence of some freshwater species on their length-weight characteristics // Proc. Inst. Acoust. V. 11. Pt. 3. P. 27–34.

Borisenko E.S., *Degtev A.I.*, *Mochek A.D.*, *Pavlov D.S.* 2006. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh basin // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S227–S234.
https://doi.org/10.1134/S0032945206110130

Bretzel J.B., *Geist J.*, *Gugele S.M. et al.* 2021. Feeding ecology of invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in relation to native juvenile Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in the pelagic zone of Upper Lake Constance // Front. Environ. Sci. V. 9. Article 670125.
https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.670125

Clark C.W., *Levy D.A.* 1988. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window // Am. Nat. V. 131. № 2. P. 271–290.
https://doi.org/10.1086/284789

Frost W.E., *Kipling C.* 1967. A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L., in Windermere // J. Anim. Ecol. V. 36. № 3. P. 651–693.
https://doi.org/10.2307/2820

Gliwicz Z.M., *Rykowska A.* 1992. 'Shore avoidance' in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? // J. Plankton Res. V. 14. № 9. P. 1331–1342.
https://doi.org/10.1093/plankt/14.9.1331

Gliwicz Z.M., *Slon J.*, *Szynkarczyk I.* 2006. Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge // Freshwater Biol. V. 51. № 5. P. 823–839.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01530.x

Heibo E., *Vøllestad L.A.* 2002. Life-history variation in perch (*Perca fluviatilis* L.) in five neighbouring Norwegian lakes // Ecol. Freshw. Fish. V. 11. № 4. P. 270–280.
https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00023.x

Nilsson P.A., *Baktoft H.*, *Boel M. et al.* 2012. Visibility conditions and diel period affect small-scale spatio-temporal behaviour of pike *Esox lucius* in the absence of prey and conspecifics // J. Fish Biol. V. 80. № 6. P. 2384–2389.

Ning N., *Barlow C.*, *Baumgartner L.J. et al.* 2025. A global review of the biology and ecology of the European perch, *Perca fluviatilis* // Rev. Fish Biol. Fish. V. 35. № 2. P. 587–618.
https://doi.org/10.1007/s11160-025-09924-z

Olin M., *Rask M.*, *Estlander S. et al.* 2017. Roach (*Rutilus rutilus*) populations respond to varying environment by altering size structure and growth rate // Boreal Environ. Res. V. 22. № 1–6. P. 119–136.

Pavlov D.S., *Gusar A.G.*, *Pyanov A.I.*, *Gorin A.N.* 1986. The results of hydroacoustic observations on roach in Lake Glubokoe in winter // Hydrobiologia. V. 141. № 1. P. 125–132.
https://doi.org/10.1007/BF00007485

Pollom R.A., *Rose G.A.* 2016. A global review of the spatial, taxonomic, and temporal scope of freshwater fisheries hydroacoustics research // Environ. Rev. V. 24. № 3. P. 333–347.
https://doi.org/10.1139/er-2016-0017

Presnyakov V.V., *Borisenko E.S.* 1993. The study of fish behaviour under the ice of Lake Glubokoe by means of scanning sonar // Fish. Res. V. 15. № 4. P. 323–329.
https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90083-J

Romare P., *Berg S.*, *Lauridsen T.*, *Jeppesen E.* 2003. Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake // Freshw. Biol. V. 48. № 8. P. 1353–1362.
https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01081.x

Smirnov N.N. 1986. Lake Glubokoe (Moscow region, Eastern Europe), general characteristics // Hydrobiologia. V. 141. № 1. P. 1–6.
https://doi.org/10.1007/BF00007474

Tarkan A.S., *Vilizzi L.* 2015. Patterns, latitudinal clines and countergradient variation in the growth of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) in its Eurasian area of distribution // Rev. Fish Biol. Fish. V. 25. № 4. P. 587–602.
https://doi.org/10.1007/s11160-015-9398-6

SPATIAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF FISH IN LAKE GLUBOKOE AT DIFFERENT WATER LEVELS: EVIDENCE FROM HYDROACOUSTIC SURVEYS

F. A. Fedotov[1, 2, *], E. S. Borisenko[1], K. V. Kuzishchin[1, 2], D. S. Pavlov[1]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution Problems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*
[2]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

*****E-mail: *fedotovfedor2001@mail.ru*

The results of the study of the diel distribution of fish in Lake Glubokoe in August 2023 using research hydroacoustic systems are presented.. A multiple decrease in the lake's fish population compared to 2013 was detected, caused by the abnormally low water level in the lake in 2023. For the first time, data on the distribution of the mature part of the perch *Perca fluviatilis* and the pike *Esox lucius* population was obtained.. The daily migrations of fish are associated with the movements of their predators and food sources.

Keywords: spatial distribution of fish, hydroacoustic research, Lake Glubokoe, long-term dynamics of ichthyofauna, fish migrations

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 708–723

УДК 597.556.333.7.591.3.577.21

СТАДИИ РАННЕГО РАЗВИТИЯ *MOOLGARDA* SP. (MUGILIDAE), ИДЕНТИФИЦИРОВАННОГО МЕТОДОМ ДНК-БАРКОДИНГА, С УНИКАЛЬНОЙ ДЛЯ СЕМЕЙСТВА ОТЧЁТЛИВОЙ СТРУКТУРИРОВАННОСТЬЮ ПОВЕРХНОСТИ ХОРИОНА

© 2026 г. А. М. Шадрин[1, *], А. В. Семенова[1, 2], Т. Х. Т. Нгуен[3]

[1]Московский государственный университет, Москва, Россия
[2]Институт общей генетики РАН — ИОГен РАН, Москва, Россия
[3]Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 29.12.2025 г.
После доработки 12.02.2026 г.
Принята к публикации 03.03.2026 г.

Приведено выполненное на живом материале иллюстрированное описание строения икринки и раннего развития до перехода на внешнее питание представителя рода *Moolgarda* из ихтиопланктонных сборов в прибрежных водах Центрального Вьетнама. Выявленные особенности морфологии и пигментации вида имеют значение для его таксономической идентификации и расширяют представления о морфологических характеристиках ранних стадий развития семейства Mugilidae. Уникальным признаком изученного вида в сравнении с остальными представителями семейства является отчётливая структурированность внешней поверхности яйцевых оболочек. Молекулярно-генетические характеристики объекта исследования позволили идентифицировать его как одного из неописанных представителей рода — *Moolgarda* sp. C.

Ключевые слова: *Moolgarda*, Mugilidae, ранние стадии развития, яйцо, структурированность оболочки, личинка, ихтиопланктон, цитохромоксидаза 1, таксономическая идентификация

DOI: 10.7868/S3034514626060044

Таксономия и систематика семейства Mugilidae весьма запутанна и хаотична, до сих пор является предметом многочисленных дискуссий и претерпевает постоянные изменения (Durand et al., 2012a, 2012b; Durand, Borsa, 2015; Xia et al., 2016; Bogorodsky et al., 2024). Попытки ревизии семейства с привлечением молекулярных данных показали, что филогенетические результаты, как правило, не согласуются с современной таксономией на уровне рода. Во всех основных эволюционных кладах семейства выявлены многочисленные расхождения между описанными и реальными видами, а также свидетельства наличия скрытых (криптических) видов (Durand et al., 2012a, 2012b, 2017; Durand, Borsa, 2015; Hasan et al., 2022; Thieme et al., 2022). Основная причина такого положения заключается в том, что большинство морфологических признаков, традиционно используемых для идентификации видов и родов, у представителей семейства удивительно сходны (Schultz, 1946; Thomson, 1997). Некоторые номинальные виды, по-видимому, являются конспецифичными, другие демонстрируют определённую степень морфологической или меристической изменчивости, что делает постановку однозначных диагнозов почти невозможной (Harrison, Senou, 1999).

За последние более чем 100 лет для семейства Mugilidae предложено до 281 номинальных видов и 43 номинальных рода (Thomson, 1997).

К настоящему моменту систематика в пределах семейства далеко не завершена, и работа в этой области продолжается. Сейчас в семействе Mugilidae выделяют 26 родов и 77 видов, распространённых во всех морях тропического и умеренного поясов, преимущественно морских прибрежных и солоноватоводных, но есть виды и полностью пресноводные (Fricke et al., 2025). Mugilidae наиболее многочисленны в Индо-Западно-Тихоокеанском регионе (Harrison, Senou, 1999). В списке рыб Южно-Китайского моря (Randall, Lim, 2000) указаны 16 видов из шести родов: *Chelon*, *Ellochelon*, *Moolgarda*, *Mugil*, *Oedalechilus* и *Crenimugil*. В настоящее время род *Crenimugil* валиден как *Moolgarda* (Bogorodsky et al., 2024), следовательно, родов пять. Однако, учитывая результаты более поздних исследований, видовое разнообразие семейства в указанном море значительно шире, в частности, добавляются виды родов *Planiliza*, *Moolgarda*, *Plicomugil* (Fricke et al., 2025) и, возможно, другие.

Ещё в 1984 г. было отмечено (De Sylva, 1984), что существует значительное число публикаций по результатам исследований эмбриональных, личиночных и постличиночных стадий Mugilidae, однако лишь немногие являются всеобъемлющими и большинство из них относится к одному роду *Mugil*. Особенно мало данных об эмбриональных и ранних личиночных стадиях (Ditty et al., 2000). К настоящему времени ситуация принципиально не изменилась. Выполненные исследования по раннему развитию Mugilidae касаются очень малого числа видов и при этом редко затрагивают эмбриональный период. Дополнительно, учитывая сложности в таксономии группы и проблемы с корректной идентификацией представителей семейства, можно предположить наличие определённой путаницы и неправильных определений объектов уже выполненных исследований. Имеющиеся в настоящее время данные касаются представителей лишь трёх родов (из 26) (названия исследованных родов приведены в соответствии с данными каталога рыб Эшмайра (Fricke et al., 2025)) — *Liza* (Cambray, Bok, 1989; Al-Rashed et al., 2012; Ismail et al., 2012), *Chelon* (Boglione et al., 1992; Besbes et al., 2020) и *Mugil* (Крыжановский, Потеряев, 1936; Anderson, 1957; Tang, 1964; Дехник, 1973; Kuo et al., 1973; Liao, 1975; Monteiro-Ribas, Bonecker, 2001; Besbes et al., 2020; Oz et al., 2022). То есть по подавляющему большинству родов, и по *Moolgarda* в частности, данные о ранних стадиях полностью отсутствуют.

В общей характеристике Mugilidae Атлантики (Ditty et al., 2000, 2006) отмечено, что их яйца имеют гладкие, прозрачные оболочки. В Атласе ранних стадий развития рыб из области Калифорнийского течения (Sandknop, Watson, 1996) указано, что оболочки яиц представителей семейства прозрачные, обычно гладкие или со слабой, тонкой исчерченностью поверхности хориона, что имеет место у некоторых особей *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 и *Mugil curema* Valenciennes, 1836. Упоминания о такой слабо выраженной структурированности хориона можно найти только в некоторых из многочисленных публикаций по исследованию ранних стадий развития *M. cephalus* и в единственном существующем на настоящий момент исследовании *M. curema* (Anderson, 1957). Анализ работ по раннему онтогенезу *M. cephalus* показывает, что эта особенность выражена далеко не у всех представителей этого вида (Martin, Drewry, 1978). У *Chelon richardsonii* (Smith, 1846) с применением сканирующего электронного микроскопа выявили структурную неоднородность поверхности хориона, которая, однако, была не видна при исследовании на световом уровне, и её описали как гладкую (Cambray, Bok, 1989). Наличия структурированности хориона у других изученных видов семейства — *Chelon labrosus* (Boglione et al., 1992; Besbes et al., 2020), *Ch.*[1] (*Liza*) *richardsonii* (Brownell, 1979; Cambray, Bok, 1989), *Ch.* (*Liza*) *ramada* (Mousa, 2010), *Mugil liza* (Monteiro-Ribas, Bonecker, 2001), *Planiliza haematocheilus* (*Liza haematocheila*) (Yoshimatsu et al., 1992), *P. lauvergnii* (*L. affinis*) (Yoshimatsu et al., 1993), *P.* (*Liza*) *carinata* (Hassan, Takita, 1993; Al-Rashed et al., 2012) — не отмечено.

Цель работы – описать морфологию раннего развития представителя рода *Moolgarda*, идентифицированного методом ДНК-баркодинга, и выделить морфологические признаки, значимые для его таксономической идентификации на ранних стадиях развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 1993–2024 гг. на базе Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. Основными периодами наблюдений

[1] Здесь и далее перед скобками приведены валидные названия родов/видов по: Fricke et al., 2026; в скобках — названия, которые использовали авторы цитируемых публикаций.

были 23 зимне-весенних (февраль–май) и 14 осенне-зимних (октябрь–декабрь) сезонов.

Источником материала служили ихтиопланктонные сборы, выполненные в пределах акватории зал. Нячанг. В процессе каждого выхода в море собирали по три пробы на расстоянии от 500 до 1000 м друг от друга.

Ловы проводили утром (с 05:00 до 08:00) в слое воды 0–5 м над глубинами 10–40 м стандартной планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см) с процеживающим конусом из мельничного сита № 23 (сторона ячейки 0.333 мм), посредством 30-минутной циркуляции. Примерный объём прошедшей через сеть воды — 142 м^3. Продолжительность сезона работ составляла 1.5–2.0 мес., в течение которых исследовали материалы, собранные за 15–20 выходов в море. Пробы в термостатируемых ёмкостях доставляли в лабораторию, где из них извлекали живую икру рыб для последующей инкубации. Икру и личинок содержали в пластиковых стаканах (диаметр дна ~ 6 см, высота столба воды ~ 7 см) в объёме воды ~ 170 мл. Воду в используемых ёмкостях полностью заменяли 2–3 раза в сутки, температура воды в среднем составляла 24 (23.0–25.0)°C, солёность — 32–34‰.

Измерения и морфологические описания выполняли на живом материале. Результаты представлены на основе наблюдений за развитием 23 экз.

Предличинками мы называем особей, вышедших из яйцевых оболочек, но не перешедших на внешнее питание, т.е. питающихся исключительно за счёт запасов питательных веществ, полученных от самки; личинками — перешедших на активное внешнее питание рыб.

Результаты измерений диаметра яиц и жировых капель представлены в виде выборочных средних значений и стандартных ошибок; абсолютные длины (*TL*) предличинок и личинок (по 2–5 экз. соответствующей стадии) — в виде диапазонов значений. Названия пигментных рядов в описании приведены по Рассу и Казановой (1966).

Для генетического анализа использовали один экземпляр. Тотальную ДНК выделяли с использованием 5%-ного раствора Chelex100 (“BIO-RAD”, США) и протеиназы К (“Vazyme”, Китай) согласно протоколу, описанному ранее (Frantine-Silva et al., 2015). Была получена нуклеотидная последовательность первой субъединицы митохондриального гена цитохром-*c*-оксидазы (*COI*). Методики проведения амплификации и секвенирования ДНК описаны в нашем предыдущем исследовании (Шадрин и др., 2022).

Для определения видовой принадлежности исследуемого образца выполнили поиск в Международных базах данных GenBank (алгоритм BLAST) (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) и Barcode of Life Data System (BOLD; http://www.boldsystems.org) гомологичных полученной нами последовательностей. Уровень сходства >99% использовали в качестве порогового для идентификации видовой принадлежности объекта исследования. Для оценки генетического сходства нашего образца и фрагментов *COI* близкородственных видов применяли двухпараметрические оценки расстояния Кимуры (Kimura, 1980) и кластеризацию методом ближайшего соседа с использованием программы MEGA 5 (Tamura et al., 2011). Ранее опубликованные гомологичные нуклеотидные последовательности фрагментов *COI* (Durand et al., 2012b; Delrieu-Trottin et al., 2020; Bogorodsky et al., 2024) были загружены из базы данных GenBank для проведения сравнительного анализа. Фрагменты *COI Osteomugil robustus* и *O. perusii* использовали в качестве внешней группы при построении филогенетического дерева (номера последовательностей из базы GenBank указаны на соответствующей иллюстрации).

Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе ClustalW (Thompson et al., 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая идентификация объекта исследования

Нуклеотидная последовательность длиной 664 пары нуклеотидов участка митохондриального гена *COI* изученного образца депонирована в GenBank, где ей присвоен номер PX859764.

Сравнение нуклеотидной последовательности нашего образца с референсными последовательностями из баз генетических данных не позволило однозначно идентифицировать его видовую принадлежность. Всего обнаружено 55 последовательностей, гомологичных нашей, в базе GenBank и 67 в BOLD с уровнем сходства 99.5–100% (данные по состоянию на 10.12.2025 г.), размещённых под названиями *Crenimugil* sp. C, *Crenimugil* sp., *Crenimugil seheli*,

Crenimugil buchanani, *Moolgarda seheli*, *Valamugil* sp. Большая часть (~90%) гомологичных последовательностей относится к роду *Crenimugil*, более половины из них имеют наименование *Crenimugil* sp. C.

Встречаемость в пробах

Икра исследованного вида присутствовала в пробах довольно редко и в небольшом количестве. Из 37 сезонов она обнаружена только в семи — в октябре 1995, феврале 2001, марте–апреле 2014, 2015, 2017, 2020 и октябре 2023 гг. При этом максимальное число выловленных за сезон работ икринок вида составляло не более 10, а за один выход в море — не более 6 шт. За всё время проведения работ, с 1993 по 2024 г., поймано 38 шт. Для сравнения: число обследованных икринок за сезон составляло от 30 до 43 тыс. в зимне-весенние периоды и около 12 тыс. осенью 2023 г. В 1995 г. общий объём исследованного материала не определяли.

Морфологическое описание стадий раннего развития

Характеристики развивающегося яйца (рис. 1). Яйца имели сферическую форму, их диаметр составлял 0.849 ± 0.004 (0.82–0.88) мм ($n = 19$). Оболочка прозрачная, неклейкая, с отчётливо выраженной структурированностью внешней поверхности хориона. Желток прозрачный, бесцветный, гомогенный, на исследованных стадиях содержал одну бесцветную или с едва заметным желтоватым оттенком жировую каплю диаметром 0.345 ± 0.0023 (0.33–0.36) мм ($n = 19$), расположенную в его передней части, непосредственно под передней частью головного отдела эмбриона. Ткани зародышей прозрачны и бесцветны. Перивителлиновое пространство очень узкое.

Структурированная поверхность хориона (рис. 1в–1д) представлена многогранными ячейками, отдалённо напоминающими пчелиные соты. Среди структур, формируемых хорионом, наиболее обычны шестигранники, но довольно часто встречаются пятигранники и значительно реже семи- и четырёхгранники. Длина граней составляет 3.0–14.5 мкм, чаще 8–10 мкм. Высота стенок ячеек относительно низкая и немного увеличивается ближе к местам их контакта с соседними. Таким образом, в местах стыка граней формируется возвышение, напоминающее маленький шипик высотой 1.5–2.0 мкм. Чаще всего встречались экземпляры, у которых вся площадь поверхности яйцевых оболочек структурирована довольно равномерно, но с относительно многочисленными участками с недоразвитием границ между двумя или несколькими соседними ячейками. Намного реже встречались яйца, у которых такое недоразвитие занимало значительные по площади участки (рис. 1г). На малом увеличении световой оптики структурированность в таких местах не видна, но при большем разрешении соответствующие структуры наблюдались в слабо выраженном состоянии.

Возраст ~ 8 ч до вылупления (д.в.) (рис. 1а, 1б). Это самая ранняя стадия развития исследованного вида из пойманных за весь период исследований.

Плавучесть высокая, при отсутствии постороннего воздействия часть поверхности яйца выступает над уровнем воды примерно на 1/15 своего диаметра. Крупная жировая капля всегда локализована в верхнем положении и определяет соответствующее положение тела эмбриона. В теле зародыша насчитывается 25–27 мускульных сегментов. Передние, их более 20, имеют V-образную (шевронообразную) форму.

Складка протоптеригия хорошо развита в хвостовом отделе, но в краниальном направлении степень её дифференцировки заметно снижается.

Головной мозг дифференцирован на передний, промежуточный с зачатком эпифиза, средний, задний с мозжечком и продолговатый. Сформированы обонятельные капсулы, слуховые капсулы с отолитами и зачатки глаз с шаровидными хрусталиками.

Хорошо развиты железы вылупления. Они расположены на желточном мешке и образуют скопление в виде довольно широкой кольцевидной полосы вокруг передней части головного отдела. Полоса подходит к телу зародыша на уровне слуховых капсул с обеих сторон. На покровном слое тела зародыша желёз вылупления не обнаружено.

Туловищная мускулатура совершает подрагивания, одиночные или сериями по 3–5 с перерывом в 20–60 с. Хвостовой отдел может располагаться без изгиба и наклона примерно в плоскости билатеральной симметрии или может отклоняться в сторону от неё, периодически меняя своё положение. Сердце сокращается 70–80 раз в мин.

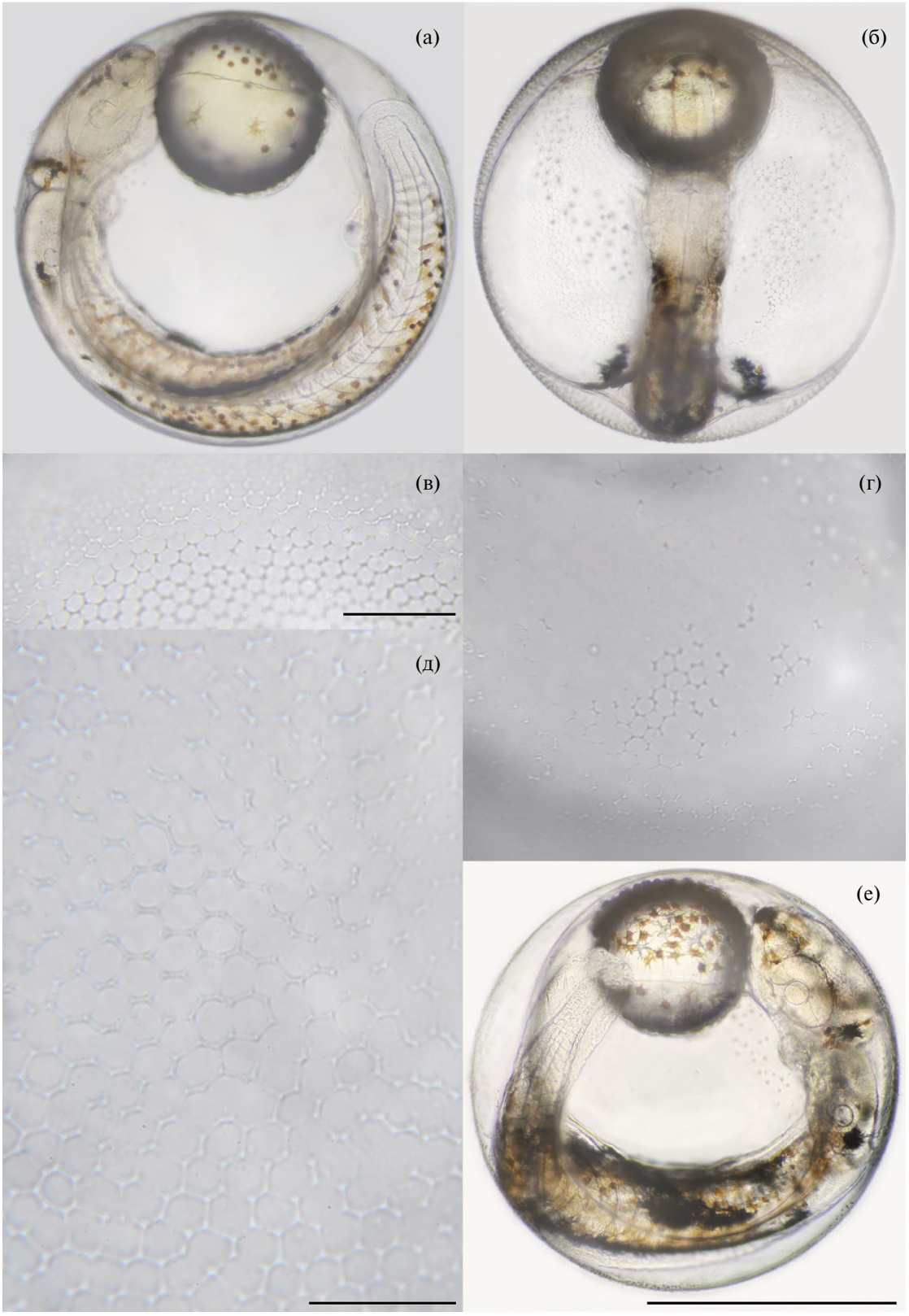


Рис. 1. Стадии эмбрионального развития *Moolgarda* sp.: а – подвижный эмбрион внутри яйцевой оболочки, 8.0 ч до вылупления (д.в.); б — то же, вид передней части эмбриона сверху; в – поверхность яйцевой оболочки, г — участок поверхности яйцевой оболочки с фрагментарной структурированностью, д — участок поверхности яйцевой оболочки при большем увеличении; е — эмбрион внутри яйцевой оболочки, 1.5–2.0 ч д.в. Масштаб, мкм: а, б, е (линейка общая) — 50; в, г (линейка общая) — 100; д — 50.

В пигментации эмбриона участвуют меланофоры двух типов — окрашенные в разные оттенки коричневого и чёрные. Коричневые тона в окраске несколько доминируют. Распределение меланофоров неравномерное. В пигментированных областях всегда присутствуют оба типа меланофоров, но в разных пропорциях. Наиболее интенсивно окрашены бóльшая часть туловищного отдела, начиная с 1-го сегмента до примерно середины хвостового отдела, 23–25-й сегменты, а также внешняя и погружённая в желток поверхности жировой капли. Терминальная часть хвостового отдела каудальнее 25-го сегмента на участке, включающем 2–3 последних выделившихся миомера, во всех случаях была не пигментирована. Также у всех изученных экземпляров присутствовали несколько коричневых и чёрных меланофоров, разбросанных по поверхности передней части головного отдела примерно до уровня середины зачатков глаз. Всегда присутствовали плотные парные группы меланофоров или пигментные пятна, расположенные симметрично с обеих сторон на границе среднего мозга и мозжечка и за слуховыми капсулами. На дорсальной поверхности желточного мешка вблизи тела эмбриона с каждой стороны на уровне с 5–6-го по 10–12-й сегмент также симметрично расположены хорошо выраженные группы, состоящие из интенсивно окрашенных, преимущественно чёрных, меланофоров. На других участках поверхности желточного мешка пигментные клетки отсутствуют.

Возраст ~ 1.5–2.0 ч д.в. (рис. 1е). В теле зародыша выделилось 29–30 мускульных сегментов. Плавниковая складка стала заметно шире во всех отделах.

Общий характер распределения пигментных клеток принципиально не изменился, однако большинство меланофоров приобрело сложную форму с разветвлёнными выростами, что создаёт эффект заметного увеличения интенсивности окраски. На пигментированном участке туловищного и хвостового отделов с 1-го по 21–23-й сегмент имеется зона (с 7–8-го по 14–15-й сегмент), где меланофоры расположены менее плотно.

Характерные симметрично расположенные парные пигментные пятна на дорсальной стороне желточного мешка, на границе среднего мозга и мозжечка и за слуховыми капсулами сохранились и стали более отчётливыми.

Зачатки свободных лопастей грудных плавников дифференцировались в виде скоплений клеточного материала в форме слабо выраженных бугорков, расположенных на дорсальной части желточного мешка рядом с телом эмбриона на уровне 1–3-го сегментов.

Заметно возросла двигательная активность эмбриона. Сердце сокращается ~ 100–120 раз в мин. Туловищная мускулатура совершает серии мелких подрагиваний, перемежающихся с перекладыванием хвостового отдела с одной стороны на другую. При этом положение туловищного и головного отделов эмбриона относительно яйцевых оболочек не меняется.

Плавучесть снизилась до слабо положительной, а у некоторых особей до нейтральной. При малейшем механическом воздействии или движении воды яйца, располагавшиеся под поверхностью, начинали погружаться и всплывать после этого очень медленно.

Возраст 1.5–2.0 ч после вылупления (п.в.), *TL* 2.1–2.3 мм (рис. 2а). В лабораторных условиях выход эмбрионов из яйцевых оболочек осуществлялся с 20:00 до 01:30 по местному времени. В теле насчитывается 27–28 мускульных сегментов (15 туловищных и 12–13 хвостовых). Жировая капля в массе желтка занимает переднее положение, её диаметр составляет ~0.33 мм. Предличинки имеют хорошо выраженную положительную плавучесть и при отсутствии раздражающего воздействия пребывают в неподвижном состоянии под поверхностной плёнкой воды, ориентируясь жировой каплей вверх часто в почти вертикальном положении. В случае беспокойства предличинки совершают короткое перемещение, иногда с небольшим заглублением, и снова переходят в неподвижное состояние в прежнем положении.

В довольно интенсивной, но неравномерной пигментации предличинки по-прежнему участвуют пигментные клетки, окрашенные в разные оттенки только коричневого и чёрного цветов. Коричневых меланофоров на большинстве участков больше, среди них почти повсеместно присутствуют чёрные. Характерные, симметрично расположенные отчётливые парные пигментные пятна на дорсальной стороне желточного мешка сохранились и имеют отчётливую и компактную конфигурацию. Их положение относительно сегментов тела почти не изменилось, но они сместились ближе к телу. На других областях желточного мешка пигмен-



Рис. 2. Стадии предличиночного и личиночного развития *Moolgarda* sp.: а – абсолютная длина (*TL*) 2.1–2.3 мм, возраст 1.5–2.0 ч после вылупления (п.в.); б — *TL* 2.7–2.8 мм, ~ 22 ч п.в.; в – *TL* 2.9–3.1 мм, ~52 ч п.в.; г — другая предличинка примерно того же возраста, вид спереди и сверху; д — личинка, перешедшая на смешанное питание, *TL* 2.9–3.1 мм, ~78 ч п.в. Масштаб (линейка общая): 1 мм.

тация отсутствует. Парные группы меланофоров с границы между средним мозгом и мозжечком сместились латеральнее и рассеялись на участке от задней границы зачатков глаз до слуховых капсул. Меланофоры, формировавшие парные компактные пятна за слуховыми капсулами, распределились, сместившись в разной степени в каудальном направлении и частично объединились со множеством клеток, пигментирующих переднюю часть туловищного отдела; эта часть вместе с передней частью хвостового отдела (т.е. участок от 1-го и примерно до 20–21-го сегмента тела) остались наиболее интенсивно пигментированными частями эмбриона. Также интенсивно окрашена внешняя и погружённая в желток поверхности жировой капли. Примерно с 8-го по 14-й сегмент тела меланофоры расположены менее плотно, и эта особенность у некоторых эмбрионов сохраняется почти до суток после вылупления. Каудальнее 20–21-го сегмента пигментация отсутствует. Три–четыре чёрных меланофора расположены на вентральной стороне под кишечником, в подкишечном ряду.

Возраст ~ 22 ч п.в., *TL* 2.7–2.8 мм (рис. 2б). В теле насчитывается 26–27 мускульных сегментов (13–14 туловищных и 12–13 хвостовых). Плавучесть положительная. При отсутствии какого-либо раздражающего влияния предличинки остаются неподвижными и располагаются под поверхностной плёнкой жировой каплей вверх.

Размер жировой капли с момента вылупления заметно не изменился. Объём остатка желтка лишь немного превышает объём жировой капли.

Пищевод переходит в расширение среднего кишечника (будущий желудок) на уровне начала 4-го сегмента. Расширение происходит за счёт довольно резкого прогиба вниз нижней стенки пищеварительного тракта, который продавливает под собой желток и сужается на уровне 6–7-го сегмента, переходя в недифференцированные заднюю часть среднего кишечника и задний кишечник. Стенки кишечника повсеместно имеют примерно одинаковую толщину без продольных и поперечных складок. Перистальтических движений не обнаружено.

Хорошо развит гидросинус, или головной синус, охватывающий переднюю верхнюю часть предличинки. Его отчётливое расширение начинается примерно на уровне мозжечка и заканчивается примерно на уровне 7-го сегмента тела, где переходит в спинную часть протоптеригия.

Отчётливо дифференцированы свободные лопасти грудных плавников. Они имеют форму округлых толстых лопастей, наклонённых в каудальном направлении. Их овальное основание расположено на дорсальной поверхности желточного мешка, над жировой каплей, в непосредственной близости к телу предличинки на уровне 1–4-го сегментов.

В кровяном русле циркулирует большое количество форменных элементов крови. В местах их большого скопления, например в венозном синусе, можно заметить присутствие слабого розового оттенка. Функционирует сосуд мандибулярной дуги аорты. Сосуды гиоидной и первой жаберной дуг дифференцированы, но не функционируют, кровь по ним не идёт. От каждого сосуда мандибулярной дуги сверху есть ответвление вперёд к мозгу и назад — корень аорты. Правый и левый корни аорты сливаются в спинную аорту, переходящую в конце туловищного отдела в хвостовую артерию. В середине несегментированной части хвостового отдела хвостовая артерия, образовав короткую узкую петлю, разворачивается вперёд, переходя в хвостовую вену. Достигнув задней части полости тела, хвостовая вена направляется вниз, распадаясь при этом на четыре–шесть коротких капилляров, по два–три с каждой стороны кишечника. Под кишечником они сливаются в единую подкишечную вену, которая сначала идёт вперёд до остатка желтка, огибает его сверху и впадает в венозный синус, примыкающий к передней части жировой капли.

Характер пигментации в основном сохраняется, но её интенсивность заметно возрастает за счёт увеличения числа и усиления ветвления пигментных клеток. Чёрные меланофоры по-прежнему почти повсеместно присутствуют среди доминирующих коричневых, что определяет цвет окраски предличинки как тёмно-коричневый. Интенсивно пигментированная часть тела стала немного протяжённей, начинается за слуховой капсулой краниальнее передней границы первого сегмента и заканчивается на уровне 21–22-го сегмента. Чёрные меланофоры в пределах этой зоны начали формировать подобие среднебокового, нижнебокового и подхвостового анизомерных рядов. Терминальная часть хвостового отдела остаётся непигментированной, однако у некоторых особей в этом возрасте здесь можно обнаружить три–пять очень мелких одиночных меланофоров в положении подхвостового

ряда, которые не заходят за пределы сегментированной части. Интенсивно пигментирована область, покрывающая жировую каплю, передневентральную и переднелатеральную части остатка желтка. Под кишечником расположено несколько, три–пять, небольших чёрных, сильно разветвлённых меланофоров, формирующих на этой стадии слабо выраженный непарный подкишечный ряд. Последний в этом ряду меланофор, расположенный вблизи ануса, обычно значительно крупнее остальных и всегда присутствует именно на этом месте. Несколько чёрных и коричневых меланофоров присутствуют на передней части головного отдела. В частности, несколько коричневых меланофоров пигментируют поверхность зачатков глаз. Отчётливые симметрично расположенные пигментные пятна на дорсальной поверхности желточного мешка вблизи тела полностью расформированы. Меланофоры присутствуют над дорсальной частью глотки, пищевода и желудка. Два–три чёрных меланофора присутствуют на зачатке нижней челюсти.

Возраст ~ 52 ч п.в., *TL* 2.9–3.1 мм (рис. 2в, 2г). В теле насчитывается 24–25 мускульных сегментов (12–13 туловищных и 12–13 хвостовых). Плавучесть близка к нейтральной. Предличинки бóльшую часть времени пребывают во взвешенном состоянии без движения, но периодически совершают короткие перемещения. Расширение гидросинуса начинается от середины среднего мозга и распространяется до 8–9-го сегмента тела.

Основания свободных лопастей грудных плавников почти полностью сместились на тело предличинки и заняли положение, близкое к вертикальному. Сами лопасти стали более тонкими, изогнуты в каудальном направлении и прижаты к телу. Пищевод проходит над жировой каплей и на уровне 5-го сегмента переходит в расширение презумптивного желудка, который на уровне 8–9-го сегмента тела сужается и переходит в кишечник. Стенки пищеварительного тракта стали значительно толще. В отделах кишечника и желудке начала формироваться продольная и поперечная складчатость. Перистальтика отсутствует. Зачаток печени в виде образования с рыхлой зернистой структурой плотно примыкает к остатку желточной массы, охватывающему вентрально-каудальную часть поверхности жировой капли сзади. Его задняя часть примыкает к передней части стенки расширения желудка.

Скопление эритроцитов в области венозного синуса имеет отчётливую розовую окраску. Функционируют сосуды мандибулярной и гиоидной дуг аорты. На уровне примерно средней линии глаза они объединяются в один и направляются вперёд. Дифференцированы сосуды четырёх жаберных дуг, но не функционируют. Сеть сосудов, формирующаяся при переходе хвостовой вены в подхвостовую, значительно усложнилась. Подкишечная вена проходит под кишечником, вентральной частью желудка, входит в каудальную часть зачатка печени и распадается там на несколько капилляров. Перед выходом из печени они объединяются в печёночную вену. Печёночная вена проходит над жировой каплей и впадает в венозный синус.

Общий характер пигментации сохранился, но есть изменения в деталях. Зачатки глаз полностью окрашены в коричневый цвет со множеством разноразмерных более тёмных вкраплений. Меланофоры присутствуют над дорсальной частью глотки, пищевода и желудка. У некоторых особей число мелких меланофоров на латеральной поверхности нижней челюсти возросло до четырёх–пяти. Они распределены в линию, иногда по всей её длине.

Возраст ~ 78 ч п.в., *TL* 2.9–3.1 мм (рис. 2д). В теле насчитывается 24–25 мускульных сегментов (12 туловищных и 12–13 хвостовых).

Челюстной аппарат и грудные плавники подвижны. Личинки бóльшую часть времени пребывают в движении, перемещаются по сложной траектории, совершают броски и пытаются захватывать ртом потенциальные объекты питания.

Функционируют сосуды всех жаберных дуг. В головном отделе развита довольно сложная система капилляров. Хвостовая вена после ответвления от неё подкишечной продолжается в краниальном направлении как задняя кардинальная вена, возможно, в заднем отделе непарная. Подкишечная вена, проходя некоторое расстояние в краниальном направлении над кишечником, распадается на несколько капилляров, направляющихся вниз и формирующих редкую сеть, охватывающую кишечник от его терминального отдела до задней части расширения желудка. Единый сосуд подкишечной вены, формирующийся в результате слияния капилляров под кишечником, входит в печень, распадается в ней на несколько капилляров, вы-

ходит в виде единой печёночной вены, которая обходит жировую каплю слева и впадает в венозный синус.

Сохраняется довольно объёмный гидросинус. Его расширение начинается от середины среднего мозга и распространяется примерно до 7-го сегмента тела.

Внутренние стенки желудка и кишечника имеют сильно выраженную складчатую структуру. Волны перистальтических сокращений проходят регулярно через каждые 10–30 с. Зачаток печени виден в пространстве, ограниченном вентрокаудальной поверхностью жировой капли, передней частью стенки изгиба желудка и вентральной стенкой брюшной полости.

Основные черты распределения пигментных клеток сохранились, изменения только в деталях. Плотная меланиновая пигментация пигментного слоя глаз придаёт им полную непрозрачность. В серебристом слое появились кристаллы гуанина, определяющие наличие металлического отблеска в отражённом свете. У некоторых особей чёрные меланофоры в подхвостовом ряду распространились в каудальном направлении дальше, примерно до конца сегментированной части. В брюшном ряду у разных особей присутствуют от трёх до семи меланофоров, которые могут быть распределены по его длине очень неравномерно. Однако один относительно крупный по-прежнему всегда располагается в его терминальной части, в непосредственной близости к анусу. Усилилась пигментация структур в верхней части полости тела.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании нуклеотидной последовательности участка гена *COI* с учётом порогового уровня сходства с гомологичными последовательностями наиболее вероятна принадлежность нашего образца к роду *Crenimugil*. Попытки описания и таксономической ревизии рода *Crenimugil*, в том числе с привлечением молекулярных данных, проводили неоднократно (Smith, 1947; Ben-Tuvia, 1975; Thomson, 1997; Harrison, Senou, 1999; Durand et al., 2012a, 2012b, 2017; Durand, Borsa, 2015; Crosetti, Blaber, 2016; Kwun, Myoung, 2019; Delrieu-Trottin et al., 2020; Rajan et al., 2023; Whitfield, Durand, 2023). В 2024 г. опубликованы результаты масштабного исследования таксономических взаимоотношений в пределах рода *Crenimugil*, основанного на комплексном анализе всей имеющейся у авторов информации о митохондриальных и ядерных участках генома его представителей (Bogorodsky et al., 2024). Итогом этого исследования стало восстановление названия рода *Moolgarda*, также был продемонстрирован его приоритет перед названиями *Crenimugil* и *Valamugil*. Таким образом, все виды, относящиеся к родам *Moolgarda*, *Crenimugil* и *Valamugil*, следует рассматривать в пределах одного рода *Moolgarda*. Авторы показали наличие девяти эволюционных линий (видов) в роде *Moolgarda*, из которых переописали три вида: *M. crenilabis*, *M. seheli* и *M. tade*. Для остальных видов была сохранена используемая ранее номенклатура с применением заглавных букв латинского алфавита: *M.* sp. C, *M.* sp. D и так далее. Для описания и наименования ещё не названных эволюционных линий рода предстоит приложить дополнительные усилия.

Принимая во внимание результаты указанного исследования как приоритетные, наш образец можно идентифицировать одним из существующих, но ещё не описанных видов рода *Moolgarda* — *M.* sp. C. Нуклеотидная последовательность участка гена *COI* нашего образца имеет сходство 99.52–100% с 27 образцами *M.* sp. C из вод Вьетнама и Филиппин, которые депонировали в базы генетических данных Богородский с соавторами (Bogorodsky et al., 2024). В своей работе они предложили видовое название для *M.* sp. C как *M. delicata* (Alleyne and Macleay, 1877), однако сделали оговорку о необходимости дополнительных исследований для решения этого вопроса.

Филогенетические взаимоотношения объекта нашего исследования и представителей девяти эволюционных линий рода *Moolgarda* из работы Богородского с соавторами (Bogorodsky et al., 2024) на основании изменчивости гена *COI* представлены на рис. 3. На филограмме продемонстрирован высокий уровень бутстреп-поддержки результатов кластеризации нашего образца и представителей вида *M.* sp. C из вод Вьетнама, Филиппин и Австралии. Также показана генетическая обособленность ветви, принадлежащей представителям рода *M.* sp. C, от всех остальных видов, в том числе тех, которые имеют локализацию во Вьетнаме (*M. crenilabis*, *M. seheli*, *M.* sp. E).

Таким образом, на основании результатов молекулярно-генетического анализа мы считаем,

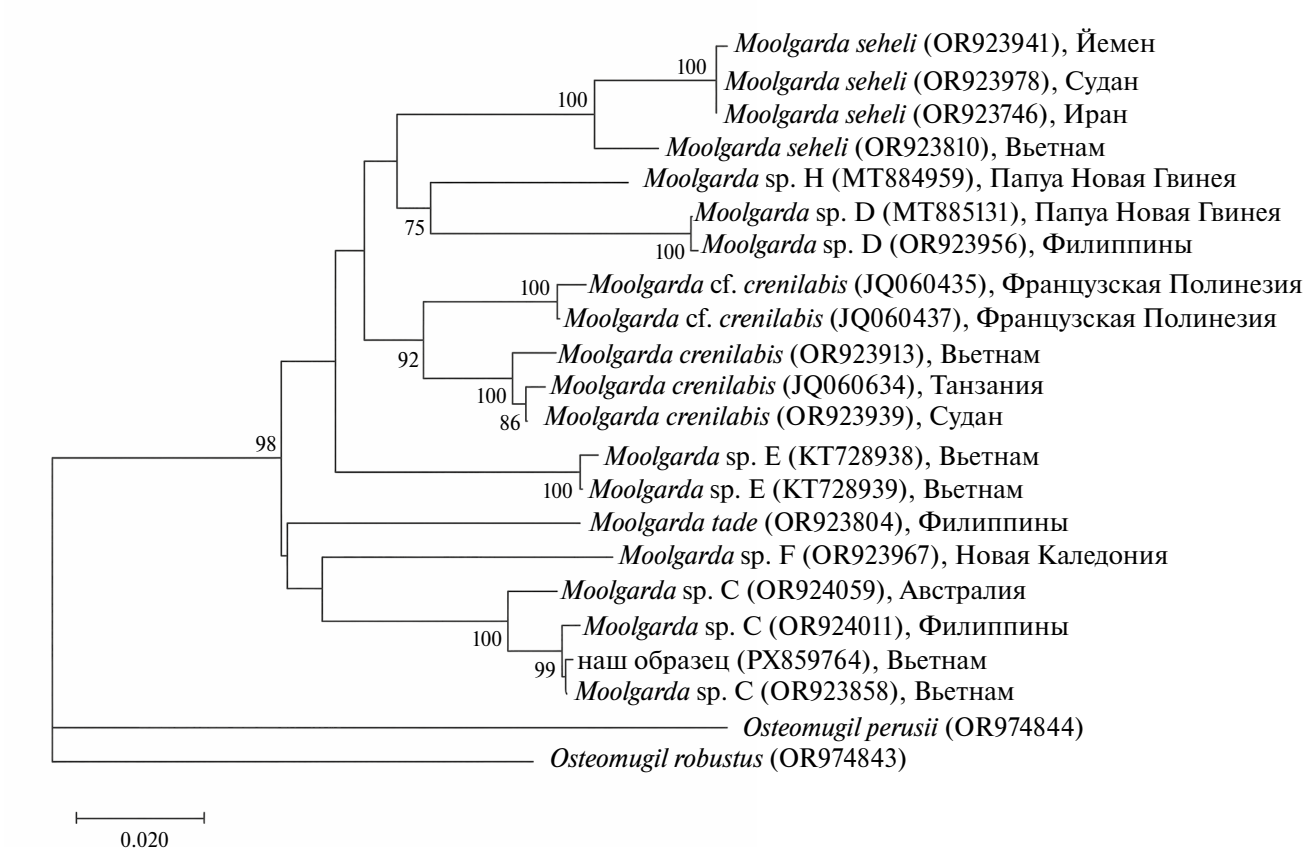


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное методом ближайшего соседа с использованием двухпараметрических оценок расстояния Кимуры по данным о нуклеотидных последовательностях участка гена *COI* митохондриальной ДНК (длина 664 пар нуклеотидов) у видов рода *Moolgarda*, *Osteomugil robustus* и *O. perusii* в качестве внешней группы. На филограмме приведены номера последовательностей *COI* из GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/), использованных для построения дерева, и уровни бутстреп-поддержки (> 70%) узлов ветвления; масштаб длины ветвей указан в долях нуклеотидных замен на одну позицию.

что в нашей работе описано развитие *Moolgarda* sp. C., довольно широко распространённого в Индо-Пацифике.

Исследованный *Moolgarda* sp. C встречался в уловах всегда примерно на одной стадии. При вечернем нересте, после заката солнца, и отмеченном времени вылупления в лабораторных условиях продолжительность эмбрионального развития предположительно может составлять 26–32 ч, что сопоставимо с результатами, полученными для *M. cephalus* в похожих условиях инкубации (Walsh et al., 1991; Tamaru et al., 1993).

Общие черты строения, характерные для яиц Mugilidae, были уже сформулированы неоднократно (De Sylva, 1984; Sandknop, Watson, 1996; Ditty et al., 2000, 2006). Их икра пелагическая, яйца сферические, с гладким или слабо исчерченным (значительно реже) хорионом. Желток не сегментирован, перивителлиновое пространство узкое, жировая капля одна или несколько, сливающихся в одну по мере развития икры. Диаметр жировых капель составляет ~35% диаметра икринки.

Яйца исследованного вида в основном соответствуют изложенным представлениям, однако известные обобщённые характеристики икры ориентируются на очень малое число видов с выполненным описанием развития. Наше исследование показало, что поверхность хориона изученного представителя семейства имеет отчётливо выраженную структурированность, заметную при исследовании под световым микроскопом на малом увеличении, что является на настоящий момент уникальным для Mugilidae. Другой отличительной особенностью является наличие на дорсальной поверхности желточного мешка двух симметрично расположенных с каждой стороны характерных, интенсивно окрашенных пигментных пятен, которые сохраняются у предличинок до полусуток после вылупления. Эти две особенности позволя-

ют легко идентифицировать исследованный *Moolgarda* sp. C и отличать его на эмбриональных и ранних предличиночных стадиях от других присутствующих в районе проведения работ представителей семейства.

Яйца *Moolgarda* sp. C имеют очень хорошо выраженную положительную плавучесть, характерную для большинства изученных представителей семейства. Однако незадолго перед выходом эмбрионов из яйцевых оболочек она значительно снижается и становится близкой к нейтральной. Подобное изменение плавучести яиц в конце эмбрионального периода замечено и у другого представителя Mugilidae — *P. carinata* (*L. carinata*) (Hassan, Takita, 1993), а также у рыб из других семейств (Tanaka, 1990; Nissling, Vallin, 1996; Coombs et al., 2004; Махотин, 2021; Stenevik et al., 2025). Есть мнение (Jung et al., 2014), что этот феномен универсален для всех костистых рыб. На *Melanogrammus aeglefinus* (Stenevik et al., 2025) и *Gadus morhua* (Nissling, Vallin, 1996) показано, что увеличение удельного веса яиц происходит в течение всего инкубационного периода, но не равномерно, а с ускорением на поздних стадиях, очевидно, результаты которого мы наблюдали в своём исследовании.

Предличинки и личинки *Moolgarda* sp. C в основных чертах соответствуют известным обобщённым характеристикам, сформулированным для Mugilidae (Leis, Carson-Ewart, 2000). По пигментации можно отметить, что наряду с довольно интенсивной и относительно равномерной пигментацией туловищного и передней части хвостового отделов предличинок при вылуплении и до перехода на внешнее питание (завершение наших наблюдений) на терминальной части хвостового отдела пигментные клетки полностью или почти полностью отсутствуют. Так же или почти так же пигментированы предличинки и личинки почти всех изученных видов, за исключением *Ch. ramada* (*L. ramada*) (Mousa, 2010) и *P. lauvergnii* (*L. affinis*) (Yoshimatsu et al., 1993), у которых задняя часть хвостового отдела так же не пигментирована, но имеются заметные отличия в пигментации туловищного и передней части хвостового отделов.

У предличинок исследованного *Moolgarda* sp. C жировая капля в желточном мешке занимает переднее положение. У всех же остальных, изученных на настоящий момент видов семейства, — только заднее. У некоторых из них при вылуплении она может быть расположена вентрокаудально, но в течение нескольких часов меняет положение на заднее.

В теле предличинки при вылуплении насчитывается 27–28 мускульных сегментов (15–16 туловищных и 12–13 хвостовых). В ходе дальнейшего развития сегментная формула меняется с уменьшением общего числа сегментов за счёт редукции хвостовых. При этом задняя граница полости тела смещается вперёд, как это отмечено у многих других видов костистых рыб (Ikeda, Mito, 1988). Вскоре после перехода на внешнее питание, в личиночное состояние, в теле изученного *Moolgarda* sp. C насчитывалось 24–25 мускульных сегментов (12 туловищных и 12–13 хвостовых). У взрослых представителей *Moolgarda* (*Valamugil*) 24 (11 + 13) (Leis, Carson-Ewart, 2000) или 23 (11 + 12) (Batubara et al., 2021) позвонка. Следовательно, к моменту перехода в личиночное состояние число сегментов в туловищном отделе у исследованных в нашей работе экземпляров не достигло дефинитивного, в отличие от некоторых других видов (Шадрин, Павлов, 2015; Шадрин и др., 2023).

Таким образом, исследованный вид однозначно идентифицирован как реально существующий в природе, распространённый в Индо-Пацифике, представленный в генетических базах данных, но пока не имеющий морфологического описания *Moolgarda* sp. C. Яйца исследованного вида имеют уникальную для других изученных представителей семейства отчётливо выраженную структурированность поверхности хориона. Результаты, полученные в ходе проведения исследования развития *Moolgarda* sp. C, позволяют легко идентифицировать этот вид на эмбриональных, предличиночных и ранних личиночных стадиях развития. Также они существенно расширяют представления о строении икры, предличинок и ранних личинок семейства Mugilidae.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень признательны дирекции и сотрудникам Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в организации и проведении исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300102-9 и при поддержке Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (тема Эколан Э-3.1, задача 14).

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). Протокол исследований одобрен Совместным российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (разрешение № 2116 от 09.06.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дехник Т.В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наук. думка, 235 с.

Крыжановский С.Г., *Потеряев Е.А.* 1936. Материалы для изучения икрометания и развития кефали // Тр. Новорос. биол. станции. Т. 1. Вып. 6. С. 3–7.

Махотин В.В. 2021. Ранний онтогенез тресковых рыб Белого моря. Специфика морфогенетических процессов в раннем онтогенезе костистых рыб (на примере развития тресковых). М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.

Расс Т.С., *Казанова И.И.* 1966. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М.: Пищ. пром-сть, 42 с.

Шадрин А.М., *Павлов Д.С.* 2015. Эмбриональное и личиночное развитие баррамунди *Lates calcarifer* // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 401–414. https://doi.org/10.7868/S0002332915040128

Шадрин А.М., *Семенова А.В.*, *Нгуен Тхи Х.Т.* 2022. Раннее развитие *Pardachirus pavoninus* (Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам), идентифицированного с помощью метода ДНК-баркодинга // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 1. С. 100–116. https://doi.org/10.31857/S0042875222010155

Шадрин А.М., *Семенова А.В.*, *Нгуен Тхи Х.Т.* 2023. Ранние стадии развития ковровой солеи *Liachirus melanospilos* (Bleeker, 1854) (Pleuronectiformes: Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам) // Биология моря. Т. 49. № 1. С. 27–36. https://doi.org/10.31857/S0134347523010072

Al-Rashed W.A., *Al-Abdul-Elah K.*, *Al-Yamani F.* 2012. The back keeled mullet *Liza carinata* (Valenciennes) from adult to the just hatched larva during the spawning season // Int. J. Oceans Oceanogr. V. 6. № 2. P. 95–116.

Anderson W.W. 1957. Early development, spawning, growth, and occurrence of the silver mullet (*Mugil curema*) along the South Atlantic coast of the United States // Fish. Bull. V. 57. P. 397–414.

Batubara A.S., *Yulianto D.*, *Muhammadar A.A. et al.* 2021. Skeletal structure as taxonomic tool for identification of mullet species (Teleostei: Mugilidae) from Aceh waters, Indonesia // J. Appl. Ichthyol. V. 37. № 5. P. 697–705. https://doi.org/10.1111/jai.14219

Ben-Tuvia A. 1975. Mugilid fishes of the Red Sea with a key to the Mediterranean and Red Sea species // Bamidgeh. V. 27. № 1. P. 14–20.

Besbes R., *Benseddik A.B.*, *Kokokiris L. et al.* 2020. Thicklip (*Chelon labrosus*) and flathead (*Mugil cephalus*) grey mullets fry production in Tunisian aquaculture // Aquac. Rep. V. 17. Article 100380. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100380

Boglione C., *Bertolini B.*, *Russiello M.*, *Cataudella S.* 1992. Embryonic and larval development of the thick-lipped mullet (*Chelon labrosus*) under controlled reproduction conditions // Aquaculture. V. 101. № 3–4. P. 349–359. https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90037-L

Bogorodsky S.V., *Thieme P.*, *Senou H. et al.* 2024. Contributions to the taxonomy of the mugilid genus *Moolgarda* Whitley (Teleostei: Mugilidae), with redescriptions of *M. crenilabis*, *M. seheli* and *M. tade* from the Red Sea // Diversity. V. 16. № 6. Article 325. https://doi.org/10.3390/d16060325

Brownell C.L. 1979. Stages in the early development of 40 marine fish species with pelagic eggs from the Cape of Good Hope // Ichthyol. Bull. Smith Inst. Ichthyol. № 40. 84 p.

Cambray J.A., *Bok A.H.* 1989. Early development of artificially spawned southern mullet, *Liza richardsonii* (Smith, 1846) // S. Afr. J. Zool. V. 24. № 3. P. 193–198. https://doi.org/10.1080/02541858.1989.11448152

Coombs S.H., *Boyra G.*, *Rueda L.D. et al.* 2004. Buoyancy measurements and vertical distribution of eggs of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) // Mar. Biol. V. 145. № 5. P. 959–970. https://doi.org/10.1007/s00227-004-1389-4

Crosetti D., *Blaber S.* 2016. Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae). Boca Raton: CRC Press, 526 p.

De Sylva D.P. 1984. Mugiloidei: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 530–533.

Delrieu-Trottin E., *Durand J.-D.*, *Limmon G. et al.* 2020. Biodiversity inventory of the grey mullets (Actinopterygii: Mugilidae) of the Indo-Australian Archipelago through

the iterative use of DNA-based species delimitation and specimen assignment methods // Evol. Appl. V. 13. № 6. P. 1451–1467.
https://doi.org/10.1111/eva.12926

Ditty J.G., *Farooqi T.*, *Shaw R.F.* 2000. Preliminary guide to identification of the early life stages of mullet (Pisces: Mugilidae) from the Western Central Atlantic // NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-424. 10 p.

Ditty J.G., *Farooqi T.*, *Shaw R.F.* 2006. Mugilidae: Mullets // Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the western central North Atlantic. V. 1. Boca Raton et al.: Taylor and Francis. P. 891–899.

Durand J.-D., *Borsa P.* 2015. Mitochondrial phylogeny of grey mullets (Acanthopterygii: Mugilidae) suggests high proportion of cryptic species // Comptes Rendus Biol. V. 338. № 4. P. 266–277.
https://doi.org/10.1016/j.crvi.2015.01.007

Durand J.-D., *Chen W.-J.*, *Shen K.-N. et al.* 2012a. Genus-level taxonomic changes implied by the mitochondrial phylogeny of grey mullets (Teleostei: Mugilidae) // Comptes Rendus Biol. V. 335. № 10–11. P. 687–697.
https://doi.org/10.1016/j.crvi.2012.09.005

Durand J.-D., *Shen K.-N.*, *Chen W.-J. et al.* 2012b. Systematics of the grey mullets (Teleostei: Mugiliformes: Mugilidae): molecular phylogenetic evidence challenges two centuries of morphology-based taxonomy // Mol. Phylogenet. Evol. V. 64. № 1. P. 73–92.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.03.006

Durand J.-D., *Hubert N.*, *Shen K.-N.*, *Borsa P.* 2017. DNA barcoding grey mullets // Rev. Fish Biol. Fish. V. 27. № 1. P. 233–243.
https://doi.org/10.1007/s11160-016-9457-7

Frantine-Silva W., *Sofia S.H.*, *Orsi M.L.*, *Almeida F.S.* 2015. DNA barcoding of freshwater ichthyoplankton in the Neotropics as a tool for ecological monitoring // Mol. Ecol. Resour. V. 15. № 5. P. 1226–1237.
https://doi.org/10.1111/1755-0998.12385

Fricke R., *Eschmeyer W.N.*, *van der Laan R.* (eds). 2026. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 09/2026).

Harrison I.J., *Senou H.* 1999. Order Mugiliformes // FAO species identification guide for fisheries purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Mugilidae to Carangidae). Rome: FAO. P. 2069–2108.

Hasan M.E., *Hasan A.*, *Béarez P. et al.* 2022. *Planiliza lauvergnii* (Eydoux & Souleyet, 1850), a senior synonym of *Planiliza affinis* (Günther, 1861) with a re-evaluation of keeled back mullets (Mugiliformes: Mugilidae) // Zootaxa. V. 5194. № 4. P. 497–518.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.5194.4.2

Hassan A., *Takita T.* 1993. Morphological changes with growth in *Liza carinata* (Valenciennes) egg, larva and juvenile as distinguished from those of *Liza haemotocheila* (Schlegel) // Pertanika J. Trop. Agric. Sci. V. 16. № 3. P. 187–192.

Ikeda T., *Mito S.* 1988. Pelagic fish eggs // An atlas of the early stage fishes in Japan. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 999–1083.

Ismail W., *Al-Abdul-Elah K.*, *Al-Yamani F.* 2012. Larval development of the back keeled mullet *Liza carinata* // Hydrobiologia. V. 385. № 1. P. 87–105.
https://doi.org/10.1023/A:1003438605285

Jung K.-M., *Folkvord A.*, *Kjesbu O.S.*, *Sundby S.* 2014. Experimental parameterisation of principal physics in buoyancy variations of marine teleost eggs // PLOS ONE. V. 9. № 8. Article e104089.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104089

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. № 2. P. 111–120.
https://doi.org/10.1007/BF01731581

Kuo C.-M., *Shehadeh Z.H.*, *Milisen K.K.* 1973. A preliminary report on the development, growth and survival of laboratory reared larvae of the grey mullet, *Mugil cephalus* L. // J. Fish Biol. V. 5. № 4. P. 459–470.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1973.tb04475.x

Kwun H.J., *Myoung S.H.* 2019. New record of the *Crenimugil crenilabis* (Forsskål, 1775) (Mugiliformes: Mugilidae) from Korea, as revealed by mitochondrial DNA barcoding // Mitochondrial DNA. Pt. B. V. 4. № 1. P. 1947–1950.
https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1617048

Leis J.M., *Carson-Ewart B.M.* 2000. The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: a guide to identification. Leiden et al.: Brill, 850 p.

Liao I.-C. 1975. Experiments on induced breeding of the grey mullet in Taiwan from 1963 to 1973 // Aquaculture. V. 6. № 1. P. 31–58.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90088-5

Martin F.D., *Drewry G.E.* 1978. Development of the fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval and juvenile stages. V. VI. Stromateidae through Ogcocephalidae. Solomons: Fish Wildl. Serv. US Dept. Interior, 416 p.

Monteiro-Ribas W.M., *Bonecker A.C.T.* 2001. Artificial fertilization and development in laboratory of *Mugil liza* (Valenciennes, 1836) (Osteichthyes, Mugilidae) // Bull. Mar. Sci. V. 68. № 3. P. 427–433.

Mousa M.A. 2010. Induced spawning and embryonic development of *Liza ramada* reared in freshwater ponds // Anim. Reprod. Sci. V. 119. № 1–2. P. 115–122.
https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2009.12.014

Nissling A., *Vallin L.* 1996. The ability of Baltic cod eggs to maintain neutral buoyancy and the opportunity for

survival in fluctuating conditions in the Baltic Sea // J. Fish Biol. V. 48. № 2. P. 217–227.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01114.x

Oz I., *Gajbhiye D.S.*, *Columbus-Shenkar Y.Y. et al.* 2022. Non-uniform metamorphosis underlies different development trajectories in hatchery-reared flathead grey mullet (*Mugil cephalus*) // Front. Mar. Sci. V. 9. Article 967984.
https://doi.org/10.3389/fmars.2022.967984

Rajan R., *Durand J.-D.*, *Thomas L. et al.* 2023. Barcoding mullets (Mugilidae): genetic characterization of exploited species in southern peninsular India // Diversity. V. 15. № 12. Article 1193.
https://doi.org/10.3390/d15121193

Randall J.E., *Lim K.K.P.* 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. 8. P. 569–667.

Sandknop E.M., *Watson W.* 1996. Mugilidae: Mullets // The early stages of fishes in the California Current Region. CalCOFI Atlas № 33. Lawrence: Allen Press. P. 1078–1081.

Schultz L.P. 1946. A revision of the genera of mullets, fishes of the family Mugilidae, with descriptions of three new genera // Proc. US Natl. Mus. V. 96. № 3204. P. 377–395.

Smith J.L.B. 1947. A generic revision of the mugilid fishes of South Africa // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 11. V. 14. № 120. P. 833–843.
https://doi.org/10.1080/00222934708654696

Stenevik E.K., *Sundby S.*, *Ådlandsvik B.*, *Thorsen A.* 2025. Buoyancy and vertical distribution of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) eggs during embryonic development: a comparison with cod (*Gadus morhua*) // Fish. Oceanogr. V. 34. № 1. Article e12700.
https://doi.org/10.1111/fog.12700

Tamaru C.S., *FitzGerald W.J. Jr.*, *Sato V.* 1993. Hatchery manual for the artificial propagation of striped mullet (*Mugil cephalus* L.). Tamuning, Guam: Dept. Comm., 167 p.

Tamura K., *Peterson D.*, *Peterson N. et al.* 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. V. 28. № 10. P. 2731–2739.
https://doi.org/10.1093/molbev/msr121

Tanaka Y. 1990. Change in the egg buoyancy of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* during embryonic development // Nippon Suisan Gakk. V. 56. № 1. P. 165.
https://doi.org/10.2331/suisan.56.165

Tang Y.-A. 1964. Induced spawning of striped mullet by hormone injection // Jpn. J. Ichthyol. V. 12. № 1–2. P. 23–28 + 2 Pls.
https://doi.org/10.11369/jji1950.12.23

Thieme P., *Bogorodsky S.V.*, *Alpermann T.J. et al.* 2022. Contributions to the taxonomy of the mugilid genus *Chelon* Artedi (Teleostei: Mugilidae), with a major review of the status of *C. persicus* Senou, Randall & Okiyama, 1995 // Zootaxa. V. 5188. № 1. P. 1–42.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.5188.1.1

Thomson J.M. 1997. The Mugilidae of the World // Mem. Queensl. Mus. V. 41. P. 457–562.

Thompson J.D., *Higgins D.G.*, *Gibson T.J.* 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. V. 22. № 22. P. 4673–4680.
https://doi.org/10.1093/nar/22.22.4673

Walsh W.A., *Swanson C.*, *Lee C.-S.* 1991. Combined effects of temperature and salinity on development and hatching of striped mullet, *Mugil cephalus* // Aquaculture. V. 22. № 2–3. P. 181–191.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90270-H

Whitfield A.K, *Durand J.-D.* 2023. An overview of grey mullet (Mugilidae) global occurrence and species rich ecoregions, with indications of possible past dispersal routes within the family // J. Fish Biol. V. 103. № 2. P. 202–219.
https://doi.org/10.1111/jfb.15450

Xia R., *Durand J.-D.*, *Fu C.* 2016. Multilocus resolution of Mugilidae phylogeny (Teleostei: Mugiliformes): implications for the family's taxonomy // Mol. Phylogen. Evol. V. 96. P. 161–177.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.12.010

Yoshimatsu T., *Matsui S.*, *Kitajima C.* 1992. Early development of laboratory-reared redlip mullet, *Liza haematocheila* // Aquaculture. V. 105. № 3–4. P. 379–390.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90101-P

Yoshimatsu T., *Matsui S.*, *Kitajima C.* 1993. Early development of laboratory-reared keelback mullet // Nippon Suisan Gakk. V. 59. № 5. P. 765–776.
https://doi.org/10.2331/suisan.59.765

EARLY DEVELOPMENTAL STAGES OF MULLET *MOOLGARDA* SP. (MUGILIDAE), IDENTIFIED BY DNA BARCODING, WITH UNIQUE FOR THE FAMILY CLEAR CHORION SURFACE STRUCTURING

A. M. Shadrin[1, *], A. V. Semenova[1, 2], and T. H. T. Nguyen[3]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*
[2]*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*
[3]*Coastal Branch, Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam*

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

This study aims to describe the embryonic and early larval development (up to the onset of exogenous feeding) of a *Moolgarda* species, supported by detailed light microscopy images. The research was based on live specimens obtained from ichthyoplankton samples collected in the coastal waters of central Vietnam. The morphological features and pigmentation patterns described herein are crucial for taxonomic identification and expand our understanding of the morphological diversity of early life stages within the family Mugilidae. A unique diagnostic feature of this species among mugilids is the distinct surface ornamentation of its egg chorion. Molecular-genetic analysis enabled the identification of the studied specimen as *Moolgarda* sp. C, an undescribed cryptic lineage within the genus. This article provides the first detailed morphological description of the embryonic and early larval stages of this species.

Keywords: genus *Moolgarda*, Mugilidae, egg, chorion surface structuring, early stages of development, larva, ichthyoplankton, cytochrome oxidase, taxonomic identification

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 724–732

УДК 597.584.591.465.1.591.463.11(265.72)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ОБОЛОЧЕК ООЦИТОВ ЖЁЛТОЙ КОЗОБОРОДКИ *UPENEUS SULPHUREUS* (MULLIDAE) ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ)

© 2026 г. Н. Г. Емельянова[1], Д. А. Павлов[1, *], Й. Х. Т. Динь[2]

[1]Московский государственный университет, Москва, Россия
[2]Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно- исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 12.01.2026 г.
После доработки 05.03.2026 г.
Принята к публикации 10.03.2026 г.

Представлены биологические показатели жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus* из зал. Нячанг, в том числе соотношение длина по Смитту *FL*– масса тела рыб *W*, состояние гонад, порционная плодовитость. Приведено описание ультраструктуры оболочек ооцитов, завершивших вителлогенез и овулировавших. Самки крупнее самцов. Зависимость массы тела от его длины (оба пола) аппроксимирована уравнением: $W = 0.0174FL^{3.0404}$. Порционная плодовитость составляет в среднем 13210 ооцитов. На протяжении периода интенсивного размножения гонадосоматический индекс самок и самцов составил в среднем соответственно 5.5 и 1.7%. Поры на поверхности овулировавшего ооцита имеют углубления. По этому признаку, а также по ультраструктуре оболочек овулировавших ооцитов *U. sulphureus* отличается от других изученных видов семейства Mullidae (*U. tragula*, *U. heterospinus* и *U. japonicus*).

Ключевые слова: *Upeneus sulphureus*, гонадосоматический индекс, порционная плодовитость, ооциты, ультраструктура яйцевых оболочек, Центральный Вьетнам

DOI: 10.7868/S3034514626060051

Жёлтая козобородка *Upeneus sulphureus* обитает в Индийском океане и западной части Тихого океана, повсеместно встречается вдоль побережья п-ова Индостан, у северных берегов Австралии и о-вов Океании (Агафонова, 2006; Randall, Kulbicki, 2006). Морской, солоноватоводный, демерсальный вид, встречается на глубинах 10–90 м, обычно 20–60 м, держится стаями. Наиболее типичными местообитаниями *U. sulphureus* являются песчаные или илистые прибрежные участки, включая низовья рек, в том числе эстуарии (Clarito, Suerte, 2021). Предпочитаемые температуры воды 23–28°C (Froese, Pauly, 2026). Этот вид часто продают на рыбных рынках во многих странах, а также используют для производства кормов в аквакультуре (Sivadas et al., 2019; Irnawati et al., 2022). *Upeneus sulphureus* иногда составляла существенный прилов при промысле донных рыб в Индийском океане (Агафонова, 2006).

В роде *Upeneus*, наиболее многочисленном в семействе Mullidae, до последнего времени выделяли семь таксономических групп видов (Uiblein et al., 2024). Недавно обособили новую группу — *sulphureus*, включающую пять видов: *U. doriae*, *U. nigromarginatus*, *U. sulphureus*, и два новых вида: *U. alama* и *U. brevianalis* (Uiblein et al., 2025). Эта группа отличается от остальных семи рядом меристических признаков и отсутствием полос на хвостовом плавнике. В пределах ареала *U. sulphureus* подразделяется на две морфы, короткоусую и длинноусую, но в прибрежной зоне

Вьетнама обнаружена лишь короткоусая морфа (Uiblein et al., 2025).

Данные по биологии *U. sulphureus* немногочисленны. В основном они касаются зависимости длина–масса тела (Adarsh, James, 2016; Vishnupriya et al., 2024), имеются некоторые сведения о величине гонадосоматического индекса и сезоне размножения (Nugroho et al., 2017), длине рыб при достижении половой зрелости (Prayitno et al., 2020; Clarito, Suerte, 2021). Биологические характеристики этого вида в прибрежной зоне Вьетнама не исследованы за исключением анализа ультраструктуры сперматозоидов самцов (Емельянова, Павлов, 2020).

Цель работы — проанализировать основные биологические характеристики *U. sulphureus* зал. Нячанг и описать ультраструктуру оболочек ооцитов — параметра, связанного с биологией размножения и имеющего таксономическое значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб (137 экз.) приобретали на рыбных рынках г. Нячанг и его окрестностей в марте–апреле 2017, 2022, 2024 и 2025 гг. В лабораторных условиях Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Центральный Вьетнам) проводили биологический анализ особей и фиксацию фрагментов гонад. Измеряли стандартную (*SL*), по Смитту (*FL*) и общую (*TL*) длины тела особей; определяли массу тела, общую (*W*) и без внутренностей (*w*), в также массу гонад (*g*). Стадии зрелости гонад и периодизация оогенеза приведены по Макеевой (1992). Гонадосоматический индекс (ГСИ) определяли по формуле: ГСИ = 100*g*/*w*. Зависимость длина–масса тела рассчитывали по формуле: $W = a(FL)^b$ (Sparre, Venema, 1998). Для анализа этой зависимости у самок и самцов проводили сравнение линейных уравнений связи ln*W* с ln*FL* по критерию Фишера. Порционную плодовитость определили путём подсчёта ооцитов периода созревания с одной жировой каплей во фрагментах яичников массой 0.08–0.10 г и последующего пересчёта на полную массу гонад.

Размерный состав ооцитов исследовали на помещённых в физиологический раствор фрагментах гонад четырёх самок. Для получения изображения клеток использовали микроскоп Olympus CKX53 (Япония) с видеокамерой Olympus LC30 (Япония). Диаметр ооцитов (> 50 мкм) измеряли в программе ImageJ v. 1.54j (https://imagej.net/ij/). Состояние ооцитов некоторых самок оценивали под микроскопом без гистологической обработки, погружая фрагменты гонад в просветляющую жидкость Серра на несколько минут до приобретения клетками прозрачности (Макеева и др., 1987).

Для электронной микроскопии использовали фрагменты яичников пяти особей. Фиксатор — смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере (pH 7.4) с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахарозы (1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокиси осмия. Дальнейшую обработку для сканирующей электронной (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) микроскопии проводили общепринятыми методами (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в растровом электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Статистическую обработку данных проводили в программе GraphPad Prism 8.0.2 (“GraphPad Software, Inc.”, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели рыб. Большинство самок — половозрелые размножающиеся особи, в гонадах которых имеются ооциты периода созревания. Такие клетки имеют одну жировую каплю и близки к овуляции, лишь у некоторых особей слияние жировых капель ещё не завершилось. Только три особи *FL* 100–104 мм (19.8–20.9 г) были неполовозрелыми, их половые клетки представлены лишь превителлогенными ооцитами. Биологические показатели всех особей, включая неполовозрелых, представлены в табл. 1. Самки достигают большей средней длины тела, чем самцы, различия статистически значимы (*t*-критерий Стьюдента: $p < 0.0001$) (рис. 1).

Соотношения между результатами измерений длины тела (см) особей ($n = 137$) следующие: $SL = 0.8825FL + 0.6048$, $R^2 = 0.92$; $TL = 1.0645FL + 0.9287$, $R^2 = 0.97$; $TL = 1.1124SL + 1.3724$, $R^2 = 0.90$.

Зависимость массы тела (г) от его длины (см) аппроксимирована следующими уравнениями

Таблица 1. Биологические показатели жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus*

Показатель	Самки ($n = 41$)	Самцы ($n = 96$)
Длина тела, мм:		
стандартная	90–165 136 (18)	85–143 120 (11)
по Смитту	100–190 147 (20)	95–157 130 (12)
общая	115–210 165 (21)	110–179 148 (14)
Масса, г:		
тела (общая)	19.8–156.1 67.0 (25.6)	16.6–73.8 42.5 (11.3)
тела без внутренностей	18.8–138.8 60.0 (22.1)	15.2–69.7 40.8 (10.9)
гонад	0.05–17.42 4.00 (3.27)	0.02–2.04 0.73 (0.45)
Гонадосоматический индекс, %	0.25–12.60 5.46 (3.47)	0.12–4.41 1.68 (0.85)

Примечание. Самки представлены особями со стадиями зрелости гонад II... IV–V; над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение и (в скобках) среднее квадратическое отклонение.

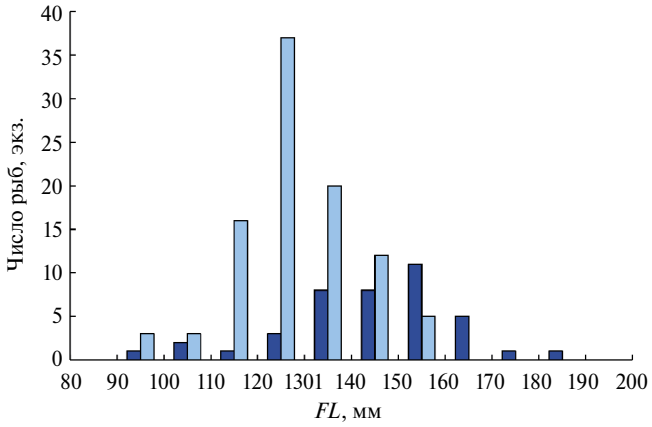


Рис. 1. Распределение особей жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus* по длине тела: (■) — самки, $n = 41$; (□) — самцы, $n = 96$. Здесь и на рис. 2–4: *FL* — длина тела по Смитту.

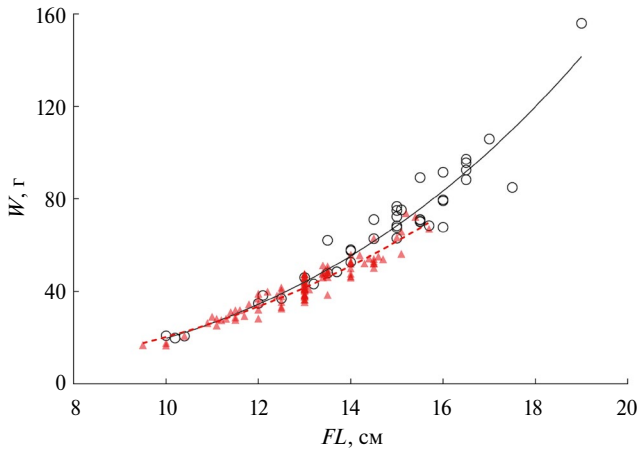


Рис. 2. Зависимость массы тела (*W*) от его длины у самок (○, ——) и самцов (▲, - - - -) жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus*.

(рис. 2): самки — $W = 0.0182FL^{3.0381}$, $R^2 = 0.92$; самцы — $W = 0.0302FL^{2.8171}$, $R^2 = 0.90$; оба пола — $W = 0.0174FL^{3.0404}$, $R^2 = 0.93$. В логарифмических координатах зависимости массы тела от его длины между самками и самцами не различаются по наклону прямых ($p = 0.1065$), но их смещение друг относительно друга (интерсепты) статистически значимо ($p < 0.0001$). При одной и той же длине самки обладают большей массой тела, чем самцы.

Яичники парные, раздельные, яйцеводы почти не выражены и сливаются в каудальной части. Порционная плодовитость (*BF*) самок *FL* 135–170 мм составляет 3425–23065 ооцитов (в среднем 13210 шт., среднее квадратическое

отклонение 6144, $n = 7$), регрессия $FL–BF$ незначима ($p = 0.9127$).

В яичниках IV–V стадии зрелости присутствуют разноразмерные ооциты всех фаз и периодов развития с преобладанием превителлогенных и ооцитов в начале вителлогенеза. Между ооцитами конца периода вителлогенеза и самого начала периода созревания (размерная группа 350–400 мкм) и близкими к овуляции (600–800 мкм) отсутствуют клетки четырёх размерных групп (рис. 3). Овулировавшие ооциты имеют диаметр в среднем 698 мкм (594–778 мкм, $n = 25$).

Семенники удлинённые, более широкие в краниальной части, как правило, тёмно-розового цвета. Семяпроводы раздельные, удлинённые, сливаются лишь перед генитальным отверстием. В отличие от семенников семяпроводы имеют белый цвет вследствие заполненности сперматозоидами, у отдельных особей семяпроводы и семенники имеют близкий размер (рис. 4). У двух наиболее мелких особей *FL* 95 и 100 мм (16.6 и 16.8 г) семяпроводы тёмно-розовые, как и семенники. При наблюдениях под микроскопом *in vivo* сперматозоиды идентифицировать не удалось.

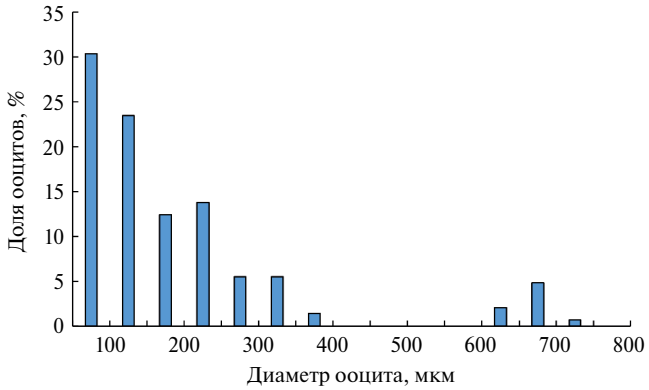


Рис. 3. Распределение ооцитов жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus FL* 195 мм (гонадосоматический индекс 12.6, стадия зрелости яичников IV–V) по диаметру ($n = 145$).

Ультраструктура оболочек ооцитов. Поверхность овулировавших ооцитов (СЭМ) имеет округлые поры. Диаметр пор составляет 0.05–0.20 (в среднем 0.11) мкм ($n = 80$), расстояние между ними 0.36–1.52 (в среднем 0.93) мкм ($n = 96$). Бóльшая часть пор расположена в незначительных углублениях на поверхности ооцита, диаметр таких углублений варьирует от 0.28 до 0.90 (в среднем 0.62) мкм ($n = 31$). Около отдельных пор такие углубления отсутствуют (рис. 5а).

В ооцитах диаметром ~350 мкм в конце периода вителлогенеза оболочка представлена zona radiata и слабо выраженным хорионом. Zona radiata толщиной в среднем 4.35 (4.08–4.57) мкм ($n = 12$) состоит из гомогенного вещества средней электронной плотности. В ней обычно различимы четыре–пять более электронно-плотных полос, чередующихся с четырьмя менее плотными. Они расположены параллельно плазмалемме. Электронно-плотная полоса, прилегающая к хориону, обычно несколько шире остальных. Над внешней частью zona radiata расположен хорион, шириной 0.49 (0.35–0.64) мкм ($n = 12$). Он представлен веществом с высокой электронной плотностью в его периферической части и значительно более низкой в остальной, более широкой и рыхлообразной (рис. 5б). Канальцы,

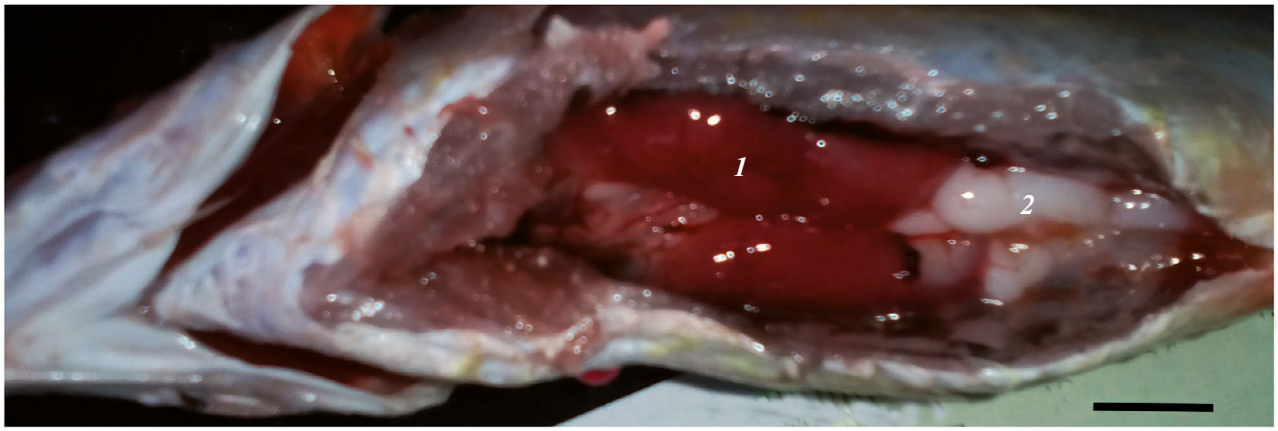


Рис. 4. Гонады самца жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus FL* 154 мм (гонадосоматический индекс 3.0, стадия зрелости семенников IV): *1* — семенник, *2* — семяпровод. Масштаб: 1 см.

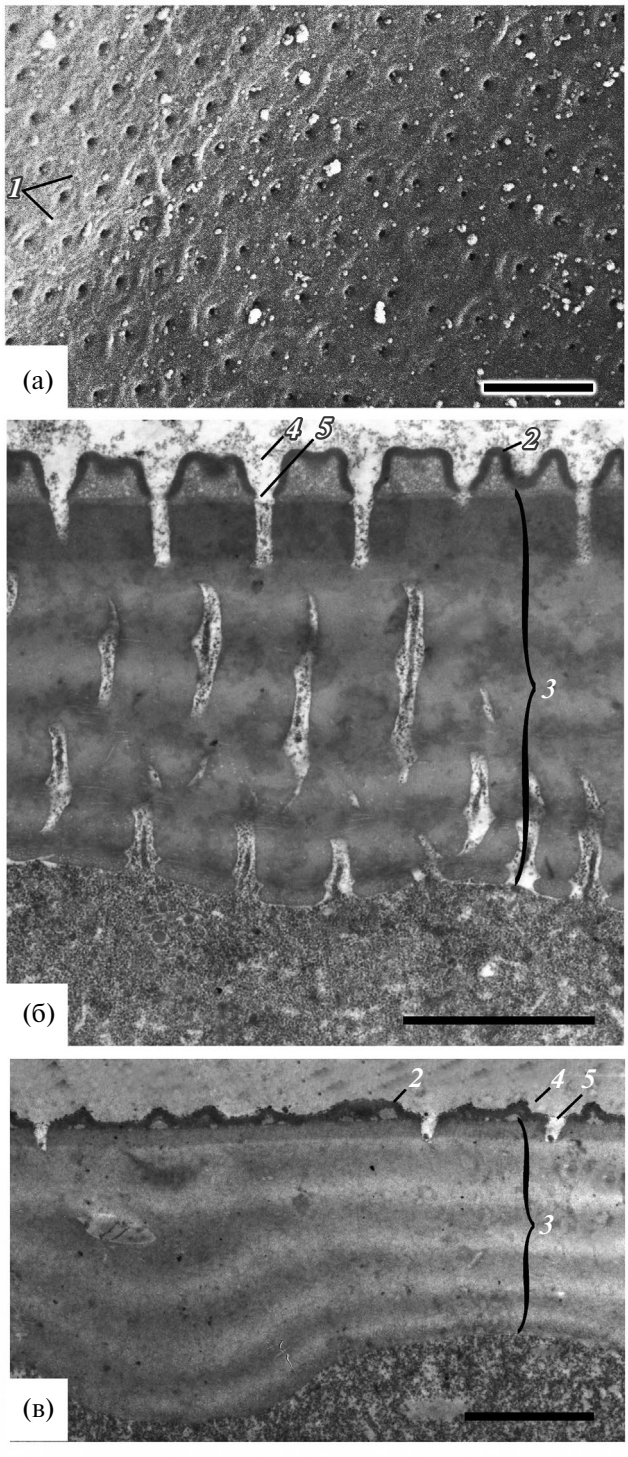


Рис. 5. Ультраструктура яйцевых оболочек жёлтой козобородки *Upeneus sulphureus*: а — поверхность овулировавшего ооцита, б — фрагмент оболочки ооцита конца периода вителлогенеза, в – фрагмент оболочки овулировавшего ооцита; *1* — границы углубления на поверхности ооцита, в котором расположена пора; *2* — хорион, *3* — zona radiata; *4*, *5* — широкая и узкая части канальца. Масштаб: 2 мкм.

в которых расположены микро- и макроворсинки в их апикальных частях, ограниченных хорионом, более широкие, в среднем 0.54 (0.46–0.64) мкм ($n = 28$). В верхней области zona radiata канальцы сужаются до 0.15 (0.11–0.21) мкм ($n = 15$). Zona radiata овулировавших ооцитов становится тоньше, её ширина 3.34 (2.34–3.94) мкм ($n = 17$), а ширина хориона — 0.20 (0.07–0.39) мкм ($n = 17$) (рис. 5в). Канальцы в zona radiata почти не выражены и отчётливо заметны лишь в области хориона и прилегающей к нему апикальной части zona radiata. Хорион неплотно прилегает к zona radiata, образуя небольшие выступы, особенно чётко выраженные около канальцев. За счёт этого в области пор образуются углубления на поверхности ооцита, выявляемые СЭМ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Самки *U. sulphureus* крупнее самцов, а максимальный размер среди рыб нашей выборки был у самки *FL* 190 мм, *TL* 210 мм (гонады IV–V стадии зрелости). Максимальная длина, зарегистрированная у представителей этого вида (*TL* 23.0 см, *FL* ~21.1 см), отмечена в акватории Сомали, пол не определён (Sommer et al., 1996). Коэффициент *b* зависимости длина–масса тела у *U. sulphureus* (оба пола) акватории Филиппин составляет 3.07 (Clarito, Suerte, 2021), т.е. почти такой же, как у особей из зал. Нячанг. У *U. sulphureus* прибрежья Индонезии этот показатель варьирует от 2.73 до 3.12 (Nugroho et al., 2017; Prayitno et al., 2020). Таким образом, в нескольких регионах соотношение длина–масса соответствует правилу куба ($b \approx 3$) (Yanagawa, 1994).

Судя по значениям ГСИ у самок (наиболее высокие средние показатели составляли ≥3%, максимальные — 5.5%) (Nugroho et al., 2017), размножение *U. sulphureus* у берегов Индонезии происходит преимущественно в ноябре–апреле, менее интенсивный нерест отмечен в июне–августе. В северной части Бенгальского залива этот вид нерестится дважды в год — в январе–мае и августе–октябре, максимальные значения ГСИ у самок не превышают 3.5%, самцов — чуть более 1% (Akter et al., 2020). Нерест этого вида в акватории Филиппин происходит в мае–июне и августе–сентябре, данные по ГСИ отсутствуют (Clarito, Suerte, 2021). В зал. Нячанг *U. sulphureus* в марте–апреле (период исследования) активно размножается, что подтверждается высокими значениями ГСИ у рыб обоих полов. У других представителей рода *Upeneus* прибрежной

Таблица 2. Некоторые параметры овулировавших ооцитов у видов рода *Upeneus*, мкм

Вид	Диаметр		Расстояние между порами	Толщина оболочки		Источник информации
	ооцитов	пор		zona radiata	хорион	
U. sulphureus	594–778 698 (25)	0.05–0.20 0.11 (80)	0.36–1.52 0.93 (96)	2.34–3.94 3.34 (17)	0.07–0.39 0.20 (17)	Данная работа
U. tragula	669–750 704 (30)	0.11–0.21 0.16 (53)	0.92–1.50 1.18 (65)	1.67–2.76 2.21 (13)	0.11–0.19 0.13 (5)	Емельянова, Павлов, 2014
*U. heterospinus**	681–877 774 (40)	0.11–0.25 0.17 (46)	0.85–1.91 1.20 (70)	1.40–2.18 1.80 (18)	0.03–0.08 0.05 (10)	То же
U. japonicus	535–784 640 (58)	0.02–0.28 0.16 (104)	0.38–2.15 0.89 (165)	2.08–2.59 2.19 (14)	0.11–0.32 0.14 (14)	Емельянова и др., 2025

Примечание. Над чертой — пределы варьирования показателя; под чертой — среднее значение, в скобках — число измерений. *Вид из прибрежной зоны Вьетнама был первоначально определён как *U.* cf. *margarethae*, впоследствии выделен новый вид *U. heterospinus* Uiblein et Pavlov 2019 (Uiblein et al., 2019).

зоны Центрального Вьетнама максимальные и средние значения ГСИ ниже по сравнению с *U. sulphureus*: у самок *U. tragula* соответственно 8.48 и 3.03%, у самцов — 0.79 и 0.19%; у самок *U. japonicus* — 7.99 и 4.04%, самцов — 0.70 и 0.28%. (Pavlov et al., 2014; Емельянова и др., 2025).

Порционная плодовитость *U. sulphureus* зал. Нячанг составляет в среднем 13210 шт. Аналогичные данные по этому виду в литературе отсутствуют, а потенциальная плодовитость, включающая подсчёт всех разноразмерных клеток в яичниках особей из северной части Бенгальского залива составляет 15128–97274 шт. (Akter et al., 2020).

В акватории Индонезии самки *U. sulphureus* достигают половой зрелости при одной и той же длине — *TL* 12.9 см (*FL* ~11.4 см) (Nugroho et al., 2017) и *FL* 11.67 см (Prayitno et al., 2020). В прибрежной зоне Филиппин самки этого вида становятся половозрелыми при несколько большей длине тела — *TL* 13.8 см (*FL* ~12.1 см) (Clarito, Suerte, 2021). Точно определить длину рыб во время наступления половой зрелости в зал. Нячанг не удалось, но при *FL* > 125 мм все особи были половозрелыми.

Анализ состояния ооцитов и распределение их по диаметру у *U. sulphureus* свидетельствует о непрерывном типе оогенеза. Как известно, такой тип характеризуется длительным периодом размножения и недетерминированной плодовитостью (Овен, 2004). Оболочки овулировавших ооцитов *U. sulphureus* отличаются от таковых у *U. tragula*, *U. heterospinus* и *U. japonicus* (Емельянова, Павлов, 2014; Емельянова и др., 2025) наличием углублений в области пор. Сравнение параметров овулировавших ооцитов четырёх видов рода *Upeneus* показало, что *U. sulphureus* имеет существенно меньший диаметр пор на поверхности ооцита и бóльшую толщину zona radiata и хориона (табл. 2). Кроме этого, на поперечном срезе оболочки число электронно-плотных полос у *U. sulphureus* меньше, чем у трёх остальных видов, — четыре–пять против пяти–шести. Указанные различия в ультраструктуре оболочки ооцита, по-видимому, не зависят от межвидовой вариабельности диаметра ооцитов.

Как известно, тонкое строение оболочек может быть использовано для идентификации икры рыб и уточнения филогенетических связей (Микодина, 1987; Bian et al., 2010; Kim, Park, 2014; Choi et al., 2023; Park, Kim, 2024). В семействе Mullidae существенное обособление *U. sulphureus* по ультраструктуре оболочки ооцита от трёх исследованных ранее видов подтверждается молекулярными данными: *U. tragula*, *U. heterospinus* и *U. japonicus* входят в состав клады, являющейся сестринской по отношению к кладе, включающей *U. sulphureus* (Nash et al., 2022; Luo et al., 2024). Среди этих четырёх видов ультраструктура сперматозоида *U. sulphureus* также существенно отличается наличием уплощённой и слегка заострённой головки, сперматозоиды трёх остальных видов имеют головку с узкой изогнутой апикальной частью (Емельянова, Павлов, 2020; Емельянова и др., 2025). Представители обеих клад различаются и по величине ГСИ у самок и самцов во время интенсивного размножения (см. выше). Таким образом, межвидовые раз-

личия репродуктивных параметров и строения гамет отражают филогенез групп и, очевидно, имеют адаптивное значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

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

Агафонова Т.Б. 2006. Жёлтая козобородка — *Upeneus sulphureus* Cuvier, 1829 // Промысловые рыбы России. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО. С. 735–736.

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

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

Емельянова Н.Г., *Павлов Д.А.*, *Й.Х.Т. Динь.* 2025. Биологические показатели, состояние гонад и ультраструктура гамет краснобрюхой козобородки *Upeneus japonicus* (Mullidae) залива Нячанг (Центральный Вьетнам) // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 6. С. 730–740.
https://doi.org/10.7868/S3034514625060064

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

Макеева А.П., *Емельянова Н.Г.*, *Веригин Б.В.* 1987. О качестве икры, продуцируемой дальневосточными растительноядными рыбами — *Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*, *Ctenopharyngodon idella* в условиях их заводского воспроизводства // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 5. С. 809–822.

Микодина Е.В. 1987. О структуре поверхности оболочек икринок костистых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 1. С. 106–113.

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

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

Adarsh S., *James R.A.* 2016. Morphometric role on length-length and length weight relationship of sulphur goatfish (*Upeneus sulphureus*, Cuvier, 1829) from Mandapam Coast, Southern India // Int. J. Adv. Res. V. 4. № 1. P. 825–839.

Akter M., *Sharifuzzaman S.M.*, *Shan X.*, *Md. Rashed-Un-Nabi.* 2020. Reproduction, growth, mortality and yield of the goatfish *Upeneus sulphureus* in Northern Bay of Bengal, Bangladesh // J. Ichthyol. V. 60. № 3. P. 441–452.
https://doi.org/10.1134/S0032945220030017

Bian X., *Zhang X.*, *Gao T. et al.* 2010. Morphology of unfertilized mature and fertilized developing marine pelagic eggs in four types of multiple spawning flounders // Ichthyol. Res. V. 57. № 4. P. 343–357.
https://doi.org/10.1007/s10228-010-0167-1

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

Clarito Q.Y., *Suerte N.O.* 2021. Population dynamics of sulphur goatfish, *Upeneus sulphureus* (Cuvier, 1829) in the

Visayan Sea, Philippines // J. Fish. Environ. V. 45. № 2. P. 43–54.

Froese R., *Pauly D.* (eds.). 2026. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2026).

Irnawati R., *Mustahal*, *Surilayani D. et al.* 2022. The opportunity for utilizing low economic fish in the fishing port // Proc. 2nd Int. Conf. Smart Agriculture, Food, and Environment (ICSAFE 2021). Amsterdam: Atlantis Press. P. 126–135.
https://doi.org/10.2991/978-94-6463-090-9_15

Kim H.T., *Park J.Y.* 2014. Structure of the egg envelope in rice-fish *Oryzias sinensis* Chen, Uwa & Chu, 1989, with comments on the relationship to *Oryzias latipes* // J. Appl. Ichthyol. V. 30. № 1. P. 156–159.
https://doi.org/10.1111/jai.12197

Luo Z., *Yi M.*, *Yang X. et al.* 2024. Mitochondrial genome analysis reveals phylogenetic insights and gene rearrangements in *Parupeneus* (Syngnathiformes: Mullidae) // Front. Mar. Sci. V. 11. Article 1395579.
https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1395579

Nash C.M., *Lungstrom L.L.*, *Hughes L.C.*, *Westneat M.W.* 2022. Phylogenomics and body shape morphometrics reveal recent diversification in the goatfishes (Syngnatharia: Mullidae) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 177. Article 107616.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107616

Nugroho D., *Patria M.P.*, *Supriatna J.*, *Adrianto L.* 2017. The estimates spawning potential ratio of three dominant demersal fish species landed in Tegal, north coast of Central Java, Indonesia // Biodiversitas. V. 18. № 2. P. 844–849.
https://doi.org/10.13057/biodiv/d180258

Park C.-W., *Kim J.-G.* 2024. A comparative morphological study on the characteristics of egg envelopes of three Cultrinae fishes (Cyprinidae, Teleostei) in Korea // Life. V. 14. № 7. Article 840.
https://doi.org/10.3390/life14070840

Pavlov D.A., *Emel'yanova N.G.*, *Luong Thi Bich Thuan*, *Vo Thi Ha.* 2014. Reproduction of freckled goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the coastal zone of Vietnam // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 893–904.
https://doi.org/10.1134/S0032945214100129

Prayitno M.A., *Setiawan H.*, *Jatmiko I. et al.* 2020. Spawning potential ratio (SPR) of sulphur goatfish (*Upeneus sulphureus*): biological basis for demersal fishery management in Java Sea // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. V. 441. Article 012141.
https://doi.org/10.1088/1755-1315/441/1/012141

Randall J.E., *Kulbicki M.* 2006. A review of the goatfishes of the genus *Upeneus* (Perciformes: Mullidae) from New Caledonia and the Chesterfield Bank, with a new species and four new records // Zool. Stud. № 45. № 3. P. 298–307.

Sivadas M., *Zacharia P.U.*, *Sarada P.T. et al.* 2019. Management plans for the marine fisheries of Tamil Nadu // CMFRI Policy Ser. № 11. Kochi: ICAR-CMFRI. 102 p.

Sommer C., *Schneider W.*, *Poutiers J.-M.* 1996. FAO species identification field guide for fishery purposes. The living marine resources of Somalia. Rome: FAO, 376 p. + 32 Pls.

Sparre P., *Venema C.S.* 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Pt. I. Manual // FAO Fish. Tech. Pap. Rev. № 306/1. Rev. 2. 407 p.

Uiblein F., *Gledhill D.C.*, *Pavlov D.A. et al.* 2019. Three new goatfishes of the genus *Upeneus* (Mullidae) from the Indo-Pacific, with a redescription of colour patterns in *U. margarethae* // Zootaxa. V. 4683. № 2. P. 151–196.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.4683.2.1

Uiblein F., *Williams J.T.*, *Bailly N. et al.* 2024. Four new goatfishes (*Upeneus*, Mullidae, Mulliformes) from the Asian Indo-Pacific with a list of valid goatfish species and remarks on goatfish diversity // Cybium. V. 48. № 2. P. 135–160.
https://doi.org/10.26028/cybium/2024-001

Uiblein F., *Motomura H.*, *Møller P.R. et al.* 2025. Two new goatfish species of the *Upeneus sulphureus*-species group (Mullidae), with a redescription of *U. sulphureus* Cuvier, 1829 and a review of barbel length in the genus // Ichthyol. Herpetol. V. 113. № 3. P. 453–486.
https://doi.org/10.1643/i2024094

Vishnupriya K.M., *Nair R.J.*, *Sangeetha A.T.* 2024. Length–weight relation of three species of goatfish from the south-east Arabian Sea // J. Mar. Biol. Assoc. India. V. 66. № 1. P. 103–109.

Yanagawa H. 1994. Length–weight relationship of Gulf of Thailand fishes // Naga, ICLARM Q. V. 17. № 4. P. 48–52.
https://hdl.handle.net/20.500.12348/2834

BIOLOGICAL PARAMETERS AND ULTRASTRUCTURE OF OOCYTE ENVELOPES IN SULPHUR GOATFISH *UPENEUS SULPHUREUS* (MULLIDAE) FROM NHA TRANG BAY (CENTRAL VIETNAM)

N. G. Emel'yanova[1], D. A. Pavlov[1, *], and Y. H. T. Dinh[2]

[1]Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
[2]Coastal Branch, Joint Russia–Vietnam Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam

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

Biological parameters of sulphur goatfish *Upeneus sulphureus* from Nha Trang Bay including the relationship body length (*FL*) — body weight (*W*), gonadal state, and batch fecundity are evaluated. The ultrastructure of envelopes is described in oocytes completed vitellogenesis and ovulated oocytes. The females are larger than males. The relationship body weight (g) — body length (cm) (both sexes combined) is approximated by the following equation: $W = 0.0174FL^{3.0404}$. The average batch fecundity reaches 13 210 ооцитов. During the intensive spawning, the average gonadosomatic index of the females and males is 5.5 и 1.7%, respectively. The ultrastructure of ovulated oocytes differs from those described in other species of the family Mullidae: *U. tragula*, *U. heterospinus*, and *U. japonicus*.

Keywords: *Upeneus sulphureus*, gonadosomatic index, batch fertility, oocytes, oocyte envelope ultrastructure, Central Vietnam

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 733–742

УДК 597.552.511:543.421.591.53.574.24(265.53)

МИКРОЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE), ЕЁ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ И КАЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПИТАНИЯ В КУЙБЫШЕВСКОМ ЗАЛИВЕ (ОСТРОВ ИТУРУП) В 2022 Г.

© 2026 г. А. В. Литвиненко[1, 3, *], И. А. Атаманова[2], И. В. Карпенко[1], М. М. Донец[3], М. А. Беланов[3], А. Д. Боровкова[3], В. Ю. Цыганков[3]

[1]Сахалинский государственный университет — СахГУ, Южно-Сахалинск, Россия
[2]Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия
[3]Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения РАН — ТИГ ДВО РАН, Владивосток, Россия

**E-mail: Litvinenko.av@bk.ru*

Поступила в редакцию 18.08.2025 г.
После доработки 24.01.2026 г.
Принята к публикации 02.02.2026 г.

Представлены результаты впервые проведённого микроэлементного анализа кормовых объектов из пищевого комка горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) из Куйбышевского залива Охотского моря, вернувшейся после нагула к берегам о-ва Итуруп в июле 2022 г. В составе пищи горбуши обнаружены организмы из 10 крупных фаунистических групп и водоросли. Наибольшее значение как по биомассе, так и по частоте встречаемости имели пять групп: Pisces, Decapoda, Copepoda, Hyperiidea и Euphausiacea. Сравнение микроэлементного состава кормовых объектов из пищевого комка горбуши с минеральным составом её мышечной ткани, печени и гонад показало, что уровень содержания Zn, Ni и Pb в пище в разы превышает таковой в органах и тканях рыб. Так, например, Zn в пище рыб содержится в 25 раз больше, чем в мышцах, и в четыре раза больше, чем в печени; Ni в пище в два раза больше, чем в мышцах, печени и семенниках, и в четыре раза больше, чем в яичниках. Содержание Cu и Fe, напротив, было в пище значительно меньше, чем в печени и яичниках рыб. Уровень Cd был высок в печени по сравнению с пищевым комком и не различался между мышцами, гонадами и объектами питания.

Ключевые слова: горбуша, кормовые объекты, микроэлементный состав, тяжёлые металлы, Итуруп, Куйбышевский залив

DOI: 10.7868/S3034514626060069

Подводные и надводные вулканы в районе Курило-Камчатской впадины являются мощным источником геохимического воздействия на морскую среду, образуя своеобразную биогеохимическую провинцию, что отражается на минеральном составе обитающих здесь организмов – планктона, нектона и бентоса, служащих пищей для активных мигрантов, в частности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Kavun, Христофорова, 1991; Малиновская, Христофорова, 1997; Kavun et al., 2002). В предыдущих исследованиях мы обнаружили повышенное содержание тяжёлых металлов (в основном Pb и Cd) в тихоокеанских лососях (горбуше, кете *O. keta*, симе *O. masou*), нагульные и нерестовые миграции которых проходят в прикурильских и сахалинских водах (Христофорова и др., 2019a, 2019b; Литвиненко, Христофорова, 2020).

Микроэлементный состав пищи может давать уточняющие сведения о геохимической специфике районов нагула и миграций рыб.

Многочисленные исследования питания горбуши на разных этапах онтогенеза показали, что особенности пищевого поведения вида и спектр его кормовых объектов имеют характерные черты и зависят не только от физиологического состояния рыб или этапов их развития, но и связаны с районом нагула и миграционными путями (Чучукало, 2006). Так, преднерестовая горбуша в Охотском море потребляет в основном планктон и мелкий нектон, при подходе к берегу в её пище возрастает доля нектона, представленного мелкими рыбами и кальмарами. По литературным данным, в прикурильском районе основу пищи горбуши из рыб составляют сайра *Cololabis saira* и японский анчоус *Engraulis japonicus*, а планктонная часть сформирована гипериидами (Hyperiidae), эвфаузиидами (Euphausiacea), крылоногими моллюсками (Pteropoda) и личинками крабов (Brachyura) (Волков, 1996; Волков, Ефимкин, 2002; Чучукало, 2006).

Цель нашего исследования — изучить спектр питания и определить микроэлементный состав пищевого комка горбуши из прибрежной акватории у о-ва Итуруп в завершающей фазе морского нагула, сопоставить содержание микроэлементов в пище с их уровнями в различных органах рыб. Кормовые объекты рассматривали как потенциальный источник микроэлементов, попадающих в организм рыб по пищевой цепи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Горбушу, подошедшую в июле 2022 г. к охотоморскому побережью о-ва Итуруп в районе Куйбышевского залива, отбирали случайным образом из ставных неводов в районе мысов Ира и Карий. Протяжённость ставных неводов (длина центрального крыла) 600 м, максимальная глубина в зоне их установки составляла 20 м (рис. 1).

Для анализа микроэлементного состава и определения качественного состава пищи были собраны образцы мышц, печени, гонад (семенников и яичников) и желудки рыб. Всего для определения спектра питания и содержания микроэлементов было исследовано по 25 желудков из общей выборки горбуши из двух неводов.

Для определения микроэлементного состава кормовых объектов после подъёма рыб на борт

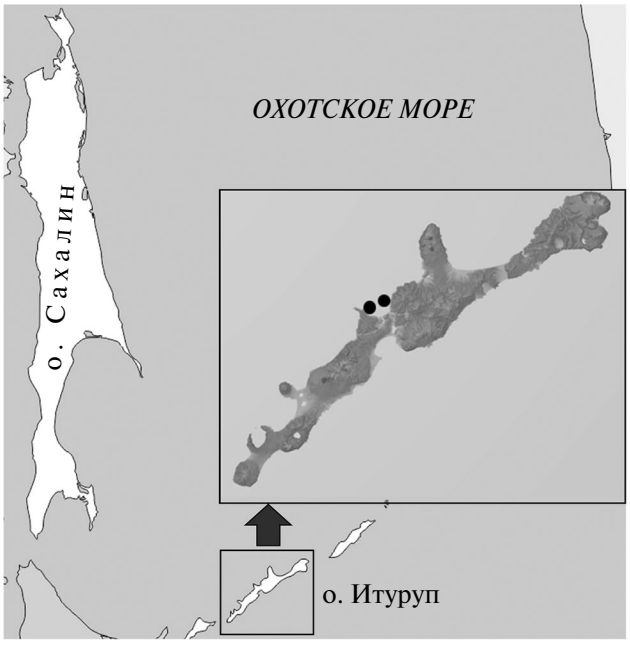


Рис. 1. Места сбора горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (●) в Куйбышевском заливе (о. Итуруп) в июле 2022 г.

судна немедленно извлекали желудки, упаковывали в полиэтиленовые пакеты и замораживали при температуре −20°C. Замороженные образцы доставляли в лабораторию. Перед химическим анализом содержимое желудков взвешивали и гомогенизировали. Минерализацию содержимого желудков рыб проводили методом микроволнового разложения (“CEM, Inc. MARS Express®”, США) в соответствии с методом USEPA 3051 (ГОСТ ..., 2010[1]).

Определение уровней содержания Zn, Cu, Ni, Fe, Pb и Cd выполняли с использованием атомно-абсорбционного спектрофотометра Shimadzu AA-7000 с электротермическим атомизатором с графитовой печью GFA-7000 (“Shimadzu”, Япония). Точность измерения содержания металлов и загрязнение реактивов контролировали, применяя соответственно анализ стандартных образцов и холостые пробы. Для атомизации использовали графитовую кювету с ω-образной платформой (в пламенном варианте) и однощелевую горелку (в беспламенном варианте), в качестве источника света — лампы с полым катодом.

Сбор проб для определения качественного и количественного состава пищи горбуши из Куйбышевского залива проводили параллель-

[1] ГОСТ 26929-94. 2010. Сырье и продукты пищевые. Подготовка проб. Минерализация для определения содержания токсичных элементов. М.: Стандартинформ, 12 с.

но со сбором желудков на содержание микроэлементов. После поднятия рыб на борт судна выполняли их биологический анализ, желудки фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Из собранных и зафиксированных 25 желудков пища была обнаружена в 22. Камеральную обработку содержимого желудков выполняли стандартным количественно-весовым методом с использованием фактической (свежий кормовой объект) или восстановленной (при переваренности объекта) массы, которую определяли по таблицам стандартных масс и номограммам Численко (Численко, 1968; Методическое пособие ..., 1974; Борисов и др., 2004). Частоту встречаемости (в %) компонентов пищи определяли долей желудков, содержащих данный объект, в общем числе проанализированных желудков с пищей. Камеральную обработку желудков горбуши проводили в лаборатории гидробиологии Сахалинского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание Zn, Ni и Pb в пищевом комке горбуши, состоящем из различных групп кормовых гидробионтов, в разы превышало таковое в органах и тканях рыб. В пище рыб Zn содержалось в 25 раз больше, чем в мышцах, и в четыре раза больше, чем в печени; Ni было примерно в два раза больше по сравнению с мышцами, печенью и семенниками и более чем в четыре раза, чем в яичниках (рис. 2).

Однако по сравнению с количеством Cu в печени и яичниках горбуши её пища содержала этого металла намного меньше — всего 1.33 ± 0.22 мкг/г сырой массы. Содержание Cu в пищевом комке в два раза превышало таковое в мышцах и семенниках и было меньше, чем в печени, в 50 раз. Количество Fe в кормовых объектах горбуши (22.75 ± 3.69 мкг/г сырой массы) соответствовало содержанию этого эссенциального элемента в семенниках и было в шесть раз меньше, чем в печени рыб (рис. 3).

Содержание токсичных металлов в кормовых объектах различалось. Если количество Cd в пище горбуши (0.005 ± 0.001 мкг/г сырой массы) соответствовало его содержанию в мышцах, семенниках и яичниках рыб, уступая в 18 раз только его уровню в печени (0.09 ± 0.01 мкг/г сырой массы), то количество Pb (0.24 ± 0.11 мкг/г сырой массы), который в основном в виде взвеси осаждён на кормовых объектах, попадающих

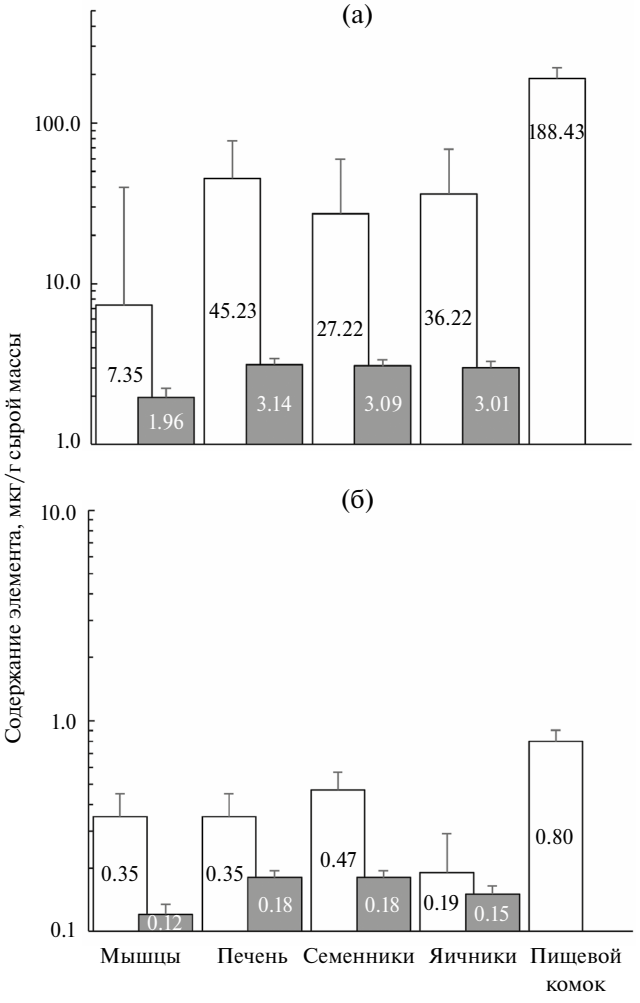


Рис. 2. Среднее содержание Zn (а) и Ni (б) в мышцах, органах и пищевом комке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Куйбышевского залива в 2022 г. (□) и зал. Простор в 2016 г. (■) (о. Итуруп): (т) — стандартное отклонение.

в организм горбуши, было заметно больше его содержания в мышцах и гонадах (рис. 4).

При подходе к острову средняя длина (по Смитту) самцов составляла 41.7, самок — 45.9 см, масса — соответственно 1.091 и 1.317 кг (табл. 1). Степень наполнения желудков в среднем не превышала 2.1 и 2.8 балла по шкале Лебедева соответственно. Без разделения особей горбуши по полу средняя масса её пищи составила 3.24 г, индекс потребления — 25.07‰. Состав пищи был весьма разнообразным и включал организмы 10 крупных фаунистических групп, представленных ~30 видами мезозоопланктона, мелкого нектона и нектобентоса, а также донных организмов на личиночных стадиях; в 14% желудков обнаружены остатки водорослей (табл. 2). В пище горбуши преобладал нектон,

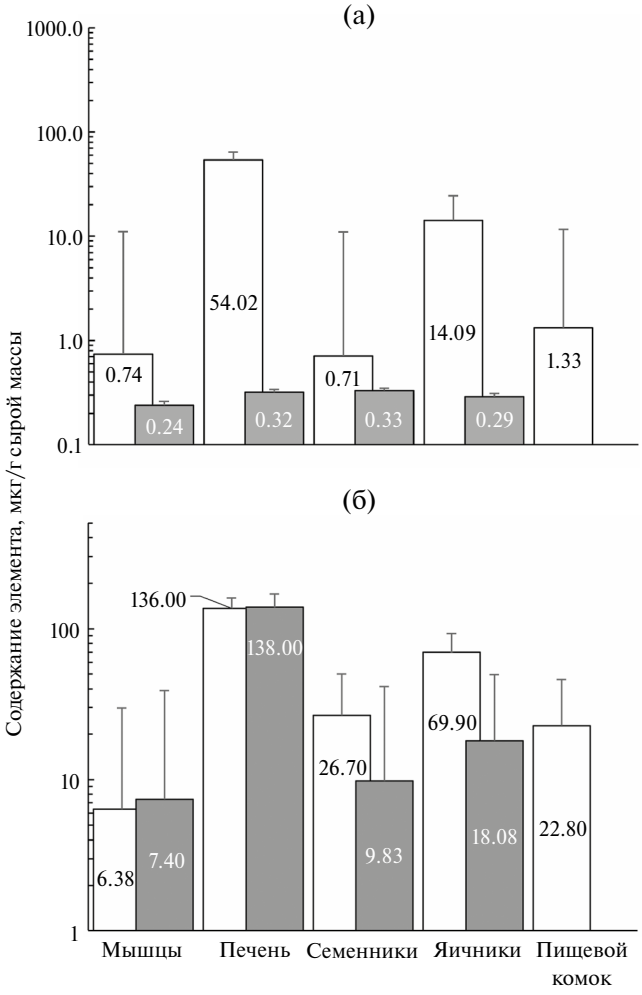


Рис. 3. Среднее содержание Cu (а) и Fe (б) в мышцах, органах и пищевом комке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Куйбышевского залива в 2022 г. и зал. Простор в 2016 г. (о. Итуруп). Обозначения см. на рис. 2.

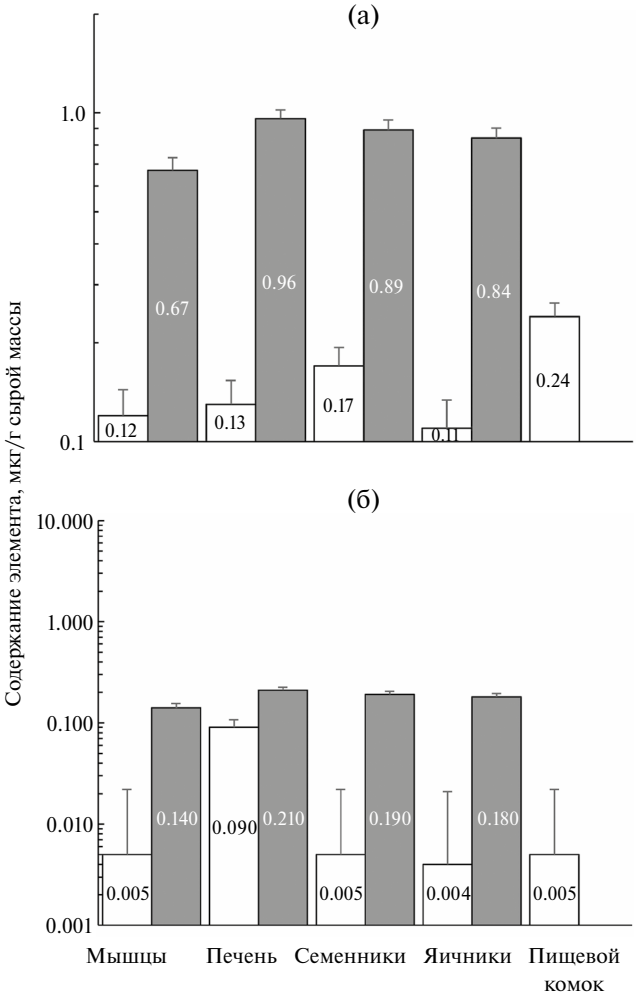


Рис. 4. Среднее содержание Pb (а) и Cd (б) в мышцах, органах и пищевом комке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Куйбышевского залива в 2022 г. и зал. Простор в 2016 г. (о. Итуруп). Обозначения см. на рис. 2.

Таблица 1. Биологические показатели отобранной для исследования питания преднерестовой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*

Показатель	Самки	Самцы
Число рыб, экз	10	15
Средняя длина по Смитту, см	45.94	41.69
Средняя стандартная длина, см	43.12	39.14
Средняя общая масса, г	1317	1091
Доля непитающихся рыб, %	10.0	13.3
Средняя масса пищевого комка (реконструированная), г	3.14	3.31
Средний индекс потребления, ‰ (с учётом непитавшихся рыб)	23.4	28.8
Число кормовых групп/видов и форм	9/19	10/26

Таблица 2. Спектр питания и частота встречаемости (ЧВ) кормовых объектов преднерестовой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Куйбышевском заливе в 2022 г.

Кормовой объект (стадия развития)	Самки	Самцы	Оба пола	
	Доля кормового объекта по массе, %			ЧВ, %
Pisces	**75.72**	**42.83**	**59.30**	**77**
Stichaeidae	56.91	11.73	25.81	50
Cottidae	18.81	11.79	15.77	36
Ammodytes hexapterus		2.52	2.34	5
Agonidae		16.79	15.38	5
Copepoda	**5.16**	**6.45**	**5.82**	**41**
Neocalanus cristatus	5.12	6.24	5.67	36
N. plumchrus	0.04	0.16	0.10	9
Eucalanus bungii		0.05	0.05	5
Decapoda	**11.88**	**45.41**	**28.65**	**82**
Hemigrapsus sp. (megalopa)		0.11	0.01	5
Erimacrus isenbeckii (megalopa)	0.31		0.24	5
Chionoecetes opilio (megalopa)	0.52	4.35	2.25	18
Pagurus sp. (zoea)	0.74	8.91	4.33	45
Telmessus sp. (zoea, megalopa)	9.26	29.27	19.81	59
Decapoda indet. (zoea)		0.01	0.01	9
Sclerocrangon sp. (juv.)		0.74	0.32	5
Nectocrangon sp. (juv.)		1.70	0.72	5
Decapoda indet. (larvae)	1.05	0.32	0.96	50
Hyperiidea	**2.88**	**2.83**	**2.87**	**59**
Hyperia sp.	0.04		0.01	5
Themisto sp.	1.27	0.16	0.73	27
Primno macropa	0.74	1.66	1.21	23
Hyperiidea gen. sp.	0.83	1.01	0.92	32
Senticaudata	**0.61**	**1.01**	**0.82**	**45**
Gammarida gen. sp. (juv.)	0.61	1.01	0.82	45
Euphausiacea	**3.01**		**1.50**	**14**
Thysanoessa sp.	0.87		0.44	5
Th. raschii	1.18		0.58	9
Th. longipes	0.52		0.24	5
Euphausia pacifica	0.44		0.24	5
Mysida		**0.15**	**0.05**	5
Archaeomysis sp.		0.15	0.05	**5**
Ostracoda		**0.05**	**0.02**	5
Ostracoda gen. sp.		0.05	0.02	5
Octopoda	**0.31**	**0.32**	**0.29**	9
Octopoda gen. sp. (larvae)	0.31	0.32	0.29	9
Gastropoda	**0.04**	**0.74**	**0.39**	**18**
Gastropoda indet. (juv.)		0.05	0.05	5
Limacina helicina	0.04	0.69	0.34	14
Algae	**0.39**	**0.21**	**0.29**	**14**

Примечание. Приведены таксоны, до которых была возможна идентификация объектов из пищевого комка; полужирным шрифтом выделены основные группы кормовых организмов; juv. — ювенильная стадия; zoea, megalopa, larvae — личиночные стадии.

представленный молодью рыб (Pisces) и десятиногими ракообразными (Decapoda) на различных стадиях развития и в меньшей степени осьминогами (Octopoda). При этом в желудках самок рыбы занимали ~76% массы пищевого комка, десятиногие раки — ~12%, у самцов соответственно ~43 и ~45%. Эти же группы организмов доминировали по частоте встречаемости. Значительно меньшую роль в питании горбуши играли копеподы (Copepoda) (~6%) и гипериды (Hyperiidea) (~3%).

Отмеченные в некоторых желудках остатки водорослей являются сопутствующей или случайной пищей, их доля в среднем составляла 0.29% массы пищевого комка. Скорее всего, водоросли попали в содержимое пищевых комков горбуши из пищеварительных трактов её жертв (в первую очередь рыб). Второй возможностью является случайное заглатывание горбушей фрагментов водорослей вместе со своим основным кормом из толщи воды. В пользу первого варианта свидетельствует то, что у предпочитавших питаться рыбой самок горбуши доля водорослей в пищевом комке почти в два раза больше, чем у самцов (табл. 2). Таким образом, водоросли для горбуши являются дополнительным источником клетчатки и минеральных веществ.

Основу спектра питания горбуши формировали организмы, не совершающие протяжённых миграций. Это касается как рыб, отмеченных в желудках, так и личинок десятиногих раков. Среди рыб наибольшее значение имели представители семейств Stichaeidae, Cottidae и Agonidae (суммарно 56.96% массы пищевого комка), среди десятиногих раков — представители родов *Telmessus* и *Pagurus* — 24.14% (табл. 2). При этом у самок горбуши в пище наиболее часто встречались представители Stichaeidae и Cottidae, у самцов — личинки крабов и рыбы семейства Agonidae.

Помимо мелкого нектона и меропланктона в пище горбуши обнаружены представители мезозоопланктона, характерные для шельфовых и открытых участков Охотского моря, а также океанические виды. В районе Курил они встречаются близко к берегу благодаря узкому шельфу и активной гидродинамике вокруг островов. Суммарно копеподы, гипериды и эвфаузиды формировали 10.19% массы пищевого комка (табл. 2). Среди них как по массовой доле в пищевом комке, так и по частоте встречаемости преобладали *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *Primno macropa*, *Thysanoessa* sp., *Th. raschii*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Горбуша в морской воде интенсивно питается и быстро растёт до захода в пресную воду. Во время нагула в её органах и тканях накапливаются различные микроэлементы, в том числе тяжёлые металлы, которые распределяются и утилизируются в организме. Во время последней фазы морского нагула соматический рост прекращается и замещается генеративным, от скорости прохождения которого будет зависеть готовность гамет к нересту и сама его успешность (Шунтов, Темных, 2008).

Горбуша считается пластичным видом в выборе кормовых объектов, состав её пищевого комка формируется в первую очередь доступностью тех или иных организмов. Но даже при значительной межгодовой изменчивости численности основных групп кормовых объектов региональные особенности сохраняются. Так, например, для прикурильского района характерно преобладание гипериид (Чучукало, 2006).

Период нагула и миграций горбуши от мест зимовки к районам нереста, приходящийся на весну и начало лета, характеризуется высоким темпом соматического и генеративного роста, а также жиронакопления (Швыдкий, Вдовин, 1999). В это время представители вида активно питаются, их пищевой спектр включает планктон и мелкий нектон, а с приближением к прибрежным районам в составе пищи мелкий нектон начинает преобладать над планктоном (Волков и др., 1997; Чучукало, 2006). Результаты нашего исследования питания горбуши из Куйбышевского залива в 2022 г. подтверждают это.

Свидетельства о ведущей роли пищи в накоплении тяжёлых металлов морскими рыбами ряд исследователей получили ранее (Hoss, 1964; Pentreath, 1973a, 1973b; Морозов, Петухов, 1986). Синтез органического вещества фитопланктоном сопровождается аккумуляцией многих микроэлементов, растворённых в воде. Эти элементы включаются в пищевую цепь и передаются на верхние трофические уровни. Фитопланктон переводит металлы из растворённой формы в биогенную взвесь, а зоопланктон осуществляет их дальнейшую трансформацию и седиментацию, играя ключевую роль в биогеохимической миграции элементов (Биогеохимия океана, 1983; Шулькин, 2004).

После биоассимиляции фитопланктоном часть металлов возвращается в раствор через дыхание и экскрецию, а другая часть перехо-

дит по трофической цепи. Дальнейшая судьба металлов зависит от их локализации в клетках: элементы, накапливающиеся в цитоплазме (Zn, Cd, Se), эффективно поглощаются зоопланктоном и продолжают миграцию по пищевой цепи, а металлы, сорбирующиеся на поверхности клеток (Pb, Sn, Fe, Cr, Al), агрегируются зоопланктоном в составе пеллет и быстро осаждаются на дно (Шулькин, 2004).

В природных водах Fe существует в различных формах — растворённой, коллоидной (наименее изученной), в виде комплексов с органическими и неорганическими веществами, а также в форме взвешенных частиц, имея при этом две степени окисления — Fe^{2+} и Fe^{3+} (Башкин, Касимов, 2004; Левшина, 2006). Концентрация Fe напрямую зависит от кислотности воды: в кислой среде его растворимость повышается, в щелочной снижается. Этим объясняется разница между речными (слабокислыми) и морскими (слабощелочными) водами, так как при их смешении гидроокись железа выпадает в осадок, что приводит к резкому снижению концентрации Fe в морской воде (Телитченко, Кокин, 1968; Христофорова и др., 1993).

В печени курильской горбуши из зал. Простор (о. Итуруп) и горбуши из зал. Терпения (о. Сахалин) соответственно в 2016 и 2018 гг. мы выявили содержание Pb, варьирующее от 0.90 ± 0.10 до 0.96 ± 0.20 мкг/г сырой массы, что достоверно ($p \leq 0.05$) отличается от значения соответствующего показателя в печени горбуши из Куйбышевского залива (2022 г.) — 0.13 ± 0.04 мкг/г сырой массы. Горбуша из Японского моря, напротив, отличается низким содержанием Pb и Cd в тканях и повышенными относительно охотоморской уровнями содержания металлов-индикаторов антропогенного воздействия (Zn, Cu, Ni) (Христофорова и др., 2018, Литвиненко и др., 2022).

С биологической активностью микроэлементов связано их накопление в организмах, что указывает на способность последних запасать жизненно важные металлы. Эту функцию выполняют специальные группы белков. Поскольку Cu очень важна для рыб в период трофоплазматического роста гамет и подготовки к нересту, у них задействован механизм накопления этого эссенциального элемента для последующего использования в процессе созревания (Fletcher, King, 1978; Dean et al., 2007; Zubcov et al., 2012).

В подавляющем большинстве случаев содержание микроэлементов в ряду фитопланктон → → микрозоопланктон → макрозоопланктон → → планктоноядные рыбы → хищные рыбы уменьшается. Это обстоятельство — одна из закономерностей миграций рассматриваемых элементов по пищевым цепям в морских экосистемах (Морозов, Петухов, 1986).

Учитывая мощную барьерную функцию каждого органа и организма в целом, поступление того или иного элемента в организм не означает его пропорциональное поступление в какой-либо орган. Металлы в организме рыб подвергаются сложным биотрансформациям (например, изменению валентности или метилированию), которые напрямую влияют на их токсичность, биодоступность и пути транспорта. Эти процессы, включая детоксикацию с помощью специфических белков (металлотионеины, глутатион), могут протекать как во внешней среде, так и внутри тканей. В результате распределение и накопление металлов в органах сильно зависят от химической формы металла, пути и длительности воздействия, определяя уровень их содержания и конечную токсикологическую опасность (Fish physiology, 2012). Для изучения сведений о длительности процесса прохождения микроэлементов через желудочно-кишечный тракт и особенностей их инкорпорирования в органах и тканях рыб, в том числе тихоокеанских лососей, необходимо использовать балансовые опыты, давно применяемые для сельскохозяйственных животных, опыты с мечеными атомами или более современные методы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование питания преднерестовой горбуши показало, что при подходе в прибрежную зону особи вида продолжали активно питаться, доля непитающихся рыб не превышала 12%. Среди кормовых объектов горбуши преобладали мелкие рыбы и личинки десятиногих раков, характерные для прибрежных вод Южных Курил. Суммарная доля этих двух групп достигала почти 88%. Доля морского мезозоопланктона не превышала 10.19% массы пищевого комка, её формировали три группы, представленные океаническими и шельфовыми видами копепод, гипериид и эвфаузиид.

Химический состав органов и тканей горбуши не коррелирует с содержанием микроэлементов в её пище, свидетельствуя о формировании микроэлементного состава тела рыб ещё во время

основного периода их нагула. Горбуша из Куйбышевского залива Охотского моря, пойманная в 2022 г., отличается по микроэлементному составу органов и тканей от горбуши из зал. Простор, выловленной в 2016 (рис. 2–4) и 2018 гг., возможно, по причине различий в популяционной принадлежности и местах основного нагула (Христофорова и др., 2019б; Литвиненко и др., 2022).

Содержание токсичных элементов — Pb и Cd — в мышечной ткани, гонадах и печени горбуши Куйбышевского залива минимально, соответствует требованиям санитарно-эпидемиологических правил и нормативов (СанПиН, 2002[2]) и безопасно для потребителей, поскольку, несмотря на присутствие тяжёлых металлов, их аккумуляция в тканях и органах исследованных лососёвых рыб незначительна.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность за помощь в сборе проб Н.И. Лахину и К.А. Яблонской (ООО “Континент”, г. Курильск).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при поддержке программы “Приоритет-2030” (Сахалинский государственный университет).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с животными были выполнены в соответствии с Директивой 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы утверждают об отсутствии у них конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Башкин В.Н., *Касимов Н.С.* 2004. Биогеохимия. М.: Науч. мир, 648 с.

Биогеохимия океана. 1983. М.: Наука, 368 с.

Борисов Б.М., *Волков А.Ф.*, *Горбатенко К.М. и др.* 2004. Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 355–367.

Волков А.Ф. 1996. Питание молоди дальневосточных лососей в Охотском море в осенне-зимний период // Океанология. Т. 36. № 1. С. 80–85.

Волков А.Ф., *Ефимкин А.Я.* 2002. Современное состояние планктонного сообщества эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 355–407.

Волков А.Ф., *Ефимкин А.Я.*, *Чучукало В.И.* 1997. Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 324–341.

Кавун В.Я., *Христофорова Н.К.* 1991. Роль современного вулканизма и апвеллингов в формировании импактных зон тяжелых металлов в прибрежных водах Курильских островов // Мелководные газогидротермы и экосистема бухты Кратерной (вулкан Ушишир, Курильские острова). Кн. 1. Функциональные характеристики. Ч. 2. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 114–120.

Левшина С.И. 2006. Гумусовые кислоты в речных водах Приамурья // География и природ. ресурсы. № 2. С. 101–105.

Литвиненко А.В., *Христофорова Н.К.* 2020. Отражение геохимических условий среды на микроэлементном составе тихоокеанских лососей // Матер. VIII Междунар. науч. конф. “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”. Т. 3. Калининград: Изд-во БГАРФ. С. 139–148.

Литвиненко А.В., *Христофорова Н.К.*, *Цыганков В.Ю.* 2022. Влияние мест нагула на содержание тяжелых металлов в горбуше (*Oncorhynchus gorbuscha*, Salmonidae) // Вестн. КамчатГУ. № 62. С. 98–116. https://doi.org/10.17217/2079-0333-2022-62-98-116

Малиновская Т.М., *Христофорова Н.К.* 1997. Характеристика прибрежных вод Южных Курил по содержанию микроэлементов в организмах-индикаторах // Биология моря. Т. 23. № 4. С. 239–246.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

Морозов Н.П., *Петухов С.А.* 1986. Микроэлементы в промысловой ихтиофауне Мирового океана. На примере микроэлементов группы металлов. М.: Агропромиздат, 160 с.

Телитченко М.М., *Кокин К.А.* 1968. Санитарная гидробиология. М.: Изд-во МГУ, 103 с.

Христофорова Н.К., *Шулькин В.М.*, *Кавун В.Я.*, *Чернова Е.Н.* 1993. Тяжелые металлы в промысловых и культивируемых моллюсках залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 296 с.

[2] СанПиН 2.3.2.1078-01. 2002. Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов (https://docs.cntd.ru/document/901806306. Version 08/2025).

Христофорова Н.К., *Литвиненко А.В.*, *Цыганков В.Ю.*, *Ковальчук М.В.* 2018. Сравнение микроэлементного состава горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792 из Сахалино-Курильского региона и Японского моря // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 386–390.

Христофорова Н.К., *Литвиненко А.В.*, *Ковальчук М.В.*, *Цыганков В.Ю.* 2019а. Концентрации микроэлементов в симе *Oncorhynchus masou* из юго-западной части Охотского моря // Тр. XI Междунар. биогеохим. шк. “Биогеохимия — научная основа устойчивого развития и сохранения здоровья человека”. Т. 2. Тула: Изд-во ТГПУ. С. 99–103.

Христофорова Н.К., *Литвиненко А.В.*, *Цыганков В.Ю. и др.* 2019б. Микроэлементный состав горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) из Сахалино-Курильского региона // Биология моря. Т. 45. № 4. С. 260–266.
https://doi.org/10.1134/S0134347519030069

Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л.: Наука, 106 с.

Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 484 с.

Швыдкий Г.В., *Вдовин А.Н.* 1999. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 269–272.

Шулькин В.М. 2004. Металлы в экосистемах морских мелководий. Владивосток: Дальнаука, 279 с.

Шунтов В.П., *Темных О.С.* 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.

Dean R.J., *Shimmield T.M.*, *Black K.D.* 2007. Copper, zinc and cadmium in marine cage fish farm sediments: an extensive survey // Environ. Pollut. V. 145. № 1. P. 84–95.
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.03.050

Fish physiology. 2012. V. 31A. Homeostasis and toxicology of essential metals. San Diego: Acad. Press, 520 p.

Fletcher G.L., *King M.J.* 1978. Cooper, zinc, calcium, magnesium and phosphate in the gonads and livers of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during spawning migration // Comp. Biochem. Phys. A. V. 60. № 2. P. 127–130.
https://doi.org/10.1016/0300-9629(78)90216-5

Kavun V.Ya., *Shulkin V.M.*, *Khristoforova N.K.* 2002. Metal accumulation in mussels of the Kuril Islands, northwest Pacific Ocean // Mar. Environ. Res. V. 53. № 3. P. 219–226.
https://doi.org/10.1016/s0141-1136(00)00264-6

Hoss D.E. 1964. Accumulation of zinc-65 by flounder of the genus *Paralichthys* // Trans. Am. Fish. Soc. V. 93. № 4. P. 364–368.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1964)93[364:AOZBFO]2.0.CO;2

Pentreath R.J. 1973a. The accumulation and retention of ^{65}Zn and ^{54}Mn by the plaice, *Pleuronectes platessa* L. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 12. № 1. P. 1–18.
https://doi.org/10.1016/0022-0981(73)90034-8

Pentreath R.J. 1973b. The roles of food and water in accumulation of radionuclides by marine teleosts and elasmobranch fish // Proc. Symp. “Radioactive contamination of the marine environment”. Vienna: IAEA. P. 421–435.

Zubcov E., *Zubcov N.*, *Ene A.*, *Biletchi L.* 2012. Assessment of copper and zinc levels in fish from freshwater ecosystems of Moldova // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 19. № 6. P. 2238–2247.
https://doi.org/10.1007/s11356-011-0728-5

TRACE ELEMENT COMPOSITION OF ORGANS AND TISSUES OF PINK SALMON ONCORHYNCHUS GORBUSCHA (SALMONIDAE), ITS PREY ORGANISMS, AND DIET CHARACTERISTICS IN KUIBYSHEV BAY (ITURUP ISLAND) IN 2022

A. V. Litvinenko[1, 3, *], I. A. Atamanova[2], I. V. Karpenko[1], M. M. Donets[3], M. A. Belanov[3], A. D. Borovkova[3], V. Yu. Tsygankov[3]

[1]Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia
[2]Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia
[3]Far-Eastern Branch, Pacific Geographical Institute, Russian Academy of Sciences,, Vladivostok, Russia

*****E-mail: Litvinenko.av@bk.ru*

This study presents the first analysis of trace element concentrations in the stomach contents of pink salmon (Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum, 1792)) returning to the coastal waters of Iturup Island (Kuibyshev Bay, Sea of Okhotsk) in July 2022. Organisms from 10 large faunistic groups and algae were found in the food of pink salmon. Five groups had the greatest significance in terms of both biomass and frequency of occurrence: Pisces, Decapoda, Copepoda, Hyperiidea and Euphausiacea. A comparison of the microelement composition of prey items from the pink salmon bolus with the mineral composition of its muscle tissue, liver, and gonads showed that the levels of Zn, Ni, and Pb in food are several times higher than those in the organs and tissues of fish. For example, Zn concentrations in stomach contents were 25 times higher than those in muscles and four times higher than those in the liver; Ni concentrations in stomach contents were approximately twice those in muscles, liver, and testes, and four times higher than in ovaries. The content of Cu and Fe, on the contrary, was significantly lower in food than in the liver and ovaries of fish. Cd concentrations were higher in the liver than in stomach contents but did not differ among muscle tissue, gonads, and stomach contents.

Keywords: pink salmon, prey items, trace element composition, heavy metals, Iturup Island, Kuibyshev Bay

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 743–753

УДК 597.58.591.185.31.591.53

ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ БАРРАМУНДИ *LATES CALCARIFER* (LATIDAE). 2. ПРОИЗВОДНЫЕ АМИНОКИСЛОТ И ДИПЕПТИДЫ

© 2026 г. А. О. Касумян[1, 2] *, О. М. Исаева[3], Л. Т. К. Оань[4]

[1]Московский государственный университет, Москва, Россия
[2]Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия
[3]Камчатский государственный университет, Петропавловск-Камчатский, Россия
[4]Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 02.02.2026 г.
После доработки 19.02.2026 г.
Принята к публикации 20.02.2026 г.

Приведены результаты сравнительного исследования вкусовой привлекательности изомеров аланина, производных глицина и образованных на основе аланина, глицина и гистидина нескольких дипептидов (концентрация всех веществ 0.1 М) для молоди баррамунди *Lates calcarifer*. Присутствие *L*-α-аланина в составе агар-агаровых гранул повышает их потребление в 3.5 раза относительно контроля, изомеры *D*-α- и *L*-β-аланин на потребление гранул влияние не оказывают. Глицин и его производные повышают потребление гранул, максимальным эффектом обладают триметилглицин и N,N-диметилглицин гидрохлорид (повышение потребления почти в три раза), действие метилглицина слабее, минимальный эффект у глицината натрия. Все дипептиды (глицил-глицин, аланил-глицин, аланил-аланин, аланил-гистидин) в отличие от образующих их аминокислот имеют для баррамунди безразличный вкус. Результаты исследования подтверждают, что структурные изменения в молекуле веществ могут сильно влиять на их вкусовые качества для рыб. Для пищевого поведения баррамунди, проявляемого при оросенсорном тестировании гранул, типичны отвергания и повторные схватывания, частичное или полное разрушение гранул, а также резкое различие поведения в опытах, заканчивающихся заглатыванием гранул или отказом от их потребления.

Ключевые слова: вкусовая система, вкусовая привлекательность, изомеры аминокислот, соли аминокислот, дипептиды, бетаин, саркозин, карнозин, пищевое поведение

DOI: 10.7868/S3034514626060077

Баррамунди *Lates calcarifer* распространён в тропической зоне Индо-Тихоокеанского региона, является крупным хищником-ихтиофагом и выполняет, несмотря на свою относительно невысокую численность, важную регулирующую роль в водных сообществах. Баррамунди отличает разнообразие жизненных стратегий, позволяющих успешно осваивать пресные, солоноватые и морские воды (Davis, 1985; Morgan et al., 2004; Pethiyagoda, Gill, 2014; Russell, 2014). Однако многие особенности биологии баррамунди, как и многих других рыб низких широт, остаются слабо изученными.

В последние годы в Совместном российско-вьетнамском тропическом научно-исследовательском и технологическом центре проводят работы по изучению сенсорных систем и поведения тропических рыб (Baron et al., 2005; Ольшанский и др., 2009, 2011; Baron, 2009; Зворыкин, 2018, 2022; Павлов и др., 2020; Olshanskiy et al., 2020; Kasumyan et al., 2022a; Pavlov et al.,

2023, 2025). Одним из объектов исследования является баррамунди, выращиваемый на многих рыбных фермах Вьетнама и других стран. Выявлено, что у баррамунди орган обоняния морфологически хорошо развит и потенциально может обеспечивать восприятие разнообразных запаховых сигналов (Касумян и др., 2025). Определены вкусовые спектры и изучено поведение, проявляемое баррамунди при оросенсорном тестировании пищевых объектов. Показано, что морские животные (иглокожие (Echinodermata), восьмилучевые кораллы (Octocorallia), брюхоногие моллюски (Gastropoda), ракообразные (Crustacea)) обладают для баррамунди разными вкусовыми свойствами (Kasumyan et al., 2021, 2022b, 2022c). Многие карбоновые кислоты, которые могут формировать вкусовой облик пищевых и других организмов, имеют для баррамунди привлекательный вкус (Касумян и др., 2026). Однако среди белковых аминокислот, относящихся к наиболее адекватным вкусовым веществам и присутствующих в составе животных и растений, лишь некоторые (*L*-цистеин, *L*-аланин) вызывают позитивные вкусовые ответы, остальные имеют безразличный или отталкивающий вкус (Kasumyan et al., 2022c). Вкусовые качества производных аминокислот, столь же широко распространённых в живых организмах, не исследованы.

Цель нашей работы — выяснить вкусовую эффективность производных аминокислот и дипептидов для баррамунди; выявить среди них вещества, которые могут определять вкусовые свойства объектов питания; оценить способность исследуемого вида рыб различать вкусовые свойства близких по структуре веществ и определить, каким образом меняются вкусовые свойства веществ при преобразовании их молекул.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для экспериментов использовали молодь баррамунди, приобретённую на местной ферме Khanh Hoa Seafood Investment Company Limited (провинция Кханьхоа, Вьетнам). После доставки в лабораторию рыб (50 экз., средняя абсолютная длина тела 11.9 см, средняя масса 11.2 г) помещали в общий аквариум (90 л) с внешним биофильтром и постоянной аэрацией воды.

После доставки через 2 сут случайно отобранных рыб рассаживали поодиночке в стандартные по размеру прямоугольные стеклянные аквариумы без грунта (29 × 25 × 25 см, объём 15 л), объединённые в две системы с замкнутым водооборотом. Каждая система состояла из 12 аквариумов и биофильтра (200 л). Скорость поступления воды в аквариумы из биофильтра составляла 1.5–1.7 л/мин. Воду в биофильтре аэрировали микрокомпрессорами EP-9000 (“RAMBO”, Китай), каждые 3–4 сут около половины воды в системе заменяли свежей. Температура циркулировавшей в системах воды была 31 ± 0.5°C, солёность — 32–33‰.

В течение первых 1–2 сут рыб обучали схватывать поданную гранулу после нескольких секунд после падения её в воду. Для обучения использовали гранулы из агар-агарового геля (2%, Reanal, Венгрия), содержащие водный экстракт креветки *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* (300 г/л) и красный пищевой краситель Ponceau 4R (5 мкМ). После обучения приступали к опытам, в которых рыбам предъявляли агар-агаровые гранулы, содержащие кроме красителя одно из 13 тестируемых веществ: *L*-α-, *D*-α- и *L*-β-изомеры аланина; глицин и его производные: глицинат натрия, метилглицин (саркозин), N,N-диметилглицин гидрохлорид (далее — диметилглицин), триметилглицин (бетаин); *L*-α-гистидин и дипептиды: глицил-глицин, *L*-α-аланил-*L*-α-аланин, *L*-α-аланил-глицин, *L*-β-аланил-*L*-α-гистидин (карнозин). Концентрация тестируемых веществ в геле была 0.1 М. Гранулы, содержащие только краситель, использовали в качестве контроля. Все гранулы имели цилиндрическую форму диаметром 2.0 и длиной 4.0 мм. Для приготовления экстракта креветки, 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 каждом опыте регистрировали: 1) число схватываний гранулы рыбой; 2) продолжительность удержания гранулы в ротовой полости после первого схватывания; 3) то же в течение всего опыта; 4) потребление гранулы — проглотила её рыба к концу опыта или отвергла; 5) разрушена гранула рыбой в процессе тестирования или нет. 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 гранулы 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 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 свежезамороженной креветкой.

Детальное описание аквариумной системы и обучения рыб, приготовления экстракта креветки и агар-агарового геля, процедуры опытов и статистического анализа данных изложено ранее (Касумян и др., 2026). Общее число выполненных опытов составило 1440.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из трёх изомеров аланина для баррамунди эффективен только *L*-α-аланин, он повышает потребление гранул в 3.5 раза относительно контроля, что соизмеримо с действием экстракта креветки. Изомеры *D*-α-аланин и *L*-β-аланин влияния на потребление гранул не оказывают. Аминокислота глицин и все её производные увеличивают потребление гранул, максимальным стимулирующим эффектом обладают триметилглицин и диметилглицин, повышающие потребление гранул почти в три раза, минимальный эффект у глицината натрия — повышение в полтора раза (табл. 1).

Все использованные для тестирования дипептиды значимого влияния на потребление гранул не оказывают в отличие от образующих их аминокислот (глицин, *L*-α-гистидин, *L*-α-аланин), повышающих потребление гранул (табл. 1).

В 38.3% опытов рыбы схватывают гранулу более чем один раз, среднее число схватываний не превышает двух, максимальное число схватываний — восемь. Длительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта за редкими исключениями не превышает 20 с, средние значения достигают 12–13 с (табл. 1). Примерно в половине опытов (51.3%) рыбы полностью или частично разрушают схваченную гранулу, причём это чаще происходит с гранулами, которые рыбы менее охотно потребляют, но большее число раз повторно схватывают. Чем выше потребление гранул, тем меньшее число раз рыбы схватывают их повторно, но длительнее по времени удерживают в ротовой полости при первом схватывании и суммарно в течение опыта (табл. 2).

Проглатыванию гранул предшествует примерно такое же число схватываний (ПГ-опыты), что и при отказе от потребления (ОГ-опыты), но гранулы рыбы удерживают в ротовой полости значительно дольше. Разница между ПГ- и ОГ-опытами по длительности удержания после первого схватывания достигает три–пять раз, по длительности удержания в течение всего опыта разница ниже — два–три раза, но она высоко достоверна для всех типов гранул (рис. 1а–1в). Разрушение большинства типов гранул происходит в полтора–два раза чаще в ОГ-опытах, для некоторых гранул эта разница почти 10-кратная (диметилглицин) (рис. 1г).

ОБСУЖДЕНИЕ

Аминокислоты, их изомеры и производные обладают для баррамунди разными вкусовыми свойствами. Присутствие *L*-α-аланина в гранулах вызывает предельно высокое их потребление рыбами, но изомеры этой аминокислоты неэффективны — гранулы с *D*-α- и *L*-β-аланином баррамунди потребляет так же, как и контрольные гранулы, т.е. почти в три раза хуже (табл. 1, рис. 2а). Вкусовая привлекательность *L*-α-аланина выше, чем у *D*-α-аланина, также у трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* и золотого меланохрома *Melanochromis auratus* (Касумян, Михайлова, 2017; Kasumyan, Mouromtsev, 2020; Левина, Касумян, 2024). Более высокой вкусовой привлекательностью характеризуются *L*-изомеры и других аминокислот (Левина, Касумян, 2024). Лучшая эффективность *L*-изомеров также продемонстрирована в электрофизиологических экспериментах на многих видах рыб (Caprio, 1978; Yoshii et al., 1979; Kiyohara et al., 1981; Marui et al., 1983a, 1983b; Kohbara et al., 2002; Caprio et al., 2015). Изомеры аминокислот имеют разные вкусовые качества для млекопитающих, в том числе для человека (Schiffman et al., 1981; Iwasaki et al., 1985; Danilova et al., 1998; Kawai et al., 2012).

Более высокую привлекательность *L*-изомеров аминокислот нельзя считать общим признаком, поскольку имеются примеры, не подтверждающие это правило. Например,

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) баррамунди *Lates calcarifer* на гранулы с изомерами и производными аминокислот, дипептидами и другими веществами

Раздражитель	Потребление гранул, %	Разрушение гранул, %	Число схватываний	Длительность удержания гранулы, с	
				после первого схватывания	в течение всего опыта
Изомеры аланина					
L-α-аланин	97.9 ± 0.0***	8.3 ± 2.8***	1.1 ± 0.1***	9.6 ± 0.4***	10.0 ± 0.4***
D-α-аланин	36.5 ± 4.9	71.9 ± 4.6	1.8 ± 0.1	5.0 ± 0.5	8.8 ± 0.6
L-β-аланин	37.5 ± 5.0	68.8 ± 4.8	2.0 ± 0.1	4.2 ± 0.4	8.5 ± 0.5
Производные глицина					
Глицин	51.0 ± 5.1**	65.6 ± 4.9*	1.6 ± 0.1	6.0 ± 0.6*	8.7 ± 0.6
Глицинат натрия	41.7 ± 5.1*	66.7 ± 4.8	1.9 ± 0.1	4.7 ± 0.5	8.8 ± 0.5*
Метилглицин (саркозин)	65.6 ± 4.9***	43.8 ± 5.1***	1.4 ± 0.1***	7.2 ± 0.5***	9.2 ± 0.5**
Диметилглицин	82.3 ± 3.9***	18.8 ± 4.0***	1.1 ± 0.0***	12.0 ± 0.9***	12.7 ± 0.8***
Триметилглицин (бетаин)	81.3 ± 4.0***	16.7 ± 3.8***	1.1 ± 0.0***	9.4 ± 0.6***	9.9 ± 0.6**
Дипептиды и гистидин					
Глицил-глицин	40.6 ± 5.0	57.3 ± 5.1*	1.7 ± 0.1	4.3 ± 0.4	6.9 ± 0.4
L-α-аланил-*L*-α-аланин	26.0 ± 4.5	43.4 ± 5.1**	2.0 ± 0.1	4.0 ± 0.4	7.9 ± 0.4
L-α-аланил-глицин	16.7 ± 3.8	64.6 ± 4.9	1.7 ± 0.1	3.4 ± 0.3*	6.2 ± 0.4*
L-β-аланил-*L*-α-гистидин (карнозин)	30.2 ± 4.7	77.1 ± 4.3	1.9 ± 0.1	5.4 ± 0.6	9.5 ± 0.6*
L-α-гистидин	45.8 ± 5.1*	59.4 ± 5.0**	1.8 ± 0.1	5.8 ± 0.6	9.7 ± 0.6**
Другие вещества					
Экстракт креветки	100.0 ± 0.0***	0.0 ± 0.0***	1.0 ± 0.0***	11.2 ± 0.4***	11.3 ± 0.4***
Контроль (только краситель)	28.1 ± 4.6	79.2 ± 4.2	1.7 ± 0.1	4.4 ± 0.5	8.0 ± 0.6

Примечание. Концентрация изомеров и производных аминокислот и дипептидов — 0.1 М, экстракта креветки *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* — 300 г сырой массы/л; $M \pm m$ — среднее значение показателя и его ошибка, число опытов с гранулами с каждым веществом — 96; отличия от контроля достоверны при p: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами вкусового ответа баррамунди *Lates calcarifer* на агар-агаровые гранулы с различными веществами

Вкусовой ответ	Разрушение гранул	Схватывания гранул	Удержание гранул после первого схватывания	Удержание гранул в течение опыта
Потребление гранул	−0.63*/0.34**	−0.78**/−0.12	0.91***/0.87***	0.76**/0.66***
Разрушение гранул		0.68*/0.27*	−0.50/0.23	−0.40/0.20
Схватывания гранул			−0.78**/−0.18	−0.54/0.42***
Удержание гранул после первого схватывания				0.90***/0.71***

Примечание. До черты — между ответами на гранулы с производными аминокислот и дипептидами (настоящее исследование), после — на гранулы с классическими вкусовыми веществами, аминокислотами, карбоновыми кислотами, производными аминокислот и дипептидами (по: Kasumyan et al., 2022c; Касумян и др., 2026); связь достоверна при p: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

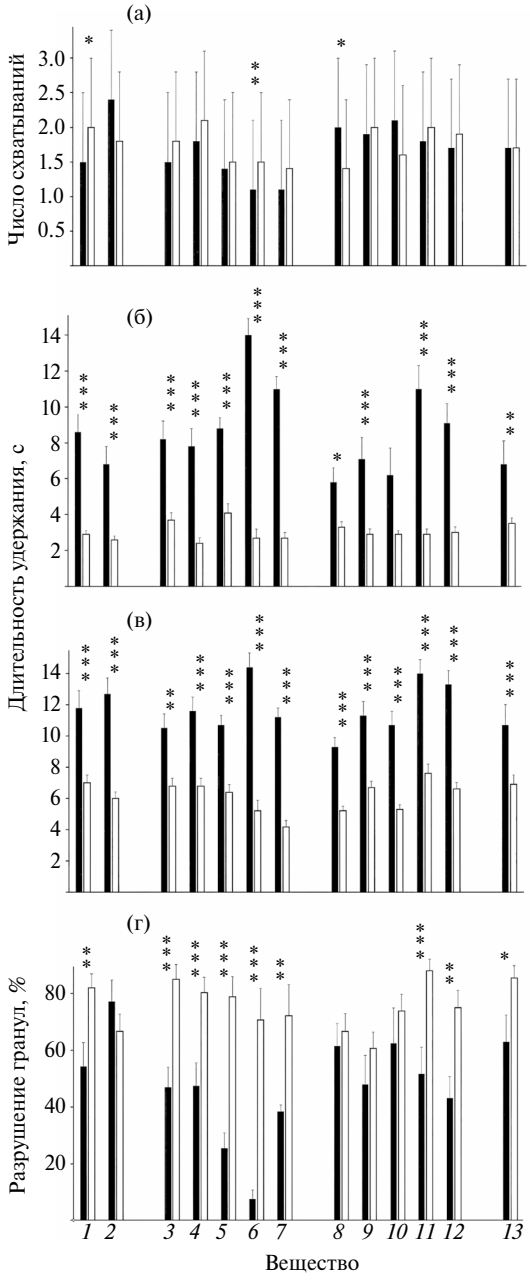


Рис. 1. Число схватываний (а), длительность удержания гранулы после первого схватывания (б), суммарная длительность удержания гранулы (в) и доля разрушенных гранул (г) у баррамунди *Lates calcarifer* в опытах, завершившихся потреблением (■) или отказом от потребления гранулы (□); (т) — ошибка среднего значения. Тестируемые вещества (0.1 М): *1* — *D*-α-аланин, *2* — *L*-β-аланин, *3* — глицин, *4* — глицинат натрия, *5* — метилглицин, *6* — N,N-диметилглицин гидрохлорид, *7* — триметилглицин (бетаин), *8* — глицил-глицин, *9* — *L*-α-аланил-*L*-α-аланин, *10* — *L*-α-аланил-глицин, *11* — *L*-β-аланил-*L*-α-гистидин (карнозин), *12* — *L*-α-гистидин, *13* — контроль. Различия между опытами, завершившимися потреблением и отказом от потребления гранул, достоверны при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

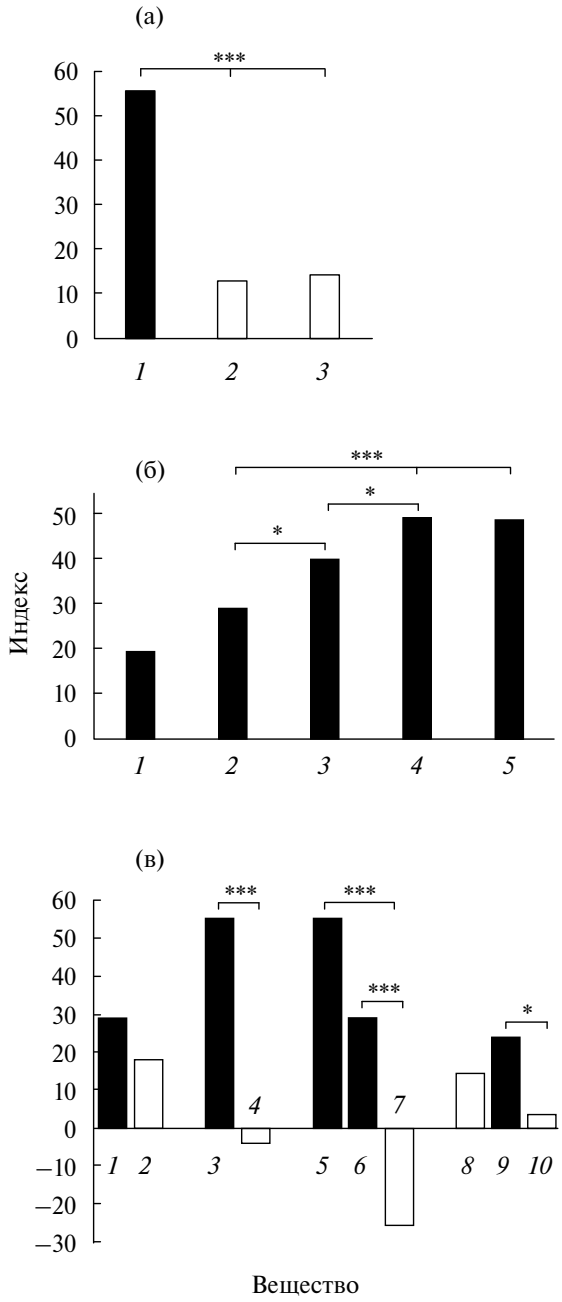


Рис. 2. Индекс вкусовой привлекательности веществ (0.1 М) для баррамунди *Lates calcarifer*: а – изомеры аланина: *1* — *L*-α-аланин, *2* — *D*-α-аланин, *3* — *L*-β-аланин; б — глицин и его производные: *1* — глицинат натрия, *2* — глицин, *3* — метилглицин, *4* — N,N-диметилглицин гидрохлорид, *5* — триметилглицин (бетаин); в – дипептиды (в сравнении с изомерами аланина, глицином и гистидином): *1* — глицин, *2* — глицил-глицин, *3* — *L*-α-аланин, *4* — *L*-α-аланил-*L*-α-аланин, *5* — *L*-α-аланин, *6* — глицин, *7* — *L*-α-аланил-глицин, *8* — *L*-β-аланин, *9* — *L*-α-гистидин, *10* — *L*-β-аланил-*L*-α-гистидин; (■), (□) — вещества, соответственно достоверно повышающие и не влияющие на потребление гранул; различия между веществами по потреблению гранул достоверны при *p*: * < 0.05, ***< 0.001.

потребление гранул с *L*- и *D*-α-аланином сходно у цихлид — мозамбикской *Oreochromis mossambicus* и нильской *O. niloticus* тиляпий, апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi*, а вкусовая привлекательность *L*-α-глютаминовой кислоты и *L*-α-триптофана ниже, чем их *D*-изомеров у цихлазомы Хартвега (Левина, Касумян, 2024). Более высокие по амплитуде электрические импульсы во вкусовых нервах вызывают *D*-изомеры некоторых аминокислот в электрофизиологических опытах (Michel, Caprio, 1991; Michel et al., 1993; Kohbara, Caprio, 2001).

Более универсальным правилом возможно является снижение вкусовой привлекательности аминокислот при переносе аминогруппы ($—NH_2$) из α- в β-положение, т.е. от первого ко второму атому углерода в молекуле *L*-аланина. У баррамунди это приводит к сильному снижению потребления гранул (в 2.6 раза), к ещё более резкому снижению у мраморного гурами (в 3.6 раза) и менее сильному, но достоверному у мозамбикской тиляпии, золотого меланохрома, апельсинового неолампрологуса и цихлазомы Хартвега (в 1.5–2.2 раза) (Kasumyan, Mouromtsev, 2020; Левина, Касумян, 2024). Аналогичные результаты получены при электрофизиологических испытаниях изомеров с α- и β-положением аминокислот на рыбах (Caprio, 1978; Kiyohara et al., 1981; Marui et al., 1983a, 1983b).

Увеличение числа метильных групп ($—CH_3$) в молекуле в ряду от глицина к метилглицину и далее к диметилглицину сопровождается закономерным повышением вкусовой привлекательности для баррамунди. Но появление в молекуле глицина ещё одной метильной группы к дальнейшему росту вкусовой привлекательности не приводит (рис. 2б). Вкусовая привлекательность глицина и его метильных производных иная у мраморного гурами: статистический анализ не обнаруживает достоверных различий при любых вариантах попарных сравнений эффективности этих веществ (Kasumyan, Mouromtsev, 2020). По вызываемой электрической активности во вкусовом нерве у японского угрехвостого сома *Plotosus japonicus* метильные производные глицина располагаются в последовательности: триметилглицин → метилглицин → диметилглицин → глицин (Caprio et al., 2015). Возможно, общие закономерности влияния метилирования на вкусовые свойства аминокислот могут быть найдены, если число исследованных видов рыб будет расширено.

Триметилглицин (бетаин) присутствует во многих животных и растениях, которыми питаются рыбы (кольчатые черви (Annelida), ракообразные, иглокожие, моллюски (Mollusca); зелёные (Chlorophyta), бурые (Phaeophyceae) и красные (Rhodophyta) водоросли) (Beers, 1967; Carr et al., 1977; Kolkovski et al., 1997; Hamid et al., 2019). Как и для баррамунди, бетаин имеет привлекательный вкус для фугу *Takifugu pardalis*, солеи *Solea solea*, полосатого окуня *Morone saxatilis* и буропятнистого групера *Epinephelus fuscoguttatus* (Hidaka, 1982; Mackie, Mitchell, 1982; Papatryphon, Soares, 2000; Lim et al., 2016a). Но для большинства исследованных рыб вкус бетаина безразличен (мраморный гурами, мраморный элеотрис *Oxyeleotris marmorata*, различные виды осетровых (Acipenseridae), красный пагр *Pagrus major*, морская камбала *Pleuronectes platessa*, радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, чавыча *O. tshawytscha*, большеротый окунь *Micropterus salmoides*, золотой карась *Carassius carassius*, тиляпия *Oreochromis* sp.) (Goh, Tamura, 1980; Mackie, 1982; Jones, 1989; Hughes, 1993; Kasumyan et al., 1995; Kubitza et al., 1997; Lim et al., 2016b; Olsén, Lundh, 2016; Zou et al., 2017).

Преобразование глицина в его натриевую соль не изменяет вкусовых свойств для баррамунди; статистическое сравнение не обнаруживает различий между глицином и глицинатом натрия ни по потреблению гранул, ни по числу схватываний гранулы и длительности её удержания рыбами (рис. 2б). Сравнительных данных о вкусовой привлекательности аминокислот и их солей крайне мало, известно лишь, что трёхиглая колюшка охотно потребляет гранулы с *L*-α-глутаминовой кислотой, но полностью отказывается от гранул с *L*-α-глутаматом натрия (Касумян, Михайлова, 2017). Интересно, что натриевые соли высоко привлекательных для баррамунди лимонной и яблочной кислот имеют отталкивающий вкус и снижают потребление гранул в десять и восемь раз соответственно (Касумян и др., 2026). Но для цихлидовых рыб вкусовая привлекательность многих карбоновых кислот и их солей близка, а в тех случаях, когда вкусовая привлекательность не совпадает, она чаще выше у солей, чем у кислот (Касумян, Левина, 2024).

Все использованные в нашей работе дипептиды имеют безразличный вкус для баррамунди, даже если аминокислоты, которые их образуют, обладают привлекательным вкусом (рис. 2в). Так, потребление баррамунди гранул с наиболее

привлекательным *L*-α-аланином составляет 97.9%, т.е. близко к максимально возможному уровню. Однако потребление гранул с образованными на основе *L*-α-аланина дипептидами аланил-аланином и аланил-глицином в четыре и шесть раз ниже и не отличается от контроля. Для баррамунди, как и для исследованного ранее мраморного гурами, вкусовая привлекательность глицил-глицина чуть ниже, чем у глицина, но эта разница недостоверна. Согласно немногочисленным электрофизиологическим исследованиям, эффективность у дипептидов ниже, чем у образующих их аминокислот (Caprio, 1978; Marui, Kiyohara, 1987). Является ли это общей закономерностью или справедливо лишь для некоторых дипептидов и исследованных видов рыб, пока не ясно. Можно лишь предположить, что поиск вкусовых пищевых стимуляторов для баррамунди среди дипептидов, если основываться на вкусовых свойствах образующих их аминокислот, не является перспективным. Для человека большинство из нескольких десятков протестированных дипептидов, включая глицил-глицин, имеют горький или неприятный вкус в отличие от самого глицина, вкус которого человек ощущает как сладкий (Solms et al., 1965; Schiffman, Engelhard, 1976).

Как и в ранее выполненной нашей работе (Kasumyan et al., 2022c), *L*-α-аланин оказался высоко привлекательным веществом для баррамунди. Это свидетельствует о воспроизводимости результатов, что далеко не всегда наблюдается при использовании тестов, основанных на поведенческих реакциях (Bell et al., 2009; Axling et al., 2023; Bamford, Seebacher, 2024). Однако глицин и *L*-α-гистидин в нашей работе усиливают потребление гранул, тогда как в предыдущем исследовании обе эти аминокислоты достоверного влияния на потребление гранул не оказывали. Расхождение может быть объяснено тем, что у рыб индивидуальная вариабельность вкусовых ответов выражена намного сильнее на вещества, безвкусные для рыб, или со слабыми вкусовыми свойствами (Kasumyan, Sidorov, 2002).

Поведение, демонстрируемое баррамунди при оросенсорном тестировании гранул с производными аминокислот, в целом совпадает с поведением, наблюдаемым при реагировании баррамунди на гранулы с аминокислотами и органическими кислотами (Kasumyan et al., 2022c; Касумян и др., 2026). Для баррамунди типичны отвергания и повторные схватывания гранул, их частичное или полное разрушение в ходе тестирования, а также резкое различие оросенсорного поведения в двух противоположных по итогам тестирования случаях — при заглатывании и при отказе от потребления гранул. Из данных табл. 1 видно, что наиболее привлекательные по вкусу гранулы реже повторно схватываются рыбами, более длительно удерживаются в ротовой полости и реже подвергаются разрушению, что подтверждается коэффициентами корреляции (табл. 2).

Из-за небольшого числа использованных веществ (13) и отсутствия среди них имеющих отталкивающий вкус коэффициенты корреляции между вкусовой привлекательностью и параметрами вкусового ответа рыб на гранулы с использованными в нашей работе веществами не всегда совпадают с коэффициентами корреляции, рассчитанными по всем веществам, которые когда-либо были использованы для тестирования (табл. 2) (Kasumyan et al., 2022c; Касумян и др., 2026).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования подтверждают существующие представления о том, что структурные изменения в молекуле веществ могут сильно влиять на их вкусовые качества для рыб. Сравнительный анализ полученных данных с результатами аналогичных исследований других авторов не позволяет прийти к заключению, что идентичные структурные модификации молекулы разных веществ приводят к сходным изменениям их вкусовых свойств. Более того, нет оснований считать, что идентичные структурные перестройки молекулы одного и того же вещества могут иметь сходные последствия для вкусовых свойств для разных видов рыб. Нельзя полностью исключать, что могут быть найдены общие правила или закономерности, связывающие специфические молекулярные модификации вещества с определёнными сдвигами его вкусовых свойств, но для поиска таких универсальных связей необходимы дальнейшие исследования с использованием производных различных веществ и разных видов рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность всем коллегам по Приморскому отделению Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, оказавшим содействие

в выполнении исследования. Авторы благодарны А.А. Кажлаеву (МГУ) и П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за ценные советы и помощь в оформлении рукописи. Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

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 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, решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зворыкин Д.Д. 2018. Освоение нового корма анабасом *Anabas testudineus* при одиночном и групповом содержании // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 235–239. https://doi.org/10.7868/S0042875218020133

Зворыкин Д.Д. 2022. Выбор партнера по размножению и размерная ассортативность спаривания у рыбы-ползуна *Anabas testudineus* (Actinopteri: Anabantidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. Т. 77. № 4. С. 224–230. https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-2022-77-4-224-230

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.* 2017. Вкусовая привлекательность стереоизомеров и других производных аминокислот для рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 53. № 4. С. 282–287.

Касумян А.О., *Пащенко Н.И.*, *Оань Л.Т.К.* 2025. Орган обоняния баррамунди *Lates calcarifer* (Latidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 4. С. 407–418. https://doi.org/10.7868/S3034514625040022

Касумян А.О., *Исаева О.М.*, *Оань Л.Т.К.* 2026. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение баррамунди *Lates calcarifer* (Latidae). 1. Карбоновые кислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 66. № 5. С. 651–670. https://doi.org/10.7868/S3034514626050102

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

Ольшанский В.М., *Солдатова О.А.*, *Моршнев К.С.*, *Нгуен Тхи Нга.* 2009. Электрогенераторная активность сомов *Clarias macrocephalus* (Claridae, Siluriformes) при нерестовом поведении // Докл. РАН. Т. 429. № 5. С. 705–709.

Ольшанский В.М., *Солдатова О.А.*, *Нгуен Тхи Нга.* 2011. Эпизодические электрические разряды при социальных взаимоотношениях: пример азиатских клариевых сомов // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 3. С. 198–213.

Павлов Е.Д., *Павлов Д.С.*, *Ганжа Е.В. и др.* 2020. Воздействие мочевины и тиомочевины на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 682–688. https://doi.org/10.31857/S0042875220060053

Axling J., *Vossen L.E.*, *Peterson E.*, *Winberg S.* 2023. Boldness, activity, and aggression: insights from a large-scale study in Baltic salmon (*Salmo salar* L) // PLOS ONE. V. 18. № 7. Article e0287836. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0287836

Bamford S.M., *Seebacher F.* 2024. A fast fish swimming protocol that provides similar insights to critical swimming speed // Biol. Open. V. 13. № 8. Article bio060543. https://doi.org/10.1242/bio.060543

Baron V.D. 2009. Electric discharges of two species of stargazers from the South China Sea (Uranoscopidae, Perciformes) // J. Ichthyol. V. 49. № 11. P. 1065–1072. https://doi.org/10.1134/S0032945209110058

Baron V.D., *Orlov A.A.*, *El'yashev D.E.* 2005. Investigation of electric and acoustic activity of some representatives of the ichthyofauna Southern Vietnam // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S271–S279.

Beers J.R. 1967. The species distribution of some naturally-occurring quaternary ammonium compounds // Comp. Biochem. Physiol. V. 21. № 1. P. 11–21. https://doi.org/10.1016/0010-406x(67)90109-0

Bell A.M., *Hankison S.J.*, *Laskowski K.L.* 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // Anim. Behav. V. 77. № 4. P. 771–783. https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2008.12.022

Caprio J. 1978. Olfaction and taste in the channel catfish: an electrophysiological study of the responses to amino acids and derivates // J. Comp. Physiol. V. 123. № 4. P. 357–371. https://doi.org/10.1007/BF00656970

Caprio J., *Shimohara M.*, *Marui T. et al.* 2015. Amino acid specificity of fibers of the facial/trigeminal complex innervating the maxillary barbel in the Japanese sea catfish, *Plotosus japonicus* // Physiol. Behav. V. 152. Pt. A. P. 288–294. http://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.10.011

Carr W.E.S., *Blumenthal K.M.*, *Netherton J.C. III.* 1977. Chemoreception in the pigfish, *Orthopristis chrysopterus*: the contribution of amino acids and betaine to stimulation of feeding behavior by various extracts // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 58. № 1. P. 69–73. http://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90017-2

Danilova V., *Hellekant G.*, *Tinti J.-M.*, *Nofre C.* 1998. Gustatory responses of the hamster *Mesocricetus auratus* to various compounds considered sweet by humans // J. Neurophysiol. V. 80. № 4. P. 2102–2112. http://doi.org/10.1152/jn.1998.80.4.2102

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

Goh Y., *Tamura T.* 1980. Effect of amino acids on the feeding behaviour in red sea bream // Comp. Biochem. Physiol. C. V. 66. № 2. P. 225–229. https:/doi.org/10.1016/0306-4492(80)90131-8

Hamid S.S., *Wakayama M.*, *Ichihara K. et al.* 2019. Metabolome profiling of various seaweed species discriminates between brown, red, and green algae // Planta. V. 249. № 6. P. 1921–1947. https://doi.org/10.1007/s00425-019-03134-1

Hidaka I. 1982. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer // Chemoreception in fishes. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. P. 243–257.

Hughes S.G. 1993. Single-feeding response of chinook salmon fry to potential feed intake modifiers // Prog. Fish. Cult. V. 55. № 1. P. 40–42. https://doi.org/10.1577/1548-8640(1993)055<0040:SFROCS>2.3.CO;2

Iwasaki K., *Kasahara T.*, *Sato M.* 1985. Gustatory effectiveness of amino acids in mice: behavioral and neurophysiological studies // Physiol. Behav. V. 34. № 4. P. 531–542. https://doi.org/10.1016/0031-9384(85)90045-9

Jones K.A. 1989. The palatability of amino acids and related compounds to rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish Biol. V. 34. № 1. P. 149–160. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb02964.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., *Sidorov S.S.* 2002. Individual variability of taste preferences in the minnow *Phoxinus phoxinus* // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 2. P. S241–S254.

Kasumyan A.O., *Sidorov S.S.*, *Kazhlaev A.A.*, *Pashchenko N.I.* 1995. Behavioral responses of young stellate sturgeon to smell and taste of artificial feeds and their components // Proc. II Int. Symp. on Sturgeons. Moscow: VNIRO Publ. P. 278–288.

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., Pashchenko N.I., Isaeva O.M., Oanh L.T.K. 2022a. A study of chemosensory systems in freshwater and marine fishes of Vietnam // Tap chi Khoa hoc va Cong nghe nhiet doi. V. 30. P. 106–113. https://doi.org/10.58334/vrtc.jtst.n30.11

Kasumyan A.O., *Isaeva O.M.*, *Oanh L.T.K.* 2022b. 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.* 2022c. 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

Kawai M., *Sekine-Hayakawa Y.*, *Okiyama A.*, *Ninomiya Y.* 2012. Gustatory sensation of *L*- and *D*-amino acids in humans // Amino Acids. V. 43. № 6. P. 2349–2358. https://doi.org/10.1007/s00726-012-1315-x

Kiyohara S., *Yamashita S.*, *Harada S.* 1981. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids // Physiol. Behav. V. 26. № 6. P. 1103–1108. https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90215-8

Kohbara J., *Caprio J.* 2001. Taste responses of the facial and glossopharyngeal nerves to amino acids in the rainbow trout // J. Fish Biol. V. 58. № 4. P. 1062–1072. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00555.x

Kohbara J., *Oohara K.*, *Masuda T. et al.* 2002. Gustatory receptor responses in marbled rockfish *Sebastiscus marmoratus* // Fish. Sci. V. 68. № 4. P. 862–871. https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00504.x

Kolkovski S., *Arieli A.*, *Tandler A.* 1997. Visual and chemical cues stimulate microdiet ingestion in sea bream larvae // Aquacult. Int. V. 5. № 6. P. 527–536. https://doi.org/10.1023/A:1018305416501

Kubitza F., *Lovshin L.L.*, *Lovell R.T.* 1997. Identification of feed enhancers for juvenile largemouth bass *Micropterus salmoides* // Aquaculture. V. 148. № 2–3. P. 191–200. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01417-2

Lim L.-S., *Chor W.-K.*, *Tuzan A.D. et al.* 2016a. 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., *Lai S.-K.J.*, *Yong A.S.-K. et al.* 2016b. Evaluation on the potential of betaine, taurine, nucleotide and nucleoside as feeding stimulant for juvenile marble goby *Oxyeleotris marmoratus* through behavioural assays // Int. Aquat. Res. V. 8. № 2. P. 161–167. https://doi.org/10.1007/s40071-016-0131-4

Mackie A.M. 1982. Identification of the gustatory feeding stimulants // Chemoreception in fishes. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. P. 275–291.

Mackie A.M., *Mitchell A.I.* 1982. Further studies on the chemical control of feeding behaviour in the Dover sole, *Solea solea* // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 73. № 1. P. 89–93. https:/doi.org/10.1016/0300-9629(82)90097-4

Marui T., *Kiyohara S.* 1987. Structure-activity relationships and response features for amino acids in fish taste // Chem. Senses. V. 12. № 2. P. 265–275. https:/doi.org/10.1093/chemse/12.2.265

Marui T., *Evans R.E.*, *Zielinski B.*, *Hara T.J.* 1983a. Gustatory responses of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) palate to amino acids and derivatives // J. Comp. Physiol. V. 153. № 4. P. 423–433. https://doi.org/10.1007/BF00612597

Marui T., *Harada S.*, *Kasahara Y.* 1983b. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L. // J. Comp. Physiol. V. 153. № 3. P. 299–308. https://doi.org/10.1007/BF00612584

Michel W., *Caprio J.* 1991. Responses of single facial taste fibres in the sea catfish, *Arius felis*, to amino acids // J. Neurophysiol. V. 66. № 1. P. 247–260. https://doi.org/10.1152/jn.1991.66.1.247

Michel W.C., *Kohbara J.*, *Caprio J.* 1993. Amino acid receptor sites in the facial taste system of the sea catfish *Arius felis* // J. Comp. Physiol. A. V. 172. № 2. P. 129–138. https://doi.org/10.1007/BF00189391

Morgan D.L., *Rowland A.J.*, *Gill H.S.*, *Doupé R.G.* 2004. The implications of introducing a large piscivore (*Lates calcarifer*) into a regulated northern Australian river (Lake Kununurra, Western Australia) // Lakes Reserv. Res. Manag. V. 9. № 3–4. P. 181–193. https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2004.00247.x

Olsén K.H, *Lundh T.* 2016. Feeding stimulants in an omnivorous species, crucian carp *Carassius carassius* (Linnaeus 1758) // Aquacult. Rep. V. 4. P. 66–73. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2016.06.005

Olshanskiy V.M., *Kasumyan A.O.*, *Moller P.* 2020. On mating and function of associated electric pulses in *Clarias macrocephalus* (Günther 1864): probing an old puzzle, first posed by Charles Darwin // Environ. Biol. Fish. V. 103. № 1. P. 99–114. https://doi.org/10.1007/s10641-019-00936-w

Papatryphon E., *Soares J.H., Jr.* 2000. Identification of feeding stimulants for striped bass, *Morone saxatilis* // Aquaculture. V. 185. № 3–4. P. 339–352. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00347-6

Pavlov E.D., *Tran Duc Dien*, *Ganzha E.V.* 2023. Spatial distribution and circadian locomotor activity of invasive armored catfish (Loricariidae) in the freshwater and brackish water // PLOS ONE. V. 18. № 12. Article e0296222. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0296222

Pavlov E., *Zworykin D.*, *Ganzha E.*, *Tran Duc Dien*. 2025. Diel pattern of locomotor activity of the climbing perch *Anabas testudineus*: baseline characterisation and alteration under artificial light // Environ. Biol. Fish. V. 108. № 12. P. 2213–2224. https://doi.org/10.1007/s10641-025-01759-8

Pethiyagoda R., *Gill A.C.* 2014. Taxonomy and distribution of Indo-Pacific *Lates* // Biology and culture of Asian seabass *Lates calcarifer*. Boca Raton: CRC Press. P. 1–15. https://doi.org/10.1201/b15974-1

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

Schiffman S.S., *Engelhard H.H. III.* 1976. Taste of dipeptides // Physiol. Behav. V. 17. № 3. P. 523–535. https://doi.org/10.1016/0031-9384(76)90117-7

Schiffman S.S., *Sennewald K.*, *Cagnon J.* 1981. Comparison of taste qualities and thresholds of *D*- and *L*-amino acids // Physiol. Behav. V. 27. № 1. P. 51–59. https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90298-5

Solms J., *Vuataz L.*, *Egli R.H.* 1965. The taste of *L*- and *D*-amino acids // Experientia. V. 21. № 12. P. 692–694. https://doi.org/10.1007/BF02138474

Yoshii K., *Kamo N.*, *Kurihara K.*, *Kobatake Y.* 1979. Gustatory responses of eel palatine receptors to amino acids and carboxylic acids // J. Gen. Physiol. V. 74. № 3. P. 301–317. https://doi.org/10.1085/jgp.74.3.301

Zou Q., *Huang Y.*, *Cao J. et al.* 2017. Effects of four feeding stimulants in high plant-based diets on feed intake, growth performance, serum biochemical parameters, digestive enzyme activities and appetite-related genes expression of juvenile GIFT tilapia (*Oreochromis* sp.) // Aquacult. Nutr. V. 23. № 5. P. 1076–1085. https://doi.org/10.1111/anu.12475

TASTE PREFERENCES AND FEEDING BEHAVIOR OF BARRAMUNDI *LATES CALCARIFER* (LATIDAE). 2. AMINO ACID DERIVATIVES AND DIPEPTIDES

A. O. Kasumyan[1, 2] *, O. M. Isaeva[3], L.T.K. Oan[4]

[1]Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
[2]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
[3]Vitus Bering Kamchatka State University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia
[4]Coastal Branch, Joint Russia–Vietnam Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam

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

The results of a comparative study of the palatability of alanine isomers, glycine derivatives and several dipeptides formed on the basis of alanine, glycine and histidine (concentration of all substances 0.1 M) for juvenile barramundi *Lates calcarifer* are presented. Presence *L*-α-alanine in agar-agar pellets increases their consumption by 3.5 times relative to the control, isomers *D*-α- and *L*-β-alanine does not affect the consumption of pellets. Glycine and its derivatives increase the consumption of pellets, with trimethylglycine and N,N-dimethylglycine hydrochloride (an increase in consumption by almost three times), the effect of methylglycine is weaker, the minimal effect of sodium glycinate. All dipeptides (glycyl-glycine, alanyl-glycine, alanyl-alanine, alanyl-histidine), unlike the amino acids that form them, have an indifferent taste for barramundi. The study results confirm that structural changes in the molecules of substances can significantly affect their taste for fish. Feeding behavior in barramundi, as demonstrated by orosensory testing of pellets, typically includes rejections and repeated grasps, partial or complete destruction of pellets, and a marked difference in behavior in experiments ending with ingestion of pellets or refusal to consume them.

Keywords: gustatory system, taste appeal, amino acid isomers, amino acid salts, dipeptides, betaine, sarcosine, carnosine, feeding behavior

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 754–780

УДК 597.553.2.591.471.444.574.24/.91.575.21

МИГРАЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE) В ЭКОСИСТЕМАХ ЛОСОСЁВЫХ РЕК КАМЧАТКИ РАЗНОГО ТИПА. 1. МАЛЬМА *S. MALMA*

© 2026 г. К. В. Кузищин[1, 2, *], М. А. Груздева[1], А. М. Малютина[1], А. Г. Буш[2], Л. А. Пельгунова[2], Д. С. Павлов[2]

[1]Московский государственный университет, Москва, Россия
[2]Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 09.05.2026 г.
После доработки 05.06.2026 г.
Принята к публикации 08.06.2026 г.

Приведены результаты анализа, выявленного методом рентгенофлуоресцентной спектрометрии, содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолитах и ретроспективные реконструкции жизненного цикла и морских миграций мальмы *Salvelinus malma* из двух различающихся по геоморфологии рек Западной Камчатки. Река Коль — многоводная, разветвлённая речная система предгорного типа со множеством притоков, р. Кехта — малая, тундрового типа, протекает одним руслом. В обеих речных системах миграционный полиморфизм мальмы выражен в сосуществовании особей с короткими периодами нагула в прибрежной части моря, чередующимися с зимовками в реке (прибрежно-проходной тип), и рыб с длительными морскими миграциями в открытом море. В обеих реках особи прибрежно-проходного типа имеют небольшие размеры (<495 мм), рыбы с длительным морским нагулом — самые крупные (>580 мм). Соотношение особей с разными типами миграций в двух реках различается — в р. Кехта резко преобладают рыбы прибрежно-проходного типа, рыбы с длительным морским нагулом единичны и являются редкими морфами, в р. Коль рыбы с длительным периодом морского нагула составляют заметную долю (~10%). Эти различия обусловлены особенностями репродуктивной биологии мальмы в реках разного типа. В разветвлённой, сложной по геоморфологии р. Коль прибрежно-проходные рыбы длиной тела 350–420 мм нерестятся в притоках, производители длиной тела >580 мм осваивают нерестилища в крупных боковых протоках реки. В Кехте нерестилища мальмы расположены только в верховьях реки и коротких ручьях-притоках, в которых небольшой размер производителей имеет адаптивное значение. Таким образом, особенности геоморфологического строения рек имеют определяющее значение для формирования структуры популяции и количественного соотношения производителей мальмы с разными типами миграций. Ранее мальма с длительными морскими миграциями не была описана, поэтому полученные результаты расширяют существующие представления о миграционном полиморфизме мальмы из рек Камчатки.

Ключевые слова: мальма, миграции, полиморфизм, Западная Камчатка, геоморфология, реки разного типа, микрохимия отолитов, рентгенофлуоресцентый анализ

DOI: 10.7868/S3034514626060085

Мальма *Salvelinus malma* принадлежит к тихоокеанской филетической линии гольцов рода *Salvelinus* (Behnke, 1980, 2002; Глубоковский, 1995; Phillips et al., 1995; Oleinik et al., 2013; Taylor, May-McNally, 2015; Weinstein et al., 2024), обитает в северной части Тихого океана, а также в бассейнах Чукотского моря и моря Бофорта, для воспроизводства использует реки северо-востока Азии и Северной Америки (Armstrong, Morrow, 1980; Morrow, 1980;

Черешнев и др., 2002; Mochnacz et al., 2010; Stewart et al., 2010). Современный ареал мальмы охватывает множество пресноводных водоёмов на обширных пространствах суши и морей с чрезвычайно разнообразным комплексом условий. Мальма, многочисленный, повсеместно распространённый вид во всех реках Камчатки, занимает важное место в экосистемах лососёвых рек и имеет большое хозяйственное значение (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Papik et al., 2003; Priest, Usher, 2004; Nuttall et al., 2005; Helgason et al., 2006; Тиллер, 2007, 2008, 2012, 2017; Kowalchuk et al., 2010; Mochnacz et al., 2010; Prno et al., 2011; Gallagher et al., 2021).

По мнению ряда исследователей, мальма является сложнокомплексным видом, включающим в себя локальные географические группировки, узкоареальные изоляты, экологические формы (экотипы), различающиеся по степени выраженности анадромии и резидентности (McCart, Bain, 1974; Behnke, 1984; Савваитова, 1989; Reist, 1989; Everett et al., 1997; Rhydderch, 2001; Koizumi et al., 2008; Klemetsen, 2010, 2013; Mochnacz et al., 2010; COSEWIC, 2011; Koizumi, 2011; Harris et al., 2015; Muir et al., 2016; Reist et al., 2016). Как одну из причин столь сложной внутривидовой структуры рассматривают высокую изменчивость и мозаичность природных условий водоёмов, в которых обитает мальма. В ряде исследований указано, что мальме свойственна очень высокая степень выраженности локальной изменчивости, когда популяции соседних рек могут существенно различаться по составу симпатричных экологических группировок, длине и массе тела, демографическим показателям (Armstrong, Morrow, 1980; Maekawa, Nakano, 2002; Palmer, King, 2005; Dunham et al., 2008; Stewart et al., 2010; Klemetsen, 2010, 2013; Есин, Маркевич, 2017). При этом показано, что различия по ряду демографических показателей зависят от размеров и строения рек, в которых обитают локальные популяции мальмы (Гудков, Скопец, 1987; Гудков и др., 1991; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2003, 2007, 2012, 2017; Groening, 2008[1]; Roux et al., 2011; Armstrong, Bond, 2013; Bond, 2013; Bond et al., 2014, 2015).

В настоящее время имеется множество исследований, детально описывающих структуру популяций мальмы, при этом наиболее подробно рассмотрены составы репродуктивных частей популяций и другие вопросы, касающиеся пресноводной фазы жизненного цикла вида. В то же время морская фаза жизни проходной мальмы изучена в меньшей степени, до недавнего времени сведения о морских миграциях носили отрывочный характер. В конце XX–начале XXI вв. благодаря появлению методов ретроспективной оценки жизненного цикла по микрохимическому составу регистрирующих структур, прежде всего отолитов, достигнут существенный прогресс в анализе жизненных циклов проходных лососёвых рыб (Salmonidae) (Secor et al., 1995; Radtke et al., 1996; Campana, 1999; Arai, 2002; Miller, Kent, 2009; Phillis et al., 2011; Dodson et al., 2013).

Метод основан на том, что в отолитах рыб непрерывно происходит прирост слоёв карбоната кальция, а также других микроэлементов, прежде всего двухвалентных ионов, создавая ежедневные и сезонные “записи”, непосредственно связанные с ионным составом окружающей водной среды (Kalish, 1990; Radtke et al., 1996; Campana, 1999). Изменение соотношения Sr и Ca в отолитах указывает на смену пресноводного и морского периодов жизни особи. Поскольку содержание Sr в пресной воде ниже, чем в морской, соотношение этих микроэлементов в том или ином слое отолита даёт информацию о пресноводной или морской окружающей среде, в которой сформировался этот слой (Kalish, 1990; Rieman et al., 1994; Radtke et al., 1996, 1997; Walther, Limburg, 2012).

Применение анализа микрохимического состава отолитов позволило выявить ряд особенностей морского периода жизни мальмы. Однако имеющиеся литературные сведения демонстрируют неравномерную изученность особенностей морских миграций вида, бóльшая часть существующих данных получена по мальме Аляски (Hart et al., 2015; Courtney et al., 2016, 2018; Smith et al., 2022). В то же время остаётся плохо изученной изменчивость характера морских миграций мальмы другой части ареала (Maekawa, Nakano, 2002; Morita et al., 2005). Так, данные по этому виду из рек северо-востока Азии отрывочны и относятся лишь к некоторым рекам Камчатки (Павлов и др., 2013, 2014). Известно, что на Камчатке мальма осваивает как крупные речные системы, так и малые реки, демонстрируя высокую экологическую пластичность, а порой и существенные различия по основным биологическим показателям (Тиллер, 2003, 2007, 2012, 2017). В то же время неизученными остаются вопро-

[1] *Groening L.* 2008. Variation of Dolly Varden *Salvelinus malma* in northwestern North America: Hons. Thesis. Winnipeg: Univ. Winnipeg, 44 p.

сы, связанные с проявлением миграционного полиморфизма в популяциях вида, населяющих реки, существенно различающиеся по размерам и геоморфологии.

В связи с этим цель нашего исследования — на основании ретроспективной оценки содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолитах производителей мальмы изучить миграционный полиморфизм и провести сравнительный анализ морских миграций мальмы двух популяций, обитающих в близко расположенных реках Коль и Кехта на западном побережье Камчатки, резко различающихся по размерам и геоморфологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2004–2008 гг. в реках Коль и Кехта (юго-западная часть побережья п-ова Камчатка). Камеральную обработку материала и микрохимический анализ отолитов выполнили в 2024–2026 гг.

Реки расположены в непосредственной близости друг от друга (расстояние между устьями ~14 км), но они резко различаются по размерам, геоморфологии и гидрологическому режиму.

Река Коль берёт начало в отрогах камчатского Срединного хребта, впадает в Охотское море (координаты устья 53°49′14″ с.ш., 155°56′45″ в.д.). Длина реки ~130 км, площадь водосборного бассейна 1580 км^2, расход воды в устье ~110 м^3/с в паводок и ~55 м^3/с – в межень. На всём протяжении река имеет горный и предгорный характер (уклон ложа составляет >5 м/км), представляет собой разветвлённую речную систему, протекает несколькими параллельными руслами (боковыми протоками), коэффициент развития речной сети 0.61 км/км^2. Здесь и далее мы употребляем название “боковая протока” применительно к одному из параллельных русел, водность которого меньше, чем в основном русле на данном участке. В межень вода бесцветная. В реку впадает множество притоков разного типа (горные и тундровые) длиной от 3 до 45 км и расходом воды от 0.01 до 2.08 м^3/с (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2010а, 2010б). Притоки горного типа приурочены в основном к верхнему течению реки, тундровые — к среднему и нижнему. Гидрологический и термический режим р. Коль в значительной степени определяется воздействием подруслового потока, особенно в участках среднего течения реки (удаление от 20 до 65 км от устья), где мощные выходы грунтовых вод приурочены к водоёмам придаточной системы (родниковые ручьи) и к крупным боковым протокам (Павлов и др., 2008, 2009; Кузищин и др., 2015, 2018).

Река Кехта — типичная малая тундровая река западного побережья Камчатского п-ова (Ресурсы ..., 1973). Берёт начало в распадках среди стланиковых каменно-берёзовых увалов (высота до 200 м), протекает по тундровой местности, впадает в Охотское море к северу от р. Коль (координаты устья 53°55′24″ с.ш., 155°55′11″ в.д.). Длина реки ~60 км, площадь водосборного бассейна 657 км^2, расход воды в устье 12 м^3/с в паводок и 2.5 м^3/с – в межень. Вода содержит большое количество гуминоподобных веществ и имеет тёмно-коричневый цвет. Река сильно меандрирует, формируя резкие (90°–180°) изгибы, протекает единым руслом канального типа, боковые протоки не выражены. У р. Кехта имеются небольшие притоки-ручьи, расположенные в участках верхнего течения. Выходы грунтовых вод в бассейне Кехты приурочены преимущественно к участкам верхнего течения.

Анализ строения рек и их притоков, измерения скорости течения и расхода воды, температуры и гидрохимических параметров, определение фракционного состава грунтов проводили в соответствии с методиками, используемыми в комплексных исследованиях для оценки среды обитания лососей. Подробное описание обеих рек и конкретных методов приведено в наших ранее опубликованных работах (Кузищин и др., 2008, 2009, 2010а, 2010б; Павлов и др., 2009, 2016а).

Половозрелых рыб во все годы отлавливали во время анадромной миграции и на нерестилищах перед нерестом или во время нереста стандартным набором снастей: закидным неводом, жаберными сетями с шагом ячеи от 30 × 30 до 50 × 50 мм, спиннингами и нахлыстами.

Поиск нерестилищ осуществляли в сентябре–октябре, используя наблюдения с берега или с лодки с последующим контрольным отловом производителей. Местоположение нерестилищ картировали, применяя приборы-навигаторы (система ГЛОНАСС/GPS).

После отлова особей обездвиживали и умерщвляли раствором MS-222 (Ackerman et al., 2005; Guide ..., 2019) или гвоздичным маслом (Endo et al., 1972; Taylor, Roberts, 1999; Микодина и др., 2011). Затем выполняли полный биологический анализ всех пойманных рыб — измеряли длину тела по Смитту (*FL*), массу тела (Правдин, 1966; Павлов и др., 2001), определяли пол и стадию

зрелости половых желёз (Мурза, Христофоров, 1991; Макеева, 1992), извлекали отолиты, которые консервировали пресно-сухим способом (Зиммерман и др., 2003).

Для общей характеристики структуры каждой популяции проанализировали 1856 экз. половозрелых рыб, из которых для ретроспективного анализа жизненного цикла по данным микрохимического состава отолитов отобрали 123 экз. из р. Коль и 115 экз. из р. Кехта. Для сравнительного анализа и уточнения интерпретации результатов микрохимического анализа отолитов мальмы привлекли данные по двум другим видам, ведущим типично проходной образ жизни, — кижучу *Oncorhynchus kisutch* ($n = 5$, р. Коль) и проходной микиже *Parasalmo mykiss* ($n = 24$, р. Кехта).

Возраст рыб определяли методами световой микроскопии по отолитам, после чего оценки уточняли по шлифованным препаратам. При подсчёте годовых колец, а также при определении пресноводного и морского периодов жизни использовали рекомендации Гудкова (1991, 1996).

Особенности миграций мальмы исследовали методом ретроспективной реконструкции жизненного цикла по маркирующему пресноводный и морской периоды жизни проходных рыб соотношению двухвалентных ионов металлов Sr и Ca в отолите (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).

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. Отолиты шлифовали вручную с применением абразивных материалов на тканевой основе с последовательным переходом размера зерна от 400 до 12000 единиц шкалы ANSI-74. Шлифованный с обеих сторон отолит помещали на пластиковое предметное стекло в каплю нагретого до 93–95°C жидкого полимера CrystalBond 509 (“AremcoProducts, Inc.”, США), далее препарат охлаждали до затвердения полимера. Окончательно полировали препарат с применением фетровых дисков и коллоидного раствора Al_2O_3. Полученный препарат промывали дистиллированной водой и протирали салфеткой, смоченной в 96%-ном этиловом спирте.

Содержание двухвалентных ионов определяли с применением рентгенофлуоресцентного микроанализа (Павлов и др., 2012, 2013, 2014, 2016б; Esin et al., 2022). Использовали энергодисперсионный спектрометр Tornado M4 (“Bruker AXS”, Германия). На экранном изображении отолита под микроскопом при увеличении ×100 вручную намечали линию из точек, в которой определяли массовую долю ионов Ca^{2+} и Sr^{2+} (далее по тексту — “соотношение Sr/Ca”) от зоны примордиумов к краю отолита в направлении нарастания колец. Расстояния рассчитывали в программе Image J v. 1.4.3.67 (Schneider et al., 2012). В результате на отолите выстраивали “трансекту индивидуального жизненного цикла” (life history transect (LHT) — по: Kalish, 1990; Volk et al., 2000), которая позволяет с привязкой к возрасту восстановить пресноводный и морской периоды жизни каждой особи. Для уточнённых оценок переходов мальмы из пресной воды в морскую и обратно интервалы между соседними точками на LHT составляли 10–20 мкм, всего точек было не менее 250. Измерения проводили без откачки воздуха, применяли усиленные рентгеновские импульсы для более точного определения количества и расчёта соотношения Sr/Ca при максимальной мощности трубки (50 кВ, 600 мкА), при этом диаметр рентгеновского луча составил 20 мкм. Расстояния от точек трансекты и 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.

Жизненный цикл рыбы по LHT расшифровывали, учитывая мировой опыт. В случае низких значений соотношения Sr/Ca ($<3.0 \times 10^{-3}$) принято считать, что этот период жизни особь провела в пресной воде (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1997; Kalish, 1989, 1990; Radtke, 1989; Secor et al., 1995; Doubleday et al., 2014). Возрастание значений соотношения Sr/Ca свидетельствует о переходе особи из пресной воды в солоноватую или морскую (Arai et al., 2002, 2004; Arai, Morita, 2005). Для проходных лососёвых рыб индикатором этого перехода является более чем трёхкратное увеличение соотношения Sr/Ca (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1996, 1997; Kalish, 1989, 1990; Secor et al., 1993, 1995; Volk et al., 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.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура и биологическая характеристика нерестовых частей популяций мальмы рек Коль и Кехта

По ряду биологических параметров между популяциями мальмы из рек Коль и Кехта имеются различия (табл. 1). Длина и масса тела производителей мальмы из р. Коль в целом больше, чем из р. Кехта, хотя бóльшая часть рыб (75%) имеет сходные размеры (рис. 1). В обеих реках среди производителей мальмы преобладают самки, но их доля больше в популяции р. Коль (вероятно, это обусловлено очень высокой численностью карликовых самцов в бассейне р. Коль, особенно в её притоках (Груздева и др., 2017)).

У мальмы из р. Коль бóльшая продолжительность жизни и, соответственно, больший средневзвешенный возраст производителей по сравнению с р. Кехта. В р. Кехта за период наблюдений только 2 экз. в разные годы имели полный возраст 10 лет. В то же время молодь мальмы в р. Кехта дольше живёт в реке до ската

Таблица 1. Характеристика мальмы *Salvelinus malma* из рек Коль и Кехта, Западная Камчатка

Параметр	Коль (n = 1254)	Кехта (n = 602)
Длина тела *FL*, мм*	415.1 (281–619) [753] 429.4 (253–622) [501]	404.2 (310–610) [329] 423.5 (227–607) [273]
Пределы варьирования модальной длины тела, мм*	372–455 380–462	370–452 377–468
Масса тела, г*	753.5 (258–2380) 909.3 (180–2411)	743.8 (296–2231) 920.5 (155–2340)
Соотношение полов, самки : самцы	1.5 : 1.0	1.2 : 1.0
Максимальный полный возраст, лет	11	9 (у 2 экз. — 10)
Модальный возраст, лет	6 (32%) и 7 (31%)	6 (41%) и 7 (22%)
Средневзвешенный возраст, лет	6.82	6.64
Возраст смолта, лет	3+ (81%) и 4+ (19%)	3+ (52%) и 4+ (48%)
Сроки покатной миграции молоди	С 08–10 июня по 20–22 июня	С 05 или 06 июня по 15–18 июня
Сроки анадромной миграции производителей	С 12–15 июля по 20–25 августа	С 15–18 июля по 15–20 августа
Сроки нереста	С 25 сентября, в октябре	С 30 сентября, в октябре
Сроки покатной миграции производителей после зимовки	10–31 мая	10–15 мая
Локализация нерестилищ	В притоках, а также в протоках 2-го порядка среднего течения реки	В верховьях реки
Топография и гидрологический режим нерестилищ	Икра откладывается в гравий в местах выходов холодных грунтовых вод	

Примечание. Размеры, масса тела, соотношение полов и возраст (кроме возраста смолта) приведены по половозрелым производителям, которые в год поимки должны были отнереститься. *Над чертой — самцы, под чертой — самки; перед скобками — среднее значение, в круглых скобках — пределы варьирования показателя, в квадратных — число изученных особей, экз. Здесь и в табл. 5: n — число исследованных особей.

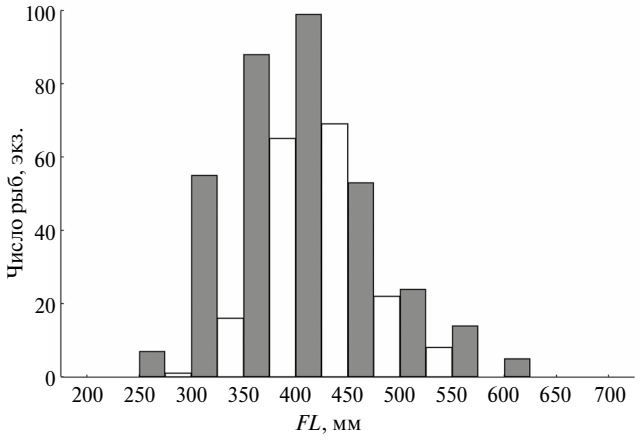


Рис. 1. Размерный состав (длина тела по Смитту — *FL*) производителей мальмы *Salvelinus malma* из рек Коль (■) и Кехта (□) по результатам регулярных неводных обловов (один раз в 3–4 сут) с 01.07.2006 г. по 15.09.2006 г.

в море, а существенная часть смолтов в возрасте 4 года (табл. 1).

Сроки захода производителей из моря, а также сроки покатной миграции молоди из рек в целом сходные, но в р. Кехта эти периоды короче, чем в р. Коль. Различия наблюдаются в сроках покатной миграции перезимовавших производителей. В р. Коль единичные особи начинают скатываться из реки в море вскоре после схода льда, с конца апреля, однако основная миграция проходит в середине–конце мая, а наиболее интенсивный скат — 15–20 мая. В р. Кехта выход в море перезимовавших производителей имеет иную картину. Ежегодно в зимнее время под воздействием штормов устье р. Кехта блокируется гравийными наносами и битым льдом. В конце апреля–начале мая устье реки остаётся закрытым, сток воды осуществляется посредством фильтрации через гравийную косу. В этот период перезимовавшие производители мальмы концентрируются в солоноватоводном лимане и участках нижнего течения реки, создавая очень плотные скопления. В середине мая в результате таяния снега и подъёма уровня воды в реке её сток увеличивается, прорывая гравийную косу. В зависимости от хода температуры и интенсивности таяния снега обычно это происходит 10–15 мая. После открытия устья почти все производители мальмы уходят в море за 1 сут.

В обеих реках наблюдается сходство по топографии и гидрологическому режиму нерестилищ. Мальма закапывает икру в грунт в местах выходов холодных глубинных (фреатических) грунтовых вод, в период нереста (конец сентября) температура родников составляет 3.0–3.5°C и остаётся таковой до середины января (наши данные по электронным записывающим датчикам Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger ("Vemco", Канада)). В обеих реках бóльшая часть производителей выбирает небольшие по ширине и глубине участки. В р. Коль это любые притоки (тундрового и горного типов), в них нерестилища мальмы расположены в участках шириной 1.8–2.2 м, глубиной 0.3–0.4 м, уклоном ложа 6.0–6.7 м/км, скоростью течения 0.7–0.8 м/с. В р. Кехта нерестилища располагаются в сходных по размерам и водности участках верхнего течения, расположенных в распадках среди увалов. В то же время в р. Коль часть производителей мальмы нерестится в крупных боковых протоках реки в среднем течении. Нерестовые протоки, как правило, расположены со стороны коренного обрывистого берега, их ширина 14–18 м, глубина 1.3–1.6 м, скорость течения 1.1–1.3 м/с. Характерной особенностью боковых проток р. Коль, в которых нерестится мальма, являются мощные выходы холодных фреатических вод, сходных по термическому режиму с таковыми в притоках. Именно в протоках р. Коль размножаются крупные особи мальмы $FL > 500$ мм.

Особенности миграций и характер изменчивости мальмы по данным микрохимического состава отолитов

Анализ LHT на отолитах мальмы выявил вариабельный характер соотношения Sr/Ca в течение жизни особей из обеих рек, отражающий высокое разнообразие миграционного поведения. В целом характер изменчивости сходен, но в то же время имеются некоторые специфические особенности каждой популяции.

Р е к а К о л ь. На отолитах выделяются два участка — центральный, с низкой долей Sr^{2+}, соответствующий речному периоду жизни, и периферический, с высокими значениями соотношения Sr/Ca, соответствующий морскому.

Трансекты на отолитах характеризуются варьирующими, но в целом низкими (не более 2.91×10^{-3}) значениями соотношения Sr/Ca в первых годовых зонах, соответствующих этапу жизни молоди-пестряток до ската в море (табл. 2, рис. 2). Длительность периода "пестрятки" составляет 3 или 4 года. У всех исследованных особей доля Sr^{2+} наименьшая в первый год, далее она закономерно увеличивается с годами, достигая максимума в год, предшествующий скату в море. Так, во второй год жизни пестряток в со-

Таблица 2. Соотношения массовых долей Sr/Ca × 10^{-3} в разных зонах отолита мальмы *Salvelinus malma* из рек Коль и Кехта, Западная Камчатка

Параметр	Коль	Кехта
Ранний речной период жизни (стадия пестрятки)		
1-я Опаковая зона	1.67 ± 0.10 (1.23–2.14) [10.15]	1.78 ± 0.10 (1.31–2.11) [9.14]
1-я Гиалиновая зона	1.55 ± 0.09 (1.01–1.72) [9.22]	1.51 ± 0.08 (1.01–1.74) [8.85]
1-й Речной год в целом	1.64 ± 0.13 (1.01–2.14) [22.41]	1.72 ± 0.13 (1.01–2.11) [19.38]
2-я Опаковая зона	2.18 ± 0.14 (1.88–2.48) [11.01]	2.16 ± 0.10 (1.91–2.36) [8.56]
2-я Гиалиновая зона	2.04 ± 0.11 (1.78–2.15) [9.55]	1.79 ± 0.08 (1.76–2.05) [7.24]
2-й Речной год в целом	2.10 ± 0.16 (1.78–2.48) [17.14]	2.05 ± 0.15 (1.76–2.36) [12.33]
3-я Опаковая зона	2.66 ± 0.17 (2.44–2.81) [9.62]	2.41 ± 0.10 (2.32–2.74) [8.86]
3-я Гиалиновая зона	2.57 ± 0.12 (2.34–2.71) [8.49]	2.08 ± 0.10 (1.85–2.18) [7.43]
3-й Речной год в целом	2.61 ± 0.18 (2.34–2.91) [13.16]	2.32 ± 0.16 (1.85–2.74) [13.64]
Период после завершения пресноводной фазы жизненного цикла и выхода в море		
1-я Опаковая “морская” зона:		
отолиты I типа	6.28 ± 0.26 (3.98–7.32) [14.57]	6.27 ± 0.21 (4.07–7.38) [12.33]
отолиты II типа	6.19 ± 0.21 (4.06–7.42) [15.26]	6.21 ± 0.20 (4.06–7.27) [14.08]
отолиты III типа	7.39 ± 0.22 (4.02–8.11) [10.14]	7.26 ± 0.18 (5.59–8.09) [13.13]
1-я Гиалиновая зона:		
отолиты I типа — “зимовка в реке”	3.25 ± 0.15 (3.12–3.47) [12.36]	3.18 ± 0.14 (3.16–3.39) [11.43]
отолиты II типа — “зимовка в реке”	3.26 ± 0.14 (3.13–3.40) [11.16]	3.22 ± 0.14 (3.11–3.42) [10.47]
отолиты III типа — “зимовка в море”	7.33 ± 0.24 (6.47–7.79) [12.88]	7.41 ± 0.18 (6.52–7.91) [9.76]
2-я Опаковая “морская” зона:		
отолиты I типа	6.51 ± 0.28 (4.64–7.89) [15.31]	6.92 ± 0.27 (4.27–7.96) [14.67]
отолиты II типа	7.29 ± 0.27 (5.93–8.12) [16.17]	7.31 ± 0.21 (6.14–8.04) [11.67]
отолиты III типа	7.35 ± 0.21 (6.27–8.09) [14.52]	7.37 ± 0.22 (6.25–8.13) [12.43]
2-я Гиалиновая зона:		
отолиты I типа — “зимовка в реке”	3.31 ± 0.18 (3.12–3.51) [10.67]	3.27 ± 0.14 (3.13–3.48) [9.54]
отолиты II типа — “зимовка в море”	7.19 ± 0.25 (5.97–8.03) [13.79]	7.29 ± 0.22 (6.36–8.10) [14.59]
отолиты III типа — “зимовка в море”	7.26 ± 0.21 (6.67–8.18) [12.06]	7.27 ± 0.24 (6.72–8.12) [13.18]
3-я Опаковая “морская” зона:		
отолиты I типа	6.49 ± 0.20 (6.28–8.16) [13.12]	6.55 ± 0.19 (6.34–7.96) [12.49]
отолиты II типа	7.28 ± 0.19 (6.58–8.06) [12.27]	7.32 ± 0.20 (6.54–8.10) [12.67]
отолиты III типа	7.31 ± 0.22 (6.48–8.22) [14.27]	7.38 ± 0.21 (6.57–8.06) [13.39]
3-я Гиалиновая зона:		
отолиты I типа — “зимовка в реке”	3.22 ± 0.15 (3.11–3.52) [8.34]	3.18 ± 0.18 (3.06–3.57) [9.97]
отолиты II типа — “зимовка в море”	7.37 ± 0.22 (6.43–8.01) [10.47]	7.41 ± 0.20 (6.50–7.85) [11.33]
отолиты III типа — “зимовка в море”	7.43 ± 0.18 (6.52–7.72) [10.21]	7.45 ± 0.19 (6.63–7.67) [8.74]

Примечание. Перед скобками — среднее значение и его ошибка, в круглых скобках — пределы варьирования показателя, в квадратных — коэффициент вариации, %.

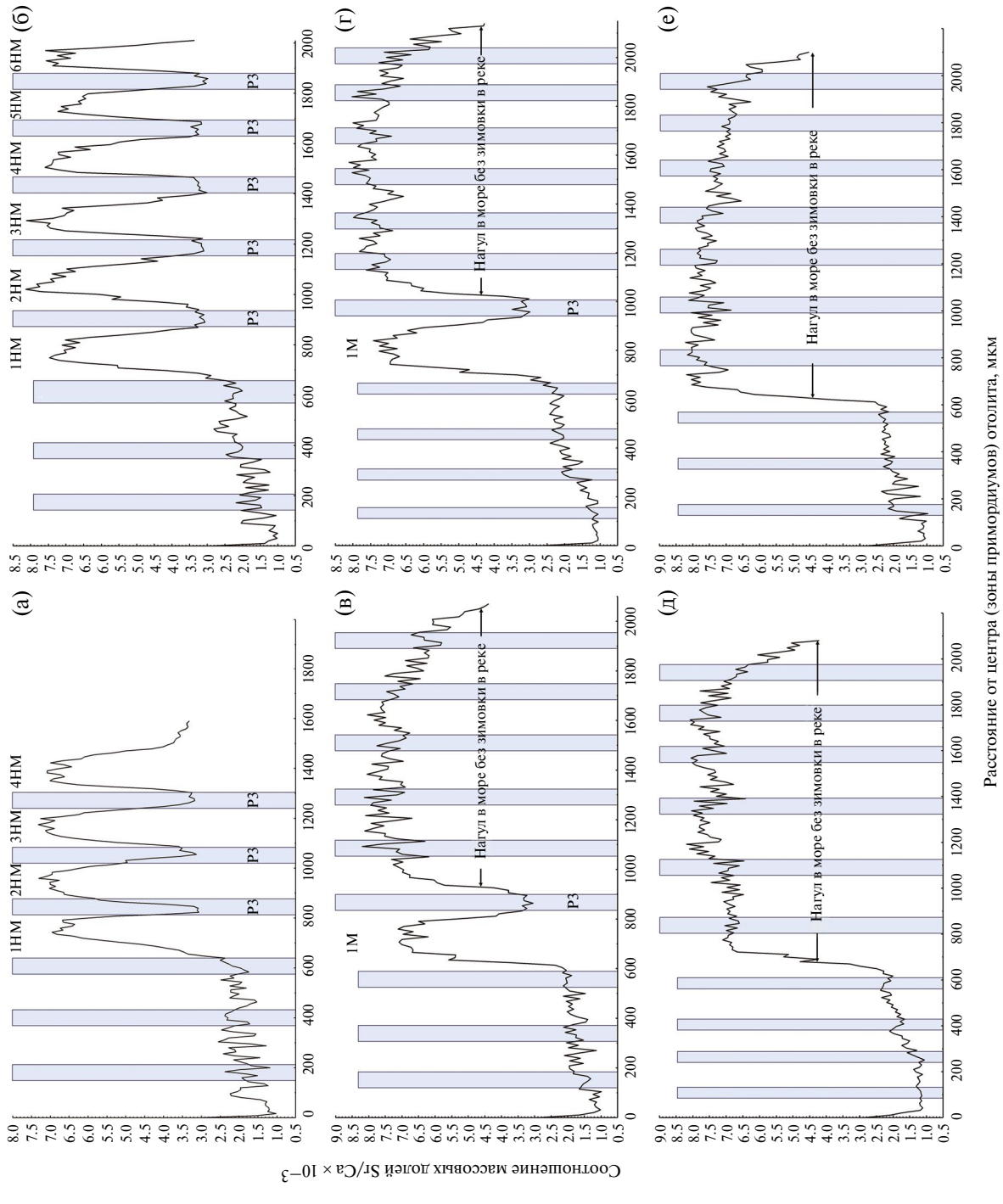


Рис. 2. Трансекты жизненной истории мальмы *Salvelinus malma* р. Коль на отолитах I (а, б), II (в, г) и III (д, е) типов: а – самка длиной тела по Смитту (*FL*) 462 мм, массой (*W*) 1048 г, возраст 3.3+; б — самец *FL* 603 мм, *W* 2098 г, возраст 3.5+; в – самец *FL* 613 мм, *W* 2380 г, возраст 3.6+; г — самка, *FL* 622 мм, *W* 2411 г, возраст 4.7+; д — самец *FL* 619 мм, *W* 2380 г, возраст 4.6+; е — самка *FL* 620 мм, *W* 2400 г, возраст 3.7+. (□) — гиалиновые (зимние) кольца; НМ — летний нагул в море, цифра обозначает очерёдность; РЗ — зимовка в реке.

ответствующей годовой зоне соотношение Sr/Ca достоверно больше, чем в первой (ANOVA: *F*-критическое 3.1624, *F*-тест 3.2824, $p = 0.0011$). В третьей годовой зоне соотношение Sr/Ca достоверно больше, чем во второй (ANOVA: *F*-критическое 3.1375, *F*-тест 3.2705, $p = 0.0011$). Также достоверные различия выявлены при сравнении долей Sr^{2+} в третьей и четвёртой годовых зонах тех пестряток, которые скатываются в море в возрасте 4+ (ANOVA: *F*-критическое 3.1546, *F*-тест 3.5784, $p = 0.001$).

После периода пресноводных лет жизни, когда в годовых зонах отолитов пестряток накапливалось относительно мало Sr^{2+}, на LHT отолитов наблюдается резкое увеличение значений соотношения Sr/Ca, что указывает на переход к мигрантному образу жизни и обитанию в морской среде. В то же время LHT по своей конфигурации неоднородны, что говорит о полиморфизме миграционного поведения. Всего выявлено три типа строения отолитов по соотношению Sr/Ca в годовых зонах.

На отолитах I типа в "морской" зоне отчётливо видно значительное повышение доли Sr^{2+} с достижением наибольших значений в области первого опакового кольца, но далее следует её резкое снижение в области следующего за ним гиалинового кольца. Потом идут новые максимумы в области следующих опаковых колец и снижения значений соотношения Sr/Ca в зоне гиалиновых колец (рис. 2а, 2б). Максимальная величина соотношения Sr/Ca в опаковых "морских" зонах наблюдается на третий год, достигая 8.16×10^{-3}, хотя средние значения в разные годы сходны и варьируют от 6.28 до 6.51×10^{-3}. В гиалиновых зонах доля Sr^{2+} падает до значений, характерных для пестряток в годовой зоне, предшествующей их скату в море. Максимальное значение соотношения Sr/Ca не превышает 3.52×10^{-3}, средние значения располагаются в пределах от 3.25 до 3.31×10^{-3} в разные годы (табл. 2). Таким образом, 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 также выделяется центральная (речная) и периферическая (морская) зоны. При этом выявлена комбинированная конфигурация LHT — после зоны раннего речного периода жизни пестряток резко увеличивается доля Sr^{2+} в первой "морской" опаковой зоне, соотношение Sr/Ca достигает максимальных значений 7.42×10^{-3}, составляя в среднем 6.19×10^{-3} (табл. 2; рис. 2в, 2г). Далее величина соотношения Sr/Ca в гиалиновой зоне резко падает до значений $< 3.40 \times 10^{-3}$ (в среднем 3.26×10^{-3}). В целом конфигурация LHT на отолитах II типа в первый год после ската в море полностью соответствует таковой на отолитах I типа. Однако начиная со второго года соотношение Sr/Ca существенно увеличивается и остаётся высоким на протяжении нескольких лет; в гиалиновых зонах оно сопоставимо с таковым в опаковых, достоверные различия отсутствуют. Снижение соотношения Sr/Ca наблюдается только в краевой годовой опаковой зоне. Таким образом, в отличие от отолитов I типа на отолитах II типа нет многократного чередования опаковых зон с высокими значениями соотношения Sr/Ca и гиалиновых зон с низкими, и в периферических годовых зонах этих отолитов со второго года после ската в море всегда наблюдается высокая доля Sr^{2+}.

На LHT отолитов III типа, как и в двух предыдущих типах, выделяются два участка — центральный, с низкой долей Sr^{2+}, и периферический, с высокими значениями соотношения Sr/Ca. Конфигурация LHT в центральной зоне сходна с таковой на отолитах I и II типов — доля Sr^{2+} низкая ($Sr/Ca < 2.90 \times 10^{-3}$), также закономерно увеличивается соотношение Sr/Ca от первого года жизни к году, предшествующему скату в море. В гиалиновых зонах центральной части отолита также значения соотношения Sr/Ca меньше, чем в опаковых. Ранний пресноводный период жизни до ската в море продолжается 3 или 4 года. После центральной зоны на LHT наблюдается резкое увеличение доли Sr^{2+}, которая остаётся высокой на протяжении длительного периода — от 5 до 7 лет (табл. 2; рис. 2д, 2е). Максимальные значения соотношения Sr/Ca варьируют от 7.72 до 8.22×10^{-3} в разные годы, причём в гиалиновых зонах доли Sr^{2+} сходны с таковыми в опаковых. Таким образом, отолиты III типа характеризуются стабильно высокими значениями соотношения Sr/Ca во всех годовых зонах после раннего речного периода.

Река Кехта. Анализ LHT на отолитах мальмы из р. Кехта выявил высокое сходство в соотношении Sr/Ca в центральной части отолитов и полиморфизм в периферических годовых зонах. Выявлено три типа строения отолитов, которые в полной мере соответствуют таковым, обнаруженным в выборке мальмы из р. Коль (рис. 3).

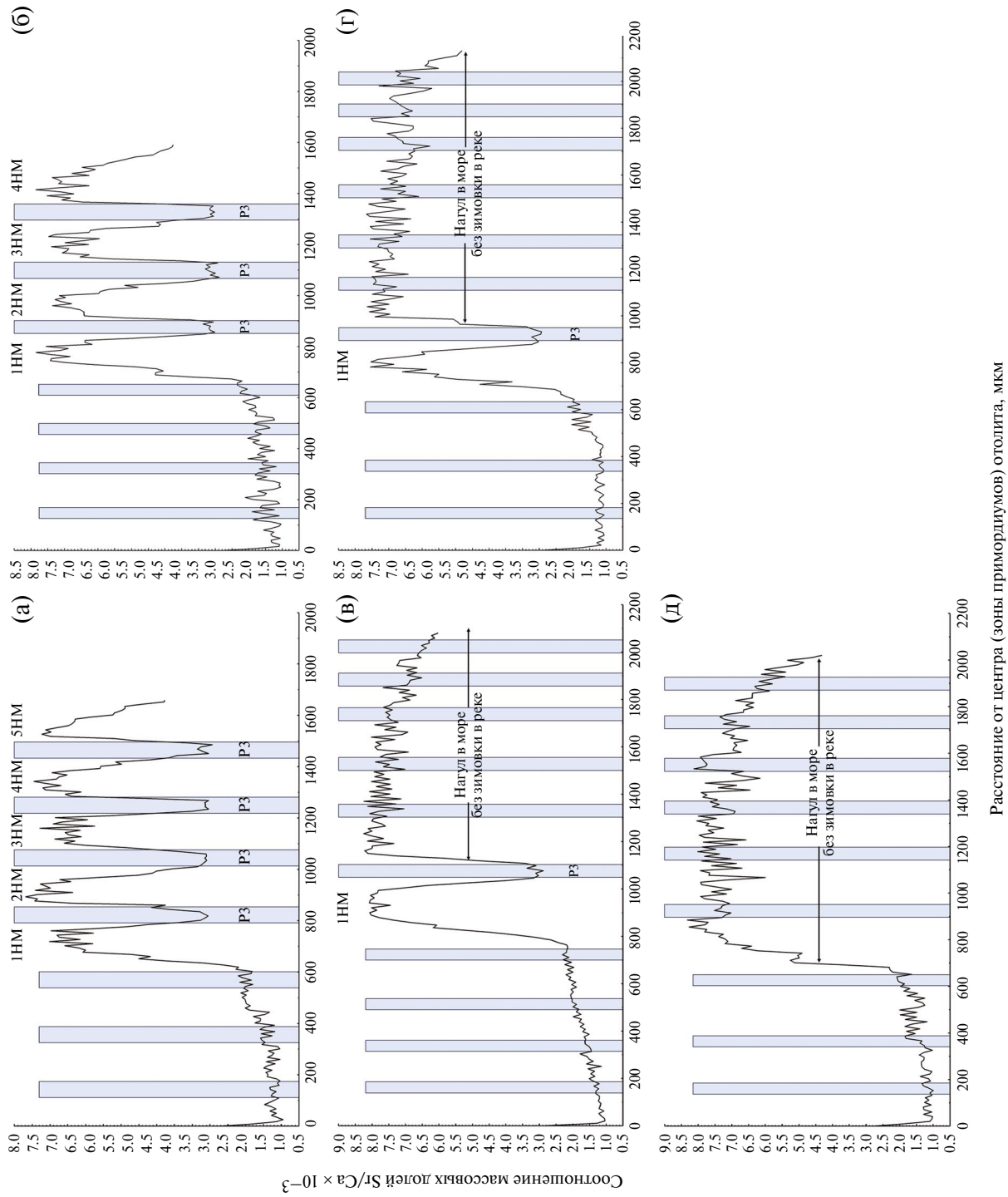


Рис. 3. Трансекты жизненной истории мальмы *Salvelinus malma* р. Кехта на отолитах I (а, б), II (в, г) и III (д) типов: а – самка *FL* 543 мм, *И* 1793 г, возраст 3.4+; б – самец *FL* 515 мм, *И* 1402 г, возраст 4.3+; в – самка *FL* 610 мм, *И* 2231 г, возраст 4.6+; г – самец *FL* 607 мм, *И* 2340 г, возраст 3.7+; д – самка *FL* 601 мм, *И* 2012 г, возраст 3.6+. Обозначения см. на рис. 2.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа и значения критериев Манна–Уитни (*U*), Краскела–Уоллиса (*H*) и Стьюдента (t_{st}) при попарной оценке различий соотношения Sr/Ca в годовых зонах отолитов мальмы *Salvelinus malma* из рек Коль и Кехта, Западная Камчатка

Параметр	Дисперсионный анализ		*U*	t_{st}
	F-критерий Фишера	*H*		
	F-критическое	*F*-тест		
1-я Опаковая зона	3.1423	0.5364	0.7654	0.1876	0.78
1-я Гиалиновая зона	3.1567	0.4421	1.6943	0.0985	0.33
1-й Речной год в целом	3.1487	0.6347	0.7921	0.0775	0.43
2-я Опаковая зона	3.1397	0.7715	0.8263	0.1204	0.12
2-я Гиалиновая зона	3.1456	2.0123	3.7846	0.0144*	2.08*
2-й Речной год в целом	3.1522	0.7370	0.8854	0.0543	0.22
3-я Опаковая зона	3.1589	0.7928	0.8542	0.0213	1.26
3-я Гиалиновая зона	3.1627	3.1846	4.0301	0.0094*	3.13*
3-й Речной год в целом	3.1762	0.8974	1.1324	0.0764	1.20
1-я Опаковая “морская” зона:	3.2045	1.1643	0.9726	0.3854	0.03
отолиты I типа					
отолиты II типа	3.2341	0.9664	1.0347	0.1852	0.07
отолиты III типа	3.2011	1.3347	0.7965	0.1032	0.46
1-я Гиалиновая зона:					
отолиты I типа — “зимовка в реке”	3.2746	0.8423	0.8145	0.1547	0.34
отолиты II типа — “зимовка в реке”	3.2267	0.9684	0.8063	0.2067	0.20
отолиты III типа — “зимовка в море”	3.2566	1.0117	0.7952	0.2205	0.27
2-я Опаковая “морская” зона:					
отолиты I типа	3.2261	0.8754	0.9121	0.0988	1.05
отолиты II типа	3.1251	0.7715	1.1421	0.4461	0.06
отолиты III типа	3.1866	1.6929	0.9215	0.3957	0.07
2-я Гиалиновая зона:					
отолиты I типа — “зимовка в реке”	3.4602	0.8974	0.9526	0.2251	0.17
отолиты II типа — “зимовка в море”	3.4355	1.0247	0.8634	0.2046	0.30
отолиты III типа — “зимовка в море”	3.3174	1.1036	1.0324	0.6452	0.03
3-я Опаковая “морская” зона:					
отолиты I типа	3.3875	1.2045	1.1073	0.2105	0.21
отолиты II типа	3.6251	1.0678	0.9324	0.3367	0.14
отолиты III типа	3.2475	0.9874	0.8898	0.2581	0.23
3-я Гиалиновая зона:					
отолиты I типа — “зимовка в реке”	3.4022	0.8862	0.7624	0.3010	0.17
отолиты II типа — “зимовка в море”	3.3864	1.1121	1.3168	0.4123	0.13
отолиты III типа — “зимовка в море”	3.5123	1.2461	0.9963	0.5120	0.08

Примечание. *Различия значимы при $p < 0.05$.

Так же как у мальмы р. Коль, в ранний пресноводный период жизни в годовых зонах отолитов пестряток мальмы из р. Кехта выявлен низкий уровень относительного содержания Sr^{2+}. В опаковых зонах доля Sr^{2+} выше, чем в гиалиновых (табл. 2, рис. 3). В год, предшествующий скату, накапливается наибольшее относительное количество Sr^{2+}. В то же время в гиалиновых зонах отолитов мальмы из р. Кехта значения соотношения Sr/Ca меньше, чем у особей из р. Коль, причём различия достоверны по второй и третьей гиалиновым зонам (табл. 3).

Строение отолитов I типа мальмы из р. Кехта сходно с таковым у рыб из р. Коль — после раннего речного периода наблюдается периодическое чередование опаковых зон с высокими значениями соотношения Sr/Ca и гиалиновых зон с низкими значениями. При этом средние и максимальные значения соотношения Sr/Ca в годовых зонах отолитов мальмы из обеих рек сходны, достоверные различия отсутствуют (табл. 3). По конфигурации LHT на отолитах II и III типов достоверных различий между мальмой из рассматриваемых рек не выявлено (табл. 2, 3; рис. 2, 3).

Форма LHT на отолитах и анализ содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} в разных годовых зонах отолитов мальмы из обеих рек дают основания для интерпретации особенностей миграций при обитании в море.

Первые годы жизни мальма со всеми типами отолитов проводит в реке — конфигурация LHT сходная (рис. 2, 3). Важнейшие различия проявляются после ската молоди из рек, во время нагула в море. Морской период жизни хорошо маркируется высокими значениями соотношения Sr/Ca в годовых зонах.

Мальма с отолитами I типа после ската из реки нагуливается в море — в опаковых зонах отолитов в это время откладывается значительное относительное количество Sr, более чем в два раза по сравнению с пребыванием молоди в реке. Морские миграции мальмы продолжаются меньше года, после чего рыбы возвращаются в реку на зимовку. Это подтверждают низкие значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых (зимних) зонах отолитов, формирующихся после опаковых, соответствующих жизни в море (рис. 2а, 2б, 3а, 3б). После зимовки следующей весной эти рыбы вновь выходят в море на нагул в течение нескольких месяцев и снова возвращаются в реку на следующую зимовку. В дальнейшем такие циклы в течение жизни многократно повторяются. При этом заход в реку из моря на зимовку не обязательно связан со стадией зрелости половых желёз — в обеих популяциях встречаются особи $FL > 450$ мм, имеющие гонады III ранней стадии развития, то есть пропускающие нерестовый цикл. По нашим наблюдениям, мальма мигрирует из реки в море после первой и последующей зимовок в середине мая, возвращается обратно в реку преимущественно в августе, т.е. в море рыбы проводят 3.0–3.5 мес. При этом соотношения Sr/Ca в опаковых “морских” зонах отолитов мальмы из обеих рек высокие, достигают значений 7.88×10^{-3}. Это меньше при сравнении со значениями соотношения Sr/Ca в годовых зонах проходных лососей, которые нагуливаются в открытом океане в течение нескольких лет, — типично проходной микижи и кижуча. В опаковых морских годовых зонах проходной микижи соотношение Sr/Ca варьирует от 7.76 до 8.18×10^{-3} ($n = 24$), различия при сравнении с мальмой достоверны (ANOVA: F-критическое 3.2357, F-тест 3.9586, $p = 7.37 \times 10^{-2}$; H 18.17). Ещё бóльшие достоверные различия выявлены при сравнении с кижучем (Sr/Ca: от 7.89 до 8.35×10^{-3}, $n = 5$; ANOVA: F-критическое 3.1524, F-тест 4.7159, $p = 5.29 \times 10^{-5}$; H 41.18). Эти данные указывают на то, что мальма из рек Коль и Кехта с отолитами I типа в период морских миграций, всего вероятнее, придерживается зоны действия континентального пресноводного стока. Вместе с тем значения соотношения Sr/Ca в экстремумах LHT (7.88×10^{-3}) указывают на то, что мальма из рек Коль и Кехта на короткое время может уходить в открытое море и возвращаться снова в зону действия континентального пресноводного стока в течение летнего нагула. Таким образом, жизненный цикл мальмы из рек Коль и Кехта с отолитами I типа состоит из неоднократных последовательных выходов в море, летнего нагула в зоне действия пресноводного стока, чередующихся с зимовкой в реке. Этот тип миграций является характерным для мальмы Камчатки, таких рыб ранее мы назвали “прибрежно-проходными” (Павлов и др., 2012, 2014).

Мальма с отолитами II типа демонстрирует другой тип миграционного поведения. В первый выход в море она нагуливается аналогично особям с отолитами I типа (соотношение Sr/Ca в их первой опаковой зоне сходное, достоверных различий не выявлено — ANOVA: F-критическое 3.1936, F-тест 1.4463, $p = 0.1157$; H 1.2117). После первого выхода в море мальма с отолитами II типа возвращается в реку и зимует в ней, так же как

и мальма с отолитами I типа. Но на следующий год после второго выхода в море мальма с отолитами II типа уходит далеко от берега и дальнейшую жизнь проводит в условиях высокой солёности. Конфигурация LHT таких рыб, когда в опаковых и гиалиновых зонах наблюдаются сходные значения соотношения Sr/Ca (рис. 2в, 2г, 3в, 3г), даёт основания полагать, что мальма с отолитами II типа живёт в открытом море в течение нескольких последовательных лет и в пресные воды на зимовку не возвращается. При обозначении такого типа миграционного поведения микижи[2] мы ранее предложили термин "проходной-Б" (Павлов и др., 1999, 2001, 2009, 2016а; Кузищин, 2010). По аналогии с микижей при рассмотрении миграционной стратегии мальмы с отолитами II типа также правомочно будет использование терминов "проходные-Б рыбы" или "проходная мальма типа Б".

Мальма из рек Коль и Кехта с отолитами III типа после раннего пресноводного периода скатывается из реки, нагуливается в море в течение нескольких последовательных лет и заходит в реки только после достижения половой зрелости. У этих рыб выявлены самые высокие значения соотношения Sr/Ca как в опаковых, так и в гиалиновых зонах (табл. 2; рис 2д, 2е, 3д). Такой тип миграций в полной мере соответствует типичным проходным лососям, например, представителям рода *Oncorhynchus* (тихоокеанские лососи) и проходной микиже (стальноголовому лососю). При этом значения соотношения Sr/Ca на LHT отолитов мальмы III типа сходны с таковыми у микижи р. Кехта (ANOVA: *F*-критическое 3.6374, *F*-тест 3.0245, $p = 0.0878$; *H* 8.54) и кижуча р. Утхолок (ANOVA: *F*-критическое 3.4479, *F*-тест 2.2977, $p = 0.09574$; *H* 16.64) — в обоих случаях достоверные различия не выявлены. Таким образом, по характеру соотношения Sr/Ca в морских годовых зонах можно говорить, что морские миграции мальмы с отолитами III 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).

[2] Часть покатников микижи (стальноголового лосося) из рек Камчатки и некоторых рек тихоокеанского побережья Северной Америки после смолтификации первое лето нагуливается в прибрежной зоне, затем зимует в реке и только на следующий год, после повторного выхода в море, уходит на нагул в открытый океан (Snyder, 1925; Barnhart, 1986; Busby et al., 1993; Павлов и др., 2001, 2016а; Савваитова и др., 2005; Кузищин, 2010; Кузищин и др., 2020).

Сравнительные особенности миграционного полиморфизма мальмы в реках Коль и Кехта

Характер LHT по соотношению Sr/Ca в отолитах мальмы из двух соседних рек, существенно различающихся по своей геоморфологии, оказался сходным. Различия отолитов мальмы из разных рек выявлены только по доле Sr^{2+} в гиалиновой зоне второго и третьего годов жизни. При этом сходство проявляется как по строению центральных годовых зон, соответствующих раннему пресноводному периоду, так и по характеру полиморфизма в периферических зонах, отражающих разнообразие миграционного поведения. В обеих реках выявлено существование трёх типов строения отолитов и, соответственно, трёх миграционных типов — прибрежно-проходного, проходного-Б и типично проходного.

В то же время между реками выявлены существенные различия по соотношению особей с разными типами миграционной стратегии. Хотя в обеих реках наблюдается резкое преобладание прибрежно-проходной мальмы, в р. Коль заметно больше проходной-Б и типично проходной мальмы (табл. 4). В выборке из этой реки суммарное число проходной-Б и типично проходной мальмы — 11 экз., причём их соотношение составляет 1.2 : 1.0. В р. Кехта обнаружено всего две проходных-Б особи и только одна типично проходная.

Представляется важным отметить особенности возрастного состава рыб с разной миграционной стратегией. В обеих реках проходные-Б и типично проходные особи принадлежат к самым старшим возрастным группам, их полный возраст не менее 9 лет, бóльшая часть таких рыб имеет возраст 10 лет (табл. 5). Более того, у мальмы из р. Кехта среди прибрежно-проходных рыб нет особей в возрасте > 8 лет. В то же время у мальмы р. Коль часть прибрежно-проходных рыб доживает до возраста 9 лет, однако среди них не выявлено ни одной особи в возрасте 10 лет и более.

Проходные-Б и типично проходные рыбы являются самыми крупными в выборках из обеих рек — *FL* > 600 мм. При этом в р. Коль часть прибрежно-проходной мальмы достигает *FL* 600–615 мм, но в р. Кехта максимальная *FL* составляет всего 545 мм (1 экз.). Обращает на себя внимание, что возрастной состав рыб с разными типами миграционной стратегии определяет сроки их полового созревания. Так, в обеих реках прибрежно-проходная мальма становится поло-

Таблица 4. Соотношение особей мальмы *Salvelinus malma* с разными типами миграционной стратегии в реках Коль и Кехта, Западная Камчатка

Тип стратегии	Коль		Кехта	
	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.
Прибрежно-проходной	91.05	112	97.39	112
Проходной-Б	4.87	6	1.74	2
Типично проходной	4.08	5	0.87	1
Итого	100	123	100	115

Таблица 5. Биографические группы половозрелых производителей мальмы *Salvelinus malma* с разными типами миграционной стратегии в реках Коль и Кехта, Западная Камчатка

Тип стратегии	Коль (n = 123)	Кехта (n = 115)
Прибрежно-проходной	3.3+, 3.4+, 3.5+, 3.6+, 4.3+, 4.4+, 4.5+	3.3+, 3.4+, 3.5+, 4.3+, 4.4+
Проходной-Б	3.6+, 3.7+, 4.6+, 4.7+	3.7+, 4.6+
Типично проходной	3.7+, 4.6+	4.6+

возрелой в возрасте 6 или 7 лет (демографические группы 3.3+, 3.4+ и 4.3+), после не менее трёх циклов нагула в море. В то же время половое созревание и первый нерест проходной-Б и типично проходной мальмы в связи с их миграциями вдали от рек осуществляются в значительно более позднем возрасте — не менее чем в 9 лет, чаще в 10 лет.

Таким образом, в более крупной, многоводной и разветвлённой р. Коль в популяции мальмы выявлено заметное количество крупных старшевозрастных, поздносозревающих рыб, для которых характерны длительные миграции в море. В небольшой р. Кехта канального типа подавляющая часть популяции представлена более мелкими прибрежно-проходными рыбами, тогда как проходные-Б и типично проходные являются в популяции редкими морфами.

ОБСУЖДЕНИЕ

По основным демографическим показателям популяции мальмы из рек Коль и Кехта в целом соответствуют популяциям вида из рек западной и юго-западной частей побережья Камчатки (Тиллер, 2007, 2008, 2013).

В то же время выявлены и некоторые особенности. Так, в реках Коль и Кехта молодь мальмы после раннего пресноводного периода скатывается в море в возрасте 2+... 4+, что было установлено в результате наших наблюдений за покатной миграцией молоди лососёвых рыб (Pavlov et al., 2005) и анализа процессов внутрипопуляционной дифференцировки (Груздева и др., 2017). Однако в выборках половозрелых рыб, использованных в настоящем исследовании, при реконструкции жизненного цикла мальмы с применением микрохимического анализа отолитов не выявлено ни одной особи, которая скатилась в море в возрасте 2+. В других реках западного побережья Камчатки возраст покатников варьирует от 2+ до 5+, среди производителей также отмечены рыбы с такими смолт-классами (Тиллер, 2007, 2013). Но в реках Коль и Кехта мы не выявили рыб, которые скатывались в возрасте 5+ (Pavlov et al., 2005; Груздева и др., 2017).

Считается, что возрастной состав покатников значительно варьирует в зависимости от строения и кормности рек, в которых обитают локальные популяции мальмы, как правило, в крупных реках из-за их большей продуктивности молодь вида может дольше обитать в пресной воде и уходит в море в более старшем возрасте (Тиллер, 2007, 2012, 2013). Наши результаты несколько иные. В небольшой канального типа реке Кехте молодь чаще задерживается в пресной воде и среди производителей больше рыб, которые скатились в море в возрасте 4+, тогда как в более многоводной, сложной по строению р. Коль бóльшая часть молоди скатывается в возрасте 3+.

Кроме того, выявлены различия между молодью мальмы из рек Коль и Кехта по микрохимическому составу отолитов. В целом тенденция увеличения доли Sr^{2+} в возрастной период от сеголетки (0+) до покатника (3+ или 4+) выражена в обеих реках, но при этом во второй и третьей гиалиновых (зимних) зонах отолитов мальмы из р. Кехта накапливается достоверно меньшее относительное количество Sr^{2+} (табл. 2, 3). Вероятно, это может быть следствием различий в характере питания.

В обеих реках типичным компонентом питания молоди мальмы является икра тихоокеанских лососей *Oncorhynchus*, которая составляет значительную долю в её пище в летне-осенний период. Известно, что икра лососей содержит значительное количество Sr^{2+}, который инкорпорируется в отолит питающихся ею рыб и создаёт “ложный морской сигнал” (Limburg, 1995; Farrell, Campana, 1996; Kennedy et al., 2000; Gibson-Reinemer et al., 2009; Jaecks, 2010; Miller et al., 2010; Jaecks, Quinn, 2014; Jaecks et al., 2016). Весьма вероятно, что выявленная вариабельность соотношения Sr/Ca в ранний пресноводный период мальмы определяется именно характером потребления икры лососей. Мальма в возрасте сеголетки икрой не питается, так как малые размеры рта не позволяют заглотить крупные икринки лососей, потреблять икру вид начинает с возраста 2+ и её значение в питании возрастает в последующие годы (Кузищин и др., 2015). При этом меньшие значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых зонах отолитов мальмы из р. Кехта являются следствием различий в структуре популяций тихоокеанских лососей в разных реках. В р. Коль обитают многочисленные популяции поздней кеты *O. keta* и кижуча, нерест которых продолжается до декабря и даже в январе (Павлов и др., 2009; Кузищин, 2010; Кузищин и др., 2010а, 2010б; Кузищин, Груздева, 2015). В р. Кехта поздняя кета отсутствует, а локальное стадо кижуча малочисленно. Такие различия обусловлены геоморфологией рек: в более сложной и разветвлённой р. Коль, у которой хорошо выражена придаточная система в виде родниковых ручьёв, создаются условия для осенне-зимнего нереста поздней кеты и кижуча, откладывающих икру на выходах грунтовых вод (Кузищин, 2010, Кузищин и др., 2010а, 2010б; Кузищин, Груздева, 2015). Тем самым молодь мальмы в р. Коль продолжает питаться икрой лососей и в холодное время года, тогда как в р. Кехта питание икрой заканчивается уже в сентябре, что отражается на относительном содержании Sr^{2+} в гиалиновых зонах отолитов. Вполне возможно, что меньшая интенсивность поедания икры и, соответственно, замедление темпа роста молоди мальмы в р. Кехта могут приводить к более поздней дифференцировке в поколении и скату значительной части рыб в возрасте 4+ (Груздева и др., 2017).

Ретроспективный анализ жизненного цикла мальмы, выполненный по данным микрохимического состава отолитов, выявил высокий уровень полиморфизма миграционного поведения в период морских миграций. В двух соседних реках разнообразие миграционных типов сходное, но их соотношение различается.

В обеих реках преобладающей группировкой является прибрежно-проходная мальма, для которой характерны многократные выходы в море на нагул, чередующиеся с зимовками в реке. Такой тип миграционного поведения считается типичным для мальмы и описан, в том числе с использованием метода анализа микрохимического состава отолитов, для многих локальных популяций в пределах ареала вида, особенно в северной его части, в бассейне морей Берингова, Чукотского 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). Прибрежно-проходной тип миграций мальмы описан и для рек западного и восточного побережий Камчатки (Тиллер, 2003, 2007, 2008, 2012, 2013, 2017).

В то же время в обеих реках установлено существование особей мальмы, совершающих длительные миграции в море без захода в реку. Часть таких рыб возвращается в реку на зимовку после первого нагула (проходные-Б) и лишь после следующего ската из реки уходит на длительный нагул в море. Другая часть рыб сразу переходит к нагулу в море без зимовок в пресной воде. В обоих случаях имеет место период длительного морского нагула в течение нескольких лет. Примечательно, что в обеих реках рыбы с длительными морскими миграциями происходят от смолтов как в возрасте 3+, так и в возрасте 4+, то есть не прослеживается связь между длительностью пресноводного периода жизни и переходом к проходному образу жизни с зимовками в море. Для мальмы длительные, в течение нескольких последовательных лет, миграции в море ранее описаны не были, более того, ряд авторов подчёркивали, что зимовка в реке после короткого периода морского нагула

является обязательным элементом жизненного цикла вида (Armstrong, Morrow, 1980; Johnson, 1980; McCart, 1980; Power, 1980; DeCicco, 1992). Исключением были упоминания о возможности типично проходного образа жизни мальмы в наших ранних работах (Павлов и др., 2012, 2014). Некоторые исследователи также высказывали осторожные предположения, что у мальмы могут быть не только короткие летние выходы в море с последующим возвратом в реку, но и другие формы миграционного поведения (Larkins, 1964; Mishima, 1975; Morita et al., 2009; Courtney et al., 2016).

Необходимо отметить, что миграционные типы "проходной-Б" и "типично проходной", которые мы выявили в популяциях мальмы из рек Коль и Кехта, встречаются в разном соотношении. В р. Коль проходные-Б и типично проходные особи мальмы выявлены в заметном числе (в сумме 11 экз. в выборке из 123 экз.). Причиной тому может быть разнообразие типов нерестилищ. В разветвлённой, сложной по геоморфологии р. Коль зарегистрирован нерест мальмы на двух типах нерестилищ. Бóльшая часть локальной популяции вида размножается в среднем и верхнем течениях притоков, производители откладывают икру в узких и мелководных участках в местах выходов холодных грунтовых вод, таких притоков в бассейне р. Коль десятки (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2010а; Груздева и др., 2017). В притоках размножаются некрупные производители, *FL* большинства (75%) особей составляет 350–420 мм, максимальная – 495 мм. По данным микрохимического состава отолитов, все производители из притоков р. Коль являются прибрежно-проходными. Другая, меньшая, их часть размножается на глубоких нерестилищах руслового типа, расположенных в крупных боковых протоках среднего течения реки, производители откладывают икру также в местах выходов холодных грунтовых вод. На таких нерестилищах отмечены рыбы только крупного размера, их минимальная *FL* составила 580 мм, именно здесь нерестятся самые крупные прибрежно-проходные рыбы и только тут размножаются особи мальмы с проходным-Б и типично проходным типами миграционной стратегии. Известно, что размер производителей имеет важное значение при выборке нерестовых площадок: показано что, у разных видов лососёвых крупные рыбы выбирают более широкие участки рек с большими скоростями течения (Lindsey et al., 1959; Hartman et al., 1962; Trotter, 1987, 1989, 1997; Meka et al., 2003; Кузищин и др., 2008). Таким образом, освоение мальмой нерестилищ в крупных боковых протоках р. Коль сопряжено с достижением производителями крупных размеров тела.

По нашим данным, число русловых нерестилищ мальмы в бассейне р. Коль невелико — выявлено всего три таких нерестилища, хотя на каждом из них, по визуальным оценкам, размножались десятки особей. Тем самым есть основания полагать, что небольшое количество проходной-Б и типично проходной мальмы крупного размера ограничивается небольшим потенциалом нерестилищ руслового типа. Не исключено, что малое число русловых нерестилищ мальмы является следствием конкуренции с реофильной формой нерки *O. nerka*, которая использует участки реки с выходами холодных грунтовых вод, при этом нерка широко использует в первую очередь верхнее течение р. Коль (Кузищин и др., 2009).

В р. Кехта нерестилища мальмы расположены в самых верховьях реки, а также в небольших по водности коротких ручьях-притоках верхнего течения, русловых нерестилищ не обнаружено. Тем самым мальма в р. Кехта приспособилась размножаться в условиях узких мелководных участков речной системы, когда небольшой размер производителей имеет адаптивное значение.

Таким образом, особенности геоморфологического строения рек имеют важное определяющее значение для формирования структуры локальных популяций, у мальмы из рек Коль и Кехта это приводит к разнокачественности состава производителей. Полученные данные по разнообразию и различиям в структуре локальных популяций мальмы в реках с разной геоморфологией хорошо согласуются с данными о вариациях структуры популяций других видов, в частности, микижи из этих же рек и её зависимости от строения рек на Камчатке (Павлов и др., 1999, 2001; Кузищин, 2010). При этом наблюдаемая разница в соотношении производителей мальмы с прибрежно-проходной, проходной-Б и типично проходной миграционными стратегиями в реках Коль и Кехта, вероятно, может иметь несколько разную природу. Тот факт, что в р. Коль крупные проходные-Б и типично проходные особи встречаются в заметном количестве и они приурочены к размножению на русловых нерестилищах, даёт основания считать их неотъемлемым элементом структуры локальной популяции. В р. Кехта, где русловых нерестилищ нет, крупные проходные-Б и ти-

пично проходные рыбы являются фактически редкими морфами, крайними (может быть, даже случайными) вариантами ряда изменчивости.

В связи с единичной встречаемостью типично проходных и проходных-Б рыб в р. Кехта может возникнуть вопрос, не появляются ли такие особи в результате стреинга из популяции р. Коль? На наш взгляд, это представляется маловероятным по нескольким причинам. 1) Известно, что для мальмы характерен очень высокий уровень хоминга, причём некоторые исследователи считают, что у неё наблюдается "абсолютный хоминг" (Armstrong, Morrow, 1980; DeCicco, 1997; Тиллер, 2007; Brown et al., 2019; Harris et al., 2015; Smith et al., 2022). 2) Типично проходные и проходные-Б особи мальмы из р. Кехта в ранний пресноводный период имеют очень низкую долю Sr^{2+} в гиалиновых зонах, сходную с таковой у всех остальных проанализированных особей из р. Кехта в отличие от мальмы из р. Коль (табл. 2). 3) Реки Коль и Кехта существенно различаются по гидрологическому режиму и основным характеристикам речной воды: в р. Коль вода бесцветная, её pH 7.1–7.3, электропроводность 52–56 мкСм/см, в р. Кехта вода имеет тёмно-коричневый цвет из-за большого количества гуминоподобных веществ, pH 6.6–6.8, электропроводность 47–51 мкСм/см. При столь существенной разнице в качественных показателях воды стреинг мальмы из р. Коль в р. Кехта вряд ли возможен.

В свете полученных данных возникает вопрос о путях формирования миграционного полиморфизма мальмы в реках Коль и Кехта; какие причины влияют на дифференцировку рыб по разным типам миграционного поведения?

Считается, что миграции прибрежно-проходной мальмы с чередованием зимовки в реке пребывают в системе обратных причинно-следственных связей с особенностями распределения мальмы в море. По результатам ряда комплексных исследований есть данные, что мальма в период морского нагула предпочитает держаться в зоне континентального шельфа в условиях действия пресноводного стока на удалении от берега от нескольких километров до нескольких десятков километров (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). При обитании в море мальма предпочитает приповерхностный слой воды до глубины ~5 м (Craig, 1977; Armstrong, Morrow, 1980; Craig, Haldorson, 1981; West, Wiswar, 1985; Morita et al., 2009, 2013; Courtney et al., 2016). Разные исследователи указывали, что в море бóльшая часть мигрантов мальмы предпочитает температуры 4–12°C и избегает зон, где температура опускается до 1°C (Craig, 1989; Morita et al., 2009; Courtney et al., 2016, 2018). Есть также мнение, что мальма, как и другие гольцы, подвержена осмотическому стрессу, вызванному сочетанием высокой солёности и низкой температуры воды (Northcote, 1978; McCormick et al., 1985, 1989; Arnesen et al., 1993; McCormick, 1994; Nilssen et al., 1997). Тем самым уход в реки на зимовку после короткого нагула в море в течение самых тёплых летних месяцев, то есть прибрежно-проходной тип миграций, является одним из оптимальных способов существования мальмы в условиях водоёмов бореальной и арктической зон, охватывающих бóльшую часть её ареала (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 имеются данные, что морские миграции мальмы не ограничиваются только приконтинентальными водами, известны случаи нагула мальмы в открытом море, вдали от берегов. Имеются сведения о частых поимках мальмы в северной части ареала, в морях Беринговом и Бофорта на удалении 100–350 км от берега (Armstrong, Morrow, 1980; McCart, 1980; DeCicco, 1992; Courtney et al., 2016, 2018). Кроме того, есть свидетельства, что мальма может уходить далеко в открытое море на несколько сотен километров от берега (Волков и др., 1995; Courtney et al., 2016, 2018). В исследовании Мориты с соавторами (Morita et al., 2009) на основании анализа поимок >17.5 тыс. экз. мальмы было проанализировано сезонное распределение рыб в Беринговом, Охотском и Японском морях. Установлено, что бóльшая часть рыб придерживается приконтинентальных вод, однако в летнее время часть особей держится в открытой части Берингова моря, на удалении нескольких сотен километров как от азиатского, так и от североамериканского побережий. Кроме того, выявлено, что мальма использует для нагула участки Охотского моря, удалённые к западу на ~350–450 км от Юго-Западной Камчатки, примерно на широте устьев рек Коль и Кехта (эту оценку мы выполнили на основании интерпретации схем в статье Мориты с соавторами (Morita et al., 2009)). Таким образом, уход мальмы на нагул в открытое море

является одной из форм миграционного поведения и проявляется в разных участках ареала.

Есть основания предполагать, что появление проходного-Б и типично проходного миграционного типов у мальмы связано с дальними миграциями в открытом море. Часть исследователей, которые отмечали миграции мальмы далеко в море, склонялись к мнению, что и такие рыбы возвращаются в реки на зимовку, хотя далёкая дистанция вызывала определённые сомнения в возможности рыб за короткое время достичь своих рек (Fletcher et al., 1988; DeCicco, 1997; Dunham et al., 2008; Courtney et al., 2016; Brown et al., 2019). В то же время некоторые авторы высказывали предположения, что уход части особей мальмы от берегов в открытое море может приводить к их задержке в море на зиму (Mishima 1975; Machidori, 1986; Morita et al., 2009). Есть данные, что далеко от берегов уходят наиболее крупные особи мальмы *FL* >550 мм (Morita et al., 2009). Упомянутые авторы не исключают, что зимовка мальмы в открытом море может быть сопряжена с уходом в более тёплые южные участки Охотского и Японского морей. Так, в некоторых работах указывается на присутствие особей мальмы в открытых участках Японского моря в зимние месяцы, хотя их происхождение остаётся неясным (Mishima, 1975; Machidori, 1986). При этом считается маловероятным, чтобы такие крупные особи мальмы происходили бы от популяций японских островов, так как там мальма представлена в основном пресноводными популяциями (Morita et al., 2005, 2009).

В связи с имеющимися данными по морскому распределению мальмы в море весьма вероятно, что часть покатной молоди из рек Коль и Кехта по каким-то причинам уходит дальше других в открытое море, где в силу разных обстоятельств может задерживаться на срок больший, чем два–три летних месяца. Это в свою очередь может означать альтернативный выбор для рыб — либо миграция в более тёплые участки моря, либо быстрая миграция в сторону рек для зимовки. Мы полагаем, что есть аргументы в пользу первого пути. По нашим наблюдениям, наиболее крупные особи мальмы заходят в реки Коль и Кехта в самом начале анадромной миграции, в июле, а не в конце сентября. Причины задержки мальмы в открытом море и последующего нагула в течение нескольких лет вдали от берегов остаются неясными, но всё же можно высказать предположение о возможных вариантах. Не исключено, что происходящая дифференцировка мальмы в период морского нагула может быть результатом сложных процессов взаимодействия роста, гаметогенеза и распределения в море. Ранее было установлено, что в основе формирования жилой и проходной жизненных стратегий мальмы р. Коль лежит кумулятивный эффект сложных и тесно взаимосвязанных процессов роста, накопления запасных питательных веществ и гаметогенеза (Груздева и др., 2017). В связи с этим бифуркация среди мальмы в период морских миграций, вероятно, может определяться теми же процессами.

Известно, что темп гаметогенеза у разных видов гольцов существенно зависит от температуры и солёности — как правило, низкие температуры при высокой солёности приводят к замедлению гаметогенеза у арктического *S. alpinus* (Staurnes et al., 1994; Atse et al., 2002) и американского ручьевого *S. fontinalis* (McCormick, Naiman, 1984; Le François et al., 1997; Le François, Blier, 2000) гольцов, мальмы (Underwood et al., 1996) и других анадромных видов лососёвых рыб (McCormick, Naiman, 1985; Pankhurst, King, 2010; Imsland et al., 2020). Кроме того, было показано, что в условиях низкой температуры при замедлении темпа гаметогенеза увеличивается темп роста проходной мальмы из рек бассейна моря Бофорта (Underwood et al., 1996).

В свете имеющихся данных можно предположить, что уход мальмы вдаль от берегов в среде с высокой солёностью может приводить к замедлению гаметогенеза и расходованию пищи на соматический рост. В осеннее время такие рыбы, пребывающие далеко от берега, могут иметь возможность выбора дальнейшей миграционной стратегии — движение в сторону побережья и заход в реки на зимовку или задержка в море с уходом в более тёплые зоны морей для того, чтобы избежать осмотического стресса. В итоге мы можем представить возможный путь формирования у рыб продолжительного морского нагула (рис. 4).

Этот путь является гипотетическим и требует специальных исследований, прежде всего, изучения гаметогенеза, особенностей роста и жиронакопления в период морских миграций в сочетании с локализацией рыб. Большой массив данных по высокой разнокачественности скатывающейся молоди мальмы, степени её готовности к переходу из пресных вод в море, состоянию репродуктивной системы покатников, а также пластичности их онтогенеза

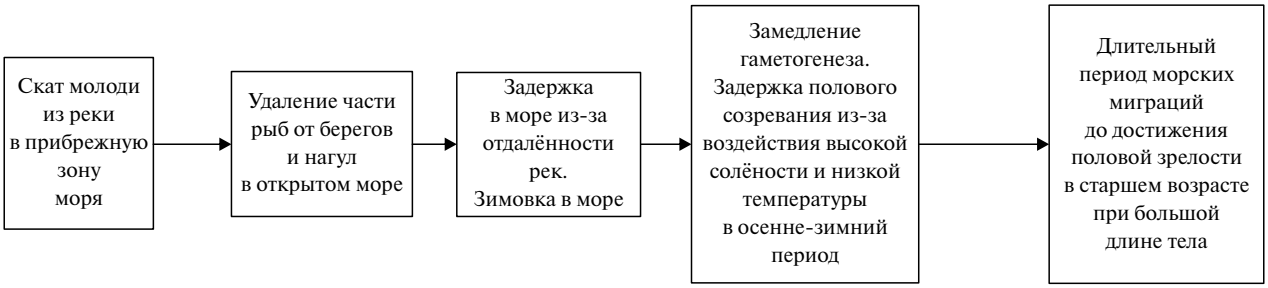


Рис. 4. Схема возможного пути формирования проходного-Б и типично проходного миграционных типов мальмы *Salvelinus malma*.

в зависимости от внешних факторов позволит в дальнейшем уточнить пути формирования типа миграционной стратегии у мальмы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты сравнительного анализа двух популяций мальмы, обитающих в близко расположенных реках, показали, что миграционный полиморфизм у мальмы, выражающийся в существовании нескольких типов миграционной стратегии, зависит от геоморфологии речного бассейна, в котором обитает конкретная популяция. Есть все основания полагать, что проявление миграционной стратегии, направленной на длительный нагул в открытом море, помимо прочих факторов определяется возможностями мальмы к освоению всех потенциально пригодных для воспроизводства участков речной системы. Возможность размножения на русловых нерестилищах в р. Коль приводит к существованию особой группировки в рамках популяции — особей с крупными размерами тела, способными нереститься в условиях сильного течения. Достижение крупных размеров обеспечивается увеличением продолжительности жизни, причём долгий нагул в течение ряда лет в открытом море является одним из способов формирования группировки крупных рыб. Тем самым миграционный полиморфизм представляется как основа для проявления специфических локальных адаптаций, обеспечивающих эффективную подстройку популяции для существования в разнообразных и переменчивых условиях натальных водоёмов. В то же время проявление миграционного полиморфизма в малой р. Кехта, где наряду с массовой прибрежно-проходной мальмой существуют, пусть даже в виде редких морф, особи с длительным морским нагулом, можно рассматривать как своего рода популяционный адаптивный потенциал или адаптивный резерв, направленный на повышение устойчивости популяции во времени.

Весьма вероятно, что мальма, проявляющая типично проходной и проходной-Б типы миграционной стратегии широко встречается в других популяциях. Однако наши результаты указывают на то, что доля таких рыб невелика, а их выявление требует привлечения специальных дорогостоящих методов и значительных по объёму выборок, собранных с учётом всего размаха изменчивости вариационных рядов. Тем не менее уже сейчас можно говорить о том, что наши сведения расширяют существующие представления о миграционном полиморфизме мальмы рек Камчатки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную благодарность всем участникам экспедиций МГУ–ИПЭЭ РАН на реках Коль и Кехта, принимавшим участие в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор и обработка полевого материала, определение возраста и биологических параметров рыб выполнены в рамках государственного задания Московского государственного университета. Рентгенофлуоресцентный анализ отолитов, анализ результатов, подготовка сводных таблиц и рисунков выполнены за счёт гранта Российского научного фонда № 24-14-00111 (https://rscf.ru/project/24-14-00111/).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Материал для исследования собран в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (редакция от 31.07.2025 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”. Все манипуляции с рыбами не противоречили международным нормам и проведены в соответствии с указания-

ми 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.

Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.

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

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.* 1987. К вопросу о структуре популяций и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 79–88.

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.

Есин Е.В., *Маркевич Г.Н.* 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 187 с.

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 отолитах // Докл. РАН. Т. 389. № 2. С. 274–278.

Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.* 2015. Разнообразие сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в связи со структурно-функциональной организацией речных экосистем // Тез. докл. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 68–72.

Кузищин К.В., *Мальцев А.Ю.*, *Груздева М.А. и др.* 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (Западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 50–61.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Павлов Д.С.* 2009. Биология “речной” нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна реки Коль (Западная Камчатка) // Матер. X Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 276–280.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Малютина А.М. и др.* 2010а. Межвидовые репродуктивные отношения лососевых рыб в речной системе как пример комменсальных взаимодействий // Матер. докл. IV Всерос. конф. “Поведение рыб”. М.: АКВАРОС. С. 173–177.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Савваитова К.А. и др.* 2010б. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.

Кузищин К.В., *Малютина А.М.*, *Груздева М.А.* 2015. Сезонная динамика питания и пищевые отношения молоди лососёвых рыб (семейство Salmonidae) в бассейне реки Коль (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 323–350.
https://doi.org/10.7868/S0042875215020162

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Павлов С.Д. и др.* 2018. Особенности пространственной структуры микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль, Западная Камчатка. К вопросу об интегрированности популяции в бассейне сложной речной системы // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 560–576.
https://doi.org/10.1134/S0042875218050168

Кузищин К.В., *Семёнова 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

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

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

Микодина Е.В., *Седова М.А.*, *Пьянова С.В. и др.* 2011. Руководство по применению анестетика “гвоздичное масло” в аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 64 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.*, *Кузищин К.В.* 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги — камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Т. 367. № 5. С. 709–713.

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

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

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

Павлов Д.С., *Груздева М.А.*, *Кузищин К.В. и др.* 2012. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки на основе анализа соотношения ионов Sr^{2+}/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.
https://doi.org/10.7868/S0869565213150267

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 Sr^{2+}/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

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

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат, 365 с.

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

Савваитова К.А., *Груздева М.А.*, *Кузищин К.В. и др.* 2005. “Полуфунтовики” микижи *Parasalmo mykiss* — особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 806–815.

Тиллер И.В. 2003. Материалы по биологии проходной мальмы р. Хайлюля (Камчатка) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 469–477.

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.

Тиллер И.В. 2008. Анализ промысла и состояние запасов проходной мальмы (*Salvelinus malma*) западного побережья Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 11. С. 95–99.

Тиллер И.В. 2012. Материалы по биологии проходных гольцов р. Жупанова // Матер. Всерос. науч. конф., посвящённой 80-летнему юбилею ФГУП “КамчатНИРО”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 89–96.

Тиллер И.В. 2013. Структура популяции проходной мальмы *Salvelinus malma* р. Кихчик (Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 118–122.

Тиллер И.В. 2017. Биология и динамика численности проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 95 с.

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

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.

Arai T. 2002. Migratory history of fishes: present status and perspectives of the analytical methods // Jpn. J. Ichthyol. V. 49. № 1. P. 1–23.
https://doi.org/10.11369/jji1950.49.1

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., *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

Armstrong J.B., *Bond M.H.* 2013. Phenotype flexibility in wild fish: Dolly Varden regulate assimilative capacity to capitalize on annual pulsed subsidies // J. Anim. Ecol. V. 82. № 5. P. 966–975.
https://doi.org/10.1111/1365-2656.12066

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

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

Atse C.B., *Audet C.*, *De La Noüe J.* 2002. Effects of temperature and salinity on the reproductive success of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.): egg composition, milt characteristics and fry survival // Aquac. Res. V. 33. № 4. P. 299–309.
https://doi.org/10.1046/j.1355-557x.2002.00674.x

Barnhart R.A. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Southwest). Steelhead // US Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. № 82 (11.60). 21 p.

Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 441–480.

Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr complex // Proc. internat. symposium on Arctic charr "Biology of the Arctic charr". Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.

Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press, 359 p.

Bond M.H. 2013. Diversity in migration, habitat use, and growth of Dolly Varden char in Chignik Lakes, Alaska: Ph.D. Thesis. Seattle: Univ. Washington, 139 p.

Bond M.H., *Crane P.A.*, *Larson W.A.*, *Quinn T.P.* 2014. Is isolation by adaptation driving genetic divergence among proximate Dolly Varden char populations? // Ecol. Evol. V. 4. № 12. P. 2515–2532.
https://doi.org/10.1002/ece3.1113

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

Busby P.J., *Johnson O.W.*, *Wainwright T.G. et al.* 1993. Status review for Oregon's Illinoins River winter steelhead // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-10. 85 p.

Campana S.E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 188. P. 263–297.
https://doi.org/10.3354/meps188263

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

COSEWIC. 2011. COSEWIC assessment and status report on the Dolly Varden *Salvelinus malma malma* (Western Arctic populations) in Canada. Ottawa: COSEWIC, 65 p.

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: 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 patters 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.

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

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

Dunham J., *Baxter C.*, *Fausch K. et al.* 2008. Evolution, ecology, and conservation of Dolly Varden, white-spotted char, and bull trout // Fisheries. V. 33. № 11. P. 537–550. https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.11.537

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

Endo T., *Ogishima K.*, *Tanaka H.*, *Ohshima S.* 1972. Studies on the anesthetic effect of eugenol in some fresh water fishes // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 38. № 7. P. 761–767. https://doi.org/10.2331/suisan.38.761

Esin E.V., *Melnik N.O.*, *Pelgunova L.A.*, *Markevich 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

Everett R.J., *Wilmot R.L.*, *Krueger C.C.* 1997. Population genetic structure of Dolly Varden from Beaufort Sea drainages of northern Alaska and Canada // Am. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 240–249.

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

Fletcher G.L., *Kao M.H*, *Dempson J.B.* 1988. Lethal freezing temperatures of Arctic char and other salmonids in the presence of ice // Aquaculture. V. 71. № 4. P. 369–378. https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90206-2

Gallagher C.P., *Courtney M.B.*, *Seitz A.C. et al.* 2021. Ocean-entry timing and marine habitat-use of Canadian Dolly Varden: dispersal among conservation, hydrocarbon exploration, and shipping areas in the Beaufort Sea // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 262. Article 107609. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107609

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: Am. Fish. Soc. Fish Cult. Sect., 82 p.

Harris L.N., *Bajno R.*, *Gallagher C.P. et al.* 2015. Life-history characteristics and landscape attributes as drivers of genetic variation, gene flow, and fine-scale population structure in northern Dolly Varden (*Salvelinus malma malma*) in Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 10. P. 1477–1493. https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0016

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

Hartman G.F., *Northcote T.G.*, *Lindsey C.C.* 1962. Comparison of inlet and outlet spawning runs of rainbow trout in Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. № 2. P. 173–200. https://doi.org/10.1139/f62-012

Helgason A., *Pálsson G.*, *Pedersen H.S. et al.* 2006. mtDNA variation in Inuit populations of Greenland and Canada: migration history and population structure // Am. J. Phys. Anthropol. V. 130. № 1. P. 123–134. https://doi.org/10.1002/ajpa.20313

Imsland A.K.D., *Gunnarsson S.*, *Thorarensen H.* 2020. Impact of environmental factors on the growth and maturation of farmed Arctic charr // Rev. Aquacult. V. 12. № 3. P. 1689–1707. https://doi.org/10.1111/raq.12404

Jaecks 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.Sci. Thesis. Seattle: Univ. Washington, 82 p.

Jaecks 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

Jaecks 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 salmonids? // 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 L. 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 15–98.

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.

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. 2010. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshw. Rev. V. 3. № 1. P. 49–74.
https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3

Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100044

Koizumi I. 2011. Integration of ecology, demography and genetics to reveal population structure and persistence: a mini review and case study of stream-dwelling Dolly Varden // Ecol. Freshw. Fish. V. 20. № 3. P. 352–363.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00480.x

Koizumi I., *Yamamoto S.*, *Nomoto K.*, *Maekawa K.* 2008. Synchrony in local population dynamics of stream-dwelling Dolly Varden: do genetically similar groups show similar demography? // Popul. Ecol. V. 50. № 4. P. 367–377.
https://doi.org/10.1007/s10144-008-0108-2

Kowalchuk M.W., *Sawatzky C.D.*, *Reist J.D.* 2010. A review of the taxonomic structure within Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum 1792), of North America // DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2010/013. vi + 16 p.

Larkins H.A. 1964. Some epipelagic fishes of the North Pacific Ocean, Bering Sea, and Gulf of Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 93. № 3. P. 286–290.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1964)93[286:SEFOTN]2.0.CO;2

Le François N.R., *Blier P.U.*, *Adambounou L.T.*, *Lacroix M.* 1997. Alteration of gonadal development of brook charr (*Salvelinus fontinalis*): impact on salinity tolerance following transfer in estuarine conditions // J. Exp. Zool. V. 279. № 3. P. 273–283.
https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19971015)279:3<273::AID-JEZ8>3.0.CO;2-K

Le François N.R., *Blier P.* 2000. Branchial Na^+K^+ATPase activity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*): effect of gonadal development in hypo- and hyperosmotic environments // J. Exp. Zool. V. 286. № 6. P. 647–655.
https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(20000501)286:6<647::AID-JEZ12>3.0.CO;2-R

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

Lindsey C.C., *Northcote T.G.*, *Hartman G.F.* 1959. Homing of rainbow trout in inlet and outlet spawning streams in Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 16. № 5. P. 695–719.
https://doi.org/10.1139/f59-051

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.

Maekawa K., *Nakano S.* 2002. Latitudinal trends in adult body size of Dolly Varden, with special reference to the food availability hypothesis // Popul. Ecol. V. 44. № 1. P. 17–22.
https://doi.org/10.1007/s101440200002

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.

McCart P., *Bain H.* 1974. An isolated population of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) inhabiting a warm mineral spring above a waterfall at Cache creek, Northwest territories // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 8. P. 1408–1414.
https://doi.org/10.1139/f74-169

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.* 1984. Osmoregulation in the brook trout, *Salvelinus fontinalis*—I. Diel, photoperiod and growth related physiological changes in freshwater // Comp. Biochem. Phys. A. V. 79. № 1. P. 7–16.
https://doi.org/10.1016/0300-9629(84)90703-5

McCormick S.D., *Naiman R.J.* 1985. Hypoosmoregulation in an anadromous teleost: influence of sex and maturation // J. Exp. Zool. V. 234. № 2. P. 193–198.
https://doi.org/10.1002/jez.1402340204

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

Meka J.M., *Knudsen E.E.*, *Douglas D.C.*, *Benter R.B.* 2003. Variable migratory patterns of different adult rainbow

trout life history types in a southwest Alaska watershed // Trans. Am. Fish. Soc. V. 132. № 4. P. 717–732. https://doi.org/10.1577/T01-166

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., *Kent A.J.R.* 2009. The determination of maternal run time in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) based on Sr/Ca and $^{87}Sr/^{86}Sr$ within otolith cores // Fish. Res. V. 95. № 2–3. P. 373–378. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.030

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

Mishima S. 1975. A biological study of the anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) distributed in the west coast off the Kamchatka in summer season, 1972–1974 // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 26. № 2. P. 154–168.

Mochnacz N.J., *Schroeder B.S.*, *Sawatzky C.D.*, *Reist J.D.* 2010. Assessment of northern Dolly Varden, *Salvelinus malma malma* (Walbaum, 1792), habitat in Canada // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 2926. vi + 48 p.

Morita K., *Arai T.*, *Kishi D.*, *Tsuboi J.* 2005. Small anadromous *Salvelinus malma* at the southern limits of its distribution // J. Fish Biol. V. 66. № 4. P. 1187–1192. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00672.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

Morrow J.E. 1980. Analysis of the Dolly Varden charr, *Salvelinus malma*, of northwestern North America and northeastern Siberia // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 323–338.

Muir A.M., *Hansen M.J.*, *Bronte C.R.*, *Krueger C.C.* 2016. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is 'the most diverse vertebrate', what is the lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish Fish. V. 17. № 4. P. 1194–1207. https://doi.org/10.1111/faf.12114

Nilssen K.J., *Gulseth O.A.*, *Iversen M.*, *Kjøl R.* 1997. Summer osmoregulatory capacity of the world's northernmost living salmonid // Am. J. Physiol-Reg. I. 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. Oxford: Blackwell Sci. Publ. P. 326–359.

Nuttall M., *Berkes F.*, *Forbes B. et al.* 2005. Hunting, herding, fishing, and gathering: indigenous peoples and renewable resource use in the Arctic // Arctic climate impact assessment scientific report. N.Y.: Cambridge Univ. Press. P. 649–690.

Oleinik A.G., *Skurikhina L.A.*, *Bondar E.I.*, *Brykov V.A.* 2013. Phylogeography of northern Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmoniformes: Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 820–832. https://doi.org/10.1134/S003294521310007X

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

Palmer D.E., *King B.E.* 2005. Migratory patterns of different spawning aggregates of Dolly Varden in the Kenai River watershed // Alaska Fish. Tech. Rept. № 86. 30 p.

Pankhurst N.W., *King H.R.* 2010. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture // J. Fish Biol. V. 76. № 1. P. 69–85. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02484.x

Papik R., *Marschke M.*, *Ayles G.B.* 2003. Inuvialuit traditional ecological knowledge of fisheries in rivers west of the Mackenzie River in the Canadian Arctic // Canada/Inuvialuit Fisheries Joint Management Committee Report 2003-4. Inuvik: The Gwich'in Renewable Resource Board, v + 20 p.

Pavlov D.S., *Kuzishchin K.V.*, *Kirillov P.I. et al.* 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatkan mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.

Phillips R.B., *Sajdak S.L.*, *Domaniko M.J.* 1995. Relationships among charrs based on DNA sequences // Nord. J. Freshw. Res. V. 71. P. 378–391.

Phillis C.C., *Ostrach D.J.*, *Ingram B.L.*, *Weber P.K.* 2011. Evaluating otolith Sr/Ca as a tool for reconstructing estuarine habitat use // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 2. P. 360–373. https://doi.org/10.1139/F10-152

Power G. 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 141–203.

Priest H., *Usher P.J.* 2004. The Nunavut wildlife harvest study — final report. Iqaluit: Nunavut Wildlife Management Board, 822 p.

Prno J., *Bradshaw B.*, *Wandel J. et al.* 2011. Community vulnerability to climate change in the context of other exposure-sensitivities in Kugluktuk, Nunavut // Polar Res. V. 30. Article 7363. https://doi.org/10.3402/polar.v30i0.7363

Radtke R.L. 1989. Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators // Comp. Biochem. Phys. 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

Reist J.D. 1989. Genetic structuring of allopatric populations and sympatric life history types of charr, *Salvelinus alpinus/malma* in the Western Arctic, Canada // Biology of charrs and masu salmon. Physiology and Ecology Japan. Spec. V. 1. Kyoto: Univ. Kyoto. P. 405–420.

Reist J.D., *Sawatzky C.D.*, *Johnson L.* 2016. The Arctic 'Great' Lakes of Canada and their fish faunas — an overview in the context of Arctic change // J. Great Lakes Res. V. 42. № 2. P. 173–192. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.10.008

Rhydderch J.G. 2001. Population structure and microphylogeographic patterns of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) along the Yukon North Slope: M.Sci. Thesis. Guelph: University of Guelf, 136 p.

Rieman B.E., *Myers D.L.*, *Nielsen R.L.* 1994. Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus nerka* of resident and anadromous origin // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. № 1. P. 68–77. https://doi.org/10.1139/f94-009

Roux M.J., *Tallman R.F.*, *Lewis C.W.* 2011. Small-scale Arctic charr *Salvelinus alpinus* fisheries in Canada's Nunavut: management challenges and options // J. Fish Biol. V. 79. № 6. P. 1625–1647. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03092.x

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

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. 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

Smith R., *Hitkolok E.*, *Loewen T. et al.* 2022. Overwintering ecology and movement of anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in a large, ice-covered river in the Canadian Arctic // J. Fish Biol. V. 100. № 6. P. 1432–1446. https://doi.org/10.1111/jfb.15054

Snyder J.O. 1925. The half-pounder of Eel River, a steelhead trout // Calif. Fish. Game. V. 11. № 2. P. 49–55.

Staurnes M., *Sigholt T.*, *Gulseth O.A.*, *Eliassen R.* 1994. Effects of maturation on seawater tolerance of anadromous Arctic char // Trans. Am. Fish. Soc. V. 123. № 3. P. 402–407. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1994)123<0402:EOMOST>2.3.CO;2

Stewart D.B., *Mochnacz N.J.*, *Reist J.D. et al.* 2010. Fish life history and habitat use in the Northwest Territories: Dolly Varden (*Salvelinus malma*) // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 2915. vi + 63 p.

Taylor E.B., *May-McNally S.L.* 2015. Genetic analysis of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) across its North American range: evidence for a contact zone in southcentral Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 7. P. 1048–1057. https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0003

Taylor P.W., *Roberts S.D.* 1999. Clove oil: an alternative anaesthetic for aquaculture // N. Am. J. Aquacult. V. 61. № 2. P. 150–155. https://doi.org/10.1577/1548-8454(1999)061<0150:COAAAF>2.0.CO;2

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

Trotter P.C. 1987. Cutthroat: native trout of the west. Boulder: Colorado Assoc. Univ. Press, 219 p.

Trotter P.C. 1989. Coastal cutthroat trout: a life history compendium // Trans. Am. Fish. Soc. V. 118. № 5. P. 463–473. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0463:CCTALH>2.3.CO;2

Trotter P.C. 1997. Sea-run cutthroat trout: life history profile // Sea-run cutthroat trout: biology, management and future conservation. Corvallis: Oregon Chapter Am. Fish. Soc. P. 7–15.

Tzeng W.N., *Tsai Y.C.* 1994. Changes in otolith microchemistry of the Japanese eel, *Anguitta 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

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

Weinstein S.Y., *Gallagher C.P.*, *Hale M.C. et al.* 2024. An updated review of the post-glacial history, ecology, and diversity of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*S. malma*) // Environ. Biol. Fish. V. 107. № 1. P. 121–154. https://doi.org/10.1007/s10641-023-01492-0

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: US Fish and Wildlife Service. P. 729–777. https://doi.org/10.3996/122018-JFWM-118.S16

THE MIGRATORY POLYMORPHISM OF CHARRS, GENUS *SALVELINUS* (SALMONIDAE) IN THE ECOSYSTEMS OF KAMCHATKAN SALMONID RIVERS OF DIFFERENT TYPE. 1. THE DOLLY VARDEN, *S. MALMA*

K. V. Kuzishchin[1, 2, *], M. A. Gruzdeva[1], A. M. Malyutina[1], A. G. Bush[2], L. A. Pelgunova[2], D. S. Pavlov[2]

[1]Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
[2]Severtsov Institute of Ecology and Evolution Problems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

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

Using X-ray fluorescence spectrometry, the content of Sr^{2+} and Ca^{2+} in otoliths was analyzed and retrospective reconstructions of the life cycle and marine migrations of the Dolly Varden, *Salvelinus malma* from two rivers Kol and Kekhta in western Kamchatka, differing in geomorphology, were performed. The Kol River of a piedmont type, high-velocity, braded-anastomosis system with many tributaries, the Kekhta River is a constrain, small of tundra type. It was revealed that in both rivers, the migratory polymorphism of Dolly Varden is expressed in the coexistence of individuals with short feeding periods in the coastal part of the sea, alternating with wintering in the river (coastal-anadromous type), and fish with long-range migrations in the open sea. Coastal-anadromous fish in both rivers are small (<495 mm), fish with long-term marine migrations are the largest (>580 mm). The ratio of individuals with different migratory types in the two rivers differs — in the Kekhta River, coastal-anadromous fish strongly predominate, fish with long-term marine migrations are singular, in the Kohl River, fish with a long period of marine migrations account for a significant proportion (about 10%). These differences are due to the peculiarities of the reproductive biology of the Dolly Varden in the rivers of different type. In the complex Kol River the coastal-anadromous fish of 350-420 fork length spawn in tributaries, while fish of fork length >580 use a channel spawning grounds. In the Kekhta River the spawning grounds of Dolly Varden located in the headwaters and small tributaries, where small size of spawners is adaptive. Thus, the geomorphology of the river is a driver for the divergence of the mature spawners. The Dolly Varden with long-range long-time migrations was not described, thereafter the data obtained expand the skills about migratory polymorphism of the Dolly Varden from the Kamchatkan rivers.

Keywords: Dolly Varden, migrations, polymorphism, Western Kamchatka, geomorphology, rivers of different type, otolith microchemistry, X-ray fluorescence spectrometry

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 781–812

УДК 597.553.2.591.471.444.574.24/.91.575.21

МИГРАЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE) В ЭКОСИСТЕМАХ ЛОСОСЁВЫХ РЕК КАМЧАТКИ РАЗНОГО ТИПА. 2. КУНДЖА *S. LEUCOMAENIS*

© 2026 г. К. В. Кузищин[1, 2, *], М. А. Груздева[1], А. М. Малютина[1], А. Г. Буш[2], Л. А. Пельгунова[2], Д. С. Павлов[2]

[1]Московский государственный университет, Москва, Россия
[2]Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 15.06.2026 г.
После доработки 08.07.2026 г.
Принята к публикации 09.07.2026 г.

Представлены результаты анализа определённого методом рентгенофлуоресцентной спектрометрии в отолитах кунджи *Salvelinus leucomaenis* содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} и ретроспективные реконструкции жизненного цикла и морских миграций вида из двух рек Западной Камчатки — Коль и Кехта. В популяциях обеих рек выявлен высокий уровень миграционного полиморфизма, выражающийся в сосуществовании особей с разными типами миграций. Выявлено четыре типа: эстуарный (нагул в эстуарии летом в солоноватых водах с последующей зимовкой в реке), челночный (множественные регулярные короткие выходы в море с возвращением в распреснённые приустьевые участки летом с последующей зимовкой в реке), прибрежно-проходной (нагул в море летом с последующей зимовкой в реке) и проходной (нагул в море летом с зимовкой в морском прибрежье). В популяциях обеих рек преобладают особи с челночным типом миграций, но их доля выше в р. Коль. В р. Кехта существенную часть составляют рыбы с эстуарным типом миграций, редкие в р. Коль. Только в р. Кехта обнаружены проходные особи с морской зимовкой. Таким образом, в более крупной, многоводной и разветвлённой р. Коль в популяции кунджи выявлено меньшее разнообразие миграционных типов по сравнению с р. Кехта, небольшой тундровой рекой с неразвитой придаточной системой, но у которой имеется хорошо выраженный эстуарий лагунно-лиманного типа.

Ключевые слова: кунджа, микрохимия отолитов, рентгенофлуоресцентный анализ, миграции, полиморфизм, Западная Камчатка, геоморфология и гидрология рек

DOI: 10.7868/S3034514626060093

Кунджа *Salvelinus leucomaenis* — вид рода арктических гольцов, распространение которого приурочено к азиатскому побережью северной части Тихого океана. Она широко осваивает водоёмы бассейнов Японского и Охотского морей и Камчатского п-ова, но отсутствует на крайнем северо-востоке Азии (Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Kawanabe, 1989; Yamamoto et al., 1999; Черешнев и др., 2002; Савваитова и др., 2007; Dunham et al., 2008). В целом кунджа характеризуется сложной структурой вида, при этом наибольшее внутривидовое разнообразие, включающее в себя ряд узкоареальных пресноводных подвидов (*S. l. imbrius*, *S. l. pluvius/pluvicus*, *S. l. japonicus*), приурочено к южным участкам ареала, на о-ве Хоккайдо и северной части о-ва Хонсю (Kawanabe, 1989; Nakajima, Fujio, 1995; Yamamoto et al., 1999; Гриценко, 2002; Hosoya, 2002; Dunham et al., 2008; Рыбы ..., 2012; Yamaguchi et al., 2016). Считается, что в южной части Охотского и в бассейне Японского морей расположена зона экологического

оптимума кунджи (Kawanabe, 1989; Hosoya, 2002; Yamamoto et al., 2004; Dunham et al., 2008; Yamaguchi et al., 2010, 2016; Whiteley et al., 2019).

Кунджа принадлежит к группе проходных гольцов, которые используют для нагула эстуарии рек и моря. Как и другим проходным гольцам Северной Пацифики, кундже свойственны миграции с многократными переходами между реками, солоноватыми устьевыми зонами рек и морскими водами (Takami, 1995; Kuroda, Miyashita, 2002; Arai, Morita, 2005; Morita et al., 2013; Morita, 2019). Изученность разнообразия миграционного поведения кунджи остаётся неполной, а большинство исследований посвящено популяциям из рек южной части ареала. Выявлено, что в водоёмах о-вов Хоккайдо и Хонсю характер морских миграций кунджи и её переходы между пресными водами и морем не укладываются в одну общую схему. При этом особо подчёркивается, что переходы вида между рекой, эстуарной зоной и морем носят ярко выраженные региональный и локальный характеры, в ряде случаев проявления миграционного полиморфизма различаются даже в соседних реках (Machidori, 1986; Takami, 1995; Takami et al., 1996; Morita, 2001; Arai, Morita, 2005; Arai et al., 2005; Morita K., Morita S., 2007; Morita et al., 2009a, 2009b, 2013; Goto et al., 2024).

В то же время описание морских миграций кунджи в северной части ареала носит самый общий характер, как правило, указывают на прибрежный нагул рыб и их приуроченность к распреснённым участкам, прилегающим к устьям рек (Волобуев, Никулин, 1975; Волобуев, 1987; Гудков, 1991, 2004; Гудков и др., 1991; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Сафронов и др., 2024).

На Камчатке кунджа является одним из массовых видов, встречается повсеместно и используется человеком как объект местного промысла. Но при этом многие её биологические особенности и роль в экосистемах лососёвых рек остаются неясными (Черешнев и др., 2002; Бугаев и др., 2007; Савваитова и др., 2007; Рыбы ..., 2012; Есин, Маркевич, 2017). Лишь недавно появились сведения, показавшие высокий уровень морфологической и экологической пластичности кунджи на севере ареала, сопоставимый с таковым из водоёмов южной части ареала (Кузищин и др., 2022а, 2022б). Одним из наименее изученных является миграционный полиморфизм кунджи из рек Камчатки и его причинно-следственные связи со строением водоёмов, в которых обитают локальные популяции вида.

Для выявления особенностей миграционного поведения проходных рыб между рекой, эстуарной зоной и морем с конца XX–начала XXI вв. успешно применяется метод ретроспективной реконструкции жизненного цикла лососёвых рыб (Salmonidae) по микрохимическому составу отолитов (Secor et al., 1995; Radtke et al., 1996; Campana, 1999; Arai, 2002; Miller, Kent, 2009; Phillis et al., 2011; Dodson et al., 2013). Метод основан на том, что в отолитах рыб непрерывно прирастают слои карбоната кальция и других двухвалентных ионов, создавая “записи”, непосредственно связанные с ионным составом окружающей водной среды (Kalish, 1990; Radtke et al., 1996; Campana, 1999). Изменение соотношения Sr и Ca в отолитах указывает на смену пресноводного и морского периодов жизни особи, поскольку содержание Sr в пресной воде ниже, чем в морской, и тем самым соотношение этих микроэлементов в том или ином слое отолита даёт информацию о пресноводной или морской окружающей среде, в которой пребывала рыба, когда формировался этот слой (Kalish, 1990; Rieman et al., 1994; Radtke et al., 1996, 1997; Walther, Limburg, 2012). Ранее метод анализа микрохимического состава отолитов в ограниченном масштабе мы применили для проведения пилотных исследований жизненного цикла двух видов гольцов из рек Камчатки — кунджи и мальмы *S. malma* — и выявили сложную картину миграций у обоих видов (Павлов и др., 2012, 2013, 2014), но ряд аспектов требует углублённого анализа.

Кунджа на Камчатке обитает в реках, сильно различающихся между собой по размерам, водности и сложности строения речной системы, однако остаются неизученными вопросы проявления миграционного полиморфизма в популяциях вида, населяющих такие реки.

В связи с этим цель нашего исследования — на основании ретроспективной оценки содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолитах производителей кунджи изучить миграционный полиморфизм и провести сравнительный анализ двух популяций, обитающих в близкорасположенных, но резко различающихся по размерам и геоморфологии реках Коль и Кехта на западном побережье Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2004–2008 гг. на реках Коль и Кехта (западная часть побережья п-ова Камчатка). Характеристика строения речных

систем и их эстуариев выполнена по собственным данным в соответствии с методиками, используемыми при проведении комплексной оценки среды обитания лососей, описание методов приведено в наших предыдущих работах (Кузищин и др., 2008, 2009, 2010а, 2010б; Павлов и др., 2008, 2009, 2016а), типизация эстуариев выполнена с привлечением данных литературы (Горин, 2009, 2012, 2013; Горин и др., 2018, 2019; Горин, Коваль, 2019; Коваль, 2024, 2026; Коломейцев, Горин, 2025).

Реки расположены в непосредственной близости друг от друга — расстояние между устьями ~ 14 км, устье и водосборный бассейн р. Кехта расположены к северу от р. Коль. Реки резко различаются по размерам, геоморфологии, гидрологическому режиму и особенно по строению приустьевых участков и эстуариев.

Река Коль (координаты устья 53°49′14″ с.ш., 155°56′45″ в.д.) имеет площадь водосборного бассейна 1580 км^2, длину по основному руслу ~130 км, ширину в устье ~40 м, расход воды в устье в межень ~55 м^3/с. На всём протяжении, вплоть до приморского участка, река имеет горный и предгорный характер (уклон ложа >5 м/км), представляет собой разветвлённую систему параллельных русел. В межень вода бесцветная. В реку впадает множество притоков разного типа (горные и тундровые) длиной от 3 до 45 км и расходом воды от 0.01 до 2.08 м^3/с (Павлов и др., 2008, 2009; Кузищин и др., 2010а, 2010б, 2015, 2018). Достигнув приморского участка, образованного широкой полосой гравийных наносов, русло реки круто поворачивает на север и протекает ~2 км вдоль морского берега, образуя микроприливный (перепады уровня между приливом и отливом < 2 м) эстуарий лагунно-руслового типа (Горин, 2009, 2012; Коваль, 2026). В эстуарии р. Коль сохраняются значительный уклон ложа (~3.5 м/км) и сильное течение со скоростью 0.7–0.8 м/с. Участок эстуария непосредственно в месте впадения в море имеет вид короткой (70–80 м) и узкой (35–40 м) протоки. В эстуарии р. Коль наблюдается преобладающее влияние речных факторов — речной воды за приливный цикл поступает много больше, чем морской (Горин, 2013; Горин и др., 2018, 2019). Даже при наивысшем приливе в протоке, кроме самого устья, сохраняется течение в сторону моря. На всём протяжении в эстуарии вдоль берега моря вода остаётся пресной (<0.5‰) в течение всего приливного цикла. Зона смешения пресных и морских вод расположена непосредственно в месте впадения в море и распространяется на прилегающие морские участки. Как и у других рек западного побережья Камчатки, у р. Коль зона смешения пресных и морских вод простирается вдоль морского берега, её осевая линия вытянута на север (Коваль и др., 2012; Горин, Коваль, 2019; Коломейцев, Горин, 2025). Воздействие пресноводного стока р. Коль распространяется примерно на 10–12 км. В июне–июле при максимальных значениях стока в море в тихую погоду севернее устья реки формируется стратифицированная зона смешения пресных и солёных вод. У поверхности на глубине 0–3 м образуется слой опреснённой воды (солёность 2–4‰), он имеет ширину ~400 м в приустьевой зоне, на удалении 5 км от устья он сужается до 100–150 м. На глубине 3–10 м расположен слой морской воды с солёностью 14–20‰. При волнении моря более 3 баллов слои перемешиваются с образованием гомогенного шлейфа воды с солёностью 10–12‰. Таким образом, эстуарий р. Коль и прилегающий морской участок представляют собой высокодинамичную подвижную зону смешения пресных и морских вод, характеризующуюся переменчивыми параметрами солёности и распространяющуюся преимущественно на морской участок.

Река Кехта (координаты устья 53°55′24″ с.ш., 155°55′11″ в.д.) — типичная малая тундровая река западного побережья Камчатского п-ова (Ресурсы ..., 1973). Площадь водосборного бассейна 657 км^2, длина по основному руслу ~60 км, ширина в нижнем течении ~30 м, расход воды в устье 2.5 м^3/с в межень. Вода тёмно-коричневого цвета. Река протекает единым руслом канального типа, боковые протоки не выражены. У р. Кехта имеются небольшие притоки-ручьи, расположенные в участках верхнего течения. Достигнув приморского участка, р. Кехта поворачивает на север и образует микроприливный эстуарий лагунно-лиманного типа (Горин, 2009, 2012; Михайлов, Горин, 2012). Эстуарий р. Кехта представляет собой озеровидное расширение длиной ~2 км, шириной 250–300 м, средней глубиной ~ 3 м (максимальная глубина 5 м). В эстуарии преобладает влияние морских факторов — морской воды за приливный цикл поступает больше, чем речной (Горин, 2013; Горин и др., 2018, 2019). В отлив он открывается в море узкой (17–20 м) мелководной (~0.5 м) протокой, в прилив соединение с морем представляет собой протоку шириной ~50 м и глубиной 1.7–2.0 м. Зона смешения пресных и морских вод в эстуарии р. Кехта из-за неболь-

шого пресноводного стока и сильного влияния прилива расположена непосредственно в самом эстуарии. Стратификация пресных и морских вод в нём не выражена, они гомогенно перемешиваются. В эстуарии наблюдаются хорошо выраженные реверсивные течения — в отлив вода стекает в море со скоростью до 0.2–0.3 м/с, в прилив течение со скоростью 0.6–0.7 м/с направлено из моря. В отлив солёность составляет 2–3‰, в прилив — 9–10‰. Воздействие пресноводного стока р. Кехта распространяется и на прилегающие к устью морские участки, однако эта зона невелика (не далее 2–3 км к северу от впадения реки в море), её ширина <100 м, стратификация не выражена, солёность варьирует (в зависимости от фазы приливного цикла и волнения) от 14–15 до 20–22‰. Таким образом, эстуарий р. Кехта представляет собой значительную по площади олигогалинную буферную барьерную зону смешения пресных и морских вод со слабо выраженным градиентом солёности, причём колебания абиотических факторов во время приливного цикла сглаживаются наличием “эстуарного барьера” в устье в виде мелководной протоки. Ежегодно в зимнее время под воздействием штормов устье р. Кехта блокируется гравийными наносами и битым льдом. В конце апреля–начале мая устье реки остаётся закрытым, сток воды осуществляется посредством фильтрации через гравийную косу. Прорыв устья происходит в середине мая в результате паводка на реке.

Половозрелых рыб во все годы отлавливали стандартным набором снастей (закидным неводом, жаберными сетями с шагом ячеи от 30 × 30 до 50 × 50 мм, спиннингами и нахлыстами) во время анадромной миграции и на нерестилищах перед нерестом или во время него. Для обнаружения скоплений производителей и поиска нерестилищ целевые работы проводили в сентябре, используя наблюдения с берега или лодки с последующим контрольным отловом производителей.

После отлова всех особей обездвиживали и умерщвляли концентрированным раствором (overdose) MS-222 (Ackerman et al., 2005; Guide ..., 2019) или применяли гвоздичное масло (Endo et al., 1972; Taylor, Roberts, 1999; Микодина и др., 2011), затем анализировали. Выполняли полный биологический анализ всех рыб — измеряли длину тела по Смитту (*FL*), массу тела (Правдин, 1966; Павлов и др., 2001), определяли пол и стадию зрелости половых желёз (Мурза, Христофоров, 1991; Макеева, 1992), извлекали отолиты и консервировали их пресно-сухим способом (Зиммерман и др., 2003).

Для общей характеристики популяций проанализировали 1337 экз. половозрелых рыб, из которых для микрохимического анализа отолитов отобрали 115 экз. из р. Коль и 105 экз. — из р. Кехта. Подбор рыб для анализа микрохимического состава отолитов осуществляли таким образом, чтобы были включены все особи правой части вариационного ряда изменчивости длины тела (самые крупные рыбы из пойманных). Тем самым длина и масса тела отобранных для исследования рыб были больше, чем средние значения этих показателей, характерных для объединённой выборки производителей. Именно такой подбор был обусловлен задачей выявления редких морф, которые у кунджи чаще встречаются у старшевозрастных особей (Arai, Morita, 2005; Umatani et al., 2018; Kuroda, Miyashita, 2022; Goto et al., 2024).

Для сравнительного анализа и уточнения интерпретации результатов микрохимического анализа отолитов кунджи привлекли собственные данные по двум другим видам. Использовали сведения по мальме (123 экз. из р. Коль и 115 экз. из р. Кехта) как близкому и массовому виду гольцов, сосуществующему с кунджей. Кроме того, использовали материал по кижучу *Oncorhynchus kisutch* (5 экз. из р. Коль) как виду, совершающему далёкие миграции в открытом океане, вдали от берегов в условиях океанической солёности.

Определение возраста рыб проводили методом световой микроскопии по отолитам, после чего оценки уточняли по шлифованным препаратам. При подсчёте годовых колец, а также при определении пресноводного и морского периодов жизни использовали рекомендации Гудкова (1991, 1996).

Ретроспективные реконструкции жизненного цикла кунджи проводили методом количественной оценки содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} и соотношения этих элементов в годовых зонах отолитов, маркирующих пресноводный и морской периоды жизни проходных рыб (Kalish, 1989, 1990; Radtke, 1989; Meyer-Rochow et al., 1992; Otake et al., 1994; Tzeng, Tsai, 1994; Limburg, 1995; Secor et al., 1995; Secor, Rooker, 2000; Volk et al., 2000; Зиммерман и др., 2003; Павлов и др., 2013, 2016б).

Использовали принятую для проходных лососёвых рыб, и гольцов в частности, схему периодизации жизненного цикла (Gross, 1991; Evolution ..., 2004; Schaffer, 2004), в которой выделяют две его основные фазы — раннюю пресноводную и морскую. Ранняя пресноводная фаза включает эмбриональный период и несколько первых лет жизни в натальной реке. Первые годы жизни в реке молодь лососей имеет характерную расчленяющую окраску и часто носит название “пестрятка” (parr), иногда ранний пресноводный период так и называют — “стадия пестрятки” (Evolution ..., 2004; Schaffer, 2004). Ранняя пресноводная фаза завершается смолтификацией, превращением пестряток в смолтов и покатной миграцией (скатом) последних из реки в море. Известно, что гольцы рода *Salvelinus* используют реки в качестве зимовальных стаций на поздних этапах жизненного цикла. По этой причине для гольцов принято выделять так называемый первичный скат (virgin outmigration), когда из рек впервые в жизни скатываются неполовозрелые особи, претерпевшие смолтификацию; рыб, которые в предыдущий год в летнее время нагуливались в море, затем перезимовали в реке и снова совершали выход из реки в море после зимовки, принято называть “veteran outmigrants” (Armstrong, Morrow, 1980; McCart, 1980; Hart et al., 2015; Courtney et al., 2016, 2018; Goto et al., 2024).

От каждой рыбы использовали преимущественно один левый отолит (сагитту). В том случае, когда левая сагитта имела так называемую “ватеритную структуру”, непригодную для микрохимического анализа (Melancon et al., 2005; Tzeng et al., 2007; Brown, Severin, 2009; Pracheil et al., 2014, 2019), использовали правую. В выборке из р. Коль у 11 экз. из 115 (9.6%) выявлены ватеритные левые сагитты, в выборке из р. Кехта — у 16 экз. из 105 (15.2%).

Для измерения содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} отолиты шлифовали с двух сторон до получения препарата толщиной ≤50 мкм. Шлиф изготавливали так, чтобы на наружной стороне зона примордиумов (нуклеарная зона отолита, соответствующая эмбриональному периоду развития) соприкоснулась с поверхностью. Отолиты 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°C жидкого полимера CrystalBond 509 (“AremcoProducts, Inc.”, США) и охлаждали до затвердения полимера. Окончательную полировку препарата проводили с использованием фетровых дисков и коллоидного раствора Al_2O_3. Полученный препарат промывали дистиллированной водой и протирали салфеткой, смоченной в 96%-ном этиловом спирте.

Содержание двухвалентных ионов определяли с применением рентгенофлуоресцентного микроанализа (Павлов и др., 2012, 2013, 2014, 2016б; Esin et al., 2022). Использовали энергодисперсионный спектрометр Tornado M4 (“Bruker AXS”, Германия). На экранном изображении отолита под микроскопом при увеличении ×100 вручную намечали линию из точек, в которой определяли массовую долю ионов Sr^{2+} и Ca^{2+} (далее по тексту — соотношение Sr/Ca) от зоны примордиумов к краю отолита в направлении нарастания колец. Расстояния рассчитывали в программе “Image J”, версия 1.4.3.67 (Schneider et al., 2012). В результате на отолите выстраивали трансекту индивидуального жизненного цикла (life history transect (LHT) — по: Kalish, 1990; Volk et al., 2000), которая позволяет с привязкой к возрасту восстановить пресноводный и морской периоды жизни каждой особи. Для уточнённых оценок переходов рыб из пресной воды в морскую и обратно интервалы между соседними точками на LHT составляли ~10 мкм, всего было не менее 250 точек. Измерения проводили без откачки воздуха, применяли усиленные рентгеновские импульсы для более точного определения количества и расчёта соотношения Sr/Ca, при максимальной мощности трубки (50 кВ, 600 мкА), при этом диаметр рентгеновского луча составлял 20 мкм. Расстояния от примордиумов до границ опаковых и гиалиновых колец 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.

Расшифровку жизненного цикла рыбы по LHT проводили с учётом критериев, принятых в исследованиях подобного рода. В случае низких значений соотношения Sr/Ca (менее 3.5×10^{-3}) считается, что этот период жизни особь провела в пресной воде (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1997; Kalish, 1989, 1990; Radtke, 1989; Secor et al., 1995; Doubleday et al., 2014). Возрастание значений соотношения Sr/Ca свидетельствует о переходе особи из прес-

ной воды в морскую (Arai, 2002; Arai et al., 2005; Arai, Morita, 2005). Для проходных лососёвых рыб индикатором этого перехода является более чем трёхкратное увеличение соотношения Sr/Ca (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1996, 1997; Kalish, 1989, 1990; Secor et al., 1995; Volk et al., 2000).

Обработку данных выполняли методами унивариантного статистического анализа, рассчитывали среднее значение и его ошибку. Для сравнения выборок из разных рек использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), различия оценивали с применением параметрического критерия Стьюдента (t_{st}) и непараметрических критериев Манна–Уитни (U) и Краскела–Уоллиса (H) (Лакин, 1990) в программе Statistica 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура и биологическая характеристика нерестовой части популяции кунджи рек Коль и Кехта

Популяции кунджи из рек Коль и Кехта существенно различаются по своей структуре (табл. 1). Длина и масса тела производителей в р. Кехта значительно больше, чем в р. Коль, различия достоверны (t_{st} при сравнении длины тела самцов равен 3.93, самок — 5.41, $p < 0.01$; при сравнении массы тела соответственно 5.58 и 8.05, $p < 0.01$). Производители кунджи из р. Кехта по сравнению с таковыми из р. Коль имеют бóльшие продолжительность жизни и средневзвешенный возраст, различия более выражены при сравнении самок. В то же время

Таблица 1. Характеристика кунджи *Salvelinus leucomaenis* из рек Коль и Кехта, Западная Камчатка

Параметр	Коль (n = 676)	Кехта (n = 661)
Длина тела по Смитту, мм*	446.3 (298–550) [315] / 515.5 (425–565) [361]	506.4 (355–703) [318] / 611.5 (422–726) [343]
Пределы варьирования модальной длины тела, мм*	390–485 / 439–554	441–539 / 523–650
Масса тела, г*	832.2 (264–1836) / 1102.3 (803–2230)	1488.7 (442–4100) / 2066.3 (915–4230)
Соотношение полов, самцы : самки	1.00 : 1.14	1.00 : 1.07
Максимальный полный возраст, лет	10	14
Модальный возраст, лет*	6 (36%) / 7 (31%)	7 (48%) / 9 (32%)
Средневзвешенный возраст, лет*	6.55 / 7.39	8.34 / 9.46
Возраст смолта, лет	3+ (57%) и 4+ (43%)	3+ (42%) и 4+ (58%)
Сроки покатной миграции молоди	С 10–12 июня по 25–30 июня	С 8–10 июня по 20–22 июня
Сроки анадромной миграции производителей	С 25–30 июля по 20–25 августа	С 10–15 августа по 20–25 августа
Сроки нереста	Первая декада сентября	Первая декада сентября
Сроки покатной миграции производителей после зимовки	10–31 мая	10–15 мая
Локализация нерестилищ	В притоках	В основном русле среднего и верхнего течения реки
Топография и гидрологический режим нерестилищ	Икра откладывается в гравий, в местах внедрения русловых вод в грунт, в конце плёса перед перекатом	

Примечание. Размеры, масса тела, соотношение полов и возраст (кроме возраста смолта) приведены по половозрелым производителям, которые в год поимки должны были отнереститься. *Над чертой — самцы, под чертой– самки; по длине и массе тела перед скобками — среднее значение, в круглых скобках — пределы варьирования показателя, в квадратных — число изученных особей, экз. Здесь и в табл. 5: n — число исследованных особей.

продолжительность раннего пресноводного периода (стадии пестрятки) сходна в обеих реках (3 или 4 года), в р. Кехта несколько больше смолтов скатывается в возрасте 4+. Среди производителей в обеих популяциях несколько больше самок, причём в р. Коль это преобладание более заметное. Это может быть обусловлено большей численностью карликовых и речных резидентных самцов в р. Коль (Кузищин и др., 2022а, 2022б).

Сроки захода производителей из моря в реки, нереста и выхода в море производителей после зимовки в обеих реках сходные, но длительность каждой из миграций меньше в р. Кехта. Кроме того, покатная миграция молоди-смолтов в р. Кехта проходит в более ранние и более сжатые сроки (табл. 1). В р. Кехта выход перезимовавших производителей весной из эстуария приурочен к моменту прорыва устья, после чего в течение 1–2 сут рыбы уходят в море. Нерестится кунджа в обеих реках в сходные сроки — в начале сентября, пик нереста приходится на 9–11 сентября.

В обеих реках топография и гидрологический режим нерестилищ сходен — самки закапывают икру в гравий в конце плёсов перед перекатами, в местах интенсивной инфильтрации руслового потока в грунт. Термический режим в эмбриональный период также сходен — в период нереста в начале сентября температура воды составляет 9–10°C, в ноябре она падает до 1°C и с середины декабря до середины апреля — всего 0.1–0.3°C (наши данные по электронным записывающим датчикам Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger (“Vemco”, Канада)). В то же время расположение нерестилищ в реках существенно различается (табл. 1). В бассейне р. Коль нерест кунджи выявлен только в небольших притоках реки. Нерестилища приурочены к участкам их среднего течения шириной всего 1.3–1.6 м и глубиной 0.5–0.7 м. Пространственное расхождение кунджи и тихоокеанского лосося симы *O. masou*[1] обеспечивается освоением кунджей более узких участков притоков, выше по течению от нерестилищ симы. Поэтому нерестилища кунджи в притоках р. Коль столь ограничены по площади, что перед каждым перекатом расположен только один нерестовый бугор.

В р. Кехта, наоборот, нерестилища кунджи приурочены к основному руслу среднего и верхнего течения, где ширина участков достигает 25.0–30.0 м, глубина — 0.7–1.1 м (табл. 1). Во время нереста кунджа в р. Кехта образует состоящие из нескольких десятков производителей нерестовые скопления перед перекатами. В результате в этих местах реки могут быть локализованы десятки нерестовых бугров. Очень часто в бассейне в р. Кехта кунджа использует те же участки, на которых размножаются крупные производители проходной микижи *Parasalmo mykiss*. Однако конкуренции между этими видами в р. Кехта нет, так как сроки их нереста и сроки эмбрионального развития не пересекаются во времени. Таким образом, кунджа нерестится в бассейне р. Коль в условиях весьма ограниченного пространства небольших ручьёв, тогда как в р. Кехта — в условиях открытого пространства широких и глубоких плёсов.

Изменчивость микрохимического состава отолитов кунджи

Анализ соотношения Sr/Ca в LHT на отолитах выявил вариабельность в течение жизни особей из обеих рек, отражающую высокое разнообразие миграционного поведения. Мы выделили несколько типов строения отолитов по микрохимическому составу. Наибольшее разнообразие выявлено у кунджи из р. Кехта.

Река Кехта. На LHT всех проанализированных отолитов кунджи выявлены варьирующие, но в целом низкие значения соотношения Sr/Ca в первые три или четыре года. Максимальные значения не превышают 3.15×10^{-3}, что соответствует этапу жизни молоди (пестряток) в реке до первичного ската в море (табл. 2, рис. 1). У всех исследованных особей доля Sr^{2+} наименьшая в первой годовой зоне, далее наблюдается её закономерное увеличение с годами, максимума она достигает в год, предшествующий скату в море. Так, во второй год жизни пестряток доля Sr^{2+} в соответствующей годовой зоне отолита достоверно больше, чем в первой (ANOVA: *F*-критическое 3.1832, *F*-тест 3.3436, $p = 0.0011$), в третьей больше, чем во второй (ANOVA: *F*-критическое 3.1864, *F*-тест 3.3744, $p = 0.0010$). Также достоверные различия выявлены при сравнении соотношения Sr/Ca в третьей и четвёртой годовых зонах отолитов особей кунджи, которые скатывались в море в возрасте 4+ (ANOVA: *F*-критическое 3.1855, *F*-тест 3.6125, $p = 0.0010$). Кроме того, на LHT всех отолитов прослеживается заметное сокращение доли Sr^{2+} в гиалиновых (зимних) зонах, в среднем она меньше в ~1.2 раза по сравнению с таковой в опаковых.

[1] По своей топографии и гидрологическому режиму нерестилища кунджи в притоках р. Коль очень сходны с таковыми симы (Кузищин и др., 2009).

Таблица 2. Соотношения массовых долей Sr/Ca × 10^{-3} в годовых зонах отолитов кунджи *Salvelinus leucomaenis*, соответствующих раннему речному периоду жизни (стадии пестрятки) из рек Кехта и Коль, Западная Камчатка

Зона отолита	Кехта	Коль	$t_{st}/U/H$
1-я Опаковая	1.41 ± 0.05 (1.08–1.98) [10.27]	1.61 ± 0.08 (1.03–2.11) [9.55]	**2.12/0.0083/4.1154**
1-я Гиалиновая	1.25 ± 0.05 (1.03–1.56) [9.74]	1.45 ± 0.05 (1.03–1.95) [8.96]	**2.83/0.0061/5.2357**
1-я Речная в целом	1.48 ± 0.08 (1.03–2.05) [14.47]	1.58 ± 0.13 (1.03–2.11) [17.18]	0.65/0.2978/0.7852
2-я Опаковая	1.76 ± 0.09 (1.25–2.54) [11.88]	2.34 ± 0.10 (1.21–2.84) [12.01]	**4.31/0.0016/6.2784**
2-я Гиалиновая	1.51 ± 0.06 (1.08–1.79) [10.13]	2.15 ± 0.09 (1.18–2.72) [10.34]	**5.92/0.0009/9.1323**
2-я Речная в целом	1.66 ± 0.10 (1.08–2.54) [11.13]	2.26 ± 0.16 (1.18–2.84) [18.43]	**3.18/0.0041/5.6972**
3-я Опаковая	2.08 ± 0.10 (1.29–3.04) [12.04]	2.67 ± 0.13 (1.63–3.21) [12.29]	**3.60/0.0039/5.8562**
3-я Гиалиновая	1.83 ± 0.08 (1.33–2.28) [9.27]	2.47 ± 0.13 (1.39–3.08) [11.81]	**4.19/0.0021/6.7723**
3-я Речная в целом	1.96 ± 0.11 (1.29–3.04) [13.25]	2.62 ± 0.19 (1.39–3.21) [14.35]	**3.01/0.0053/5.7925**
4-я Опаковая	2.49 ± 0.11 (1.85–3.15) [11.98]	2.85 ± 0.14 (2.09–3.39) [11.98]	**2.02/0.0087/4.0085**
4-я Гиалиновая	2.22 ± 0.10 (1.69–2.64) [10.33]	2.73 ± 0.13 (2.03–3.12) [10.62]	**3.11/0.0049/5.5418**
4-я Речная в целом	2.41 ± 0.13 (1.69–3.15) [12.45]	2.81 ± 0.16 (2.03–3.39) [14.11]	1.94/0.1608/2.3108

Примечание. Здесь и в табл. 3: перед скобками — среднее значение и его ошибка, в круглых скобках — пределы варьирования показателя, в квадратных — коэффициент вариации; t_{st}, U, H — критерии (оценки значимости различий) соответственно Стьюдента, Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса; полужирным выделены значения критериев, соответствующие статистически значимым ($p < 0.05$) различиям между рыбами из разных рек.

После периода пресноводных лет жизни пестряток, характеризующегося низкими значениями соотношения Sr/Ca и включающего третий или четвёртый годы, на трансектах наблюдается существенное увеличение доли Sr^{2+}, что характеризует переход рыб к жизни в солоноватых и морских водах. По конфигурации LHT выявлен высокий уровень полиморфизма.

На отолитах **I типа** ($n = 19$) после раннего пресноводного периода, продолжающегося 3 года, в периферических годовых зонах отчётливо заметно повышение доли Sr^{2+} в области первого опакового кольца и последующее столь же существенное её снижение в области гиалинового кольца. В опаковых периферических зонах отолитов этого типа максимальные значения соотношения Sr/Ca варьируют от 5.01 до 5.05 × 10^{-3}, не опускаясь ниже 3.83 × 10^{-3} в разные годы при средних значениях от 4.43 до 4.53 × 10^{-3}. В последующих гиалиновых зонах соотношение Sr/Ca уменьшается и в среднем составляет от 3.16 до 3.23 × 10^{-3}, что сопоставимо с таковым в годовых зонах раннего речного периода (рис. 1а, 1б; табл. 3). Таким образом, отолиты I типа характеризуются отчётливым периодическим чередованием периферических опаковых зон с относительно высокими значениями соотношения Sr/Ca и гиалиновых зон с низкими. При этом значения соотношения Sr/Ca в периферических опаковых зонах в 1.73–1.77 раза превышают таковые в годовых зонах раннего речного периода в целом и указывают на обитание рыб в зоне солоноватых вод, а именно в солоноватоводном эстуарии р. Кехта.

На отолитах **II типа** конфигурация LHT иная. В ранний пресноводный период характер изменений соотношения Sr/Ca в годовых зонах сходен с таковым на отолитах I типа, также постепенно и закономерно увеличивается доля Sr^{2+} к году, предшествующему скату (табл. 2; рис. 1в, 1г). Продолжительность раннего речного периода жизни таких рыб составляла 3 или 4 года, их соотношение в выборке примерно равное (21 экз. — 3 года, 20 экз. — 4 года). В обоих случаях максимальные средние значения соотношения Sr/Ca были в год, предшествующий первичному скату из реки.

После завершения раннего пресноводного периода и ската из реки в море в каждой из опаковых периферических зон отолитов наблюдается серия резких кратковременных увеличений значений соотношения Sr/Ca, достигающих на максимальных экстремумах величин от 8.32

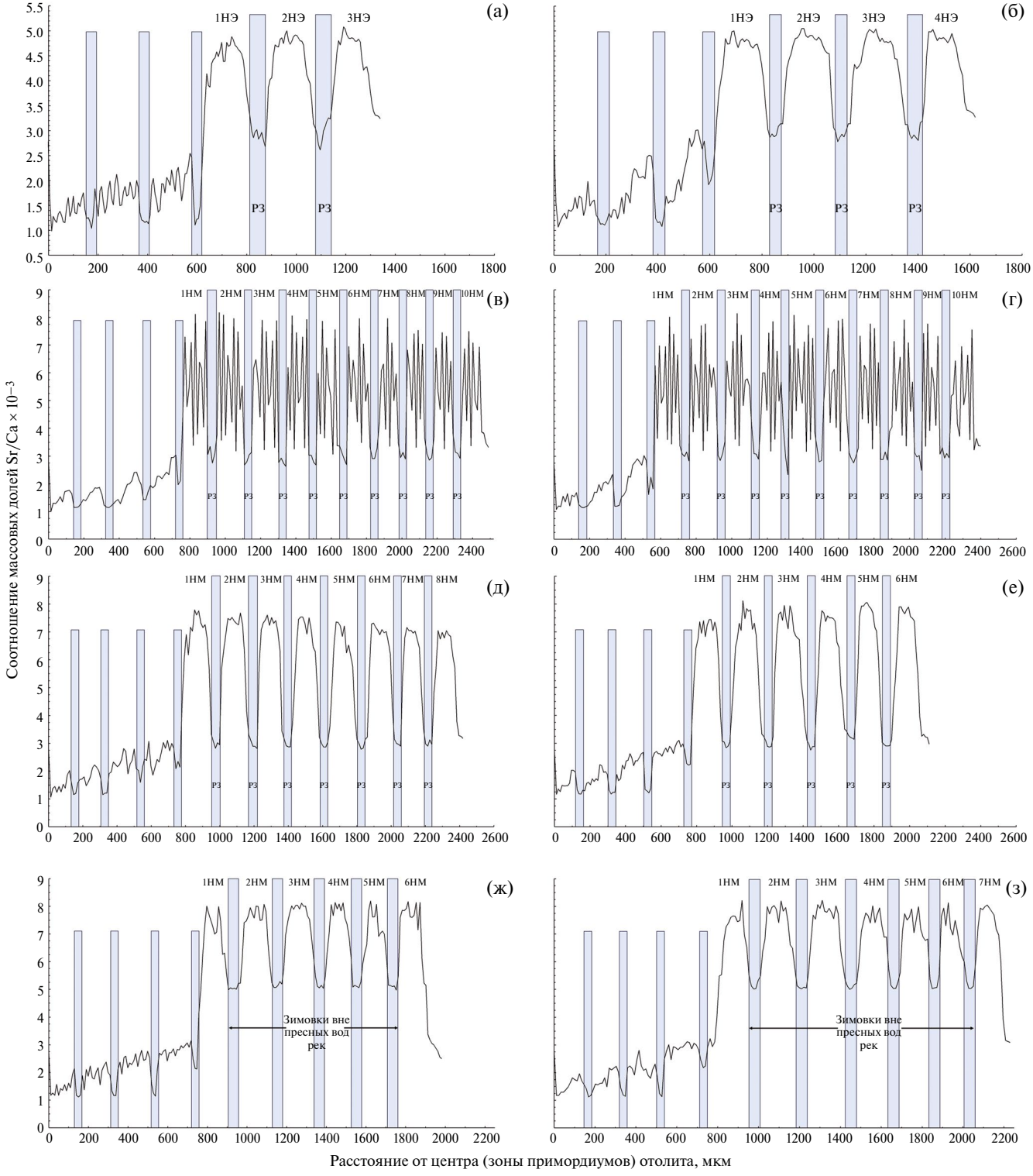


Рис. 1. Трансекты жизненной истории кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Кехта на отолитах I (а, б), II (в, г), III (д, е) и IV (ж, з) типов и отолитах с трансектами сочетанного типа (и–м): а – самец длиной тела по Смитту (*FL*) 410 мм, массой (*W*) 703 г, возраст 3.3+; б — самец *FL* 435 мм, *W* 854 г, возраст 3.4+; в – самка *FL* 726 мм, *W* 4230 г, возраст 4.10+; г — самка *FL* 714 мм, *W* 4180 г, возраст 3.10+; д — самец *FL* 665 мм, *W* 3210 г, возраст 4.8+; е — самка *FL* 605 мм, *W* 2100 г, возраст 4.6+; ж — самец *FL* 613 мм, *W* 2620 г, возраст 4.6+; з — самка *FL* 668 мм, *W* 3340 г, возраст 4.7+; и – самка *FL* 688 мм, *W* 4100 г, возраст 3.2.5+; к – самка *FL* 643 мм, *W* 2950 г, возраст 3.2.4+; л — самец *FL* 690 мм, *W* 4000 г, возраст 3.2.3.2+; м — самка *FL* 556 мм, *W* 1680 г, возраст 4.2.4+. (□) — гиалиновые (зимние) кольца; НЭ, НМ — летний нагул соответственно в солоноватых водах эстуария и в море, цифра обозначает очерёдность; РЗ — зимовка в реке.

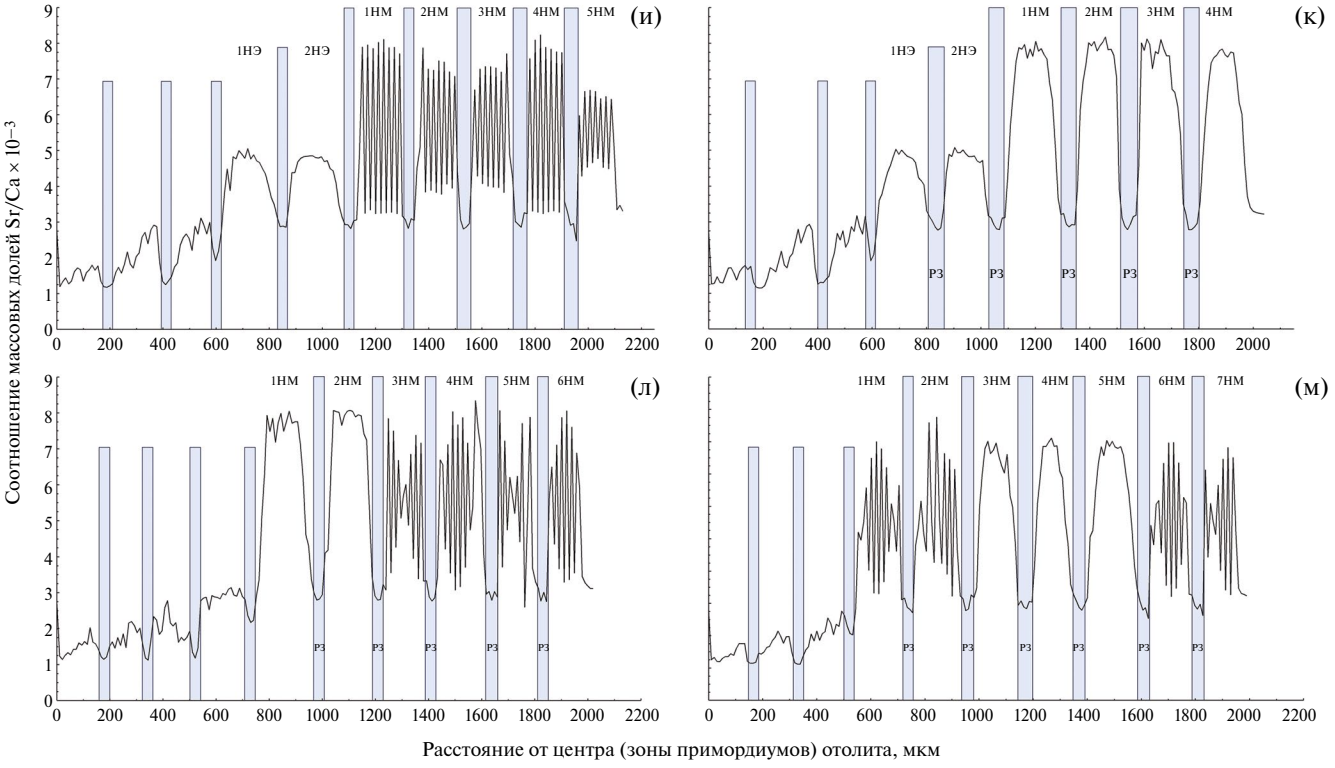


Рис. 1. Окончание.

до 8.38×10^{-3}. Максимальные экстремумы чередуются со столь же резкими падениями соотношения Sr/Ca, где в минимальных экстремумах оно варьирует от 3.26 до 3.37×10^{-3} (в среднем составляя от 3.12 до 3.19×10^{-3} в разные годы), что сопоставимо с таковыми в пресноводных годовых зонах. В каждой из периферических опаковых зон выявлено от шести до восьми такого рода чередований. При этом в каждой из гиалиновых зон выявлены низкие значения соотношения Sr/Ca, не превышающие 3.26×10^{-3} и в среднем составляющие от 3.16 до 3.20×10^{-3} в разные годы (табл. 3; рис. 1в, 1г). Таким образом, в отолитах кунджи II типа наблюдается частое и резко выраженное чередование участков с высокой и низкой долей Sr^{2+} в периферических опаковых зонах, но при этом в гиалиновых зонах оно во всех случаях низкое, сходное с таковым в ранний пресноводный период.

Отолиты **III типа** также выделяются по конфигурации трансект в периферических годовых зонах. В то же время соотношение Sr/Ca в годовых зонах раннего пресноводного периода хорошо соответствует таковому у кунджи с отолитами I и II типов, средние и максимальные значения показателя сходны. В той же мере наблюдается закономерное увеличение доли Sr^{2+} в течение раннего пресноводного периода от первого года к году, предшествующему первичному скату из реки (табл. 2; рис. 1д, 1е). При этом в выборке все без исключения особи с отолитами III типа ($n = 10$) совершали первичный скат в море только в возрасте 4 лет.

В периферических годовых зонах наблюдается значительное повышение доли Sr^{2+} в области опаковых колец с последующим резким уменьшением в области следующих за ними гиалиновых колец (рис. 1д, 1е). При этом в периферических опаковых зонах соотношение Sr/Ca остаётся высоким и не падает менее 5.05×10^{-3}. В среднем значения соотношения Sr/Ca в опаковых зонах составляют от 6.36 до 6.57×10^{-3} (табл. 3). Значения соотношения Sr/Ca в опаковых зонах на отолитах III типа достоверно меньшие по сравнению с таковыми в максимальных экстремумах на отолитах II типа (ANOVA: для первой опаковой зоны — F-критическое 3.1862, F-тест 3.7224, $p = 7.49 \times 10^{-3}$; H 15.63; для второй — F-критическое 3.1841, F-тест 3.8125, $p = 2.05 \times 10^{-3}$; H 22.15; для третьей — F-критическое 3.1854, F-тест 3.7921, $p = 1.19 \times 10^{-3}$; H 20.49). В зонах гиалиновых колец значения показателя соот-

Таблица 3. Соотношения массовых долей Sr/Ca × 10^{-3} в разных зонах отолитов кунджи *Salvelinus leucomaenis*, соответствующих периоду после завершения пресноводной фазы жизненного цикла и первичного и последующих выходов в эстуарий/море (реки Кехта и Коль, Западная Камчатка)

Зона отолита	Тип строения отолита	Кехта	Коль	$t_{st}/U/H$
1-я Опаковая "морская/эстуарная"	I	4.43 ± 0.10 (3.84–5.01) [10.29]	4.83 ± 0.17 (3.94–5.05) [12.57]	**2.03/0.0091/3.1825**
	II	7.94 ± 0.18 (7.63–8.38) [16.13]* / 3.19 ± 0.09 (3.12–3.36) [8.95]	8.01 ± 0.20 (7.64–8.14) [15.42]* / 3.34 ± 0.10 (3.21–3.41) [9.37]	0.26/0.6975/0.6312 / 1.11/0.5514/1.1136
	III	6.36 ± 0.21 (5.29–7.75) [15.57]	6.48 ± 0.19 (5.17–7.67) [13.49]	0.42/0.5941/1.0347
	IV	7.47 ± 0.17 (6.12–8.21) [14.11]		
1-я Гиалиновая	I	3.16 ± 0.15 (2.81–3.21) [9.24]	3.35 ± 0.12 (2.97–3.39) [8.36]	0.99/0.6166/0.8879
	II	3.18 ± 0.16 (2.82–3.21) [10.13]	3.29 ± 0.13 (2.96–3.31) [9.28]	0.53/0.7263/0.9127
	III	3.14 ± 0.15 (2.80–3.22) [12.05]	3.32 ± 0.12 (3.02–3.47) [9.86]	0.94/0.5683/0.7765
	IV	5.13 ± 0.16 (5.01–5.27) [10.69]		
2-я Опаковая "морская/эстуарная"	I	4.51 ± 0.12 (3.84–5.03) [11.31]	4.85 ± 0.18 (4.01–5.01) [14.85]	1.62/0.2245/1.6974
	II	8.05 ± 0.21 (7.81–8.36) [16.08]* / 3.15 ± 0.09 (3.13–3.37) [9.57]	8.02 ± 0.20 (7.77–8.27) [15.47]* / 3.28 ± 0.10 (3.14–3.47) [8.61]	0.10/0.8039/0.7562 / 0.97/0.6128/1.1327
	III	6.57 ± 0.22 (5.05–7.33) [15.68]	6.75 ± 0.20 (5.16–7.35) [14.16]	0.61/0.8853/0.8946
	IV	7.48 ± 0.18 (7.06–8.21) [14.29]		
2-я Гиалиновая	I	3.23 ± 0.10 (2.89–3.27) [10.11]	3.34 ± 0.11 (2.94–3.38) [9.29]	0.74/0.7165/1.1125
	II	3.20 ± 0.09 (2.88–3.26) [11.42]	3.29 ± 0.12 (2.96–3.30) [8.36]	0.60/0.8359/1.0030
	III	3.19 ± 0.11 (2.89–3.27) [10.89]	3.31 ± 0.21 (3.04–3.51) [10.24]	0.51/0.8975/0.8672
	IV	5.11 ± 0.19 (5.02–5.25) [11.56]		
3-я Опаковая "морская/эстуарная"	I	4.53 ± 0.13 (3.83–5.05) [11.47]	4.87 ± 0.20 (4.12–5.10) [15.09]	1.42/0.3318/1.2975
	II	8.15 ± 0.19 (7.79–8.32) [16.03] / 3.12 ± 0.09 (2.88–3.26) [8.41]	8.12 ± 0.20 (7.89–8.27) [14.08]* / 3.28 ± 0.14 (3.10–3.41) [10.18]	0.11/0.9106/0.7526 / 0.96/0.7328/1.0687
	III	6.49 ± 0.21 (5.16–7.49) [14.18]	6.56 ± 0.22 (5.02–8.16) [13.24]	0.23/0.9236/0.7745
	IV	7.51 ± 0.21 (6.11–8.25) [15.33]		
3-я Гиалиновая	I	3.14 ± 0.10 (2.87–3.27) [9.53]	3.33 ± 0.12 (3.03–3.41) [12.67]	1.22/0.3648/1.3123
	II	3.16 ± 0.11 (2.88–3.26) [9.85]	3.25 ± 0.14 (3.05–3.49) [9.55]	0.51/0.6975/1.1453
	III	3.16 ± 0.10 (2.94–3.26) [10.24]	3.29 ± 0.14 (2.98–3.50) [12.61]	0.76/0.5526/1.1531
	IV	5.12 ± 0.18 (5.01–5.24) [9.69]		

Примечание. *Значения соотношения Sr/Ca в максимальных (над чертой) и минимальных (под чертой) экстремумах.

ношения Sr/Ca остаются сходными. В целом в периферических гиалиновых зонах на отолитах III типа доля Sr^{2+} падает до значений, характерных для раннего пресноводного периода жизни пестряток в годовых зонах, предшествующих скату их в море. Максимальное значение не превышает 3.27×10^{-3}, средние значения располагаются в пределах от 3.14 до 3.19×10^{-3} в разные годы. Эти значения сходны с таковыми на отолитах I и II типов.

На LHT отолитов **IV типа** выделяются два участка — центральный, с низкой долей Sr^{2+}, соответствующей раннему пресноводному периоду жизни молоди до первичного ската в море, и периферический, где наблюдаются более высокие значения соотношения Sr/Ca. Соотношение Sr/Ca в центральных годовых зонах и конфигурация трансект в полной мере соответствуют таковым на отолитах всех трёх предыдущих типов, значения показателя закономерно увеличиваются от первого года жизни к году, предшествующему скату в море (табл. 2, рис. 1ж, 1з). Также в гиалиновых зонах центральной части отолитов IV типа содержится относительно меньше Sr^{2+}, чем в опаковых, как у отолитов других типов (рис. 1а–1е). Ранний пресноводный период жизни рыб с отолитами IV типа продолжается 4 года ($n = 2$).

После завершения пресноводного периода и первичного ската молоди из реки на LHT наблюдается значительное увеличение значения соотношения Sr/Ca в опаковых зонах. Максимальные значения составляют от 8.21 до 8.25×10^{-3}, средние — от 7.43 до 7.51×10^{-3} (табл. 3). При этом значения соотношения Sr/Ca в периферических опаковых зонах больше по сравнению с таковыми на отолитах III типа, причём различия достоверны (рис. 2). В то же время значения соотношения Sr/Ca в периферических опаковых зонах на отолитах IV типа достоверно меньше по сравнению с таковыми в максимальных экстремумах в периферических опаковых зонах отолитов II типа (оценки различий $t_{st}/U/H$: для 1-й опаковой зоны — 2.05/0.0093/3.1788; для 2-й — 2.06/3.1818/3.1800; для 3-й — 2.26/0.0089/3.3367; значения всех критериев соответствуют различиям при $p < 0.05$).

Периферические опаковые зоны с относительно высокими значениями соотношения Sr/Ca чередуются с гиалиновыми зонами, где значения показателя заметно меньше, чем в опаковых (рис. 1ж, 1з; рис. 2). В то же время соотношение Sr/Ca в периферических гиалиновых зонах на отолитах IV типа существенно больше, чем в таковых на отолитах I–III типов. Значения показателя не опускаются не ниже 5.01×10^{-3},

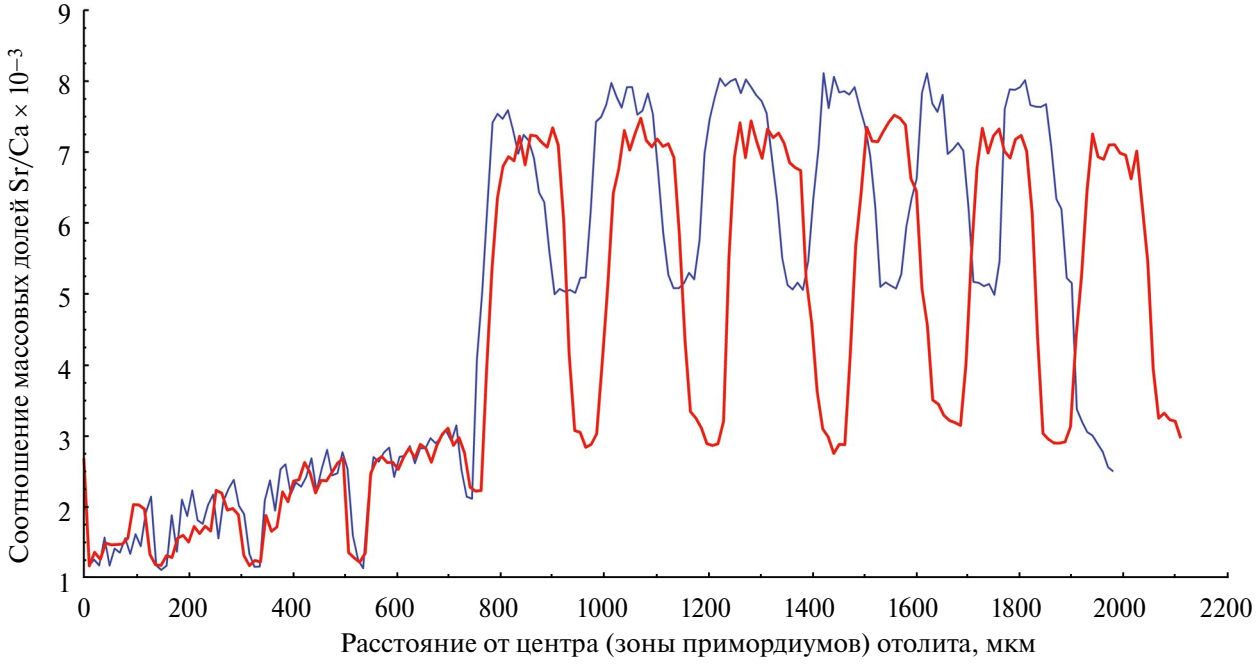


Рис. 2. Трансекты жизненной истории кунджи *Salvelinus leucomaenis* на отолитах III (—) и IV (—) типов. Обе особи принадлежат к демографической группе 4.6+. Оценки различий (критерии Стьюдента/Манна–Уитни/Краскелла–Уоллиса): 1-я периферическая опаковая зона — 3.96/0.0044/5.2618; 2-я — 3.43/0.0059/3.9722; 3-я — 3.20/0.0065/4.1315. Различия по всем критериям значимы при $p < 0.05$.

в среднем составляют от 5.11 до 5.13×10^{-3}, пределы варьирования признаков не перекрываются, наблюдается хиатус (табл. 3). Более того, значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых зонах отолитов IV типа имеют тенденцию к сходству с таковыми в опаковых зонах на отолитах I типа, но при этом на отолитах IV типа доля Sr^+ достоверно больше, а ряды распределений почти не пересекаются (t_{st} варьирует от 2.66 до 3.71; U — от 0.0079 до 0.0053 во всех случаях попарного сравнения).

Таким образом, на отолитах IV типа наблюдается хорошо выраженное периодическое чередование опаковых зон с относительно высокими значениями соотношения Sr/Ca и гиалиновых зон с относительно низкими значениями. Однако выявленные повышенные значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых зонах на отолитах IV типа по сравнению с отолитами других типов указывают на то, что зимуют рыбы с отолитами IV типа не в реке, а в условиях солоноватой воды.

Кроме описанных выше четырёх типов строения отолитов в выборке обнаружены и другие варианты конфигурации LHT. Эти отолиты затруднительно выделить в самостоятельные типы, так как их трансекты сочетают в себе те или иные элементы строения, характерные для отолитов I–III типов (рис. 1и–1м). Так, обнаружены отолиты, у которых после зоны раннего речного периода жизни наблюдаются два или три чередования опаковых и гиалиновых зон, свойственных отолитам I типа, которые впоследствии сменяются опаковыми и гиалиновыми зонами, характерными для отолитов II (рис. 1и) или III (рис. 1к) типов. Выявлены особи, у которых сразу после годовых зон раннего речного периода формируются опаковые и гиалиновые зоны, характерные для отолитов III типа, сменяемые после 2–3 лет зонами, типичными для отолитов II типа (рис. 1л). Наиболее сложная конфигурация в изученной выборке выявлена у особей, одна из которых представлена на рис. 1м. У таких рыб сразу после годовых зон раннего речного периода формируются 2–3 годовых зоны, характерные для отолитов II типа, сменяемые далее несколькими (2–4) годовыми зонами, которые подобны отолитам III типа и, в свою очередь, вновь сменяются годовыми зонами отолитов II типа. Значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых и опаковых зонах на отолитах, где выявлено сочетание годовых зон разного типа в полной мере соответствуют таковым на отолитах “основных” типов. Учитывая сложносоставной характер конфигурации трансект, мы даём им обобщённое наименование “сочетанный тип строения отолитов”.

Р е к а К о л ь. Анализ соотношения Sr/Ca в LHT на отолитах кунджи из р. Коль также выявил полиморфизм в строении отолитов. В целом конфигурации LHT на отолитах кунджи из р. Коль сопоставимы с таковыми у кунджи из р. Кехта, однако разнообразие типов строения в р. Коль оказалось ниже. В выборке выявлены отолиты только I, II и III типов строения. Кроме того, в выборке из р. Коль также есть отолиты с сочетанными типами строения, но их разнообразие оказалось меньшим по сравнению с кунджей из р. Кехта.

По соотношению Sr/Ca в ранний речной период наблюдается закономерная тенденция увеличения показателя на протяжении жизни в реке. Наибольшие значения наблюдаются в годовой зоне, предшествующей первичному скату в море. В целом в годовых зонах (опаковых и гиалиновых) в ранний пресноводный период у кунджи из р. Коль наблюдается более высокая доля Sr^{2+} по сравнению с кунджей из р. Кехта, различия достоверны. Примечательно, что в гиалиновых зонах отолитов кунджи из р. Коль падение доли Sr^{2+} выражено в значительно меньшей степени, чем у кунджи из р. Кехта (табл. 2).

По конфигурации LHT в периферических годовых зонах наблюдается высокая степень сходства отолитов кунджи из обеих рек. Типы строения отолитов по соотношению Sr/Ca кунджи из р. Коль в полной мере соответствуют таковым из р. Кехта. Примеры с разными типами строения отолитов особей из р. Коль, в том числе с сочетанными типами, приведены на рис. 3. Различия между кунджей из разных рек выявлены только по значению соотношения Sr/Ca в периферических опаковых годовых зонах на отолитах I типа: у кунджи из р. Коль оно оказалось достоверно бóльшим. По остальным параметрам установлена высокая степень сходства и достоверных различий не выявлено (табл. 3; рис 1, 3).

Все особи с отолитами I типа ($n = 4$) имели продолжительность речного периода только 3 года, особи с отолитами III типа ($n = 11$) — только 4 года. Доли особей кунджи с отолитами II типа с 3 (42 экз.) и 4 (40 экз.) годами раннего речного периода примерно равные.

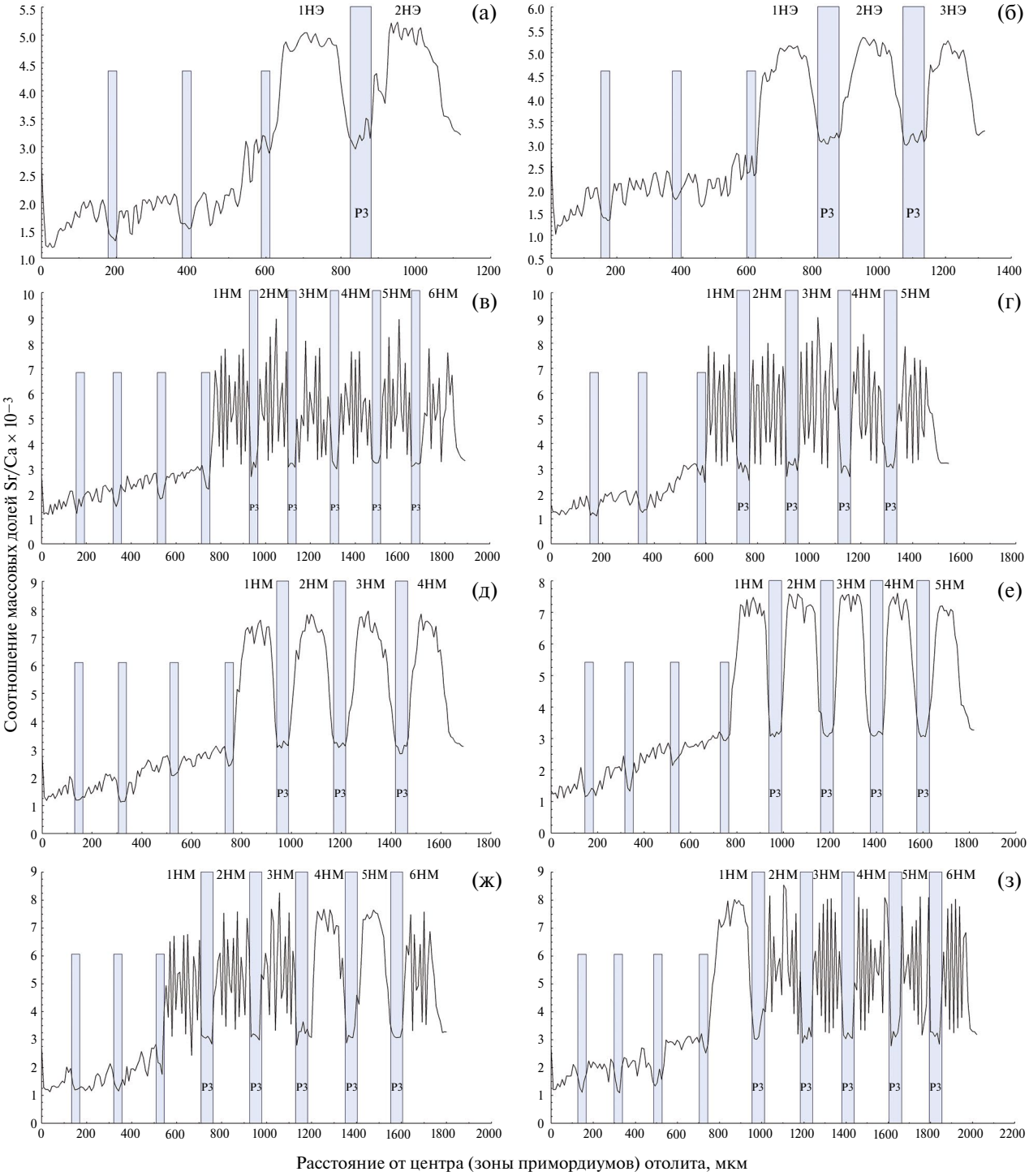


Рис. 3. Трансекты жизненной истории кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Коль на отолитах I (а, б), II (в, г) и III (д, е) и отолитах с трансектами сочетанного типа (ж, з): а – самец длиной тела по Смитту (*FL*) 390 мм, массой (*W*) 610 г, возраст 3.2+; б — самец *FL* 420 мм, *W* 813 г, возраст 3.3+; в – самка *FL* 565 мм, *W* 2230 г, возраст 4.6+; г — самка *FL* 553 мм, *W* 1850 г, возраст 3.5+; д — самец *FL* 537 мм, *W* 1250 г, возраст 4.4+; е — самка *FL* 527 мм, *W* 1488 г, возраст 4.5+; ж — самец *FL* 550 мм, *W* 1750 г, возраст 3.3.2.1+; з — самка *FL* 542 мм, *W* 2010 г, возраст 3.1.5+. Обозначения см. на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности миграционного полиморфизма кунджи рек Кехта и Коль по данным интерпретации микрохимического состава отолитов

Форма LHT на отолитах и анализ содержания Sr^{2+} и Ca^{2+} в разных годовых зонах отолитов кунджи из рек Коль и Кехта дают основания для интерпретации особенностей миграций вида при обитании в море. Первые годы жизни кунджа со всеми типами строения отолитов проводит в реке; конфигурация LHT более или менее сходна для обеих рек (рис. 1, 3). Важнейшие различия проявляются после первичного ската молоди и нагула вне реки. Этот период жизни хорошо маркируется высокой долей Sr^{2+} в периферических годовых зонах.

У кунджи с отолитами I типа в опаковых зонах доля Sr^{2+} превышает таковую в гиалиновых (речных) в 1.73–1.77 раза. Это указывает на выход из реки и нагул в среде с повышенной солёностью. Однако нагуливается кунджа с отолитами I типа не в море. Известно, что у лососёвых рыб при переходе к жизни в морской среде доля Sr^{2+} в отолитах увеличивается в три раза и более (Casselman, 1982; Radtke et al., 1988, 1996, 1997; Kalish, 1989, 1990; Secor et al., 1995; Volk et al., 2000). Выявленное у особей с отолитами I типа увеличение доли Sr^{2+} характерно для рыб, которые нагуливаются в солоноватых водах эстуариев и устьевой зоне рек, где солёность варьирует от 9 до 16‰ (Secor et al., 1995; Secor, Piccoli, 1996; Otake, Uchida, 1998; Kafemann et al., 2000; Secor, Rooker, 2000; Goto et al., 2024). Тем самым значения соотношения Sr/Ca в периферических опаковых зонах отолитов кунджи дают основания полагать, что нагуливаются такие рыбы в эстуарии, в котором формируется зона с невысокой солёностью. Это подтверждают наши наблюдения и контрольные обловы в эстуарии р. Кехта (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2022а, 2022б). В нём весь летний период постоянно присутствует кунджа *FL* 250–400 мм, которая активно питается преимущественно молодью звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* и мизидами (Mysidae). В эстуарии р. Кехта кунджа нагуливается и активно питается до середины сентября, тогда как мигрирующие из моря через эстуарий более крупные особи быстро его проходят, имея пустые желудки. Нагуливаясь летом в эстуарии, кунджа с отолитами I типа возвращается в реки на зимовку, на что указывают низкие значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых (зимних) зонах отолитов, формирующихся после опаковых (летних) (рис. 1а, 1б, 3а, 3б). После зимовки следующей весной эти рыбы вновь выходят в эстуарий, обитают в нём несколько месяцев и снова возвращаются в реку на следующую зимовку. При этом заход кунджи в реки на зимовку после эстуарного нагула не обязательно связан с половым созреванием — в середине сентября рыбы, мигрирующие из эстуария, имеют половые железы II стадии зрелости. В то же время длительный нагул в эстуарии (не менее двух циклов) приводит к половому созреванию кунджи при *FL* 380–400 мм. Кунджа, достигшая половой зрелости в эстуарии, заходит в реку на нерест в конце августа. В отличие от р. Кехта р. Коль не образует эстуария лагунно-лиманного типа, фактически его аналогом является участок моря, непосредственно примыкающий к устью реки. В связи с этим у р. Коль солоновато-водная зона непостоянная, она разрушается под воздействием штормов, что не способствует нагулу большого количества кунджи в условиях низкой солёности.

Таким образом, анализ соотношения Sr/Ca в LHT на отолитах кунджи I типа даёт основания говорить об их мигрантном образе жизни. Нагул таких особей приурочен к участкам с низкой солёностью: либо к лагунно-лиманному эстуарию (как в р. Кехта), либо непосредственно к прилегающему к устью участку моря, где солёность варьирует от 2–3 до 9–10‰ (как в р. Коль). Жизненный цикл кунджи из рек Коль и Кехта с отолитами I типа состоит из неоднократных последовательных выходов в участки с солоноватыми водами для нагула в них летом, чередующихся с зимовкой в реке. Такой тип миграций мы классифицируем как эстуарный (EE).

Анализ формы LHT на отолитах кунджи II типа (рис. 1в, 1г, 3в, 3г) указывает на другой тип миграций. Значения соотношения Sr/Ca в максимальных экстремумах опаковых зон отолитов (от 7.63 до 8.38×10^{-3}) сопоставимы со значениями этого показателя в годовых зонах проходного тихоокеанского лосося кижуча, который нагуливается в открытом океане в течение нескольких лет, причём достоверных различий не выявлено (Sr/Ca: от 7.89 до 8.35×10^{-3}, $n = 5$; ANOVA: F-критическое 3.1524, F-тест 4.8823, $p = 5.33 \times 10^{-2}$; H 42.58). Такие значения соотношения Sr/Ca, когда доля Sr^{2+} более чем в 3.5 раза превышает таковые в речных годовых зонах, по аналогии с кижучем указывает на то, что кунджа с отолитами II типа выходит в участки

моря с высокой морской солёностью. Однако пребывание кунджи в морской воде продолжается короткое время: максимальные экстремумы сменяются минимальными, среднее значение соотношения Sr/Ca в разные годы падает от 3.12 до 3.19×10^{-3}, что указывает на её возвращение в пресную или слабосолёную воду. Весьма вероятно, что кунджа с отолитами II типа в период формирования минимальных экстремумов подходит к берегам, в район устья рек, где формируется шлейф пресной воды. Примечательно, что минимальные и максимальные экстремумы чередуются резко (различаются не менее чем в 2.5 раза) и часто, в летний период наблюдается шесть–восемь таких смен. По нашим наблюдениям, перезимовавшие в реке особи кунджи скатываются в море в конце мая, обратно массово мигрируют во второй половине августа, в среднем продолжительность летнего нагула в море у кунджи составляет ~10 нед., следовательно, длительность одного цикла высокий пик–низкий пик варьирует от 9 до 12 (в среднем 10) сут. Тем самым рыбы пребывают ~5 сут в морской воде и столько же в распреснённой приустьевой зоне рек. Наши расчёты согласуются с данными по морским миграциям кунджи из рек о-ва Хоккайдо: считается, что кунджа может жить при солёности >25‰ около 5 сут, а затем перемещается в участки с меньшей солёностью (Morita et al., 2013; Kuroda, Miyashita, 2022). По этой причине представляется маловероятным, чтобы максимальные экстремумы в опаковых зонах отолитов формировались бы в открытом море, вдали от берегов. Наиболее вероятно, что, выходя в море, кунджа может перемещаться в более глубокие слои воды, солёность которых выше, чем поверхностных. У побережья Западной Камчатки слой распреснённой воды распространяется на удаление до 10 км от берега, но его мощность в летнее время составляет не более 5 м. На глубинах >5 м располагается слой более холодной и солёной воды (от 18 до 31‰) (Коваль и др., 2012, 2018; Горин, Коваль, 2019). Тем самым формирование максимальных экстремумов в опаковых зонах отолитов кунджи II типа может быть обусловлено её заходом в глубинные горизонты с высокой солёностью. Это подтверждают наши наблюдения. В июле–августе были проведены контрольные обловы в море на глубине 6–8 м на удалении от берега 400–500 м, во время которых было поймано 5 экз. кунджи (*FL* 540–600 мм), в желудках которых обнаружены морские придонные рыбы — молодь наваги *Eleginus gracilis*, керчаков (Cottidae[2]) и морских камбал (Pleuronectidae), которые не принадлежали к ассоциированному с пресными водами виду звёздчатая камбала. Сходное явление мы установили ранее для других рек Камчатки (Павлов и др., 2014). В то же время пребывание кунджи в морской воде с высокой солёностью требует последующего восстановления водно-солевого баланса пассивным способом, следовательно, необходима миграция рыб в опреснённую воду. Вместе с тем кунджа с отолитами II типа зимует в реке, на что указывают низкие значения соотношения Sr/Ca в гиалиновых зонах.

Жизненный цикл кунджи с отолитами II типа из рек Коль и Кехта характеризуется миграциями в море, в котором она многократно уходит на глубину и откармливается в придонных участках, возвращением в распреснённые приустьевые участки для восстановления осмотического баланса и зимовкой в реке. Учитывая постоянные регулярные перемещения кунджи из морских вод в распреснённые, мы выделили челночный тип миграций в рамках проходной стратегии (SH). Челночный тип миграционной стратегии кунджи соответствует в целом миграционному поведению кунджи из рек о-ва Хоккайдо. В работах разных исследователей он обозначен как “frequent migrants” (Arai, Morita, 2005; Morita et al., 2013; Goto et al., 2024). Сходное миграционное поведение кунджи с неоднократными заходами в пресные воды из моря и обратно описано у особей из рек о-ва Сахалин (Гриценко, Чуриков, 1976).

Конфигурация LHT на отолитах кунджи III типа, где в периферических опаковых зонах наблюдаются высокие значения соотношения Sr/Ca (среднем от 6.36 до 6.57×10^{-3} в разные годы), также указывает на мигрантный образ жизни. Эти рыбы, по-видимому, выходят из рек за пределы эстуариев и нагуливаются в море. Доля Sr^{2+} в периферических опаковых зонах по сравнению с речными увеличивается в 2.6–3.0 раза. Морские миграции кунджи с отолитами III типа продолжаются один летний сезон, после чего рыбы возвращаются в реку на зимовку: в гиалиновых зонах соотношение Sr/Ca падает до значений, сходных с ранним речным периодом (рис. 1д, 1е, 3д, 3е). После зимовки следующей весной эти рыбы вновь выходят в море на нагул в течение нескольких месяцев и снова возвращаются в реку на следующую зимовку. В даль-

[2] Таксономическая принадлежность керчаков к семейству Cottidae приведена по: Froese, Pauly, 2026.

нейшем такие циклы многократно повторяются в течение жизни, в р. Кехта таких циклов может быть 8–10. В то же время соотношение Sr/Ca в периферических опаковых зонах отолитов сохраняется высоким на протяжении летнего нагула, без резких минимальных экстремумов. Это говорит о том, что такие рыбы в течение лета нагуливаются в более или менее сходных условиях солёности. Обращает на себя внимание факт, что максимальные значения соотношения Sr/Ca в опаковых зонах отолитов III типа меньше по сравнению с таковыми в максимальных экстремумах отолитов II типа (табл. 3). Эти различия достоверны (ANOVA: 1-я опаковая зона: *F*-критическое 3.3475, *F*-тест 6.1574, $p = 2.67 \times 10^{-5}$; *H* 55.39; 2-я опаковая зона: *F*-критическое 3.3621, *F*-тест 4.8965, $p = 8.38 \times 10^{-4}$; *H* 40.16; 3-я опаковая зона: *F*-критическое 3.3455, *F*-тест 6.0625, $p = 5.89 \times 10^{-5}$; *H* 57.05). Меньшие значения соотношения Sr/Ca в опаковых зонах отолитов III типа по сравнению с кунджей с челночным типом миграций указывают на то, что нагуливаются рыбы в участках моря с меньшей солёностью, чем в придонной зоне. Вместе с тем большее или меньшее постоянство соотношения Sr/Ca говорит о постоянной в течение лета приуроченности к зоне солёности, которая существенно выше, чем в эстуарии, но ниже, чем в придонном слое на глубинах >5 м. Такой зоной является поверхностный слой воды вдоль побережья Западной Камчатки, объединяющий устьевые области многих рек региона, его мощность 3–5 м, ширина >10 км, солёность от 10 до 15–20‰ (Коваль и др., 2012, 2018; Горин, Коваль, 2019). В связи с этим представляет интерес сравнение конфигурации LHT кунджи и мальмы с прибрежно-проходным типом миграций. Сравнительный анализ показал, что LHT кунджи с отолитами III типа и прибрежно-проходной мальмы весьма сходны, а по соотношению Sr/Ca в периферических опаковых зонах достоверных различий не выявлено (рис. 4). Тем самым есть основания полагать, что нагуливается кунджа с отолитами III типа там же, где и прибрежно-проходная мальма. Ранее было показано, что мальма в период морских миграций придерживается преимущественно зоны континентального шельфа, в зоне воздействия пресноводного стока, предпочитая приповерхностный слой воды до глубины 5 м (West, Wiswar, 1985; Jarvela, Thorsteinson, 1997, 1999; Morita et al., 2009a, 2013; Courtney et al., 2016, 2018). Учитывая высокую степень сходства между кунджей с отолитами III типа и прибрежно-проходной мальмой, мы имеем все основания полагать, что морские миграции и летний нагул кунджи проходят в эпипелагиали прибрежной зоны моря у берегов Западной Камчатки, где в летнее время формируется слой морской воды с пониженной солёностью. Фактически кунджа с отолитами III типа обитает там же, где обитает мальма из рек Западной Камчатки. По нашим наблюдениям, после первой и последующей зимовок кунджа мигрирует из рек в море в середине мая, возвращается в реку во второй половине августа, то есть в море рыбы проводят ~90 сут.

Таким образом, жизненный цикл кунджи из рек Коль и Кехта с отолитами III типа состоит из неоднократных последовательных выходов в море с постоянным в течение лета нагулом в приповерхностной зоне морского прибрежья, чередующихся с зимовкой в реке. По аналогии с другими видами, прежде всего с мальмой (Павлов и др., 2012, 2014, 2016а), кунджу с отолитами III типа мы характеризуем как прибрежно-проходную (СА). Такой же тип миграций описан для кунджи из рек Японских о-вов, который обозначают как “annual migrants” (Arai, Morita, 2005; Morita et al., 2013; Kuroda, Miyashita, 2022; Goto et al., 2024).

Особую группировку представляют собой особи кунджи с отолитами IV типа. В опаковых зонах отолитов этих рыб накапливается относительно больше Sr^2, чем у прибрежно-проходной кунджи (с отолитами III типа), но меньше, чем в максимальных экстремумах опаковых зон отолитов II типа (табл. 3). Наибольшие различия связаны с соотношением Sr/Ca в периферических гиалиновых зонах отолитов IV типа, где оно существенно больше, чем у кунджи всех остальных миграционных типов (рис. 1–3). Такая конфигурация LHT указывает на то, что в летнее время кунджа с отолитами IV типа нагуливается, скорее всего, в тех же участках моря, что и рыбы с прибрежно-проходным типом миграционной стратегией. Возможно, особи с отолитами IV типа могут отходить дальше от берега и пребывать в зоне с более высокой солёностью открытого моря.

Особый интерес представляет зимний период. Так, в периферических гиалиновых зонах отмечены высокие значения соотношения Sr/Ca, которые превышают таковые для опаковых зон кунджи с эстуарным типом миграционной стратегии. Это указывает на то, что зимует кунджа с отолитами IV типа за пределами рек, но не в открытом море. Есть основания прийти к вы-

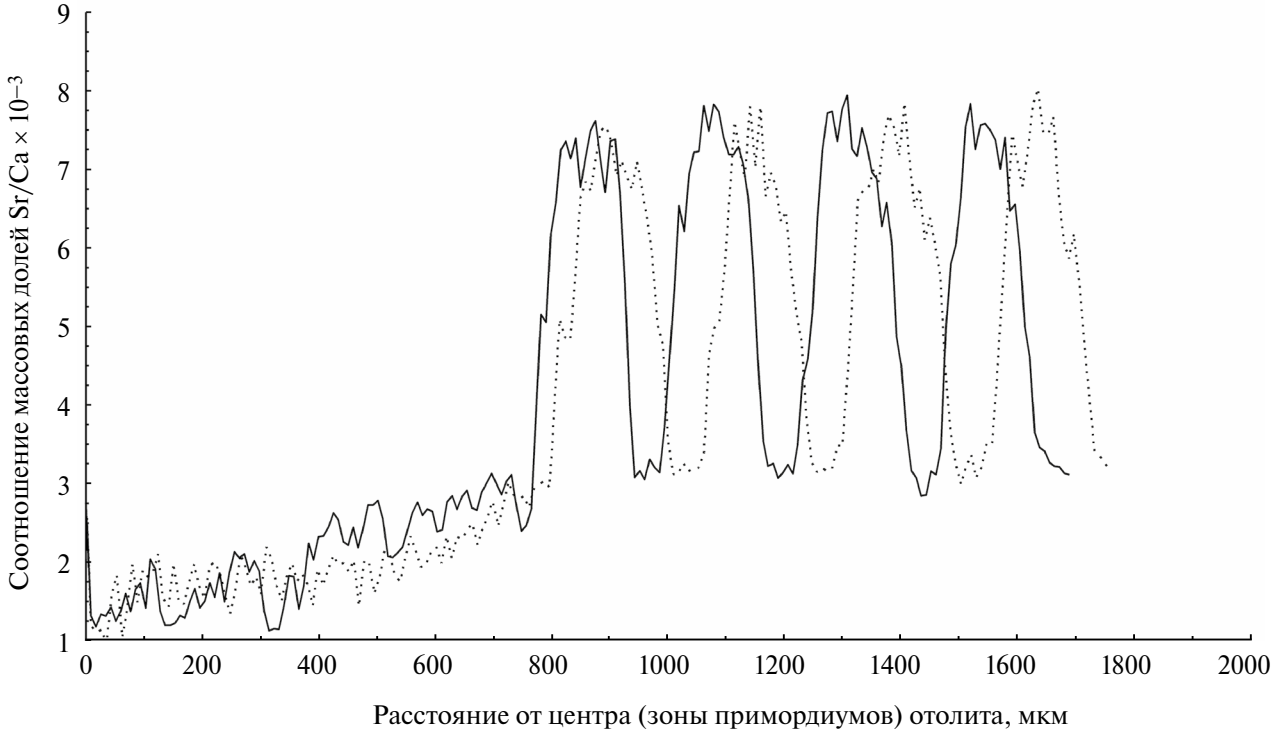


Рис. 4. Трансекты жизненной истории кунджи *Salvelinus leucomaenis* на отолитах III типа (·····) и прибрежно-проходной мальмы *Salvelinus malma* (—). Обе особи принадлежат к популяциям из р. Коль и к демографической группе 4.4+. Оценки различий (критерии Стьюдента/Манна–Уитни/Краскелла–Уоллиса): 1-я периферическая опаковая зона — 0.27/0.8816/1.3627; 2-я — 0.17/0.9365/1.2708; 3-я — 0.03/0.9869/1.0657. Различия по всем критериям недостоверны.

воду о том, что это происходит в эстуарной зоне рек. Однако крайне маловероятно, чтобы такие рыбы зимовали в эстуариях рек Кехта и Коль. По нашим данным, в зимнее время в результате сильных штормов устья обеих рек блокируются гравийными наносами, сток пресной воды до ранней весны в р. Коль, а в р. Кехта до середины мая осуществляется за счёт фильтрации речной воды через гравийные косы. Более того, зимние штормы забрасывают в эстуарии ледяные торосы и крупные льдины, в результате чего эстуарии рек Коль и Кехта представляют собой нагромождение морского и пресноводного льда, которые могут образовывать ледовые завалы от поверхности до дна. По всей видимости, кунджа с отолитами IV типа зимует в эстуарной зоне других, более крупных рек Западной Камчатки. Известно, что гольцы рода *Salvelinus* используют неродные реки как место для зимовки, хотя размножаются в родных реках. Такие факты описаны у мальмы (для которой характерен очень высокий уровень хоминга), причём зимовка рыб часто приурочена к более крупным речным системам по сравнению с натальными реками, где вид воспроизводится (Armstrong, 1974; Armstrong, Morrow, 1980; DeCicco, 1997; Brown et al., 2014; Harris et al., 2015; Smith et al., 2026). Также известны случаи использования кунджей эстуариев неродных рек о-ва Хоккайдо в зимнее время как стаций для переживания неблагоприятных условий в море (Arai et al., 2005; Morita et al., 2013; Kuroda, Miyashita, 2022; Goto et al., 2024). Можно предположить, что кунджа с отолитами IV типа зимовала, например, в эстуарии р. Большая (самом крупном по площади на Западной Камчатке), расположенном в ~160 км к югу от устьев рек Коль и Кехта, или в эстуарии р. Воровская, расположенном в ~45 км к северу. Наше предположение основано в том числе на данных, что кунджа совершает миграции вдоль берега и в течение морского нагула перемещается на расстояния в десятки и сотни километров (Machidori, 1986; Takami, 1995; Takami et al., 1996; Kuroda, Miyashita, 2022).

Таким образом, в отличие от кунджи с другими типами миграционной стратегии кунджа с отолитами IV типа длительное время — ряд последовательных лет — проводит в море или солоноватых водах, включая зимний период, не заходя в реки на зимовку. Такие рыбы до-

стигают половой зрелости очень поздно — обе изученные особи впервые нерестились бы в возрасте 10 и 11 лет. В реках о-ва Хоккайдо описаны кунджи, которые проводят в море лето и зиму, исследователи их называют анадромными (anadromous migrants) или океанскими резидентами (ocean residents) (Takami et al., 1996; Arai et al., 2005; Morita et al., 2013; Kuroda, Miyashita, 2022; Goto et al., 2024). Особей кунджи с отолитами IV типа, которых мы обнаружили, затруднительно отнести к группе типично проходных рыб, так как зимовали они, всего вероятнее, в распреснённой устьевой зоне рек, а не в открытом море. Тем не менее, зимовка вне рек с известной долей условности даёт основание называть таких рыб проходными (AA).

Помимо четырёх основных типов строения отолитов в обеих выборках из разных рек обнаружены особи с сочетанными типами конфигурации LHT, отражающими смену типа миграций в онтогенезе отдельных особей, переход от эстуарного типа миграций к челночному или прибрежно-проходному или чередование челночного и прибрежно-проходного типов миграций. Так как картина соотношения Sr/Ca в разных годовых зонах отолитов хорошо укладывается в основные типы строения отолитов, не представляется целесообразным выделять множество мелких миграционных типов. В целом эту сборную группу особей с сочетанными типами конфигурации LHT мы называем рыбами с переходным типом миграционной стратегии.

Сравнительные особенности миграционного полиморфизма кунджи в реках Коль и Кехта

В целом конфигурация LHT по соотношению Sr/Ca в отолитах кунджи характеризуется сходством между популяциями из рек Коль и Кехта, резко различающихся по своей геоморфологии. В то же время мы выявили различия по некоторым чертам строения и центральных, и периферических годовых зон отолитов.

Так, у кунджи из р. Коль в годовых зонах раннего пресноводного периода накапливается относительно больше Sr^{2+} по сравнению с кунджей из р. Кехта. Особенно выражена разница в соотношении Sr/Ca в гиалиновых зонах раннего речного периода (табл. 2). В то же время в обеих реках хорошо выражена тенденция к повышению доли Sr^{2+} с возрастом и достижению максимума в год, предшествующий первичному скату (рис. 1, 3).

Сравнительный анализ соотношения Sr/Ca в периферических годовых зонах отолитов разных типов у кунджи из обеих рек показал высокое сходство между ними (табл. 3; рис. 1, 3). Различия обнаружены только по соотношению Sr/Ca в опаковых зонах отолитов рыб с эстуарным типом миграций, у кунджи из р. Коль доля Sr^{2+} оказалась выше.

Однако между рыбами из рек Коль и Кехта выявлена разница в разнообразии типов строения отолитов и, соответственно, миграционных типов. В р. Кехта разнообразие оказалось выше, чем в р. Коль, кроме того, выявлены существенные различия в соотношении особей с разными типами миграций. Так, в р. Коль доминирует кунджа с челночным типом миграций, доля таких рыб превышает 70%. Кунджа с другими миграционными типами встречается редко, особенно это характерно для рыб с эстуарным типом миграций: обнаружено всего четыре такие рыбы, а среди рыб с переходной миграционной стратегией встречаются только два варианта, когда в онтогенезе особей происходила смена челночных миграций на прибрежно-проходные и наоборот (табл. 4).

В р. Кехта большую часть кунджи составляют особи с челночным типом миграций, однако доля таких рыб заметно меньше по сравнению с р. Коль — менее 40%. В то же время существенную часть популяции составляют рыбы с эстуарным типом миграций, их более 18%. Примечательно, что среди кунджи р. Кехта заметная доля приходится на особей с переходными типами миграций, в онтогенезе которых был этап нагула в эстуарии. В сумме доля рыб, ассоциированных с эстуарным типом миграций, составляет ~37% (табл. 4). Важно отметить, что только в р. Кехта обнаружены проходные особи, зимовка которых проходила за пределами пресных вод реки, но они единичны.

Кроме того, между кунджей из рек Коль и Кехта выявлены некоторые различия в структуре популяций, в частности, по демографическим показателям. Так, в р. Кехта среди всех миграционных типов встречаются рыбы самого старшего возраста — более 10 лет, а также в ней существенно большее разнообразие демографических групп (табл. 1, 5). В целом популяция кунджи из р. Кехта представлена более крупными старшевозрастными производителями по сравнению с р. Коль. В то же время имеются и некоторые черты сходства. Так, в обеих реках среди рыб с эстуарным типом миграций обна-

Таблица 4. Соотношение особей кунджи *Salvelinus leucomaenis* с разными типами миграционной стратегии в реках Коль и Кехта, Западная Камчатка

Тип миграционной стратегии (условное обозначение)	Кехта		Коль	
	Доля рыб, %	Число рыб, экз.	Доля рыб, %	Число рыб, экз.
Эстуарный (EE)	18.10	19	3.48	4
Челночный проходной (SH)	39.05	41	71.31	82
Прибрежно-проходной (CA)	9.52	10	9.56	11
Проходной (AA)	1.90	2		
Переходный:				
EE→SH	13.33	14		
EE→CA	5.72	6		
SH→CA→SH	8.57	9	13.04	15
CA→SH	3.81	4	2.61	3
Итого	100	105	100	115

Таблица 5. Демографические группы у половозрелых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis* с разными типами миграционной стратегии в реках Коль и Кехта, Западная Камчатка

Тип миграционной стратегии (условное обозначение)	Кехта (n = 105)	Коль (n = 115)
Эстуарный (EE)	3.2+, 3.3+, 3.4+	3.2+, 3.3+, 3.4+
Челночный проходной (SH)	3.3+, 3.4+, 3.5+, 3.6+, 3.7+, 3.8+, 3.9+, 3.10+, 4.3+, 4.4+, 4.5+, 4.6+, 4.7+, 4.8+, 4.9+, 4.10+	3.3+, 3.4+, 3.5+, 3.6+, 4.2+, 4.3+, 4.5+, 4.6+
Прибрежно-проходной (CA)	4.3+, 4.4+, 4.5+, 4.6+, 4.8+	4.3+, 4.4+, 4.5+
Проходной (AA)	4.6+, 4.7+	
Переходный:		
EE→SH	3.5+, 3.6+, 3.7+	
EE→CA	3.5+, 3.6+	
SH→CA→SH	3.5+, 3.6+, 4.5+	3.5+, 3.6+, 4.5+, 4.6+
CA→SH	4.5+, 4.6+	4.4+, 4.5+, 4.6+

ружены особи, которые совершают первичный скат в море в возрасте 3 лет. С другой стороны, в обеих реках кунджа с прибрежно-проходным типом миграций происходит от смолтов, которые совершают первичный скат в море в возрасте 4 года.

Таким образом, в более крупной, многоводной и разветвлённой р. Коль в популяции кунджи выявлено меньшее разнообразие миграционных типов по сравнению с р. Кехта, небольшой тундровой рекой, с неразвитой придаточной системой, но у которой имеется хорошо выраженный солоноватоводный эстуарий лагунно-лиманного типа.

Миграционный полиморфизм кунджи Западной Камчатки в реках разного типа

Результаты исследования микрохимического состава отолитов показали высокий уровень миграционного полиморфизма у кунджи из рек

Западной Камчатки. Выявлен ряд различий в структуре популяций и разнообразии миграционных типов у кунджи из рек, которые различаются по геоморфологии и строению эстуарной зоны. Различия проявляются и в особенностях протекания раннего пресноводного периода жизни (стадия пестрятки), и в период нагула вне реки.

В обеих реках продолжительность раннего пресноводного периода оказалась сходной: анализ соотношения Sr/Ca в отолитах половозрелых рыб показал, что скатились из реки они в возрасте 3 и 4 лет. Эти данные хорошо согласуются с результатами работ по анализу процессов дифференциации в поколении молоди кунджи в ранний пресноводный период (Кузищин и др., 2022а, 2022б). В то же время между рыбами разных рек выявлены достоверные различия по доле Sr^{2+} в годовых зонах раннего пресноводного периода. В р. Коль у молоди кунджи в отолитах накапливается существенно большее относительное количество этого иона. Вероятно, это обусловлено различиями в питании пестряток. В обеих реках молодь кунджи активно питается икрой тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в летне-осенний период (Кузищин и др., 2015, 2022а, 2022б). Потребление икры лососей, содержащей значительное количество Sr^{2+}, приводит к его накоплению в отолитах, создавая так называемый “ложный морской сигнал”. Тем самым молодь, которая в большей степени потребляет икру лососей, характеризуется более высокими значениями соотношения Sr/Ca (Farrell, Campana, 1996; Kennedy et al., 2000; Gibson-Reinemer et al., 2009; Jaecks, 2010; Miller et al., 2010; Jaecks, Quinn, 2014; Jaecks et al., 2016). Реки Коль и Кехта существенно различаются между собой по численности локальных стад тихоокеанских лососей — в р. Коль обитают все шесть видов, которые достигают очень высокой численности и широко осваивают всю речную систему, включая небольшие притоки (Павлов и др., 2009). В притоках р. Коль, которые являются основной зоной обитания молоди кунджи, с конца июля массово нерестится горбуша *O. gorbuscha*, в августе — сима, а с конца сентября и до января в притоках нерестится кижуч (Павлов и др., 2009; Кузищин, 2010; Кузищин и др., 2010а, 2010б; Кузищин, Груздева, 2015). В результате молодь кунджи в притоках р. Коль питается икрой лососей длительный период, в том числе и в холодное время года, что отражается на относительно высокой доле Sr^{2+} в её отолитах. В бассейне малой р. Кехта численность лососей существенно меньше, особенно это относится к таким видам, как сима и кижуч, основным видом здесь является горбуша. Поэтому период питания молоди кунджи икрой лососей ограничен второй половиной августа–первой неделей сентября, когда нерестится горбуша. В связи с этим в отолитах молоди кунджи из р. Кехта накапливается существенно меньшее относительное количество Sr^{2+} по сравнению с отолитами молоди из бассейна р. Коль. Особенно заметна малая доля Sr^{2+} в гиалиновых зонах отолитов, когда в р. Кехта молодь кунджи икрой уже не питается. В связи с этим конфигурация LHT в годовых зонах раннего пресноводного периода является маркером популяции и позволяет различать особей из рек Коль и Кехта. Вероятно, лучшие условия питания молоди кунджи в бассейне р. Коль приводят к её более высокому темпу роста и, как следствие, скату большего числа смолтов в возрасте 3 лет по сравнению с р. Кехта (табл. 1).

Значительно более существенные различия между популяциями кунджи из рек с разной геоморфологией проявляются в миграционном полиморфизме. Он существенно выше в малой р. Кехта по сравнению с более крупной, многоводной и разветвлённой р. Коль (табл. 1, 4).

Одним из важнейших факторов, определяющих разнообразие миграционных типов кунджи, является большой по размеру эстуарий лиманно-лагунного типа, образованный при впадении р. Кехта в море. Наличие более или менее устойчивой солоноватоводной зоны смешения речных и морских вод предопределяет появление значительного количества рыб, реализующих свой жизненный цикл, совершая короткие миграции без выхода в море. Нагул гольцов и других лососёвых рыб в эстуарии можно рассматривать как эффективный путь освоения ресурсов ближней зоны устьев рек, прежде всего, за счёт 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 (Otto, 1971; Saunders et al., 1975; Shaw et al., 1975; Clarke et al., 1981; McCormick et al., 1989; Arnesen et al., 1993). Кроме того, в р. Кехта нагул в эстуарии прежде всего могут использовать мелкие смолты

кунджи как промежуточный этап жизненного цикла, когда в результате роста рыб развивается их солеустойчивость, благодаря чему в дальнейшем возможен более успешный переход к жизни в море. Ранее было показано, что мелкие смолты кунджи имеют пониженную способность противостоять осмотическому стрессу, они не всегда сразу готовы к морскому нагулу по сравнению с более крупными, но на следующий год такие смолты уже полностью способны нагуливаться в море (Yamamoto, Nakano, 1996; Yamamoto et al., 1999; Arai, Morita, 2005; Goto et al., 2024). В р. Кехта кунджа с эстуарным типом миграций и особи с переходными типами, включающими эстуарный период, имели возраст первичного ската 3 года. Наличие эстуария в итоге позволяет избегать осмотического стресса мелким смолтам, повышая общую выживаемость покатников. В то же время кунджа с эстуарным типом миграций в популяции р. Коль является редкой морфой, так как у этой реки нет устойчивой солоноватоводной зоны, даже в летнее время из-за частых штормов зона смешения речных и морских вод быстро исчезает. Тем самым строение эстуария р. Коль предопределяет воздействие внешних факторов, направленных против реализации эстуарного типа миграций у кунджи.

В обеих реках бóльшая часть кунджи реализует челночный тип миграционной стратегии, причём в популяции р. Коль таких рыб подавляющее большинство. По-видимому, во время нагула в море кунджа из обеих рек при челночном типе морских миграций предпочитает использовать кормовые ресурсы в придонном горизонте моря, её основными видами-жертвами становятся морские рыбы, приуроченные ко дну, — навага, керчаки, морские виды камбал и другие. Эти массовые виды рыб, достигающие высокой численности и биомассы на шельфе Западной Камчатки (Терентьев и др., 2013; Матвеев, Терентьев, 2016; Новикова и др., 2020), вероятно, выступают в качестве устойчивой, надёжной и богатой кормовой базы кунджи во время её морских миграций.

Примечательно, что доля кунджи с прибрежно-проходным типом миграции, которая, всего вероятнее, приурочена к эпипелагиали прилегающих к побережью Западной Камчатки участков Охотского моря, отмечена в обеих реках примерно в равной доле (табл. 4). Это говорит о том, что геоморфология рек и строение их эстуариев не оказывают столь сильного влияния на выбор рыбами этого типа миграционной стратегии. Не исключено, что прибрежно-проходная кунджа может пребывать в конкурентных отношениях с другим видом гольцов — мальмой, которая во время своего морского нагула использует приповерхностный слой прибрежной зоны моря (Dunton et al., 2006; Courtney et al., 2016, 2018; Harris et al., 2017). В то же время напряжённость межвидовых отношений между кунджей и мальмой в приповерхностном слое моря может быть низкой из-за расхождения в пищевых предпочтениях — мальма питается преимущественно беспозвоночными (Craig, 1977; Armstrong, Morrow, 1980; Craig, Haldorson, 1981; West, Wiswar, 1985), тогда как кунджа — хищник, предпочитающий питаться рыбой (Machidori, 1986; Takami, 1995; Takami et al., 1996; Morita, 2001; Goto et al., 2023, 2024). Есть основания полагать, что прибрежно-проходная кунджа, исходя из её локализации в верхних слоях моря, должна питаться пелагическими видами рыб. Это могут быть представители семейства корюшковых (Osmeridae) — зубастая корюшка *Osmerus mordax*, мойва *Mallotus villosus* (Черешнев и др., 2002); молодь тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и другие пелагические виды рыб. Есть данные, что кунджа из рек северных Японских о-вов во время морских миграций питается многими видами эпипелагических рыб (Machidori, 1986; Takami, 1995; Takami et al., 1996; Morita, 2001; Goto et al., 2023, 2024).

Таким образом, челночный и прибрежно-проходной типы миграций у кунджи из рек Коль и Кехта различаются не только временем пребывания в море и в пресных водах. Принципиальные различия заключаются в вертикальной дифференциации кунджи, её ориентацией либо на придонную зону моря (у рыб с челночным типом миграций), либо на приповерхностную (у рыб с прибрежно-проходным типом миграций). Тем самым во время морского нагула происходит пространственное биотопическое разобщение кунджи с разными типами миграционной стратегии. Для гольцов рода *Salvelinus* расхождение пищевых ниш по оси бенталь–пелагиаль рассматривают как один из путей дивергенции и симпатрического формообразования в озёрах (McPhail, 1961, 1984; Есин, Маркевич, 2017; Маркевич, Есин, 2018). В случае кунджи из рек Западной Камчатки речь о дивергенции не идёт, так как выявлены особи с переходными типами миграционной стратегии. Пространственное расхождение может демонстрировать высокую экологическую пластичность кунджи, способность осваивать

широкий спектр ресурсов прибрежной зоны моря через изменения миграционной стратегии. В то же время не выявлено ни одного случая перехода от придонного нагула к пелагическому в течение одного нагульного сезона. Смена типа миграционной стратегии происходит только после зимовки в реке, ранней весной. Следовательно, вряд ли возможно, чтобы кунджа с челночным и прибрежно-проходным типами миграций принадлежала бы к устойчивым морфам, в данном случае это является проявлением индивидуальной изменчивости. В то же время причины, обусловливающие индивидуальный выбор миграционной стратегии, выходят за рамки настоящего исследования и остаются пока не выясненными.

Существенные различия выявлены между кунджей из соседних рек по размерному и возрастному составам. В р. Коль преобладают относительно некрупные рыбы более молодого возраста по сравнению с кунджей р. Кехта. Такие различия, на наш взгляд, являются следствием разницы в биологии размножения. В р. Коль все выявленные нерестилища кунджи расположены только в небольших ручьях-притоках. Тем самым размножается кунджа в бассейне р. Коль в стеснённых условиях на маловодных, узких нерестилищах. Наоборот, в р. Кехта кунджа нерестится на просторных, многоводных участках основного русла. Для лососей показано, что у одного вида размер производителей коррелирует с водностью речного потока на нерестилищах: чем более сильный поток, тем больше размер производителей (Lindsey et al., 1959; Hartman et al., 1962; Trotter, 1987, 1989, 1997; Meka et al., 2003; Кузищин и др., 2008). В связи с этим разница в строении нерестилищ предопределяет и различия в размерах кунджи в разных реках. В бассейне р. Коль преимущества получают некрупные производители, способные проникать в небольшие ручьи и преодолевать мелководные перекаты. Наоборот, в бассейне р. Кехта преимущество получают производители крупного размера, способные обустраивать нерестовые бугры в условиях сильного течения. В связи с этим крупные размеры производителей кунджи в р. Кехта можно рассматривать как локальную адаптацию, возникшую в результате давления отбора в сторону рыб с большой продолжительностью жизни и способностью к многократному выходу в море. Не исключено, что присутствие в популяции кунджи р. Кехта особей, жизненный цикл которых после первичного ската проходит в море, без зимовки в реке (проходных, тип АА), также является следствием отбора в сторону рыб, созревающих и размножающихся в позднем возрасте (>10 лет), при достижении крупных размеров (>600 мм). В связи с этим есть основания полагать, что появление таких рыб также обусловлено геоморфологическим строением реки. Причины зимовки таких рыб вне реки пока остаются неясными, не исключено, что она связана с их протяжёнными миграциями вдоль побережья, вдали от натальных рек.

Высокое разнообразие миграционных типов у кунджи, выявленное в нашем исследовании, укладывается в существующие представления о высоком миграционном полиморфизме этого вида. Так, в южной части ареала, в зоне её экологического оптимума, в реках северных Японских о-вов разные исследователи описывают до восьми разных типов (или вариантов) миграционной стратегии кунджи. В отличие от рек Западной Камчатки среди кунджи из рек о-ва Хоккайдо часто встречаются особи, которые зимуют в море, описаны также варианты, когда скат в море проходит после нереста, осенью, а нагул — в зимнее время (Machidori, 1986; Takami, 1995; Takami et al., 1996; Morita, 2001; Arai et al., 2005; Morita et al., 2013; Kuroda, Miyashita, 2022; Goto et al., 2023, 2024). Сравнительный анализ показал и другие отличия кунджи из рек Западной Камчатки от кунджи из рек Японских о-вов. Так, в реках о-ва Хоккайдо исследователи не выделяли в отдельную группировку особей, нагуливающихся в солоноватых водах эстуариев, хотя указывали, что нагул кунджи в эстуарной зоне рек является обычным явлением (Takami, 1995; Takami et al., 1996; Arai, Morita, 2005; Arai et al., 2005; Morita et al., 2013). Кроме того, при описании миграционного поведения кунджи из рек Японских о-вов исследователи не выделяли тип, соответствующий челночному, хотя конфигурация трансект соотношения Sr/Ca на отолитах некоторых рыб сходна с таковыми на отолитах кунджи с челночным типом миграций из рек Коль и Кехта (Arai, Morita, 2005; Arai et al., 2005; Goto et al., 2023, 2024). Также из рек Японских о-вов не описана кунджа с переходным типом миграционной стратегии, которая является составным элементом камчатских популяций. Примечательно, что среди кунджи из рек о-ва Хоккайдо выделяют особую группировку, так называемых “пенсионеров” (retired fish) — это рыбы старшего возраста (>6 лет), которые в своей жизни совершали выходы в море на нагул, но последние годы своей жизни постоянно

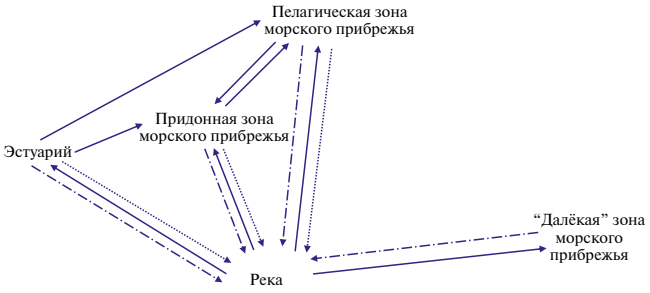


Рис. 5. Схема “полигона изменчивости” миграционных стратегий у кунджи *Salvelinus leucomaenis* рек Коль и Кехта, Западная Камчатка. Миграции (→): (—) — нагульные, (·····) — зимовальные; (–·–·–) — нерестовые. Под “далёкой” мы подразумеваем значительно отдалённую от устья натальной реки зону моря.

пребывают в реке, в море не уходят (Arai et al., 2005; Goto et al., 2023, 2024). В отличие от кунджи из рек Японии, в реках Коль и Кехта все без исключения исследованные рыбы старшего возраста выходили в море и принимали участие в размножении.

Высокий уровень изменчивости миграционной стратегии, выявленный у кунджи из двух рек на западном побережье Камчатки, является свидетельством высокой экологической пластичности вида. Следовательно, можно утверждать, что на севере ареала изменчивость кунджи сопоставима с таковой в зоне её экологического оптимума, который, как считается, приурочен к бассейну Японского моря и южной части Охотского моря. Более того, как показал анализ микрохимического состава отолитов, кунджа из рек Коль и Кехта, как и из рек бассейна Японского моря, не совершает миграций в открытое море. На юге и севере ареала вид адаптирован для наиболее полного освоения разнообразных биотопов и пищевых ресурсов морской прибрежной зоны. Широкая гамма миграционных стратегий, выявленная в разных популяциях, является подтверждением способности кунджи эффективно использовать жизненное пространство, динамично перераспределяться между эстуарием и морем, пелагическими и придонными биотопами, причём эти переходы способна совершать, по сути, каждая особь. Следовательно, наблюдаемая изменчивость миграционной стратегии носит индивидуальный, а не групповой характер. Фактически можно говорить о непрерывном (континуальном) характере миграционного поведения индивидуумов в рамках широкого полигона изменчивости (рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты расширяют существующие представления о масштабах изменчивости и экологической пластичности кунджи на севере ареала. Выявлено, что изменчивость миграционной стратегии и соотношение особей с разными её типами тесно связаны с геоморфологическим строением реки и её гидрологическим режимом. Есть основания полагать, что условия жизни и размножения в реке могут влиять на характер и продолжительность морских миграций, например, через действие отбора, направленного на повышение доли крупных рыб в популяции. Фактически можно говорить о том, что структура популяции и размах модификационной изменчивости миграционного поведения являются проявлением высокой популяционной приспособленности, наиболее эффективным образом “вписывающей” популяции в параметры среды обитания, что и обеспечивает виду лучшую устойчивость при глобальных и локальных изменениях внешней среды (Grant P., Grant B., 2002, 2006; Hendry et al., 2018; Edelaar, Bolnick, 2019; Price et al., 2024).

Пока остаются неясными пути формирования разнообразия миграционных стратегий у кунджи. Ранее было показано, что дифференциация в поколении молоди кунджи в ранний речной период жизни является результатом кумулятивного взаимодействия процессов роста, гаметогенеза и локализации в речной системе (Кузищин и др., 2022б). Можно полагать, что дифференциация после ската из реки в море также является результатом сложного взаимодействия экзогенных (строение речной системы и эстуария, топография нерестилищ и другие параметры) и эндогенных (размеры, возраст, способность переносить осмотический стресс и так далее) факторов, воздействующих на конкретную особь. На расхождение рыб по типу миграций и, соответственно, по морским биотопам могут оказывать влияние стохастические процессы, например, урожайность и доступность видов-жертв (молоди тихоокеанских лососей или мойвы) или погодные условия отдельного года (продолжительные штормы в летнее время, которые перемешивают верхний солоноватоводный слой в морском прибрежье, разрушая комфортную зону нагула). Тем самым наблюдаемое разнообразие и соотношение типов миграционной стратегии является ситуативным и может меняться в разные годы. Однако способность кунджи к формированию разных типов мигра-

ционной стратегии позволяет ей эффективно и динамично избегать воздействия негативных внешних факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную благодарность всем участникам экспедиций МГУ–ИПЭЭ РАН на реках Коль и Кехта, принимавшим участие в сборе полевого материала.

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 отолитов, анализ результатов, подготовка сводных таблиц и рисунков выполнены за счёт гранта Российского научного фонда № 24-14-00111 (https://rscf.ru/project/24-14-00111/).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Материал для исследования собран в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (редакция от 31.07.2025 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”. Все манипуляции с рыбами не противоречили международным нормам и проведены в соответствии с указаниями по содержанию и использованию лабораторных животных (http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку 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 этих 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

Бугаев В.Ф., *Вронский Б.Б.*, *Заварина Л.О. и др.* 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 459 с.

Волобуев В.В. 1987. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 89–100.

Волобуев В.В., *Никулин О.А.* 1975. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) Мотыклейского залива // Гидробиологические исследования внутренних водоёмов Северо-Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 354–375.

Волобуев В.В., *Максимов В.А.*, *Рогатных А.Ю.* 1985. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) (Salmonidae) озерно-речной системы Чукча (материковое побережье Охотского моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. № 4. С. 546–552.

Горин С.Л. 2009. Гидролого-морфологические процессы в эстуариях Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 26 с.

Горин С.Л. 2012. Эстуарии полуострова Камчатка: теоретические подходы к изучению и гидролого-морфологическая типизация. Итоги 10 лет исследований // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 27. С. 5–12.

Горин С.Л. 2013. Гидролого-морфологические процессы в эстуарии реки Большой Вилюй (восточное побережье Камчатки) // Вод. ресурсы. Т. 40. № 1. С. 3–18.
https://doi.org/10.7868/S0321059612060053

Горин С.Л., *Коваль М.В.* 2019. Гидрологические процессы в эстуариях рек Ича и Крутогорова и в прилегающих водах Охотского моря в летний период // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 55. С. 146–173.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.55.146-173

Горин С.Л., *Коваль М.В.*, *Ильясов А.К. и др.* 2018. Первые сведения о гидрологическом режиме лагун (эстуариев) в устьях рек Ичи и Крутогоровой (Западная Камчатка) // Матер. XIX Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 74–78.

Горин С.Л., *Попрядухин А.А.*, *Коваль М.В.* 2019. Гидрологические процессы в лагунно-русловом эстуарии в тёплый период года (на примере устья реки Большой, Западная Камчатка) // Вод. ресурсы. Т. 46. № 1. С. 2–13.
https://doi.org/10.31857/S0321-05964612-13

Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.

Гриценко О.Ф., *Чуриков А.А.* 1976. Биология гольцов рода *Salvelinus* и место их в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. I. Миграции, возраст, рост и созревание // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6 (101). С. 1012–1022.

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

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

Гудков П.К. 2004. Некоторые биологические особенности кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) из оз. Тунайча // Тр. СахНИРО. Т. 6. С. 129–137.

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.

Есин Е.В., *Маркевич Г.Н.* 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 187 с.

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 отолитах // Докл. РАН. Т. 389. № 2. С. 274–278.

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

Коваль М.В. 2026. Ихтиофауна эстуариев Камчатки: условия формирования и экологическая характеристика: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 48 с.

Коваль М.В., *Горин С.Л.*, *Козлов К.В. и др.* 2012. Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белоголовая и Ковран (Западная Камчатка) в июле–августе 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеан. лососей на Дальнем Востоке. С. 91–106.

Коваль М.В., *Есин Е.В.*, *Горин С.Л. и др.* 2018. Видовое разнообразие, распространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 648–658.
https://doi.org/10.1134/S0042875218050132

Коломейцев В.В., *Горин С.Л.* 2025. Зона смешения морских и речных вод в восточной части Охотского моря (на шельфе Западной Камчатки): первые оценки пространственно-временной изменчивости её границ // Тр. XIII Междунар. науч.-практ. конф. “Морские исследования и образование (MARESEDU-2024)”. Т. II (IV). Тверь: ПолиПРЕСС. С. 48–53.

Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.* 2015. Разнообразие сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в связи со структурно-функциональной организацией речных экосистем // Тез. докл. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 68–72.

Кузищин К.В., *Мальцев А.Ю.*, *Груздева М.А. и др.* 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (Западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 50–61.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Павлов Д.С.* 2009. Биология “речной” нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна реки Коль (западная Камчатка) // Матер. X Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 276–280.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Малютина А.М. и др.* 2010а. Межвидовые репродуктивные отношения лососёвых рыб в речной системе как пример комменсальных взаимодействий // Матер. докл. IV Всерос. конф. “Поведение рыб”. М.: АКВАРОС. С. 173–177.

Кузищин К.В., *Груздева М.А.*, *Савваитова К.А. и др.* 2010б. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.

Кузищин К.В., *Малютина А.М.*, *Груздева М.А.* 2015. Сезонная динамика питания и пищевые отношения молоди лососёвых рыб (семейство Salmonidae) в бассейне реки Коль (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 323–350.
https://doi.org/10.7868/S0042875215020162

Кузищин К.В., *Груздева М.А. Павлов С.Д. и др.* 2018. Особенности пространственной структуры микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль, Западная Камчатка. К вопросу об интегрированности популяции в бассейне сложной речной системы // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 560–576.
https://doi.org10.1134/S0042875218050168

Кузищин К.В., *Буш А.Г.*, *Груздева М.А. и др.* 2022а. Рост, гаметогенез и закономерности формирования разнообразия типов жизненной стратегии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Salmonidae) реки Коль (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 6. С. 737–757.
https://doi.org/10.31857/S0042875222060182

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

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

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

Маркевич Г.Н., *Есин Е.В.* 2018. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Симпатрическая внутриозёрная диверсификация (экологические черты и эволюционные механизмы с примерами из разных групп рыб) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 292–312.
https://doi.org/10.7868/S0042875218030074

Матвеев А.А., *Терентьев Д.А.* 2016. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у за-

падного побережья Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 41. С. 17–42.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.41.17-42

Микодина Е.В., *Седова М.А.*, *Пьянова С.В. и др.* 2011. Руководство по применению анестетика “гвоздичное масло” в аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 64 с.

Михайлов В.Н., *Горин С.Л.* 2012. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей — эстуариев // Вод. ресурсы. Т. 39. № 3. С. 243–257.

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.

Новикова О.В., *Наумова Т.Н.*, *Новиков Р.Н. и др.* 2020. Влияние климато-океанологических условий на динамику численности некоторых промысловых видов пелагического и донного рыбных сообществ восточной части Охотского моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 56. С. 5–34.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.56.5-34

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.* 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.

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

Павлов Д.С., *Груздева М.А.*, *Кузищин К.В. и др.* 2012. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки на основе анализа соотношения ионов Sr^{2+}/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.
https://doi.org/10.7868/S0869565213150267

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 Sr^{2+}/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

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

Рыбы Курильских островов. 2012. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат, 365 с.

Савваитова К.А., *Кузищин К.В.*, *Пичугин М.Ю. и др.* 2007. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 58–71.

Сафронов С.Н., *Никитин В.Д.*, *Лабай В.С.*, *Заварзина И.К.* 2024. Круглоротые и рыбы пресных и олигогалинных вод острова Сахалин. Владивосток: Дальпресс, 342 с.

Терентьев Д.А., *Михалютин Е.А.*, *Матвеев А.А.* 2013. Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 5–27.

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

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.

Arai T. 2002. Migratory history of fishes: present status and perspectives of the analytical methods // Jpn. J. Ichthyol. V. 49. № 1. P. 1–23.
https://doi.org/10.11369/jji1950.49.1

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., *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.
https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2005.01022.x

Armstrong R.H. 1974. Migration of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in southeastern 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*. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 99–140.

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

Brown R.J., *Severin K.P.* 2009. Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. № 10. P. 1790–1808.
https://doi.org/10.1139/F09-112

Brown R.J., *Loewen M.B.*, *Tanner T.L.* 2014. Overwintering locations, migrations, and fidelity of radio-tagged Dolly Varden in the Hulahula River, Arctic National Wildlife Refuge, 2007–09 // Arctic. V. 67. № 2. P. 149–158.
https://doi.org/10.14430/arctic4379

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. Res. Board Can. V. 29. № 8. P. 1217–1220.
https://doi.org/10.1139/f72-181

Campana S.E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 188. P. 263–297.
https://doi.org/10.3354/meps188263

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., *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: OCSEAP et al., 287 p.
https://doi.org/10.3996/122018-JFWM-118.S4

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

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

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

Dunham J., *Baxter C.*, *Fausch K. et al.* 2008. Evolution, ecology, and conservation of Dolly Varden, white-spotted char, and bull trout // Fisheries. V. 33. № 11. P. 537–550.
https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.11.537

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

Edelaar P., *Bolnick D.I.* 2019. Appreciating the multiple processes increasing individual or population fitness // Trends Ecol. Evol. V. 34. № 5. P. 435–446.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.02.001

Endo T., *Ogishima K.*, *Tanaka H.*, *Ohshima S.* 1972. Studies on the anesthetic effect of eugenol in some fresh water fishes // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 38. № 7. P. 761–767.
https://doi.org/10.2331/suisan.38.761

Esin E.V., *Melnik N.O.*, *Pelgunova L.A.*, *Markevich 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

Evolution illuminated. Salmon and their relatives. 2004. N.Y.: Oxford Univ. Press, 510 p.
https://doi.org/10.1093/oso/9780195143850.001.0001

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

Froese R., *Pauly D.* (eds.). 2026. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2026).

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

Goto A., *Kuroki M.*, *Morita K.* 2023. Active feeding of anadromous white-spotted char *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

Grant P.R., *Grant B.R.* 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches // Science. V. 296. № 5568. P. 707–711. https://doi.org/10.1126/science.1070315

Grant P.R., *Grant B.R.* 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches // Science. V. 313. № 5784. P. 224–226. https://doi.org/10.1126/science.1128374

Gross M.R. 1991. Salmon breeding behavior and life history evolution in changing environments // Ecology. V. 72. № 4. P. 1180–1186. https://doi.org/10.2307/1941091

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

Harris L.N., *Bajno R.*, *Gallagher C.P. et al.* 2015. Life-history characteristics and landscape attributes as drivers of genetic variation, gene flow, and fine-scale population structure in northern Dolly Varden (*Salvelinus malma malma*) in Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 10. P. 1477–1493. https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0016

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

Hartman G.F., *Northcote T.G.*, *Lindsey C.C.* 1962. Comparison of inlet and outlet spawning runs of rainbow trout in Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. № 2. P. 173–200. https://doi.org/10.1139/f62-012

Hendry A.P., *Schoen D.J.*, *Wolak M.E.*, *Reid J.M.* 2018. The contemporary evolution of fitness // Ann. Rev. Ecol. Evol. S. V. 49. P. 457–476. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062358

Hosoya K. 2002. Salmonidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 299–304.

Jaecks 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.

Jaecks 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

Jaecks 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 salmonids? // 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

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

Kawanabe H. 1989. Japanese char(r(r))s and masu-salmon problems: a review // Physiol. Ecol. Jpn. Spec. V. 1. P. 13–24.

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

Kuroda M., *Miyashita K.* 2022. Winter migratory pattern for anadromous white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) in southwestern Hokkaido, Japan // Environ. Biol. Fish. V. 105. № 12. P. 1845–1855. https://doi.org/10.1007/s10641-022-01224-w

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

Lindsey C.C., *Northcote T.G.*, *Hartman G.F.* 1959. Homing of rainbow trout in inlet and outlet spawning streams in Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 16. № 5. P. 695–719. https://doi.org/10.1139/f59-051

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.

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., *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

McPhail J.D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 5. P. 793–816. https://doi.org/10.1139/f61-053

McPhail J.D. 1984. Ecology and evolution of sympatric stickleback (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia // Can. J. Zool. V. 62. № 7. P. 1402–1408. https://doi.org/10.1139/z84-201

Meka J.M., *Knudsen E.E.*, *Douglas D.C.*, *Benter R.B.* 2003. Variable migratory patterns of different adult rainbow trout life history types in a southwest Alaska watershed // Trans. Am. Fish. Soc. V. 132. № 4. P. 717–732. https://doi.org/10.1577/T01-166

Melancon S., *Fryer B.J.*, *Ludsin S.A. et al.* 2005. Effects of crystal structure on the uptake of metals by lake trout (*Salvelinus namaycush*) otoliths // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. № 11. P. 2609–2619. https://doi.org/10.1139/f05-161

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., *Kent A.J.R.* 2009. The determination of maternal run time in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) based on Sr/Ca and $^{87}Sr/^{86}Sr$ within otolith cores // Fish. Res. V. 95. № 2–3. P. 373–378. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.030

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. 2019. Trout and char of Japan // Trout and char of the world. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 487–515. https://doi.org/10.47886/9781934874547.ch15

Morita K. Morita S.H. 2007. Alternative life histories and population process of white-spotted charr (salmonid fish) // Jpn. J. Ecol. V. 57. № 1. P. 13–24. https://doi.org/10.18960/seitai.57.1_13

Morita K., *Morita S.H.*, *Fukuwaka M.*, *Nagasawa T.* 2009a. 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., *Tsuboi J.*, *Nagasawa T.* 2009b. Plasticity in probabilistic reaction norms for maturation in a salmonid fish // Biol. Lett. V. 5. № 5. P. 628–631. https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0290

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

Nakajima M., *Fujio Y.* 1995. Genetic differentiation among local population of Japanese char *Salvelinus leucomaenis* // Fish. Sci. V. 61. № 1. P. 11–15. https://doi.org/10.2331/fishsci.61.11

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

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

Phillis C.C., *Ostrach D.J.*, *Ingram B.L.*, *Weber P.K.* 2011. Evaluating otolith Sr/Ca as a tool for reconstructing estuarine habitat use // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 2. P. 360–373. https://doi.org/10.1139/F10-152

Pracheil B.M., *Hogan J.D.*, *Lyons J.*, *McIntyre P.B.* 2014. Using hard-part microchemistry to advance conservation and management of North American freshwater fishes // Fisheries. V. 39. № 10. P. 451–465. https://doi.org/10.1080/03632415.2014.937858

Pracheil B.M., *George R.*, *Chakoumakos B.C.* 2019. Significance of otolith calcium carbonate crystal structure diversity to microchemistry studies // Rev. Fish Biol. Fish. V. 29. № 3. P. 569–588. https://doi.org/10.1007/s11160-019-09561-3

Price M.H.H., *Moore J.W.*, *McKinnell S. et al.* 2024. Habitat modulates population-level responses of freshwater salmon

growth to a century of change in climate and competition // Glob. Change Biol. V. 30. № 1. Article e17095. https://doi.org/10.1111/gcb.17095

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

Radtke R.L., *Kinzie R.A. III*, *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

Rieman B.E., *Myers D.L.*, *Nielsen R.L.* 1994. Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus nerka* of resident and anadromous origin // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. № 1. P. 68–77. https://doi.org/10.1139/f94-009

Saunders R.L., *Muise B.C.*, *Henderson E.B.* 1975. Mortality of salmonids cultured at low temperature in sea water // Aquaculture. V. 5. № 3. P. 243–252. https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90002-2

Schaffer W.M. 2004. Life histories, evolution and salmonids // Evolution illuminated. Salmon and their relatives. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 20–51. https://doi.org/10.1093/oso/9780195143850.003.0002

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

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., *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

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

Smith R., *Hitkolok E.*, *Dumond A. et al.* 2026. Return migration to fresh water and overwintering locations used by sympatric anadromous populations of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma malma*) // J. Fish Biol. V. 108. № 4. P. 1259–1275. https://doi.org/10.1111/jfb.70307

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.

Taylor P.W., *Roberts S.D.* 1999. Clove oil: an alternative anaesthetic for aquaculture // N. Am. J. Aquacult. V. 61. № 2. P. 150–155. https://doi.org/10.1577/1548-8454(1999)061<0150:COAAAF>2.0.CO;2

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

Trotter P.C. 1987. Cutthroat: native trout of the west. Boulder: Colorado Assoc. Univ. Press, 219 p.

Trotter P.C. 1989. Coastal cutthroat trout: a life history compendium // Trans. Am. Fish. Soc. V. 118. № 5. P. 463–473. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0463:CCTALH>2.3.CO;2

Trotter P.C. 1997. Sea-run cutthroat trout: life history profile // Sea-run cutthroat trout: biology, management and future conservation. Corvallis: Oregon Chapter Am. Fish. Soc. P. 7–15.

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

Tzeng W.-N., *Chang C.-W.*, *Wang C.-H. et al.* 2007. Misidentification of the migratory history of anguillid eels by Sr/Ca ratios of vaterite otoliths // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 348. P. 285–295. https://doi.org/10.3354/meps07022

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

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: US Fish and Wildlife Service. P. 729–777.
https://doi.org/10.3996/122018-JFWM-118.S16

Whiteley A.R., *Penaluna B.E.*, *Taylor E.B. et al.* 2019. Trout and char: taxonomy, systematics, and phylogeography // Trout and char of the world. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 95–140.
https://doi.org/10.47886/9781934874547.ch5

Yamaguchi K., *Nakajima M.*, *Taniguchi N.* 2010. Loss of genetic variation and increased population differentiation in geographically peripheral populations of Japanese char *Salvelinus leucomaenis* // Aquaculture. V. 308. Suppl. 1. P. S20–S27.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.07.032

Yamaguchi K., *Nakajima M.*, *Taniguchi N.* 2016. Population structure and conservation genetics of anadromous white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) on Hokkaido Island: detection of isolation-by-distance // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 6. P. 513–525.
https://doi.org/10.1007/s10641-016-0494-9

Yamamoto S., *Nakano S.* 1996. Growth and development of a bimodal length-frequency distribution during smolting in a wild population of white-spotted charr in northern Japan // J. Fish Biol. V. 48. № 1. P. 68–79.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01419.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

Yamamoto S., *Morita K.*, *Kitano S. et al.* 2004. Phylogeography of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA sequences // Zool. Sci. V. 21. № 2. P. 229–240.
https://doi.org/10.2108/zsj.21.229

THE MIGRATORY POLYMORPHISM OF CHARRS, GENUS *SALVELINUS* (SALMONIDAE) IN THE ECOSYSTEMS OF KAMCHATKAN SALMONID RIVERS OF DIFFERENT TYPE. 2. THE WHITE-SPOTTED CHAR, *S. LEUCOMAENIS*

K. V. Kuzishchin[1, 2, *], M. A. Gruzdeva[1], A. M. Malyutina[1], A. G. Bush[2], L. A. Pelgunova[2], D. S. Pavlov[2]

[1]Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
[2]Severtsov Institute of Ecology and Evolution Problems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

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

Using X-ray fluorescence spectrometry, the content of Sr^{2+} and Ca^{2+} in otoliths was analyzed and retrospective reconstructions of the life cycle and marine migrations of the white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* from the Kol River (a high-flow, complex river system with many tributaries, no estuary at the mouth) and Kekhta River (small, tundra-type, constrain, with large brackish-water estuary at the mouth) in Western Kamchatka. A high level of migration polymorphism was found in the populations of both rivers, which is expressed in the coexistence of individuals with different types of migrations. 4 types have been identified: estuarine (foraging in estuaries in summer in brackish waters followed by wintering in the river), shuttle-type (multiple regular short trips to the sea with a return to the desalinated areas near river mouth in summer followed by wintering in the river), coastal-anadromous (foraging in the sea in summer followed by wintering in the river) and anadromous (foraging at sea in summer with wintering somewhere outside the river). It has been established that the diversity of migration types in the Kekhta River is higher than in the Kol River. The populations of both rivers are dominated by individuals with shuttle-type migrations, but their proportion is higher in the Kol River; in the Kekhta River, a significant part are fish with estuarine migration type, rare in the Kol River; and only in the Kekhta River are anadromous individuals found. Thus, in the larger, high-flow and complex Kol River the population of white-spotted char has a lower diversity of migration types compared to the Kekhta River, a small tundra river with an undeveloped tributary system, but which has a well-defined estuary of the lagoon-estuary type.

Keywords: white-potted char, otolith microchemistry, X-ray fluorescence spectrometry, migrations, polymorphism, Western Kamchatka, riverine geomorphology and hydrology

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 813–833

УДК 597-19:621.311.21(282.256.336)

ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОНАПОРНОЙ КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС НА РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПРИПЛОТИННЫХ АКВАТОРИЙ

© 2026 г. Ю. В. Герасимов[1, *], Э. С. Борисенко[2], А. И. Цветков[1], Д. С. Павлов[2]

[1]Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия
[2]Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

**E-mail: gu@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 04.06.2026 г.
После доработки 06.07.2026 г.
Принята к публикации 07.07.2026 г.

Представлены данные о влиянии Красноярской ГЭС на распределение рыб в верхнем бьефе и оценка вероятности их миграции через плотину. Значимым фактором распределения рыб в Красноярском водохранилище является температурная стратификация водной толщи. По данным гидроакустики, в прогревающемся эпилимнионе концентрируется основная масса рыб, состоящая из относительно тепловодных видов семейства окунёвых (Percidae) и отряда карпообразных (Cypriniformes). Здесь же держится их молодь размером 30–50 мм, которая предпочитает верхний тёплый слой 0–10 м, за пределами зоны формирования стока. В связи с этим маловероятно попадание этих рыб в водозаборные отверстия, расположенные ниже слоя температурного скачка на глубине >20 м. Поперечное распределение рыб на русловых участках водохранилища описывается параболой, что указывает на "краевой" тип их распределения — избегание стрежневой части акватории и предпочтение узкой полосы прибрежных мелководий. Это препятствует переносу рыб стоковым течением к плотине и снижает вероятность их попадания в водозаборные отверстия. В холодноводном гиполимнионе рыбное население представлено крупными одиночными особями подсемейства сиговых (Coregoninae). Приведены также сведения о распределении рыб в нижнем бьефе гидроузла. Выявлены различия по темпу роста окуней *Perca fluviatilis* верхнего и нижнего бьефов, обусловленные обитанием в водных массах с разной температурой. В сетных уловах в нижнем бьефе за два года исследований не обнаружены особи с характерными травмами при скате через турбины ГЭС. Здесь встречались только рыбы, травмированные рыбоядными птицами. Все эти факты доказывают отсутствие массового ската рыб через плотину Красноярской ГЭС.

Ключевые слова: рыбное население, покатная миграция, распределение, рост, температурная стратификация, плотина ГЭС

DOI: 10.7868/S3034514626060101

Покатная миграция является неотъемлемой частью миграционного цикла у рыб (Павлов и др., 1999, 2007). Рыбы, мигрирующие вниз по течению зарегулированной реки, проходя через гидроагрегаты ГЭС, подвергаются риску травмирования различной степени тяжести (Павлов, Нездолий, 1981; Павлов и др., 1985, 1999, 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014; Mueller et al., 2017; Algera et al., 2020; Pleizer et al., 2020), что было подробно исследовано на низконапорных ГЭС Волжского каскада (Володин, 1958; Павлов, Нездолий, 1981; Павлов и др., 1999).

Особенность влияния высоконапорных ГЭС на рыбное население заключается в том, что у них верхний свод водозаборных отверстий располагается на значительной глубине (Аббасов и др., 1985; Малинин, Кокосадзе, 1986; Павлов и др., 1992; Герасимов и др., 2023, 2024б). При

весенне-летнем прогреве воды, когда образуется температурная стратификация, слой температурного скачка весь вегетационный период располагается значительно выше водозаборных отверстий. При этом зона изъятия стока в верхнем бьефе формируется ниже, в слабозаселённых холодных водах пелагиали верхнего бьефа (Понкратов, 2013). Явление температурной стратификация в значительной мере определяет вертикальное распределение гидробионтов и, следовательно, вероятность их ската в нижний бьеф, ранее мы это показали на примере высоконапорной Братской ГЭС (Герасимов и др., 2023, 2024а, 2024б).

Основу рыбного населения Красноярского водохранилища составляют окунь *Perca fluviatilis* и плотва *Rutilus rutilus* (Вышегородцев, Заделенов, 2013). Эти виды, по данным нашей гидроакустической съёмки, в период температурной стратификации обитают в слое воды над термоклином. Здесь же держится основная масса их ранней молоди, которая скапливается в верхнем бьефе в результате ската с выше расположенных нерестилищ. Это происходит в начале лета (июнь–июль) (немотивированная и мотивированная покатные миграции — по: Павлов и др., 1999, 2007), когда уже наблюдается выраженная температурная стратификация. Сиговые (Coregoninae) в водохранилище представлены в основном искусственно вселяемыми омулем *Coregonus autumnalis* и пелядью *C. peled*, которые обитают в слое воды под температурным скачком. Однако эффективность естественного размножения этих видов в водохранилище очень низкая, их численность лимитируется в основном объёмами зарыбления. После окончания зарыбления в 2000-х гг. их численность в водохранилище в последующие годы снизилась до минимума (Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Цель работы — проанализировать экологические эффекты влияния высоконапорной Красноярской ГЭС на рыб в акватории верхнего и нижнего бьефов гидроузла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы выполняли в акваториях верхнего и нижнего бьефов в непосредственной близости от плотины Красноярской ГЭС.

Гидроакустика. Для гидроакустических исследований верхнего бьефа весной, летом и осенью 2024 г. использовали плавсредства. Зимой исследования проводили со льда. Лунки, в которые опускали антенну эхолота, сверлили над зоной формирования стока. В акваториях обоих бьефов использовали одновременно научно-исследовательские комплексы “AsCor” и “PanCor” (“ПромГидроакустика”, Россия). Двухчастотный комплекс “AsCor” (рабочие частоты 50 и 200 кГц) обеспечивает вертикальное зондирование водной среды от 2 до 50 м, “PanCor” (рабочая частота 455 кГц) — горизонтальное зондирование приповерхностных слоёв воды от 0.3 до 3.0 м на расстояниях до 20 м (Павлов и др., 2008). В зимнее время использовали только исследовательский комплекс “AsCor”.

Гидроакустические съёмки выполняли согласно общепринятым методикам (Fisheries acoustics ..., 2005). Линейные размеры зарегистрированных рыб при вертикальном зондировании (дорсальный аспект) рассчитывали с использованием обобщённого уравнения регрессии, полученного на основе измеренных *in situ* значений силы цели (рыбы) на частоте 200 кГц для наиболее массовых видов рыб региона (Borisenko et al., 2006): $TS = 27.7\log FL - 71.1 - 0.9\log(f_1/f_2)$, где: TS — сила цели, дБ; FL — длина по Смитту, мм (от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника); $0.9\log(f_1/f_2)$ — поправочный коэффициент для рабочей частоты 50 кГц: где f_1 — частота прибора, на котором была получена зависимость силы цели рыб от её длины; f_2 — рабочая частота используемого прибора. При горизонтальном зондировании (боковой аспект облучения) использовали известную обобщённую зависимость (Kubecka, Duncan, 1998), полученную для 182 рыб разного размера на частоте 420 кГц — карповых (Cyprinidae), окунёвых (Percidae) и сиговых: $TS = 22.3\log SL - 92.7 - 0.9\log(f_1/f_2)$, где SL — стандартная длина тела рыбы, мм.

Программное обеспечение комплексов состоит из двух частей: программ сбора информации, используемых непосредственно при проведении съёмок, и программ камеральной обработки полученных данных. По результатам камеральной обработки составляли схемы распределения рыб, строили гистограммы размерных рядов, определяли численность рыб на участках обследованной акватории и их таксономическую принадлежность на уровне семейства окунёвых, отряда карпообразных (Cypriniformes), подсемейства сиговых и прочих (Borisenko et al., 2006; Павлов и др., 2008).

Для таксономической идентификации регистрируемых одиночных рыб в комплексе “AsCor” предусмотрена специальная программа анализа формы огибающей эхосигналов от плавательных пузырей рыб. Программа рассчитывает статистические параметры огибающей амплитуд отражённых от рыб эхосигналов, что позволяет идентифицировать наиболее многочисленных рыб внутренних водоёмов на уровне отряда карпообразных, семейства окунёвых и подсемейств сиговых (Pavlov et al., 2010).

Для определения численности рыб гидроакустические исследования выполняли в тёмное время суток. Это обусловлено тем, что в светлое время мелкие рыбы (потенциальные жертвы крупных) предпочитают пребывать в укрытиях, обеспечивающих им безопасность, или создают плотные стаи, что затрудняет определение их численности и размерного состава. Однако для изучения поведения и дневного распределения рыб исследования проводили и в светлое время суток.

Гидроакустические исследования проводили один раз в сезон. В верхнем бьефе из-за ледяного покрова зимой гидроакустическую съёмку не проводили. В остальные сезоны съёмку начинали на расстоянии 1.5 км от ГЭС и продолжали по направлению к ГЭС пилообразными галсами от берега до берега. Последний галс проходил вдоль плотины в 45 м от неё.

В нижнем бьефе гидроакустическую съёмку начинали от плотины ГЭС и продолжали вниз по течению пилообразными галсами от берега до берега, с заходом в акваторию судоподъёмника (рис. 1), до траверза пос. Лиственка на левом берегу р. Енисей (3 км от ГЭС). Зимой гидроакустические съёмки проводили только под плотиной холостого сброса и в основном русле Енисея, в акватории судоподъёмника из-за ледяного покрова съёмку не проводили.

Отлов рыб в нижнем и верхнем бьефах. В нижнем бьефе Красноярского гидроузла рыб в 2023 и 2024 гг. во все сезоны отлавливали с использованием порядков разноячейных (20–60 мм) сетей длиной 75–100 м с экспозицией 8 ч на разных участках акватории: на левобережном участке, под плотиной холостого водосброса и в акватории судоподъёмника.

В 2023 г. с целью отлова в правобережной части акватории травмированных и пассивно скатывающихся по течению рыб использовали сплавные разноячейные сети (20–60 мм) длиной 75 м. Сеть сплавляли по стоковому течению от плотины Красноярской ГЭС до траверза пос. Лиственка. Притормаживали орудие лова перемещающиеся по дну округлые грузы, привязанные к нижней подборе фалами длиной 1 м. Относительно вертикальное положение сети достигали добавлением поплавков на верхнюю подпору. Всего было осуществлено шесть ловов.

В 2023 г. для изучения видового состава рыб, потребляемых ниже плотины рыбоядными птицами, собирали погадки в местах скоплений последних на сухом участке разделяющей акваторию нижнего бьефа на две части отмели (рис. 1), где серебристые чайки *Larus argentatus* и большие бакланы *Phalacrocorax carbo* отдыха-

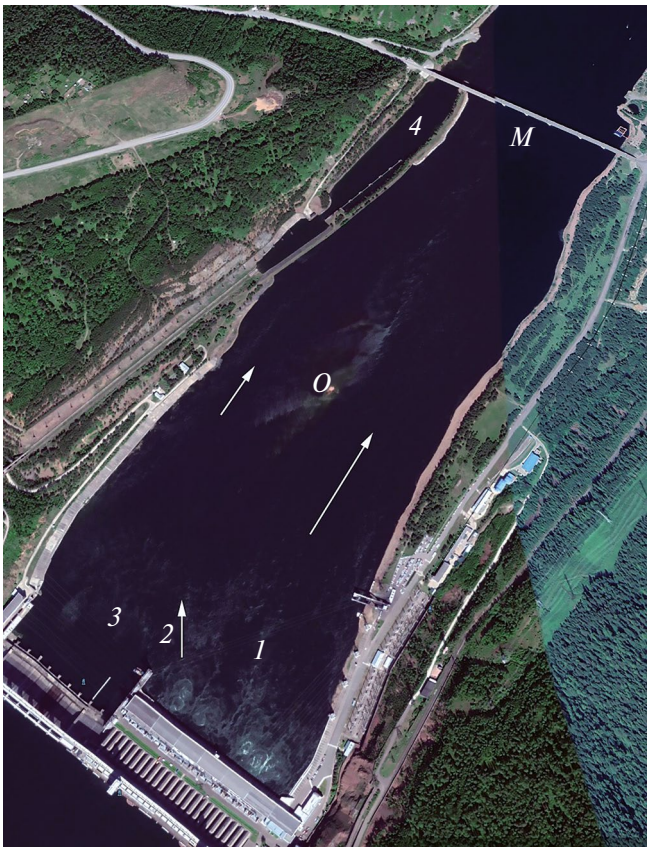


Рис. 1. Участки акватории нижнего бьефа Красноярского гидроузла: *1* — правосторонняя часть русла, по которой проходит основное стоковое течение после прохождения гидроагрегатов Красноярской ГЭС; *2* — зона растекания потока, проходящего через гидроагрегаты Красноярской ГЭС; *3* — левосторонняя часть русла перед плотиной холостого водосброса с ямой глубиной до 30 м, над которой образуется циркуляционное течение; *4* — акватория судоподъёмника; *O* – отмель, разделяющая акваторию нижнего бьефа на две части; *M* — автомобильный мост, (→) — направления течений.

ли в течение светового дня. В 2024 г. повторить сборы не удалось, так как отмель была полностью покрыта водой при более высоком уровне в нижнем бьефе.

Для отлова покатной молоди использовали мелкоячейную ихтиопланктонную конусную сеть ИКС-80 (диаметр входного отверстия 80 см), изготовленную из мельничного газа № 8. Лов проводили следующим образом. Моторная лодка сплавлялась по течению с работающим двигателем, с реверсом, поставленным на заднюю передачу, что позволяет притормаживать лодку. В результате лодка перемещается по течению, но с меньшей скоростью (~ 30–35 см/с), чем скорость стокового течения (~40–45 см/с). То есть поток вместе с личинками рыб "втекает" в конусную сеть со скоростью ~ 10 см/с, что позволяет минимизировать вероятность травмирования личинок в орудии лова. Лов проводили в июне–июле в акватории правобережной части нижнего бьефа, где проходил основной сток.

В верхнем бьефе половозрелых рыб и молодь отлавливали только в безлёдные периоды. Использовали те же орудия лова за исключением сплавных разноячейных сетей. Личинок отлавливали в июне–июле той же ИКС-80, буксируемой моторной лодкой в пелагиали на расстоянии 50–100 м от участка плотины, где на глубине >20 м располагаются сбросные отверстия. Скорость траления составляла 5–10 см/с. Траление проводили на двух горизонтах — в поверхностном слое 0–3 м и на глубинах 10–20 м. Продолжительность траления без учёта времени заброса и выемки орудия лова составляла 10 мин. Контрольный лов личинок таким же способом проводили на прибрежных участках и в заливах приплотинной акватории.

Темп роста массовых видов рыб в верхнем и нижнем бьефах. Темп роста плотвы и окуня в возрасте от 1+ до 6+ восстанавливали по годовым кольцам соответственно на чешуе и на жаберных крышках, которые отбирали у рыб нижнего бьефа из сетных уловов, у рыб верхнего бьефа — из промысловых уловов. Использование жаберной крышки для определения возраста у окуня осуществляли в соответствии с классической работой Ле Крена (Le Cren, 1947), с модификацией метода, предложенной Крайнюк с соавторами (2020). Всего темп роста определили у 84 экз. плотвы из верхнего бьефа и у 55 экз. из нижнего, у окуня — соответственно у 110 и 111 экз. Статистическую значимость различий оценивали с использованием непараметрического теста Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Горизонтальное распределение рыб по сезонам в верхнем бьефе по данным гидроакустики. Зимой во всей водной толще перед участком плотины ГЭС с водозаборными отверстиями рыбы отсутствовали. Максимальные плотности распределения рыб на приплотинном участке верхнего бьефа были зарегистрированы летом (июль) и составили в среднем (± 95%-ный доверительный интервал) 213.4 ± 61.4 экз/га. Весной средняя плотность была 155.1 ± 85.9, осенью — 98.5 ± 32.2 экз/га. Различия между сезонами достоверны ($p < 0.05$).

Распределение рыб в исследованной акватории во все сезоны имело сходный характер — минимальные значения плотности наблюдались на центральном участке, где проходит стоковое течение (рис. 2, табл. 1). Весной массовые виды (плотва и окунь) с началом нерестового сезона концентрировались в заливах (рис. 2а), плотность распределения рыб в которых в это время составляла в среднем 1749.0 ± 1182.7 экз/га. В прибрежных участках плотность составляла 186.0 ± 52.0 экз/га, в центральной части — 38.6 ± 2.7 экз/га. Различия плотностей между участками весной были статистически значимы ($p < 0.05$).

Летом скопления рыб начинали формироваться в открытой части приплотинной акватории, но максимальной плотности они достигали в прибрежных участках, сходная картина наблюдалась и осенью (рис. 2б, 2в; табл. 1).

Таксономический анализ скоплений рыб показал, что во все сезоны доминировали рыбы из семейства окунёвых (окунь), на втором месте весной и летом располагались карпообразные (Cypriniformes — плотва и лещ *Abramis brama*) и только осенью на второе место перемещались лососеобразные (Salmoniformes), включающие рыб подсемейств сиговых и лососёвых (Salmoninae) (табл. 2).

Горизонтальное распределение рыб по сезонам в нижнем бьефе по данным гидроакустики. Акватория нижнего бьефа по гидродинамическим признакам подразделяется на четыре участка (рис. 1): 1) правосторонняя часть русла, по которой протекает вода после прохождения через гидроагрегаты ГЭС, здесь поток характеризуется высокой турбулентностью, насыщен пузырьками воздуха и имеет повышенную мутность; 2) растекающийся поток под самой плотиной холостого сброса, формирующий круговое

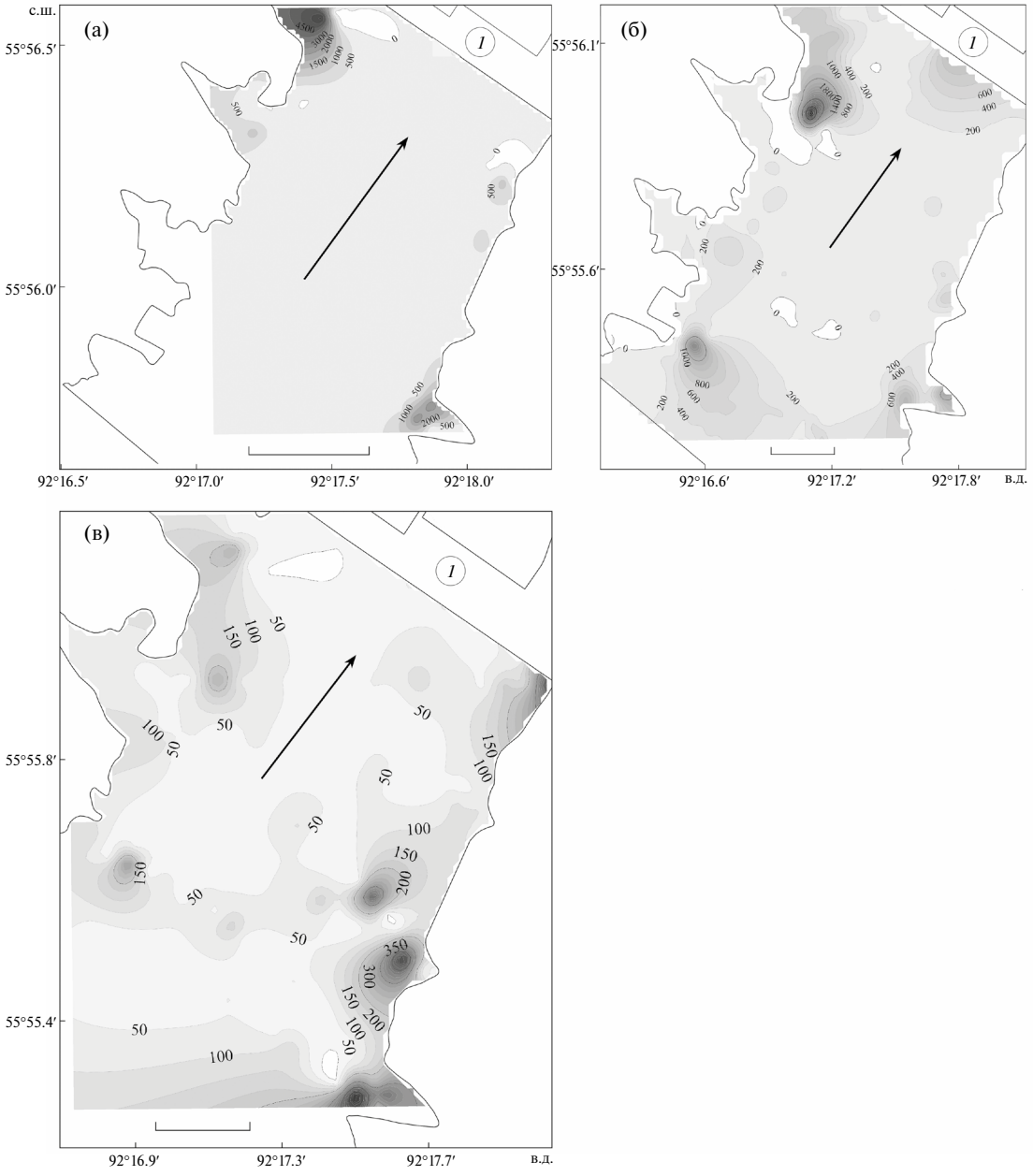


Рис. 2. Распределения рыб в акватории верхнего бьефа Красноярского гидроузла весной (а), летом (б) и осенью (в): изолинии — плотность рыб, экз/м^2; (→) — направления течений, *1* — здание Красноярской ГЭС. Масштаб: 300 м.

Таблица 1. Плотность распределения рыб на участках акватории верхнего бьефа Красноярского гидроузла в разные сезоны, экз/га

Участок акватории	Лето	Осень
Прибрежье:		
у левого берега	233.0 ± 125.6	147.7 ± 105.5
у правого берега	139.1 ± 74.4	301.3 ± 153.8
Центральная часть	33.2 ± 7.5	34.3 ± 7.9

Примечание. Здесь и в табл. 3: приведены средние значения плотности и 95%-ный доверительный интервал. Различия плотностей между участками статистически значимы при $p < 0.05$ (непараметрический тест Манна–Уитни).

Таблица 2. Таксономический состав сезонных скоплений рыб на обследованных участках верхнего бьефа Красноярского гидроузла, %

Таксон	Весна	Лето	Осень
Карпообразные	30.1	18.7	17.6
Окунёвые	40.2	65.8	41.7
Лососеобразные	23.5	15.0	23.2
Неидентифицированные	6.2	0.5	17.5

течение над ямой, образованной падающим потоком воды при холостом сбросе; 3) левосторонняя часть русла, начинающаяся от плотины холостого сброса; течение на ней формируется за счёт растекания потока с правосторонней части русла; 4) акватория судоподъёмника — застойная зона с отсутствием стокового течения; в русле ниже автомобильного моста течение более ламинарное с относительно одинаковой скоростью по всей ширине потока.

Максимальные плотности скоплений рыб на приплотинном участке нижнего бьефа зарегистрированы летом (июль) (табл. 3, рис. 3). Различия в численности рыб между разными сезонами достоверны ($p < 0.05$).

Зимой наиболее плотные скопления рыб были обнаружены только в яме под плотиной холостого сброса (рис. 3а). Скопления плотностью на порядок ниже были обнаружены на участке русла ниже автомобильного моста, до автомобильного моста отмечали только одиночных рыб.

Весной плотные скопления рыб располагались в яме под плотиной холостого сброса и за отмелью (рис. 3б) на границе раздела левой и правой частей русла (рис. 1). На участках основного русла до и после автомобильного моста отмечали только одиночных рыб.

Летом наиболее плотные скопления зарегистрированы в яме под плотиной холостого сброса. Скопления плотностью на один–два порядка ниже наблюдались на всех участках акватории нижнего бьефа (рис. 3в, 3д).

Осенью скопления с высокой плотностью располагались только в яме под плотиной холостого сброса (рис. 3г). На остальных участках акватории отмечали единичных особей. В этот период работали только три гидроагрегата ГЭС, в результате снижения скорости потока рыб регистрировали уже на расстоянии 150 м от плотины, тогда как в остальные сезоны — в 500 м от плотины. Максимальная плотность зарегистрированных скоплений в приповерхностных слоях воды составила 129 экз/га, средняя плотность по всей обследованной акватории — 11.0 экз/га. Доминирующие размеры рыб, по данным гидроакустических измерений, от 8 до 11 см.

Таксономический анализ скоплений рыб показал (табл. 4), что во все сезоны, кроме весны, по численности доминировали рыбы из семейства окунёвых (окунь), весной — карпообразные (плотва и лещ), в остальные сезоны они были на втором месте. Рыбы этих таксонов образовывали скопления высокой плотности в яме под плотиной холостого сброса, в акватории судоподъёмника и вдоль берегов основного русла Енисея. По основному руслу без учёта прибрежных участков с замедленным противотечением значительно возрастала доля лососеобразных (табл. 5), особенно осенью, когда в нижнем бьефе формировались нерестовые скопления рыб этого отряда из особей, мигрирующих с нижележащих участков русла.

Вертикальное распределение рыб по сезонам в верхнем бьефе по данным гидроакустики. Весной наиболее плотные скопления рыб наблюдались в левобережной зоне водохранилища на глубинах от 13 до 23 м. Плотность этих скоплений была в пределах 40–3000 экз/га, средняя плотность во всей акватории обследованного участка составила ~150 экз/га. Вертикальное развитие скоплений варьировало от 3 до 10 м, горизонтальная протяжённость — от 20 до 70 м. Мелкоразмерных рыб (FL < 10 см) в составе разреженных скоплений и отдельных особей обнаруживали на глубинах до 15 м, в основном в прибрежных акваториях. Отдельных сиговых рыб длиной ≥25 см регистрировали на глубинах >20 м, в том числе в русловой зоне водохранилища.

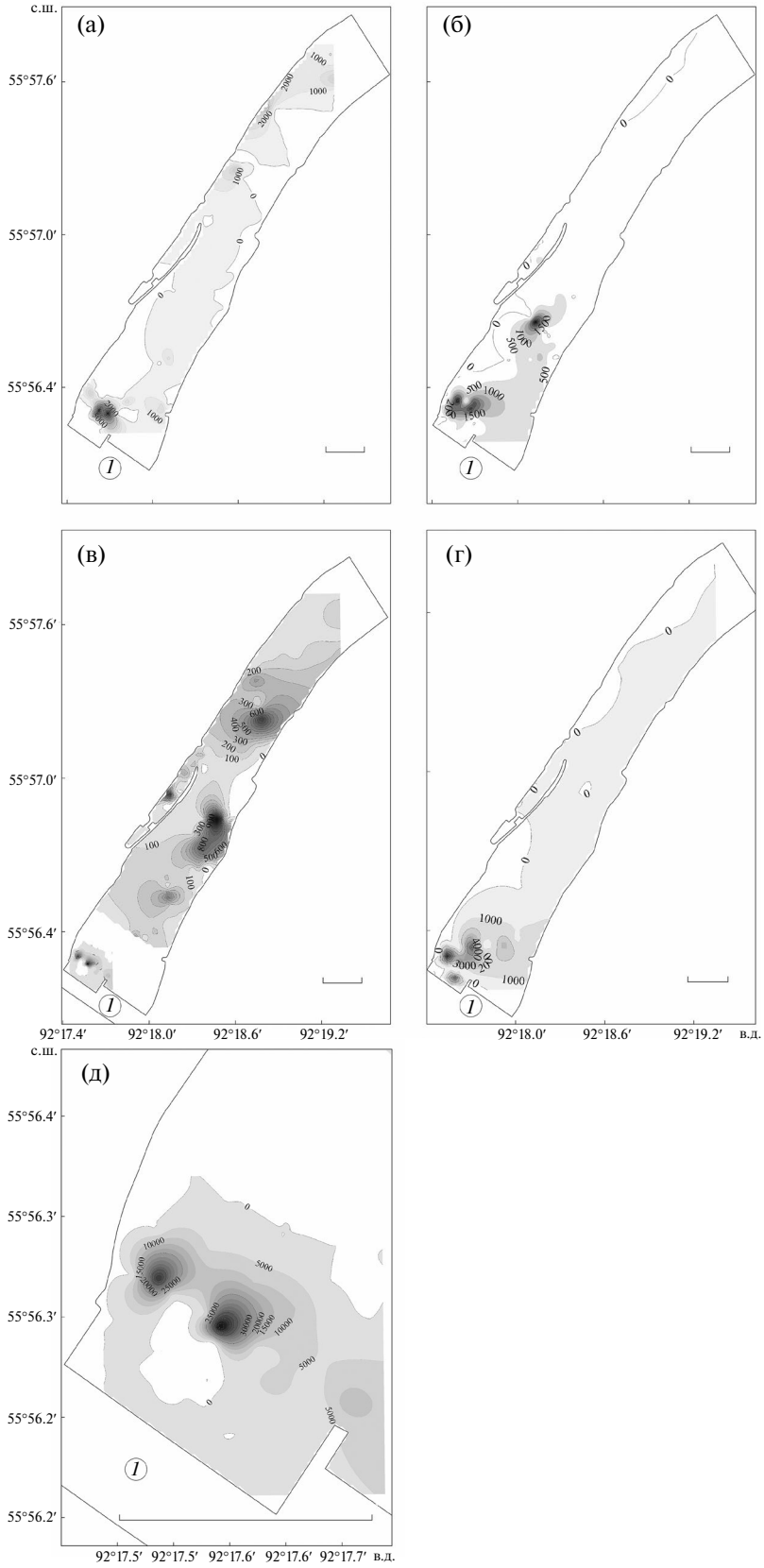


Рис. 3. Распределения рыб в акватории нижнего бьефа Красноярского гидроузла зимой (а), весной (б), летом (в, д) и осенью (г): д — укрупнённая схема участка акватории под сбросной плотиной. Ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб, м: а–г — 100; д — 300.

Таблица 3. Количественная оценка рыбного населения нижнего бьефа Красноярского гидроузла

Параметр	Зима	Весна	Лето	Осень
Плотность скоплений, экз/га	1420.2 ± 898.5	300.8 ± 147.5	2016.4 ± 1514.4	792.7 ± 448.3
Обследованная площадь, га	219.2	185.1	163.8	204.0
Общая численность рыб, тыс. экз.	301.0	55.7	330.3	161.7

Таблица 4. Таксономический состав сезонных скоплений рыб на обследованных участках нижнего бьефа Красноярского гидроузла, %

Таксон	Зима	Весна	Лето	Осень
Карпообразные	40.9	46.0	44.5	30.7
Окунёвые	54.2	41.7	48.1	41.7
Лососеобразные	4.9	4.7	7.1	24.1
Неидентифицированные	0	7.6	0.3	3.5

Таблица 5. Таксономический состав рыб на разных участках акватории нижнего бьефа Красноярского гидроузла, %

Таксон	Акватория под плотиной холостого сброса	Река и судоподъёмник	Основное русло реки
Карпообразные	31.7	41.6	35.6
Окунёвые	46.9	39.0	41.5
Лососеобразные	19.7	16.4	22.9
Неидентифицированные	1.7	3.0	0

Летом отмечены плотные скопления рыб на прибрежных мелководных участках водоёма с глубинами до 15 м. Здесь наблюдались разреженные скопления рыб размерами <30 см, а также небольшие стаи молоди рыб. Разреженные скопления также наблюдали в приповерхностных слоях открытой (русловой) акватории водохранилища до глубины 15 м (рис. 4а).

Средняя плотность скоплений до глубины 15 м составляла 213.4 экз/га, а в приповерхностных слоях воды до глубины 3 м — 117.8 экз/га. Доминирующие размеры рыб — 10–11 см.

В русловой зоне были отмечены неоднородности водной среды, состоящие, очевидно, из древесных частиц нейтральной плавучести, плотность которых существенно возрастала по мере приближения к плотине. Эхосигналы от этих образований на частоте 200 кГц регистрировали от глубины 15 м до дна (94 м) (рис. 4а), на частоте 50 кГц, на которой регистрируются более крупные объекты, эти частицы были представлены равномерно распределёнными мелкими точками.

Осенью средняя плотность скоплений рыб составляла 98.6 экз/га (рис. 4б). Максимальная плотность (~1360 экз/га) была зарегистрирована в прибрежной левобережной части водохранилища на участке мелководья глубиной ~10 м. От поверхностных слоёв до глубины 10 м были отмечены отдельные разреженные скопления рыб, в прибрежных участках водохранилища — небольшие стаи мелкоразмерных рыб. На глубинах ~50 м на русловом склоне были зарегистрированы отдельные особи размером до 40 см, по результатам таксономического анализа они были относены к лососеобразным (рис. 4б). Доминирующие размеры рыб — 9–11 см.

В русловой зоне так же, как и летом, были отмечены сходные неоднородности водной среды. Но в связи с осенним охлаждением во-

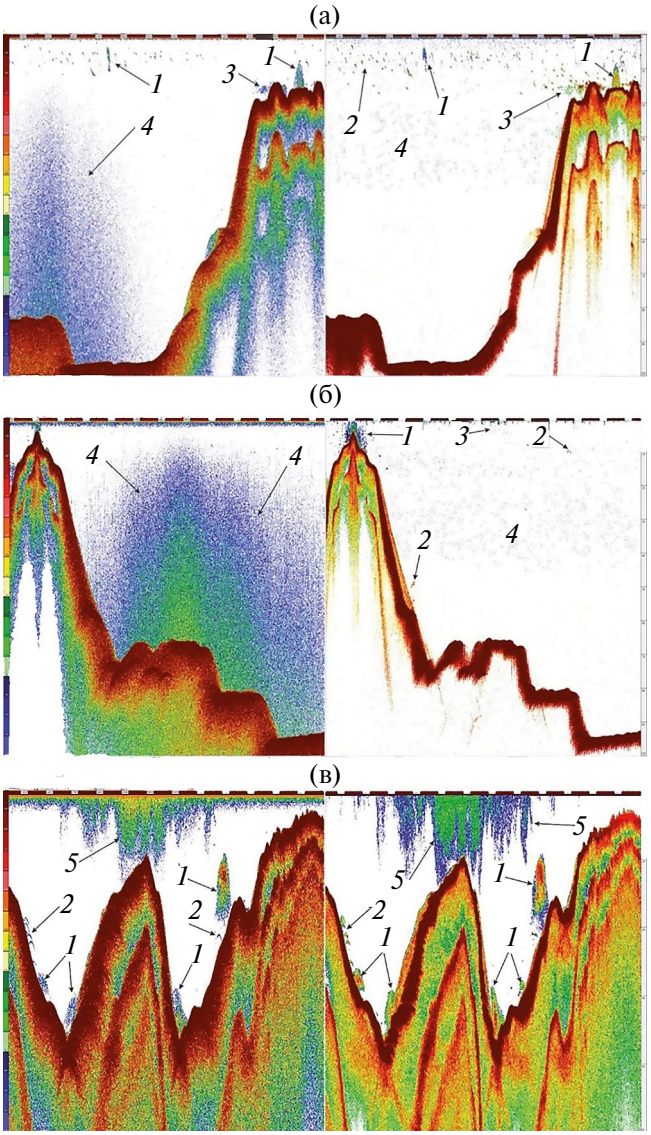


Рис. 4. Характерные эхограммы регистрации скоплений рыб в приплотинной акватории водохранилища верхнего бьефа Красноярского гидроузла в 200 м от плотины в июле (а) и октябре (б), а также нижнего бьефа (в яме — № *3* на рис. 1) в июле (в): *1* — плотные скопления рыб, *2* — одиночные рыбы, *3* — разреженные скопления мелкоразмерных рыб, *4* — древесный мусор нейтральной плавучести в русловой зоне водохранилища, *5* — приповерхностные пузырьковые завесы, обусловленные турбулентными потоками.

ды и повышением её плотности размеры этих образований превышали летние и эхосигналы от этих скоплений регистрировались с меньшей глубины — от 8 м до дна (рис. 4б).

Вертикальное распределение рыб по сезонам в нижнем бьефе в яме у плотины холостого сброса. В нижнем бьефе в акватории основного русла из-за малых глубин (<5 м) вертикальное распределение не анализировали. В яме у плотины холостого сброса наблюдали плотные скопления рыб, как располагавшиеся в пелагиали, так и приуроченные к свалу глубин и дну.

Зимой в яме основные скопления рыб концентрировались над глубинами от 19 до 25 м. Здесь на свале глубин было зарегистрировано скопление с максимальной плотностью ~9000 экз/га, также были отмечены пелагические скопления с плотностями от 2500 до 5500 экз/га. Вертикальное развитие скоплений достигало 8–10 м, горизонтальное варьировало от 30 до 110 м. По результатам гидроакустических измерений доминирующие размеры рыб были от 10 до 14 см.

Весной в яме наиболее плотные скопления рыб были зарегистрированы на глубинах от 8 до 12 м, их максимальная плотность составляла >5160 экз/га. Вертикальное развитие этих скоплений не превышало 5 м, горизонтальная протяжённость была ~70 м. Разреженные скопления регистрировали от самой поверхности до глубин 12–15 м. Средняя плотность скоплений составила 300.9 экз/га, в приповерхностных слоях воды она не превышала 8.4 экз/га, а в толще воды от 2 м до дна >290 экз/га. Доминирующие размеры рыб были в пределах 9–15 см.

Летом в яме под плотиной холостого сброса и в прибрежной части основного русла формировались скопления окуня и карпообразных рыб (рис. 4в). Сиговых рыб наблюдали в основном в русловой части акватории реки. Наиболее плотные скопления были зарегистрированы в яме на глубинах от 8 до 18 м, их максимальная плотность составляла >30000 экз/га. Вертикальное развитие этих скоплений было от 3 до 16 м, горизонтальная протяжённость — от 15 до 70 м. Разреженные скопления регистрировали от самой поверхности и до глубин 7 м. Средняя плотность скоплений составила 2016.4 экз/га. Доминирующие размеры рыб — от 9 до 14 см.

Осенью плотные скопления рыб регистрировали непосредственно в яме у плотины холостого сброса, в основном они состояли из окуня и карпообразных рыб. Сиговых рыб наблюдали в основном русле. В яме наиболее плотные скопления были зарегистрированы на глубинах от 4 до 18 м, их максимальная плотность составляла >18000 экз/га. Вертикальное развитие этих скоплений было от 3 до 12 м, горизонтальная протяжённость — не более 50 м. Разреженные скопле-

ния и одиночных рыб регистрировали от самой поверхности и до глубин 8 м. Средняя плотность таких скоплений составила 792.8 экз/га.

Результаты отловов рыб в верхнем и нижнем бьефах. В верхнем бьефе в сетных уловах в 2023 г. самым многочисленным был окунь (81%), вторым по численности елец *Leuciscus leuciscus* (18%), единично встречался сазан *Cyprinus carpio*. Окунь был представлен размерными группами (*FL*) от 140 до 260 мм. В 2024 г. доля окуня в уловах составляла 87, плотвы — 8%, единично встречались елец и лещ. Представители лососевидных (Salmonoidei) в уловах отсутствовали.

Лов личинок рыб в пелагиали приплотинной акватории с использованием ИКС-80, буксируемой моторной лодкой вдоль участка плотины, где на глубине >20 м располагаются сбросные отверстия, и в 2023, и в 2024 гг. результатов не дал. На прибрежных участках и в заливах приплотинной акватории улов состоял из молоди окуня (3–7 экз/10 мин траления) и плотвы (1–3 экз/10 мин траления).

В нижнем бьефе в сетных уловах 2024 и 2023 гг. самым многочисленным у плотины холостого сброса был окунь. Его доля составляла в разные сезоны от 70 до 90%. В уловах 2023 г. плотва и елец были вторыми по численности видами, а в 2024 г. третьим после окуня и плотвы был лещ. Уловы плотвы в разные сезоны не превышали 20%. В акватории судоподъёмника самой многочисленной была плотва, которая составляла до 50% улова, вторым был лещ — до 40%. Окунь в уловах был представлен размерными группами (*FL*) от 130 до 309 мм. Лососевидные в нижнем бьефе были представлены ленком *Brachymystax lenok*, тайменем *Hucho taimen*, сибирским хариусом *Thymallus arcticus*, сигом *Coregonus* sp., ряпушкой *C. sardinella* и пелядью. На всех участках акватории нижнего бьефа среди этих рыб доминировал хариус, остальные в уловах были представлены единично. Летом в сетных уловах присутствовали крупные налимы *Lota lota* размерами от 700 до 500 мм. Лов сплавными сетями и ихтиопланктонной конусной сетью в 2023-м и 2024-м гг. результатов не дал.

Темп роста массовых видов рыб из нижнего и верхнего бьефов Красноярского гидроузла. Особи окуня и плотвы из нижнего и верхнего бьефов во всех возрастах статистически значимо различались по стандартной длине тела (табл. 6). Окуни и плотва из нижнего бьефа имели более низкие темпы роста по сравнению с рыбами из верхнего бьефа.

Травматизм рыб из нижнего бьефа. В 2023 г. в сетных уловах из нижнего бьефа у плотины холостого сброса было зарегистрировано значительное число окуней с повреждениями кожных покровов. Характер повреждений у всех отловленных нами окуней (рис. 5) соответствовал описанным в литературе травмам, наносимым рыбам большими бакланами в ходе охоты (Kortan, 2010; Delmastro et al, 2015). Крючковидный острый кончик верхней части клюва бакланов прокалывает кожу, оставляя глубокие раны. Нижняя часть клюва острыми краями царапает эпителий, не проникая в кожу.

В ходе проведения исследований в октябре 2023 г. в нижнем бьефе наблюдали скопление

Таблица 6. Расчисленная стандартная длина тела отловленных на приплотинных участках верхнего и нижнего бьефов Красноярского гидроузла особей окуня *Perca fluviatilis* и плотвы *Rutilus rutilus* разного возраста, мм

Возраст, годы	Окунь			Плотва		
	Нижний бьеф	Верхний бьеф	*p*	Нижний бьеф	Верхний бьеф	*p*
1	52.7 ± 1.9 (72)	73.1 ± 2.6 (110)	0.00300	52.5 ± 7.4 (55)	66.3 ± 9.5 (84)	0.003
2	75.6 ± 3.1 (58)	100.8 ± 4.1 (90)	0.00200	96.1 ± 10.4 (45)	124.2 ± 19.7 (70)	0.002
3	92.8 ± 3.8 (44)	124.4 ± 3.9 (70)	0.00010	156.3 ± 12.4 (35)	173.1 ± 11.3 (56)	0.001
4	104.8 ± 4.0 (32)	143.7 ± 4.1 (50)	0.00010	189.8 ± 7.3 (25)	201.3 ± 7.8 (42)	0.001
5	115.9 ± 4.9 (21)	159.2 ± 4.2 (32)	0.00008	211.4 ± 9.7 (18)	224.2 ± 8.2 (28)	0.050
6	127.3 ± 5.3 (14)	172.1 ± 5.1 (20)	0.00005	228.1 ± 9.9 (10)	245.6 ± 10.1 (14)	0.050

Примечание. *p* — уровень значимости различий между рыбами из верхнего и нижнего бьефов (непараметрический тест Манна–Уитни). Здесь и в табл. 7: приведены средние значения и 95%-ные доверительные интервалы; в скобках — число измерений приростов по данному возрасту.



Рис. 5. Окуни *Perca fluviatilis* с характерными травмами, нанесёнными в процессе охоты большого баклана *Phalacrocorax carbo* (в левобережной акватории нижнего бьефа Красноярского гидроузла) в 2023 г.: а, б, — поверхностные раны; в, г — глубокие травмы от верхней части клюва; д–з — рваные раны с дефектами тканей в результате их откусывания с брюшной и спинной сторон.

из 40–50 больших бакланов (рис. 6а). Такое скопление ежедневно регистрировали на отмели, разделяющей акваторию нижнего бьефа на две части (рис. 1). Из собранных в этом году погадков 93% состояли только из фрагментов окуня, доминирующего в составе рыбного населения нижнего бьефа Красноярского гидроузла. В 6% погадков присутствовали фрагменты плотвы, в 1% — хариуса.

В 2024 г. численность бакланов в нижнем бьефе была гораздо ниже, на отмели отмечали только единичных особей (рис. 6б). Соответственно, снизилось и число травмированных рыб. В наших сетных уловах были обнаружены только две особи с характерными травмами, полученными от птиц, — лещ длиной 350 мм (рис. 6в) и хариус длиной 290 мм (рис. 6г). В течение двух лет исследований в нижнем бьефе Красноярского гидроузла мы не обнаружили в уловах ни одной рыбы с травмами иного характера, нежели нанесёнными птицами.

Кроме большого баклана в пределах акватории нижнего бьефа в 2023 и 2024 гг. присутствовали и другие виды рыбоядных птиц.

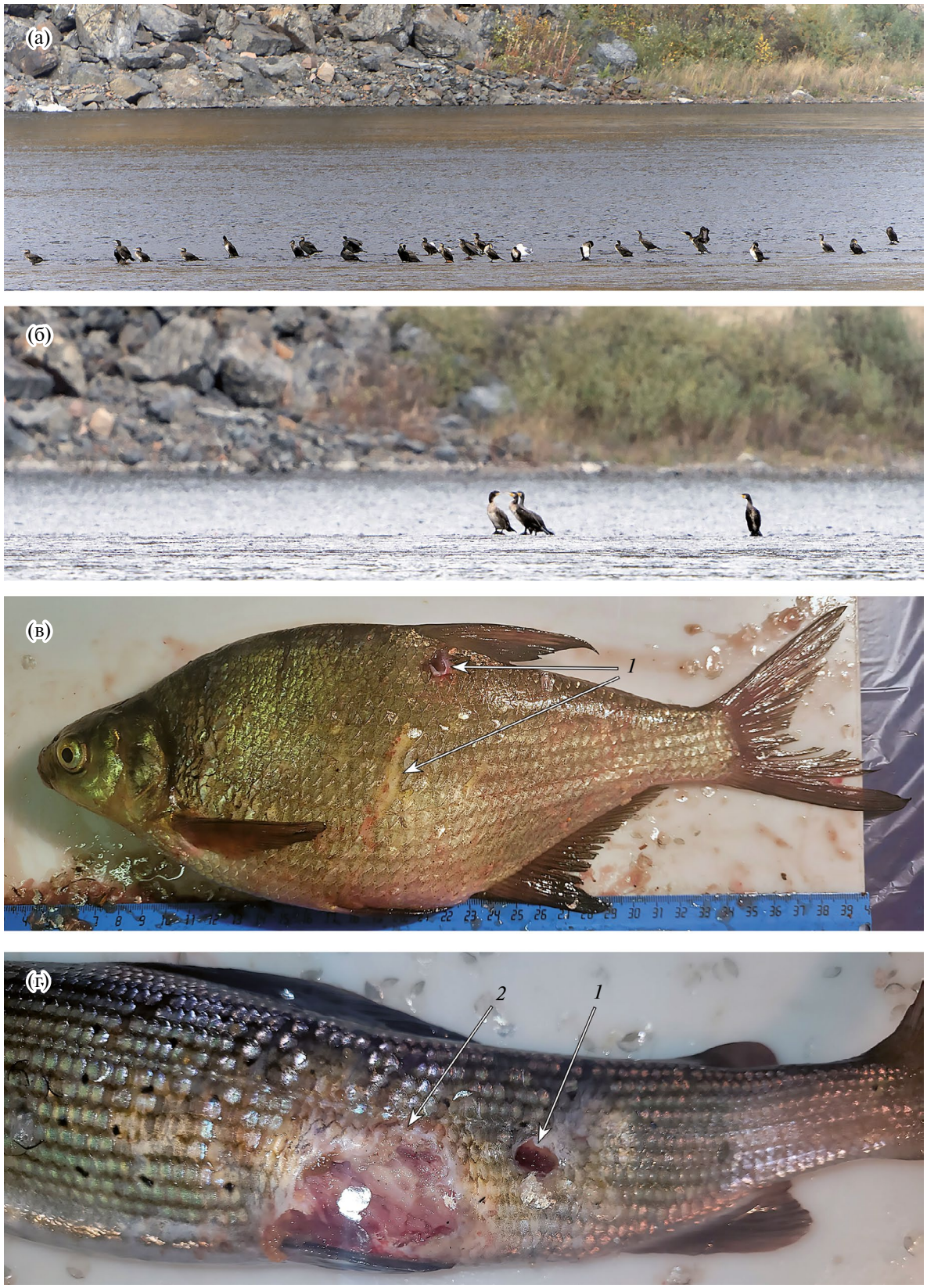


Рис. 6. Большие бакланы *Phalacrocorax carbo* на отмели на границе между зоной стокового течения и зоной перед водосливной плотиной в 2023 (а) и 2024 (б) гг.; лещ *Abramis brama* (в) и сибирский хариус *Thymallus arcticus* (г), травмированные большим бакланом: *1* — травма от верхней челюсти, *2* — рваная рана с дефектами тканей в результате их откусывания.

В непосредственной близости от здания ГЭС наблюдали значительное скопление (10–15 экз.) чёрных коршунов *Milvus migrans* (рис. 7а) и 30–40 серебристых чаек *Larus argentatus* (рис. 7б). В среднем птицы выхватывали из воды по одной рыбе за 10–15 мин. Фотосъёмка с использованием длиннофокусного объектива показала, что коршуны и чайки добывали только окуней (рис. 7в, 7г). Это подтвердили и результаты исследования погадков чаек, собранных на отмели в 2023 г., из них 97% состояли только из фрагментов окуня, в 3% присутствовали фрагменты плотвы. Удачей охота птиц завершалась только в пределах 50–100 м от ГЭС.

Сравнение темпа роста травмированных рыбоядными птицами окуней с не травмированными особями из того же улова не выявило между ними достоверных различий (табл. 7), однако,



Рис. 7. Чёрные коршуны *Milvus migrans* на фоне плотины Красноярской ГЭС (а), серебристые чайки *Larus argentatus* на отмели на границе между зоной стокового течения и зоной перед водосливной плотиной (б), чёрный коршун с окунем *Perca fluviatilis* в когтях (в), серебристая чайка с окунем в клюве (г).

Таблица 7. Расчисленная стандартная длина тела травмированных и не травмированных бакланами *Phalacrocorax carbo* окуней *Perca fluviatilis* разного возраста, отловленных на приплотинном участке нижнего бьефа Красноярского гидроузла

Возраст, годы	Не травмированные	Травмированные	*p*
1	52.7 ± 1.9 (72)	53.1 ± 9.2 (39)	0.64
2	75.6 ± 3.1 (58)	78.6 ± 8.2 (28)	0.52
3	92.8 ± 3.8 (44)	88.3 ± 9.8 (16)	0.44
4	104.8 ± 4.0 (32)	101.6 ± 10.8 (11)	0.48
5	115.9 ± 4.9 (21)	123.7 ± 12.4 (7)	0.76

Примечание. *p* — уровень значимости различий между травмированными и не травмированными особями (непараметрический тест Манна–Уитни).

как мы указывали выше, темп роста окуней из нижнего бьефа был статистически значимо ниже, чем у особей из улова в верхнем бьефе.

Кроме того, при наличии ската через турбины высоконапорной ГЭС в нижнем бьефе встречались бы рыбы с характерными травмами. Например, у окуня, который относится к закрытопузырным рыбам, при таком перепаде давления все скатывающиеся особи получали бы баротравму плавательного пузыря (Захарченко, 2004; Цветков и др., 1972). В этом случае плавательный пузырь значительно увеличивается в объёме и выдавливает желудок в ротовую полость (Павлов и др., 1999; Герасимов и др., 2024б). Окуней с такими травмами за двухлетний период наблюдений (2023 и 2024) мы не встречали.

ОБСУЖДЕНИЕ

Верхний бьеф Красноярского гидроузла. По результатам гидроакустических исследований в акватории верхнего бьефа выявлены сезонные различия распределения рыб, но постоянным оставалось только то, что максимальные численности рыб всех размерных групп во все сезоны были приурочены к прибрежным участкам (рис. 2). Средняя плотность распределения рыб на прибрежных участках акватории верхнего бьефа в разные сезоны варьировала от 139.1 ± 74.4 до 301.3 ± 153.8 экз/га. Весной скопления повышенной плотности (в среднем 1749.0 ± 1182.7 экз/га) рыбы формировали в заливах, концентрируясь в них перед нерестом. При этом в открытой части акватории верхнего бьефа, где проходило стоковое течение, средняя плотность скоплений рыб во все сезоны не превышала 38.6 ± 2.7 экз/га.

Сходные результаты получены и при исследовании вертикального распределения рыб в приплотинной акватории верхнего бьефа. Весной скопления высокой плотности (до 3000 экз/га) наблюдали в левобережной зоне приплотинной акватории на глубинах 13–23 м. Приуроченность к левобережной части акватории была обусловлена наличием здесь крупных заливов с расположенными в них нерестилищами наиболее массовых видов рыб Красноярского водохранилища (окунь, плотва, лещ). Летом отмечены плотные скопления рыб на прибрежных мелководных участках водоёма с глубинами до 15 м. Осенью наиболее плотное скопление рыб (максимальная плотность ~1360 экз/га) было зарегистрировано в левобережной части водохранилища на участке мелководья глубиной ~10 м.

В гиполимнионе на глубине 20–50 м встречались одиночные сиговые, очевидно, представленные искусственно вселёнными в водохранилище омулем и пелядью. Оба вида освоили гиполимнион озёрной части водохранилища, но при отсутствии естественного размножения стали малочисленными (Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

Такие же результаты по распределению рыб были получены в верхних бьефах других высоконапорных гидроузлов (Аббасов и др., 1985; Малинин, Кокосадзе, 1986; Павлов и др., 1992; Герасимов и др., 2024а, 2024б), в которых наблюдался так называемый “окраинный”, или “краевой” тип распределения рыб. Например, в сверхглубоководном Нурекском водохранилище (Павлов и др., 1992) зимой основная масса рыб концентрировалась в заливах. Летом, когда плотность рыб в основных биотопах водохранилища выравнивалась, а сами рыбы держались в узком приповерхностном слое, плотность их распределения отрицательно коррелировала с расстоянием до берега.

Наши наблюдения на речных плёсах Горьковского, Рыбинского, Иваньковского и Угличского водохранилищ на участках с выраженным стоковым течением (Поддубный и др., 2003) показали, что рыбы в основном приурочены к районам пониженных скоростей (<15 см/с) на периферии оси стокового течения. Такие виды рыб, как окунь и судак *Sander lucioperca*, уходят из зоны больших скоростей в зону скоростей от 4 до 15 см/с. Более низкие скорости течения в сходных условиях выбирала и плотва. Предпочитаемые ею скорости составляли ~20 см/с (Поддубный и др., 2003). Подобная реакция на течение способствует относительно стабильному распределению рыб в реке, что позволяет им адекватно реагировать на иные факторы среды (распределение корма, хищников и другие) (Павлов, 1979).

Это же подтвердили наши исследования на Чебоксарской ГЭС (Герасимов и др., 2014), которая работала только в дневные часы, а в ночное время сброс воды через плотину отсутствовал. По данным гидроакустических исследований, ночью рыбы в верхнем бьефе выходили для нагула на русловые участки с максимальными глубинами только при отсутствии высоких скоростей течения. Утром, перед запуском агрегатов ГЭС, рыбы смещались на участки за пределами русла с глубинами не более 10 м, где стоковое течение имело минимальные ско-

рости. То есть рыбы проявляли определённый тип поведения, который позволял им избегать ската в нижний бьеф плотины. Данный поведенческий механизм позволяет рыбам оставаться на избираемом участке, что уменьшает вероятность немотивированного ската в нижний бьеф гидроузла.

Кроме того, как утверждается в ряде работ (Fernando, Holcik, 1982; Аббасов и др., 1985; Малинин, Кокосадзе, 1986), одним из факторов, определяющих рассматриваемый тип распределения, является глубина водоёма в приплотинной части водохранилищ высоконапорных ГЭС, которая в десятки раз превосходит глубину в реке до зарегулирования. Обитавшие на этом участке реофильные лососевидные виды рыб не смогли адаптироваться к обитанию на таких глубинах и в настоящее время встречаются только в верхней речной части водохранилищ и в притоках.

После зарегулирования реки массовыми видами рыб в Красноярском водохранилище стали относительно “тепловодные” карпообразные и окунёвые. Поэтому наиболее плотные скопления этих рыб в безлёдный период отмечаются в приповерхностном прогреваемом слое. Это же подтверждается и данными литературы (Аббасов и др., 1985; Амиркулов, Богданов, 1986; Малинин, Кокосадзе, 1986; Павлов и др., 1992).

Безусловно, наиболее подвержена скату молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, когда их физические возможности не позволяют сопротивляться потоку, а генетически обусловленная мотивация к покатной миграции на определённой стадии развития, напротив, провоцирует их активный выход на течение (Павлов и др., 2007). Площадь мелководий в Красноярском водохранилище (до глубины 3 м) небольшая и не превышает 5–6% (Космаков, 2001). Из-за недостатка мелководий в этом водоёме почти отсутствуют литораль и высшая водная растительность (Кусковский и др., 1974). В результате весенненерестующие фитофильные рыбы нерестятся в основном в заливах (Чугунова, Вышегородцев, 2012). На момент выхода молоди массовых видов (плотва, окунь) из заливов, появления её в основной части акватории водохранилища и ската к высоконапорной Красноярской ГЭС в верхнем бьефе уже развивается температурная стратификация. По гидроакустическим данным, молодь окуня и плотвы, как и старшевозрастные рыбы, концентрируется в верхнем тёплом слое 0–10 м, составляя весной, летом и осенью от 15 до 45% общей численности рыб, и полностью отсутствует на глубинах более 15 м, т.е. в пределах зоны формирования стока не встречается, и её попадание в водозаборные отверстия на глубине >20 м маловероятно.

То, что тёплый слой воды выше термоклина не участвует в формировании стока у высоконапорных ГЭС, оборудованных глубоководными водозаборами, подтверждают наши данные по скату зоопланктона через высоконапорные плотины Братской и Красноярской ГЭС (Герасимов и др., 2023, 2026). Результаты тестирования свидетельствуют о выраженных различиях видовых составов планктона поверхностного тёплого слоя (эпилимниона) и глубоководного сообщества холодного гиполимниона, что свидетельствует о выраженной вертикальной сегрегации планктонных сообществ водной толщи верхнего бьефа. Это обусловлено наличием слоя температурного скачка, который естественным образом препятствует свободной вертикальной миграции беспозвоночных эпи- и гиполимниона, что и обусловливает различие между сравнительно разнообразным планктоном эпилимниона и качественно и количественно обеднённым планктоном гиполимниона. Именно обеднённый планктон гиполимниона (а не эпилимниона, изолированного термоклином) поступает в водозаборные окна плотины.

Следовательно, для ранней молоди рыб, как и для планктона, термоклин является естественной границей, препятствующей попаданию молоди плотвы и окуня в водные слои, в которых формируется сток.

Температура также является фактором, определяющим распределение кормовых организмов. В летне-осенний период основные кормовые объекты плотвы и окуня, включая их молодь, расположены в наиболее продуктивных зонах — в литорали и эпилимнионе. Средняя биомасса планктона, основного кормового объекта молоди мелкого окуня, плотвы и молоди этих видов, в тёплом слое в летний сезон составляет 2.48, а глубже 20 м — 0.62 г/м^3 (Герасимов и др., 2026). В остальные сезоны средняя биомасса планктона в слое 0–10 м составляет 61.4 ± 4.1, а глубже 20 м — 46.5 ± 2.9 мг/м^3 ($p < 0.05$). Основным объектом питания крупного окуня в верхнем бьефе Красноярского водохранилища является молодь рыб размерной группы 30–60 мм, которая также пребывает в прибрежье в слое 0–10 м. Таким образом, у массовых видов рыб этого водохранилища отсутствовала мотивация к перемещению в холодный и малопродуктивный гиполимнион.

Особенности горизонтального и вертикального распределений рыб, зарегистрированные при проведении сезонных гидроакустических съёмок, указывают на активное избегание массовыми видами рыб участков акваторий с повышенными скоростями течения и низкими температурами, которые в верхнем бьефе плотины пространственно совпадают с зоной формирования стока. Этому способствует отсутствие мотивации к покатной миграции и то, что рыбы свободно ориентируются в потоке по градиентам скоростей течения и гидростатического давления (Павлов, Скоробогатов, 2014; Davis et al., 2021), избирая предпочитаемые территории, например, в прибрежье и заливах.

Нижний бьеф Красноярского гидроузла. Гадинов (2009) в своей работе по скату рыб в нижний бьеф рассматриваемого гидроузла и его последствиям считает, что бóльшая часть окуня и плотвы в приплотинной зоне нижнего бьефа имеет "водохранилищное" происхождение. По его мнению, образование скоплений этих видов в приплотинной зоне объясняется их скатом.

Этому утверждению противоречат результаты наших исследований. Так, все отловленные нами рыбы (окунь и плотва) из нижнего бьефа статистически значимо отличались по темпу роста от особей этих видов из верхнего бьефа. Это обусловлено температурными различиями в местах их обитания в течение всей жизни, так как вода в нижнем бьефе прогревается меньше, чем в верхнем, её температура круглогодично не превышает 7–9°С.

Кроме того, следует отметить, что ни у одного окуня, найденного в нижнем бьефе или схваченного рыбоядными птицами, не наблюдалось выпячивания желудка через ротовое отверстие, как это должно было бы происходить из-за перепада давления при прохождении через турбины высоконапорных ГЭС (Павлов и др., 1999; Герасимов и др. 2024б).

Ещё одним фактором, снижающим вероятность ската рыб в нижний бьеф, является так называемый "краевой эффект" распределения рыб. По данным гидроакустических наблюдений, в приплотинной зоне верхнего бьефа Красноярского водохранилища массовые виды рыб активно избегают зоны изъятия стока, образуя скопления в прибрежной акватории и в заливах. А в вегетационный период при сформировавшейся температурной стратификации водной толщи предпочитают пребывать в верхних тёплых слоях воды — выше зоны температурного скачка.

Следовательно, плотные скопления рыб в нижнем бьефе Красноярского гидроузла не являются результатом их ската из верхнего бьефа. Это подтверждают и наши исследования на Чебоксарской ГЭС (Герасимов и др., 2014). На утренний запуск гидроагрегатов Чебоксарской ГЭС рыба активно реагировала и в нижнем бьефе образовывала в непосредственной близости от плотины скопление, превосходившее по плотности скопления рыб, зарегистрированных в верхнем бьефе. По результатам тралового лова оно состояло из планктофагов (в основном из тюльки *Clupeonella cultriventris*) и хищников, подходивших за тюлькой, — судака абсолютной длиной (*TL*) 423–235 мм, берша *S. volgensis* *TL* 328–259 мм, окуня *TL* 315–246 мм. Здесь отмечено также скопление птиц, состоящее из серебристых и сизых *Larus canus* чаек. Формирование скопления начиналось перед запуском агрегатов ГЭС, то есть не могло быть следствием ската рыб из верхнего бьефа. Подобное поведение рыб в нижнем бьефе мы наблюдали и во время проведения исследований на Угличской ГЭС, которая также работала только днём. К моменту запуска гидроагрегатов Угличской ГЭС в 09:00 плотность устойчивого во времени скопления рыб в нижнем бьефе увеличилась в 5.6 раза по сравнению с данными гидроакустической съёмки, проведённой в 06:00 до пуска агрегатов. Подход рыб к плотине до момента запуска ГЭС, очевидно, обусловлен выработанным условным рефлексом, а увеличение плотности скопления после запуска ГЭС продолжалось за счёт реореакции.

В нижнем бьефе гидроузла Братской ГЭС (Герасимов и др., 2024б) гидроакустические исследования показали наличие плотных скоплений рыб в придонных горизонтах потока на расстоянии 500 м от плотины, где снижалась турбулентность, рассеивались пузырьковые завесы и восстанавливалась высокая прозрачность воды. Средняя плотность этих скоплений была в 1.5 раза выше, чем на приплотинном участке верхнего бьефа. Скопления были смещены от стрежня к левому берегу на участок акватории с более низкими скоростями, что способствовало более длительной стабильности пространственного расположения скоплений и обеспечивало им оптимальные условия для питания скатывающимися кормовыми объектами.

Средняя плотность скоплений рыб в нижнем бьефе Красноярского гидроузла в семь раз выше, чем на приплотинном участке верхнего

бьефа. Наиболее плотные скопления формируются в яме под плотиной холостого сброса, где гидродинамическая активность гораздо ниже, чем в основном русле, а растекающийся поток приносит кормовые организмы. Эти скопления в основном состоят из лимнофильных рыб (окунь и плотва), критические скорости плавания которых гораздо ниже, чем у реофильных (хариус), скопления которых регистрируются на правобережном участке, где проходит основной поток.

Все рыбы, отловленные из указанного скопления в яме в нижнем бьефе, активно питались. При этом активное питание и ориентирование рыб в бурном потоке нижнего бьефа указывают на то, что скопление здесь формируют не скатившиеся травмированные и дезориентированные особи, а здоровые, постоянно обитающие здесь рыбы. Следовательно, образование данных скоплений обусловлено не скатом рыб из верхнего бьефа, а привлечением рыб, обитающих в нижнем бьефе, которые питаются здесь доступным сносящимся зоопланктоном. Крупные хищники и бентофаги на этом участке потребляют бентосные организмы, которые развиваются на биоматериале, поступающем из верхнего бьефа (зоо- и фитопланктон). Так, желудочно-кишечный тракт хищников (крупных окуней, тайменей и налимов) содержал исключительно гаммарид (Gammarida), то есть даже крупные хищники предпочитали энергозатратной охоте на рыб потребление легкодоступных и обильных гаммарид.

Улучшение кормовой базы нижнего бьефа в результате ската кормовых организмов из Красноярского водохранилища подтверждает в своей работе и Гадинов (2009. С. 10), указывающий на “огромное значение ската организмов зоопланктона в пополнении кормовой базы Енисея”. Он же отмечает и значительное увеличение количественных показателей зообентоса. Так, по данным автора, средняя численность зообентоса на данном участке реки после зарегулирования увеличилась с 2.8 до 21.8 г/м^2. При этом основу по численности оставляют олигохеты (Oligochaeta) *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri* — 54%, и амфиподы (Amphipoda) *Gmelinoides fasciatus* и *Eulimnogammarus viridis* — 22%, а по биомассе амфиподы — 49% и личинки ручейников (Trichoptera) *Apatania crymophila* — 18% (Андрианова, 2013).

“Основную массу пищевого комка у всех описанных видов рыб в нижнем бьефе составляет одна–две группы организмов, у хариуса — амфиподы, у ельца — амфиподы и ручейники, у окуня и плотвы значительная доля в питании принадлежит организмам зоопланктона, составляющих у окуня 35.0%, а у плотвы 74.5%” (Гадинов, 2009. С. 16).

Реофильные рыбы, способные противостоять высоким скоростям течения в основном русле, формировали скопления ниже по течению от плотины, где снижается турбулентность потока, уменьшается количество взвеси и воздушных пузырей. Доминирующие здесь хариусы предпочитали участки дна с гидродинамической тенью в углублениях или за крупными камнями, что препятствовало их сносу течением, и покидали эти убежища только для броска на проплывающую добычу. Поэтому они отсутствовали в уловах сплавной сети, но активно ловились на крючковые снасти рыболовов-любителей.

Следовательно, скопления в нижнем бьефе формируются не из скатившихся рыб, а из рыб, подошедших к плотине для питания скатывающимися беспозвоночными, что отмечают и другие авторы (Akopian et al., 1999; Chang et al., 2008).

Травматизм. В течение двух лет исследований в нижнем бьефе Красноярского гидроузла мы не обнаружили в уловах ни одной травмированной особи, за исключением тех, которые были повреждены в результате охоты на них большого баклана, на что указывает характер нанесённых травм (рис. 5а, 5б).

В нашем случае в нижнем бьефе активно охотились три вида птиц: чёрные коршуны, серебристые чайки и большие бакланы. Удачей охота птиц завершалась только в пределах 50–100 м от ГЭС, а добычей птиц в основном были окуни — самый многочисленный вид рыб в нижнем бьефе. Судя по всему, рыбы, которые концентрируются в районе водосливной плотины и питаются организмами зоопланктона, скатывающимися из водохранилища, в условиях приплотинной зоны с повышенной турбулентностью вытекающего из гидроагрегатов потока периодически попадают в восходящие потоки и выносятся на поверхность, где и становятся лёгкой добычей для птиц.

Доказательством этому является то, годовые приросты у травмированных птицами окуней не отличались от таковых не травмированных окуней, отловленных в нижнем бьефе. Следовательно, бакланы, коршуны и чайки охотились

не на скатившихся из верхнего бьефа рыб, а на "местных" рыб, образовывавших плотные скопления в нижнем бьефе Красноярского гидроузла для питания скатывающимися беспозвоночными.

Следует отметить, что и лов личинок рыб с использованием ИКС-80 в правобережной части акватории и в 2023, и в 2024 гг. результатов также не дал.

Обнаружение Гадиновым (2009) в летние месяцы в нижнем бьефе личинок плотвы и окуня не является однозначным доказательством их ската из верхнего бьефа через гидроагрегаты ГЭС. В отчёте сотрудников Красноярского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии[1], в который вошли и данные Гадинова (2009), указано, что в июне 2004 г. на Красноярской ГЭС работал поверхностный водосброс, который и стал причиной массового ската личинок и взрослых рыб из верхнего бьефа. Во время работы поверхностного сброса рыбы вместе с водой падали с высоты плотины Красноярской ГЭС (~ 100 м) на водную поверхность в нижнем бьефе, что и послужило одной из причин травмирования и гибели взрослых рыб и их молоди.

Второй возможной причиной травм у рыб, отловленных Гадиновым (2009), было их повреждение в орудиях лова (Павлов и др., 1981; Cada, 1990; Pompeu et al., 2011; Fuentes et al., 2016; Mueller et al., 2017). Автор использовал конусные сети, сшитые из мельничного газа (№ 6.5–13.5) для отлова ранней молоди рыб и из делевого полотна (размер ячеи 3.5–10.0 мм) для отлова более крупных неполовозрелых и взрослых особей. Конусные сети устанавливали в потоке воды на трёх станциях по поперечному сечению реки на расстоянии 1500 м от плотины у автомобильного моста (рис. 2). Экспозиция сетей при отлове взрослых рыб составляла 24 ч с периодичностью проверки через 2–6 ч, при отлове ранней молоди — 20 мин.

В конусных сетях, сшитых из полотна с мелкой ячеёй, поступающая в них вода не успевает пройти через ячейки (чем меньше размер ячеи, тем выше сопротивление полотна проходящему через него потоку воды). В результате возникает среда с высокой турбулентностью, в которой рыбы травмируются о стенки сети и друг об друга, теряя чешую и ломая плавники. При этом критическими показателями, от которых зависит выживаемость попавших в ловушки рыб, являются скорость потока и длительность экспозиции ловушек. Эксперименты показали (Павлов и др., 1981), что при скорости течения 1 м/с за 20 мин пребывания в ихтиопланктонной сети погибает >80% молоди окуня длиной 20–30 мм. При скорости течения 0.93 м/с за 10 мин пребывания в сети погибает от 32 до 53% личинок плотвы длиной 12–17 мм, а за 20 мин — от 47 до 78%. При скорости течения 0.77 м/с за 10 мин пребывания в сети погибали все личинки длиной 8–12 мм.

В июле, когда поверхностный сброс уже не работал, личинки окуня и плотвы продолжали попадать в ловушки (Гадинов, 2009). Но это были личинки, появившиеся в результате нереста в нижнем бьефе, а не скатившиеся через гидроагрегаты ГЭС из верхнего бьефа. Из-за более низкой температуры воды в нижнем бьефе нерест здесь проходит в июле, то есть гораздо позже, чем в верхнем. Так, у плотвы, которую мы выловили в июле под плотиной холостого водосброса, гонады ещё были V стадии зрелости, а все окуни из улова только отнерестились, при этом на ставных сетях была обнаружена их икра. Поскольку конусные сети указанный выше автор устанавливал на расстоянии 1500 м от плотины, то есть гораздо ниже участка акватории, где была обнаружена икра, вылупившиеся личинки попадали в них при скате по течению. В этот период скорость течения в нижнем бьефе Красноярской ГЭС достигала 1.5 м/с, а экспозиция установки ловушек составляла до 20 мин, что, учитывая результаты исследований Павлова с соавторами (1981), и послужило причиной почти 100%-ной смертности пойманных в конусные сети личинок окуня и плотвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших исследований не подтвердили факта массового ската основных видов рыб и их молоди через плотину высоконапорной Красноярской ГЭС. Как показали гидроакустические съёмки, это определяется, прежде всего, особенностями горизонтального и вертикального распределений рыб в глубоководном Красноярском водохранилище.

К особенностям горизонтального распределения относится так называемый "краевой эффект" — предпочтение рыбами узкой полосы

[1] Отчёт о выполнении работ по мероприятию "Оценка негативного влияния ГЭС Красноярского края на рыбные ресурсы (на примере Красноярской ГЭС) для определения размера ущерба рыбных ресурсов". 2005. Красноярск: Изд-во НИИЭРВ, 144 с.

прибрежных мелководий, что препятствует их переносу стоковым течением к плотине и попаданию в водозаборные отверстия.

К особенностям вертикального распределения относится то, что основная часть взрослых рыб массовых видов и их молоди концентрируется в верхнем слое 0–10 м вне зоны изъятия стока, расположенного на глубине >20 м, что обусловлено наличием повышенной биомассы кормовых организмов в эпилимнионе и литорали, а в безлёдный период — с июня по сентябрь — и температурной стратификацией, при которой прогревается верхний 10-метровый слой.

Доказательством отсутствия массового ската рыб является то, что в течение двух лет исследований в нижнем бьефе Красноярского гидроузла мы не обнаружили в уловах ни одной рыбы с травмами иного характера, нежели причинёнными птицами.

Как и на многих других гидроузлах, в нижнем бьефе Красноярского наблюдается массовое скопление рыб, приплывающих сюда для питания. Это обусловлено высоким уровнем развития здесь кормовой базы, образующейся за счёт сноса объектов питания рыб из верхнего бьефа. Именно те рыбы, которые постоянно обитают в нижнем бьефе, и привлекают рыбоядных птиц. На это указывает специфический характер их травмирования птицами, а не агрегатами ГЭС.

Мы полагаем, что массовый скат рыб через плотины из глубоководных водохранилищ возможен лишь в результате поверхностного сброса воды через водосливную плотину. В этом случае вода забирается из эпилимниона, где пребывают основные скопления рыб. Естественно, что такие сбросы, как правило, носят аварийный характер.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках государственного задания по теме “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков” (регистрационный номер в Единой государственной информационной системе учёта научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ 121051100104-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утверждённым правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям комиссии по биоэтике Института биологии внутренних вод РАН (протокол № 7 от 10.03.2022 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 этих авторов 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

Аббасов Г.С., *Поддубный А.Г.*, *Малинин Л.К.*, *Сейд-Рзаев М.М.* 1985. Гидроакустические исследования распределения рыб в Мингечаурском водохранилище // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 51–59.

Амиркулов Х., *Богданов Н.И.* 1986. Биологическая продуктивность и рыбохозяйственная оценка Нурекского водохранилища // Докл. АН ТаджССР. Т. 29. № 4. С. 243–246.

Андрианова А.В. 2013. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестн. ТГУ. Биология. № 1 (21). С. 74–88.

Володин В.М. 1958. О выносе рыб через плотину Рыбинской ГЭС // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. № 2. С. 61.

Вышегородцев А.А., *Заделенов В.А.* 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: Изд-во СФУ, 302 с.

Гадинов А.Н. 2009. Экологическое состояние фаунистического комплекса водотока р. Енисей под влиянием зарегулирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: НГАУ, 20 с.

Герасимов Ю.В., *Поддубный С.А.*, *Малин М.И.*, *Цветков А.И.* 2014. Влияние гидродинамических условий на распределение рыб в Чебоксарском водохранилище // Вопр. рыболовства. Т. 15. № 3. С. 295–305.

Герасимов Ю.В., *Поддубная Н.Я.*, *Вахненко А.Ф. и др.* 2023. Влияние высоконапорной Братской ГЭС на зоопланктон Братского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 473–490. https://doi.org/10.31857/S0320965223040083

Герасимов Ю.В., *Борисенко Э.С.*, *Павлов Д.Д. и др.* 2024а. Особенности распределения рыб по результатам гидроакустических исследований в озёрных и речных биотопах Братского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 6. С. 716–733. https://doi.org/10.31857/S0042875224060065

Герасимов Ю.В., *Павлов Д.Д.*, *Стрельникова А.П. и др.* 2024б. Влияние высоконапорной Братской ГЭС на рыбное население Братского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 4. С. 449–464. https://doi.org/10.31857/S0042875224040087

Герасимов Ю.В., *Болотов С.Э.*, *Семенова А.С. и др.* 2026. Влияние высоконапорной Красноярской ГЭС на зоопланктон Красноярского водохранилища // Биология внутр. вод. Т. 19. № 3. С. 582–605. https://doi.org/10.7868/S3034522726030113

Захарченко А.В. 2004. Влияние гидростатического давления на поведение открыто- и закрытопузырных рыб в потоке воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 22 с.

Космаков И.В. 2001. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Кларетианум, 144 с.

Крайнюк В.Н., *Асылбекова С.Ж.*, *Шуткараев А.В.* 2020. Линейный рост окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 (Percidae) в бассейнах рек Нура и Сарысу // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 83–95. https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-3-83-95

Кусковский В.С., *Подлипский Ю.И.*, *Савкин В.М.*, *Широков В.М.* 1974. Формирование берегов Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 234 с.

Малинин Л.К., *Кокосадзе Т.Р.* 1986. О плотности и пространственном распределении рыб в Тбилисском водохранилище // Изв. АН ГССР. Сер. биол. Т. 12. № 5. С. 329–332.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., *Нездолий В.К.* 1981. О травмировании молоди рыб при скате через низконапорные плотины // Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. № 50. С. 29–32.

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

Павлов Д.С., *Нездолий В.К.*, *Ходоревская Р.П. и др.* 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 320 с.

Павлов Д.С., *Костин В.В.*, *Нездолий В.К. и др.* 1985. Покатная миграция рыб из водоемов с замедленным водообменном. М.: Изд-во ИЭМЭЖ АН СССР, 136 с.

Павлов Д.С., *Пьянов А.И.*, *Островский М.П.* 1992. Распределение рыб в Нурекском водохранилище по данным эхометрических съёмок // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 37–43.

Павлов Д.С., *Лупандин А.И.*, *Костин В.В.* 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 255 с.

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

Павлов Д.С., *Борисенко Э.С.*, *Мочек А.Д.*, *Дегтев А.И.* 2008. Исследования распределения рыб в реках с помощью гидроакустических комплексов // Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. “Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 25–28.

Поддубный С.А., *Герасимов Ю.В.*, *Новиков Д.А.* 2003. Структура течений и распределение рыб в речных плесах Верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. № 1. С. 89–97.

Понкратов С.Ф. 2013. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн Ангарских водохранилищ // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 59–69.

Цветков В.И., *Павлов Д.С.*, *Нездолий В.К.* 1972. Летальные перепады гидростатического давления для молоди некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 2 (73). С. 344–356.

Чугунова Ю.К., *Вышегородцев А.А.* 2012. Современное состояние ихтиофауны и паразитофауны Красноярского водохранилища // Вестн. ТГУ. № 365. С. 218–222.

Akopian M., *Garnier J.*, *Pourriot R.* 1999. A large reservoir as a source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation // J. Plankton Res. V. 21. № 2. P. 285–297. https://doi.org/10.1093/plankt/21.2.285

Algera D.A., *Rytwinski T.*, *Taylor J.J. et al.* 2020. What are the relative risks of mortality and injury for fish during downstream passage at hydroelectric dams in temperate regions? A systematic review // Environ. Evid. V. 9. Article 3. https://doi.org/10.1186/s13750-020-0184-0

Borisenko E.S., *Degtev A.I.*, *Mochek A.D.*, *Pavlov D.S.* 2006. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of Ob-Irtysh basin // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S227–S234. https://doi.org/10.1134/S0032945206110130

Cada G.F. 1990. A review of studies relating to the effects of propeller-type turbine passage on fish early life stages // N. Am. J. Fish. Manage. V. 10. № 4. P. 418–426. https://doi.org/10.1577/1548-8675(1990)010%3C0418:AROSRT%3E2.3.CO;2

Chang K.-H., *Doi H.*, *Imai H. et al.* 2008. Longitudinal changes in zooplankton distribution below a reservoir outfall with reference to river planktivory // Limnology. V. 9. № 2. P. 125–133. https://doi.org/10.1007/s10201-008-0244-6

Davis V.A., *Holbrook R.I.*, *de Perera T.B.* 2021. Fish can use hydrostatic pressure to determine their absolute depth // Commun. Biol. V. 4. Article 1208. https://doi.org/10.1038/s42003-021-02749-z

Delmastro G.B., *Boano G.*, *Conte P.L. et al.* 2015. Great cormorant predation on Cisalpine pike: a conservation conflict // Eur. J. Wildl. Res. V. 61. № 5. P. 743–748. https://doi.org/10.1007/s10344-015-0951-3

Fernando C.H., *Holčík J.* 1982. The nature of fish communities: a factor of influencing the fishery potential and yields of tropical lakes and reservoirs // Hydrobiologia. V. 97. № 2. P. 127–140. https://doi.org/10.1007/BF00011966

Fisheries acoustics. Theory and practice. 2005. Oxford: Blackwell, 437 p.
http://doi.org/10.1002/9780470995303

Fuentes C.M., *Gómez M.I.*, *Brown D.R. et al.* 2016. Downstream passage of fish larvae at the Salto Grande Dam on the Uruguay River // River Res. Appl. V. 32. № 9. P. 1879–1889.
https://doi.org/10.1002/rra.3030

Kortan J. 2010. Secondary losses caused by feeding activities of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on fishponds: Ph.D. Thesis. Vodňany: USB FFPW, 87 p.

Kubecka J., *Duncan A.* 1998. Acoustic size vs. real size relationships for common species of riverine fish // Fish. Res. V. 35. № 1–2. P. 115–125.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00066-6

Le Cren E.D. 1947. The Determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone // J. Anim. Ecol. V. 16. № 2. P. 188–204.
https://doi.org/10.2307/1494

Mueller M., *Pander J.*, *Geist J.* 2017. Evaluation of external fish injury caused by hydropower plants based on a novel field-based protocol // Fish. Manag. Ecol. V. 24. № 3. P. 240–255.
https://doi.org/10.1111/fme.12229

Pavlov D.S., *Mochek A.D.*, *Borisenko E.S.*, *Degtev A.I.* 2010. Hydroacoustic investigation of taxonomic composition and of vertical distribution of fish in the riverbed depression // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 969–976.
https://doi.org/10.1134/S0032945210110019

Pleizer N.K., *Nelson C.*, *Cooke S.J.*, *Brauner C.J.* 2020. Understanding gas bubble trauma in an era of hydropower expansion: how do fish compensate at depth? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 77. № 3. P. 556–563.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0243

Pompeu P.S., *Nogueira L.B.*, *Godinho H.P.*, *Martinez C.B.* 2011. Downstream passage of fish larvae and eggs through a small-sized reservoir, Mucuri River, Brazil // Zoologia. V. 28. № 6. P. 739–746.
https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000600006

THE IMPACT OF THE HIGH-HEAD KRASNOYARSK HYDROELECTRIC POWER PLANT ON THE FISH POPULATION OF THE NEAR-DAM WATER AREAS

Yu. V. Gerasimov[1, *], E. S. Borisenko[2], A. I. Tsvetkov[1], D. S. Pavlov[2]

[1]*Papanin Institute for Biology of Inland Waters*, *Russian Academy of Sciences*, *Borok*, *Nekouzskii raion*, *Yaroslavl*, *Russia*
[2]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution*, *Russian Academy of Sciences*, *Moscow*, *Russia*

**E-mail*: *gu@ibiw.ru*

Data on the impact of the Krasnoyarsk HPP on the fish distribution in the upper reach were obtained, and the probability of fish migration through the dam was assessed. It is found that the temperature stratification of the water column.is a significant factor in the fish distribution in the reservoir. According to the hydroacoustic data, the main population of fish, consisting primarily of warmwater species belonging to the families Percidae and Cyprinidae is concentrated in the warming up epilimnion. Their juveniles, 30–50 mm in size, are also found there, concentrating in the upper warm layer of 0–10 m, that is, beyond the runoff formation zone. This makes it unlikely that they will enter the intake openings located below the thermocline layer at a depth of more than 20 m. The transverse distribution of fish in the channel sections of the reservoir is described by a concave parabola, which indicates a marginal type of fish distribution, i.e., avoidance of the central part of the water area and preference for a narrow strip of littoral shallow waters. This prevents the fish transfer by the runoff current towards the dam and reduces the probability of their entering the water intake openings. In the cold-water hypolimnion, the fish population is represented by large single individuals of the subfamily Coregoninae. In addition, information is provided on the distribution of fish in the downstream reach of the dam. Differences in the growth rate of perches in the upstream and downstream reaches were identified, due to their habitat in the water masses with different temperatures. During four seasons of studies in the lower reaches, no fish with characteristic injuries obtained during downstream migration through turbines of the hydroelectric power station were detected in net catches. Only fish injured by predatory birds were observed. These facts demonstrate the absence of large-scale downstream migration of fish through the dam of the Krasnoyarsk HPP.

Keywords: fish population, downstream migration, distribution, growth, temperature stratification, HPP dam

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 6, с. 834–836

ИСПРАВЛЕНИЕ

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

© 2026 г. А. Г. Осинов[1, *]

[1]Московский государственный университет, Москва, Россия

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

[ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2026, том 66, № 4, с. 445–460]

DOI: 10.7868/S3034514626040053

В статье приведены генетические данные, подтверждающие репродуктивную изоляцию между всеми тремя видами гольцов, обитающими в озере Эльгыгытгын, несмотря на эпизодическую гибридизацию между ними, которая в основном происходит между двумя сестринскими видами: малоротой *Salvelinus elgyticus* и “боганидской” *S.* “*boganidae*” палиями. Все три вида занимают разные экологические ниши, имеют чёткие морфологические и генетические различия, которые позволяют их легко идентифицировать, например, по числу и форме жаберных тычинок. Согласно данным Черешнева и Скопца (1993), у “боганидской” палии они короткие и толстые, а у малоротой и длиннопёрой палий они длинные и тонкие. У “боганидской” палии их число составляет 25–31 (среднее 27.5; у голотипа (рис. 1) их 26, а у двух паратипов их по 27, у всех они короткие и толстые), у малоротой палии их 44–53 (47.1), у длиннопёрой палии *S. svetovidovi* их 44–63 (54.1). Каждый из трёх видов имеет свой уникальный набор гаплотипов контрольного района мтДНК, причём ни для одной пары видов общих гаплотипов не выявлено (Brunner et al., 2001; Osinov et al., 2015; Esin et al., 2024). На основании имеющихся генетических данных (Brunner et al., 2001; Осинов, 2002, 2026; Радченко, 2005; Osinov et al., 2015, 2021, 2022; Осинов, Волков, 2020; Esin et al., 2024) показано, что “боганидская” палия из Эльгыгытгына и боганидская палия с Таймыра относятся к разным филогенетическим группам арктического гольца (*S. alpinus* complex) и не могут быть объединены в рамках одного вида *S. boganidae* Berg. В этой связи для “боганидской” палии из Эльгыгытгына было дано полное описание и предложено новое видовое название – парабоганидская палия, *S. paraboganidae* (Осинов, 2026).

В статье не были приведены сведения по голотипу, так как в нашем распоряжении (Osinov et al., 2015; Осинов, 2026) типовых экземпляров “боганидской” палии не было, а остались ли они в коллекции Института биологических проблем Севера РАН (ИБПС РАН), которым до последнего дня своей жизни руководил И.А. Черешнев, нам было не известно.

По нашей просьбе в сентябре 2026 г. сотрудники лаборатории ихтиологии ИБПС РАН провели ревизию коллекции рыб, находящихся у них на хранении. Были найдены головы (длина от 75 до 120 мм) от трёх крупных экземпляров “боганидской” палии из выборки, собранной И.А. Черешневым и М.Б. Скопцом в оз. Эльгыгытгын летом 1992 г. (рисунок). Одна из этих голов является голотипом, а две другие паратипами парабоганидской палии, их каталожные номера соответственно IBPN 0001, IBPN 0002 и IBPN 0003. Голотип и паратипы хранятся в формалине в коллекции рыб ИБПС РАН. Для них характерны крупные размеры головы (и соответственно тела), удлинённое рыло, крупный рот с мощными зубами на челюстях. Верхнечелюстная кость массивная, изогнута выпуклостью кверху, заходит за задний край глаза. Эти признаки, а также число и форма жаберных тычинок отличают



Голова взрослого экземпляра парабоганидской палии *Salvelinus paraboganidae*, голотип № IBPN 0001, из выборки, собранной И.А. Черешневым и М.Б. Скопцом в оз. Эльгыгытгын летом 1992 г. Фото Е. А. Поезжаловой-Чегодаевой.

парабоганидскую палию от двух других видов гольцов оз. Эльгыгытгын, что позволяет её четко идентифицировать. Изображения целых экземпляров парабоганидской палии и двух других видов гольцов из оз. Эльгыгытгын приведены в ряде работ (например, Черешнев, Скопец, 1993; Osinov et al., 2015; Esin et al., 2024). Заметим, что морфологическая идентификация всех особей трёх видов гольцов из оз. Эльгыгытгын, проведенная И.А. Черешневым, чьи пробы он предоставил для генетического анализа, получила полное (100%) подтверждение результатами нашего анализа (Osinov et al., 2015; Осинов, 2026). Спиртовые пробы кусочков тканей нескольких особей этих трёх видов хранятся в коллекции кафедры ихтиологии МГУ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен сотрудникам лаборатории ихтиологии ИБПС РАН Е. А. Поезжаловой-Чегодаевой, А.В. Шестакову и О.А. Радченко за их отзывчивость, а также проведенную работу по ревизии коллекции рыб и анализу голотипа и паратипов парабоганидской палии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Осинов А.Г. 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 149–160.

Осинов А.Г., *Волков А.А.* 2020. Происхождение двух видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озера Эльгы-

гытгын: данные по ATPase6–NADH4L-участку митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 452–459.
https://doi.org/10.31857/S0042875220040165

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

Черешнев И.А., *Скопец М.Б.* 1993. Биология гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 105–127.

Brunner P.C., *Douglas M.R.*, *Osinov A. et al.* 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. № 3. P. 573–586.
https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0573:HPOACS]2.0.CO;2

Esin E.V., *Shkil F.N.*, *Zlenko D.V. et al.* 2024. Quaternary history and radiation of *Salvelinus* fish in the ancient Arctic Lake El'gygytgyn // Hydrobiologia. V. 851. № 10. P. 2389–2404.
https://doi.org/10.1007/s10750-023-05464-4

Osinov A.G., *Senchukova A.L.*, *Mugue N.S.*, *et al.* 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El′gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biol. J. Linn. Soc. V. 116. № 1. P. 63–85.
https://doi.org/10.1111/bij.1255985.

Osinov A.G., *Volkov A.A.*, *Mugue N.S.* 2021. Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae): hybridization, phylogeny and evolution // Hydrobiologia. V. 848. № 3. P. 705–726.
https://doi.org/10.1007/s10750-020-04478-6

Osinov A.G., *Volkov A.A.*, *Pavlov D.A.* 2022. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasinskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? // Hydrobiologia. V. 849. № 11. P. 2521–2547.
https://doi.org/10.1007/s10750-022-04869-x