



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



Журнал печатает оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам ихтиологии и биологическим основам рыбного хозяйства



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 64, Номер 3, 2024

Происхождение, филогения и таксономия ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae):
имеющиеся данные, их интерпретация, нерешённые проблемы

А. Г. Осин

255

Находка второго органа Канестрини у видов вьюновых рыб (Cobitidae),
характеризующихся наличием одной lamina circularis на первом ветвистом луче
грудного плавника зрелых самцов. Атавизм или новообразование?

Е. Д. Васильева, С. В. Шедько

270

Суточная и сезонная изменчивость покатной миграции молоди горбуши
Oncorhynchus gorbuscha (Salmonidae) в реках Сахалино-Курильского региона

А. М. Каев, Л. В. Ромасенко, Г. Н. Дзен

277

Протяжённость нерестовой миграции байкальского омуля
Coregonus migratorius (Salmonidae: Coregoninae) в реке Селенга (бассейн озера Байкал)

А. В. Базов, Н. В. Базова, Н. Л. Фролова

294

Первые сведения о распределении, некоторых чертах экологии
и размерном составе зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Hexagrammidae)
в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период

Ю. К. Курбанов, Д. А. Терентьев

312

Карликовая мальма *Salvelinus malma* (Salmonidae)
из горных озёр субнивального пояса Камчатки

Е. В. Есин, Д. А. Медведев, Н. Б. Коростелев, Г. Н. Маркевич

321

Распределение и некоторые аспекты биологии *Lycodes brunneofasciatus* (Zoarcidae)
в прикамчатских водах Охотского моря осенью 2012 и летом 2016 гг.

А. А. Баланов, Ю. К. Курбанов

329

Питание минтая *Gadus chalcogrammus* (Gadidae) в эпипелагиали Берингова моря

К. М. Горбатенко, И. В. Мельников, А. Ю. Шейбак

341

Двигательная активность интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* (Cladistia) при разной температуре воды

А. О. Касумян, В. В. Зданович, В. В. Сатаева

354

Проблемы ДНК-штрихкодирования пузанковых сельдей рода *Alosa* (Alosidae) Понто-Каспийского бассейна

С. Ю. Орлова, О. Р. Емельянова, Н. А. Небесихина, Н. И. Рабазанов, А. М. Орлов

363

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Первое обнаружение взрослой особи бопса *Boops boops* (Sparidae) у кавказского побережья Чёрного моря

Г. Е. Гуськов

377

НЕКРОЛОГ

Памяти Виктора Павловича Васильева (23.10.1943–13.01.2024)

Е.А. Криксунов

381

УДК 597.552.51.575.86

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ФИЛОГЕНИЯ И ТАКСОНОМИЯ ЛЕНКОВ РОДА *BRACHYMYSTAX* (SALMONIDAE): ИМЕЮЩИЕСЯ ДАННЫЕ, ИХ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ, НЕРЕШЁННЫЕ ПРОБЛЕМЫ

© 2024 г. А. Г. Осинов¹, *

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 13.06.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 23.11.2023 г.

На основании анализа 30 аллозимных локусов и двух фрагментов (411 и 987 пар нуклеотидов) контрольного района митохондриальной ДНК рассмотрены репродуктивные и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax*. Подтверждено наличие трёх филогенетических групп ленка: тупорылого и острорылого с территории России и сопредельных стран, а также циньлинского из Китая и Южной Кореи. Предполагается, что центром происхождения рода *Brachymystax* было Приморье и тупорылый ленок этого региона наиболее близок к предковой форме. Современные предположения по таксономическому статусу разных форм ленка противоречивы как по числу видов (от одного до пяти), так и по их составу. Наиболее обосновано выделение двух-трёх видов в роде *Brachymystax*. Указаны основные проблемы, которые необходимо решить для уточнения филогении и таксономии представителей этого рода.

Ключевые слова: аллозимы, митохондриальная ДНК, филогения, морфотипы, таксономия, *Brachymystax*, центр происхождения.

DOI: 10.31857/S0042875224030014 EDN: DSIGCZ

Согласно генетическим и молекулярным данным, роды *Brachymystax* и *Hucho* (без *Parahucho*) являются сестринскими таксонами (Осинов, 1991; Phillips et al., 1995) и эта клада расположена у основания филогенетического дерева Salmoninae (Phillips, Oakley, 1997; Осинов, Лебедев, 2004; Alexandrou et al., 2013; Lecaudey et al., 2018). В роде *Brachymystax* долгое время выделяли только один вид *B. lenok* (Pallas) (Берг, 1948; Мина, 1986). Многие авторы указывали на высокую морфологическую изменчивость у ленка и на возможное наличие двух и более видов. Например, Беседнов и Кучеров (1972) выявили существенные различия по меристическим и пластическим признакам между острорылой и тупорылой формами ленка бассейна р. Амур. Авторы тупорылую форму идентифицировали как *B. lenok* (Pallas), а острорылую — как *B. tumensis* (Mori). Впоследствии тупорылая и острорылая формы ленка из бассейна Амура были переименованы соответственно в *B. savinovi* и *B. lenok* (Кифа, 1976). Следует отметить, что дискуссии по поводу таксономического статуса разных форм ленка и их видовых названий начались

значительно раньше и продолжаются до сих пор (Берг, 1948; Мина, 1986; Шедько С., Шедько М., 2003; Kottelat, 2006; Шедько, 2012).

Длительное время было непонятно, являются ли два основных морфотипа ленка (острорылый и тупорылый), которые были выявлены в разных речных бассейнах, примером параллельной изменчивости или они представляют собой две филогенетические линии вида. Например, гипотеза встречного расселения, которая была предложена для объяснения клинальной изменчивости по некоторым морфологическим признакам у двух форм ленка, предполагала их монофилию (Алексеев и др., 1986). Впоследствии монофилия двух форм ленка была подтверждена данными анализа аллозимов (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993), микросателлитов и митохондриальной ДНК (мтДНК) (Froufe et al., 2008). Использование генетических маркеров позволило прояснить многие вопросы, связанные с репродуктивными и эволюционными взаимоотношениями между разными популяциями и формами ленка. Тем не менее начали появляться и первые противоречия между данными морфологического и генетиче-

ского анализ или, по крайней мере, разные интерпретации этих данных. Например, описанный в Китае циньлинский ленок *B. lenok tsinlingensis* (Li, 1966) по профилю головы и некоторым другим морфологическим признакам был признан тупорылой формой (Кифа, 1976; Ma et al., 2005; Xing et al., 2015), а анализ мтДНК показал, что этот ленок является сестринским таксоном для острокрылого ленка (Xia et al., 2006; Xing et al., 2015).

За последние 20 лет появилось много работ, в которых представлены результаты филогенетического анализа большого числа популяций ленка из Монголии (Kaus et al., 2019, 2023), Кореи (Yu, Kwak, 2015; Jang et al., 2017; Ko et al., 2021) и Китая (Xia et al., 2006; Si et al., 2012; Liu et al., 2015; Li et al., 2017). Тем не менее многие вопросы, связанные с происхождением, филогенией, таксономией и вероятными путями расселения трёх форм ленка рода *Brachymystax* (острокрылой, тупорылой и циньлинской, которую также называют маньчжурской форелью) остаются открытыми или дискуссионными. Например, согласно мнениям разных авторов, разнообразие у ленков рода *Brachymystax* может быть описано в рамках одного комплексного вида (Мина, 1986) или пяти отдельных видов (Fricke et al., 2023).

Чтобы попытаться разобраться с противоречивыми взглядами разных авторов на филогению и таксономию ленков рода *Brachymystax*, необходимо ещё раз вернуться к анализу данных по аллозимам (Осинов и др., 1990; Осинов, 1991, 1993; Алексеев, Осинов, 2006) и мтДНК (Froufe et al., 2008), так как только они охватывают большое число популяций острокрылого и тупорылого ленков с территории России, Казахстана и Монголии, добавив к ним новые данные мтДНК по популяциям ленка с Корейского п-ова, из Китая и Монголии. Это позволит оценить взаимоотношения острокрылой и тупорылой форм ленка, обитающих на территории России и Монголии, с популяциями ленка из Кореи и Китая, выявить основные нерешённые вопросы и оценить ситуацию на всём ареале рода *Brachymystax*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ленки в выборках с территории России, которые были использованы для анализа по аллозимам (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006) и мтДНК (Froufe et al., 2008), были предварительно подвергнуты биологическому анализу, включая определение пола, и на основании морфологических признаков С.С. Алексеев (ИБР РАН) идентифицировал их

как острокрылую и тупорылую формы. Карта распространения трёх форм ленка (рис. 1) составлена по данным разных авторов (Осинов и др., 1990; Froufe et al., 2008) с некоторыми изменениями и дополнениями. Географические координаты выборок, которые были использованы как для анализа по аллозимам, так и по микросателлитам и мтДНК, приведены в работе Фроуфе с соавт. (Froufe et al., 2008).

Анализ аллозимной изменчивости

Анализ аллозимной изменчивости проведён по 30 локусам у 329 экз. из девяти и восьми популяций острокрылого и тупорылого ленков соответственно. Детали электрофоретического анализа приведены ранее (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006). Для анализа взаимоотношений между разными популяциями ленка методом присоединения соседей (NJ – neighbor-joining method) по стандартным генетическим дистанциям Нея (Nei, 1987) построена дендрограмма. Все расчёты проведены с использованием программ из пакета PHYLIP версии 3.698 (Felsenstein, 1993). Устойчивость топологии проверяли с использованием стандартных бутстрепов (500 реплик).

Анализ последовательностей мтДНК

В работе использованы данные по двум фрагментам контрольного района мтДНК, которые были взяты из базы данных GenBank¹ и литературных источников (Приложение 1) для набора последовательностей длиной 411 (Xia et al., 2006; Froufe et al., 2008; Li et al., 2017; Kaus et al., 2023) и 987 (Si et al., 2012; Yu, Kwak, 2015; Balakirev et al., 2016; Li et al., 2017; Jang et al., 2017) пар нуклеотидов (п.н.). Номера последовательностей GenBank¹ для всех гаплотипов, выявленных по фрагменту длиной 411 п.н., приведены в Приложении 2, по фрагменту длиной 987 п.н. – в Приложении 3. Выравнивание последовательностей проведено в программе ClustalX (Thompson et al., 1997), ручное редактирование – в программе BioEdit v7.0.4 (Hall, 2011). Анализ методом максимальной экономии (MP) осуществлён в программе PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Медианная сеть (MJ) (Bandelt et al., 1999) для гаплотипов фрагмента длиной 411 п.н. рассчитана в пакете программ PopART (Leigh, Bryant, 2015). Расчёт числа чистых нуклеотидных замен на сайт (D_A) между популяциями (Nei, 1987) проведён в программе DNASP 6.12.03 (Rozas et al., 2017).

¹ www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank

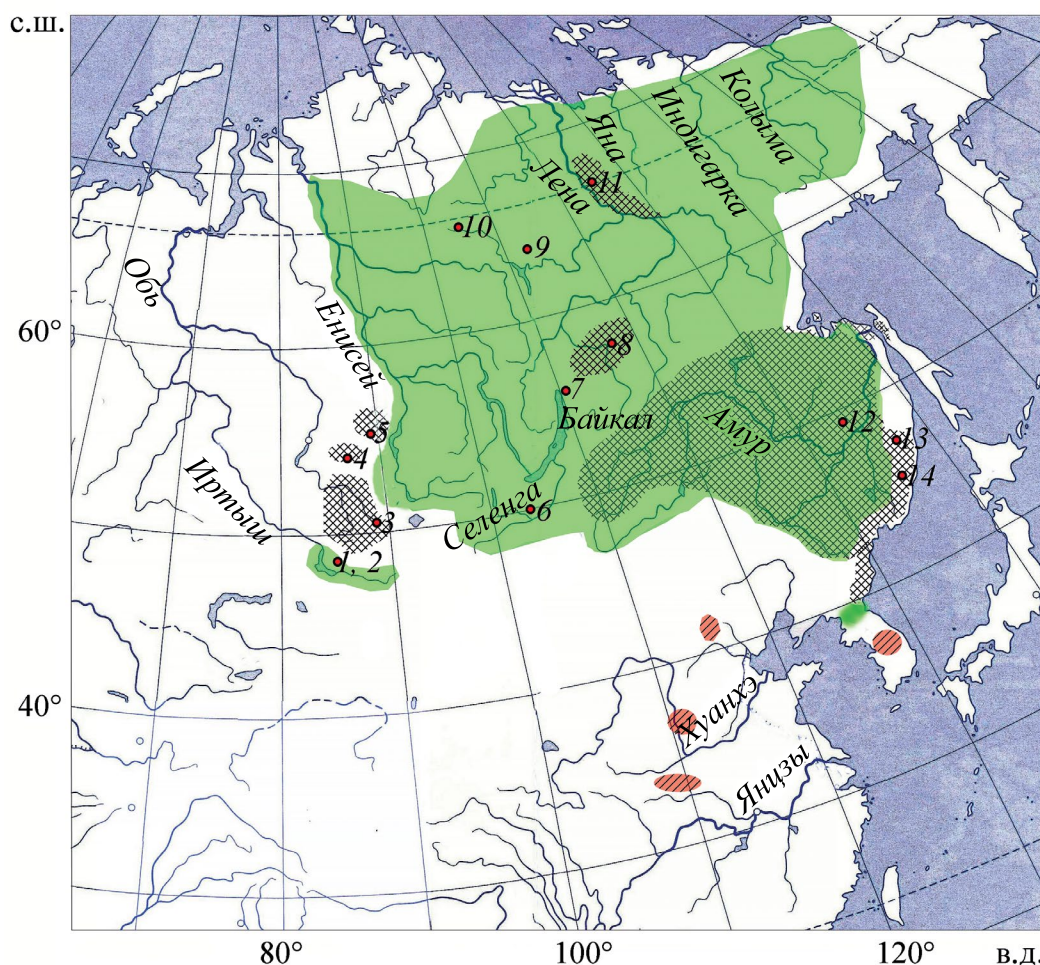


Рис. 1. Карта распространения трёх форм ленка рода *Brachymystax*: (▨) – тупорылая, (■) – острорылая, (■) – циньлинская. Ленок из рек Тумень и Ялу (Северная Корея, Китай) отнесён к острорылой форме (пояснения см. в тексте). Места взятия выборок (●) острорылого и тупорылого ленков, использованных для аллозимного анализа: 1 – р. Кальд-жир, 2 – оз. Маркаколь, 3 – р. Пыжа, 4 – р. Мрассу, 5 – р. Большой Кемчуг, 6 – р. Селенга, 7 – оз. Фролиха, 8 – р. Куанда, 9 – р. Моркока, 10 – р. Виллой, 11 – р. Ундюлонг, 12 – р. Хор, 13 – реки бассейна Японского моря (Самарга, Единка, Венюковка) объединены в выборку Северное Приморье, 14 – р. Таёжная (Центральное Приморье).

Анализ методом максимального правдоподобия (ML) выполнен с использованием программы IQ-TREE 1.6. (Nguyen et al., 2015). Оптимальная модель замен (HKY + F + G4) определена в программе ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Устойчивость топологии дерева проверена с применением двух индексов поддержки: UFBoot – ультрабыстрых бутстрепов (Hoang et al., 2018), и SH-aLRT – Шимодаиры–Хасегавы-подобный тест приближенного правдоподобия (Guindon et al., 2010). Оба индекса рассчитаны на основании 1000 реплик.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 30 аллозимных локусов 18 мономорфны во всех популяциях тупорылого и острорылого ленков: *sAAT-1**, *ADH**, *CK-A1**, *CK-A2**,

*G3PDH-3**, *GPI-B**, *LDH-A2**, *LDH-B1, 2**, *LDH-C**, *sMDH-A1, 2**, *sMDH-B2**, *ODH**, *PGDH**, *PGM-1**, *mSOD-1**, *sSOD-2**. В этих локусах фиксированы общие для обеих форм ленков аллели. В локусе *PGM-2** в выборке из популяции острорылого ленка р. Селенга выявлен с низкой частотой аллель *PGM-2*120*. В выборке из р. Таёжная у всех шести особей зафиксирован аллель *PGM-2*130* (не исключено, что это может быть аллель **120*). Однако нельзя исключить и то, что появление этого аллеля является артефактом, связанным с ненадлежащими условиями хранения материала при его доставке в лабораторию. В связи с этим, как и ранее (Осинов, 1993), было принято допущение, что во всех популяциях ленка присутствует основной аллель *PGM-2*100*. В 12 локусах (*sAAT-2**,

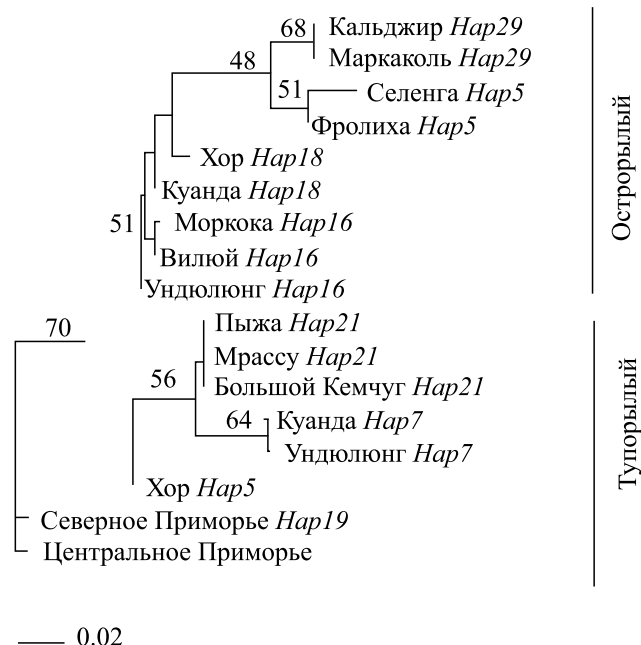


Рис. 2. Дендрограмма, построенная методом присоединения соседей (NJ) по стандартным генетическим дистанциям Нея (рассчитаны по 30 аллозимным локусам) между популяциями острорылого и тупорылого ленков рода *Brachymystax* с территории России и Монголии. Значения бутстрепов приведены на ветвях. Справа от названия популяции (водоёма) указан выявленный в ней гаплотип митохондриальной ДНК. Местоположение водоёмов см. на рис. 1. Шкала: генетические дистанции.

*G3PDH-2**, *GPI-A1**, *GPI-A2**, *IDDH-1**, *IDDH-2**, *LDH-A1**, *sMDH-B1**, *MDH-X**, *sMEP-3**, *sSOD-3**, *PGM-2**) выявлен полиморфизм. Частоты аллелей полиморфных локусов приведены в Приложении 4. На NJ-дереве (рис. 2) все популяции острорылого ленка объединяются в одну кладу (бутстреп-поддержка 51%). Часть популяций тупорылого ленка образуют кладу, которая объединяется с кладой острорылого ленка (70%). Популяции тупорылого ленка из Приморья занимают обособленное положение. Если принять, что в популяции ленка из р. Таёжная фиксирован аллель *PGM-2*130*, то это влияет на длины некоторых ветвей и значения бутстрепов, но не меняет общую топологию дерева (данные не представлены).

На МР-дереве для фрагмента контрольного района мтДНК длиной 411 п.н. (рис. 3а) выделяются три клады гаплотипов с умеренной бутстреп-поддержкой (66, 53 и 75%). Клады острорылого и циньлинского ленков из Китая являются сестринскими, хотя и с низкой поддержкой (54%). Гаплотипы, которые соответствуют каждой из трёх форм ленка, образуют три клады в МД-сети (рис. 3б). Гаплотип *Har4*

(последовательности DQ017068–DQ017071) выявлен у ленка верховья р. Тумень (в России – р. Туманная), которая протекает по территории Китая и Северной Кореи и впадает в Японское море, а также в одном из притоков Амура на территории Китая (MH885388, FJ713576). Гаплотип *Har30* (DQ017066), который выявлен у ленка р. Ялу (впадает в Жёлтое море), отличается от широко распространённого гаплотипа *Har1* только вставкой одного нуклеотида (А). Так как программа PopART игнорирует сайты с инделами, в МД-сети *Har30* неотличим от *Har1*. Оба гаплотипа (*Har4* и *Har30*) расположены в кладе острорылого ленка. Число гаплотипов по фрагменту контрольного района мтДНК длиной 494 п.н. (Froufe et al., 2008), которые были выявлены в выборках, проанализированных по аллозимам (Осинов, 1990; настоящая работа), выше, чем по фрагменту, состоящему из 411 п.н. На рис. 2 отмечены гаплотипы мтДНК, выявленные в этих выборках по фрагменту длиной 411 п.н. и отражённые на рис. 3.

Данные по фрагменту длиной 987 п.н. контрольного района позволяют точнее, чем данные по фрагменту 411 п.н., оценить уровень генетической дифференциации популяций циньлинского ленка из Китая и Южной Кореи и уровни гаплотипического и нуклеотидного разнообразия у этой формы. Отметим, что острорылый и тупорылый ленки в этих данных представлены только популяциями, обитающими в притоках бассейна Амура на территории Китая (Li et al., 2017; GenBank¹: MH885382–MH885412), что явно занижает оценки гаплотипического и нуклеотидного разнообразия у этих двух форм (Приложение 5). На МЛ-дереве у ленка выделяются три основные клады, которые имеют высокие значения поддержки (рис. 4). Клады гаплотипов острорылого и циньлинского ленков являются сестринскими. В кладе циньлинского ленка выделяется несколько субклад, две из которых – А (вместе с *Har42* и *Har43*) и В2 (без *Har29*), объединяют гаплотипы, которые выявлены только в популяциях ленка из Южной Кореи. На МЛ-дереве субклада А расположена у основания клады циньлинского ленка, а субклада В2 объединяется с субкладами гаплотипов из Китая. На МР-дереве субклады А и В2 занимают внешнее положение по отношению к субкладам китайских гаплотипов (Приложение 6).

Оценки дивергенции нуклеотидных последовательностей (D_A) контрольного района мтДНК между тремя формами ленка варьируют в преде-

лах 1.5–1.9% и слабо различаются для двух фрагментов (411 и 987 п.н.) (Приложение 5). Минимальные значения выявлены между острорылым и циньлинским ленками (1.5–1.7%). Оценки нуклеотидного разнообразия для фрагмента длиной 411 п.н. у острорылого и циньлинского ленков не различаются (0.0086) и выше, чем у тупорылого ленка (0.0051).

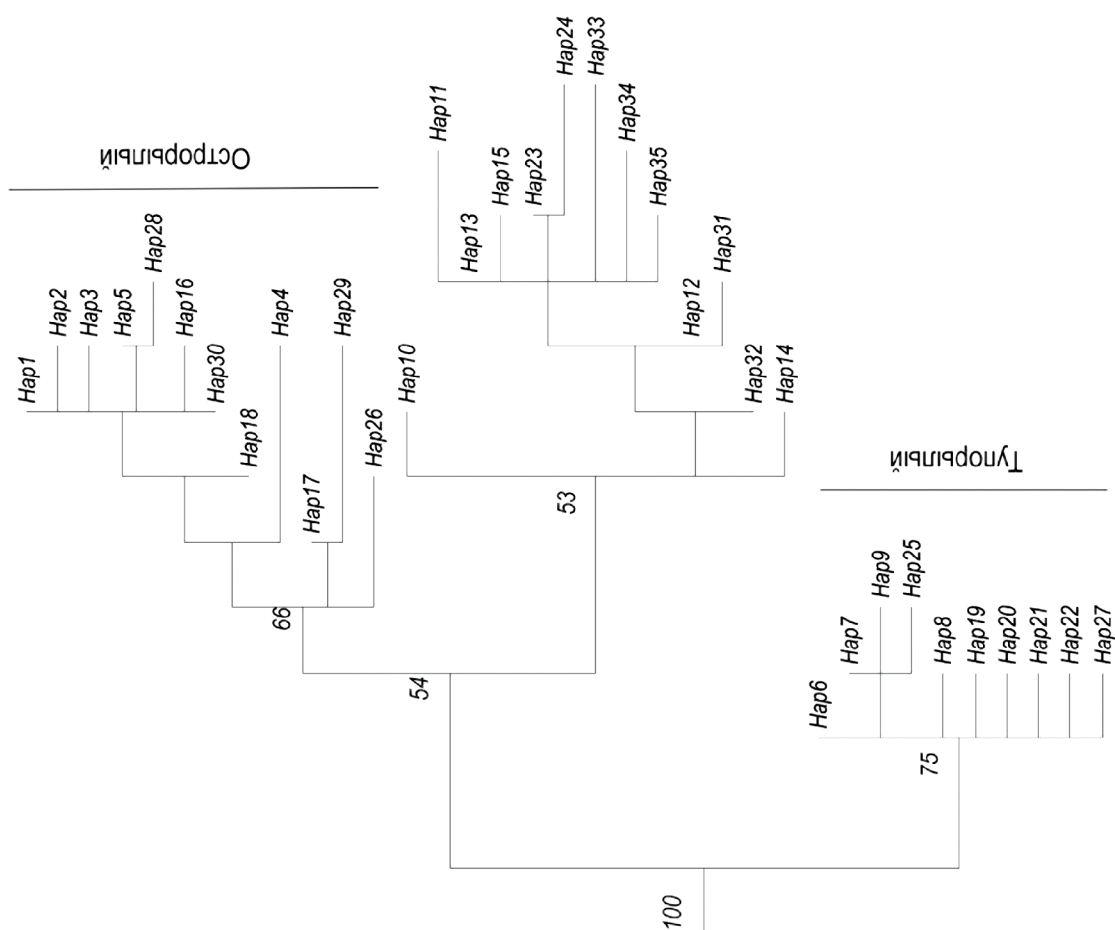
ОБСУЖДЕНИЕ

Морфотипы и основные филогенетические группы в роде *Brachymystax*. Их ареалы и репродуктивные взаимоотношения

На территории России отмечена высокая морфологическая изменчивость у ленка, при этом выделяют два основных морфотипа: острорылый и тупорылый (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986; Шедько, 2012). Две формы широко распространены на территории России и локально – на территории Казахстана, Монголии и Китая: в бассейнах рек Селенга, Иртыш (острорылая) и Амур (острорылая и тупорылая) (Алексеев и др., 1986; Qin, Wang, 1989; Kottelat, 2006; Li et al., 2017; Kaus et al., 2019, 2023) (рис. 1). Данные анализа аллозимов (Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006), микросателлитов и мтДНК (Froufe et al., 2008; настоящая работа) показали, что тупорылый и острорылый ленки представляют собой две монофилетические линии и в зонах вторичного контакта они репродуктивно изолированы, то есть являются биологическими видами. Гибридизация между двумя формами отмечена в разных локальностях, причём доля гибридов F1 сильно варьирует (от 0 до 13%) в выборках разных лет даже в одной локальности (Осинов, 1993). Тем не менее интрогрессия генов между двумя формами минимальна, что подтверждается данными по ядерной и митохондриальной ДНК (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006; Froufe et al., 2008). Это означает, что большая часть гибридов F1 погибает, а у оставшихся гибридов потомство имеет пониженную жизнеспособность. Аллозимные данные не исключают того, что в момент вступления двух форм во вторичный контакт в некоторых речных бассейнах уровень интрогрессии генов мог быть существенно выше, хотя адекватно оценить его по имеющимся данным сложно (Мина, 1992; Осинов, 1993). Интрогрессия мтДНК между острорылым и тупорылым ленками пока выявлена только в бассейне Амура (Kaus et al., 2019), причём в одной популяции тупорылого ленка в бассейне р. Уссури доля гапло-

типов мтДНК острорылого ленка достигает 13% (Shedko et al., 1996). Возможно, что интрогрессия мтДНК в некоторых локальностях в прошлом могла быть более существенной. Анализ аллозимов и мтДНК выявил высокое значение общего генетического разнообразия у обеих форм ленка, однако основная его часть приходится не на внутри-, а на межпопуляционную компоненту, а именно на различия между речными бассейнами. Это предполагает значительный дрейф генов в популяциях обеих форм, особенно у тупорылого ленка, что связано как с экологическими особенностями этих форм (Алексеев и др., 2003), так и, вероятно, с событиями прошлого, например с прохождением малочисленной формой бутылочного горлышка при вторичном контакте и гибридизации двух форм (Осинов, 1993).

Важное значение для уточнения филогении и таксономии рода *Brachymystax* имеют ленки из рек Тумень и Ялу, а также популяции циньлинского ленка (маньчжурская форель) из Китая и Южной Кореи. Мори (Mori, 1930), изучавший ленка из р. Тумень, выделил его в отдельный вид *B. tumensis*. В описании этого ленка, сделанном по 1 экз., указано, что у него удлинённое и заострённое рыло, причём более удлинённое и заострённое, чем у *B. lenok*. По фотографии этого ленка и значениям некоторых меристических признаков (например, числу жаберных тычинок и пилорических придатков) он больше похож на острорылого ленка, чем на тупорылого или циньлинского (Алексеев и др., 1986; Алексеев, Осинов, 2006; Kottelat, 2006; Xing et al., 2015). Некоторые авторы (Алексеев и др., 1986) отмечают сходство ленка из р. Тумень с приморскими тупорылыми ленками, у которых наиболее удлинённое среди всех тупорылых ленков рыло. На это указывают и другие авторы (Шедько С., Шедько М., 2003; Богуцкая, Насека, 2004), которые идентифицируют этого ленка как тупорылого. Анализ мтДНК выявил у ленка из рек Тумень и Ялу (обе реки берут начало на плоскогорье Чанбайшань) гаплотипы острорылого ленка (Xia et al., 2006) (рис. 3). Таким образом, данные по мтДНК и более полные сведения по морфологии (Mori, 1930; Xing et al., 2015) указывают на то, что эти ленки принадлежат или, по крайней мере, близки к острорылой форме, которая обитает в России и других сопредельных странах. Предположение о том, что ленок из рек Тумень и Ялу является тупорылым или циньлинским, а выявленные у него гаплотипы мтДНК острорылого ленка связаны с захватом мтДНК при вторичном контакте и гибридизации с острорылым



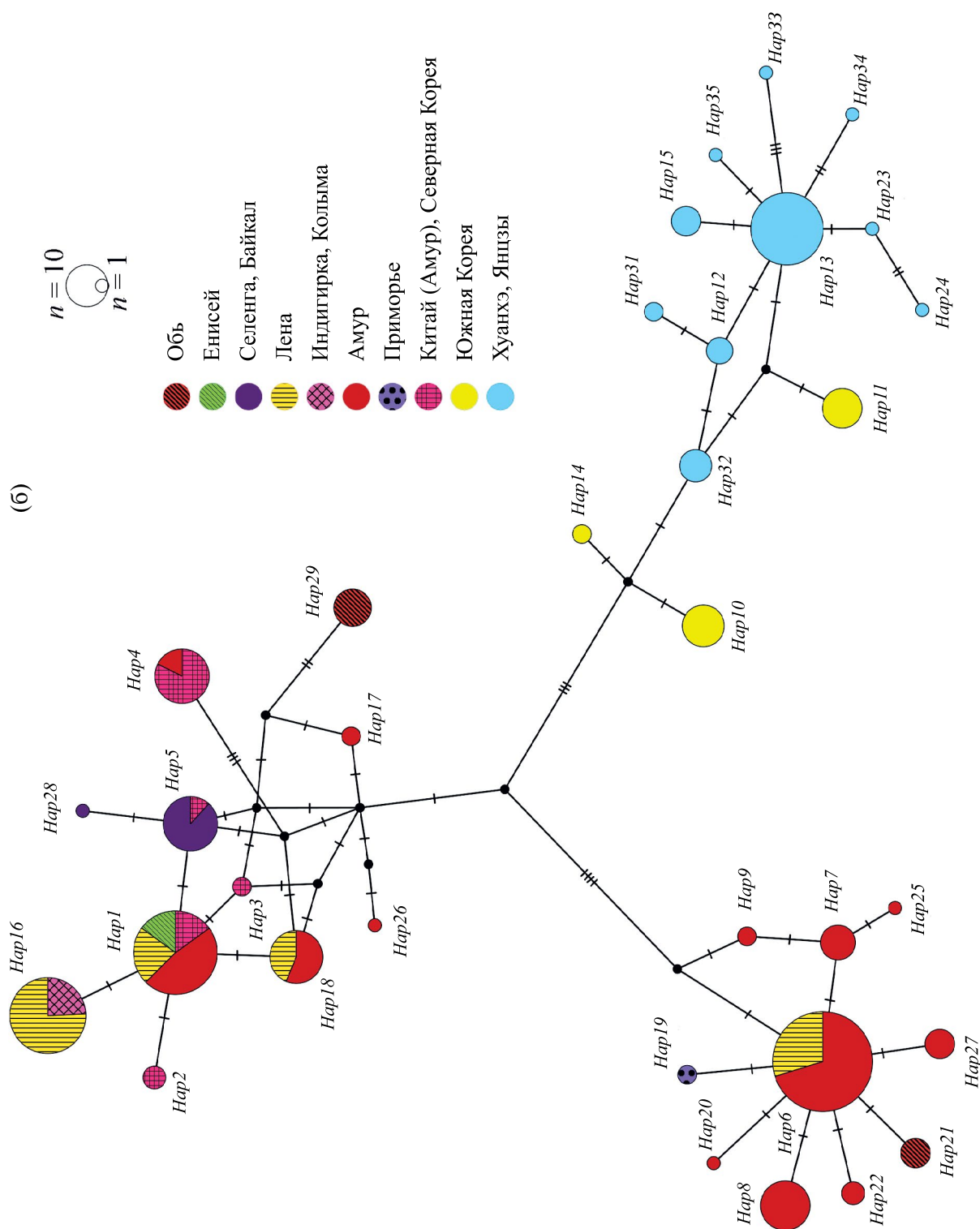


Рис. 3. Взаимоотношения между гаплотипами 411 пар нуклеотидов фрагмента контрольного района митохондриальной ДНК, выявленных в популяциях цинлиньского, острокрылого и тупорылого ленков на ареале рода *Brachypterygia*: а – МР-дерево, построенное методом максимальной экономии, значения бутстрепов приведены на ветвях, шкала: число мутационных шагов; б – медианная сеть (MJ), число вертикальных штрихов на рёбрах соответствует числу замен между гаплотипами, n – число образцов. Номера последовательностей GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank), которые соответствуют выявленным гаплотипам, приведены в Приложении 2.

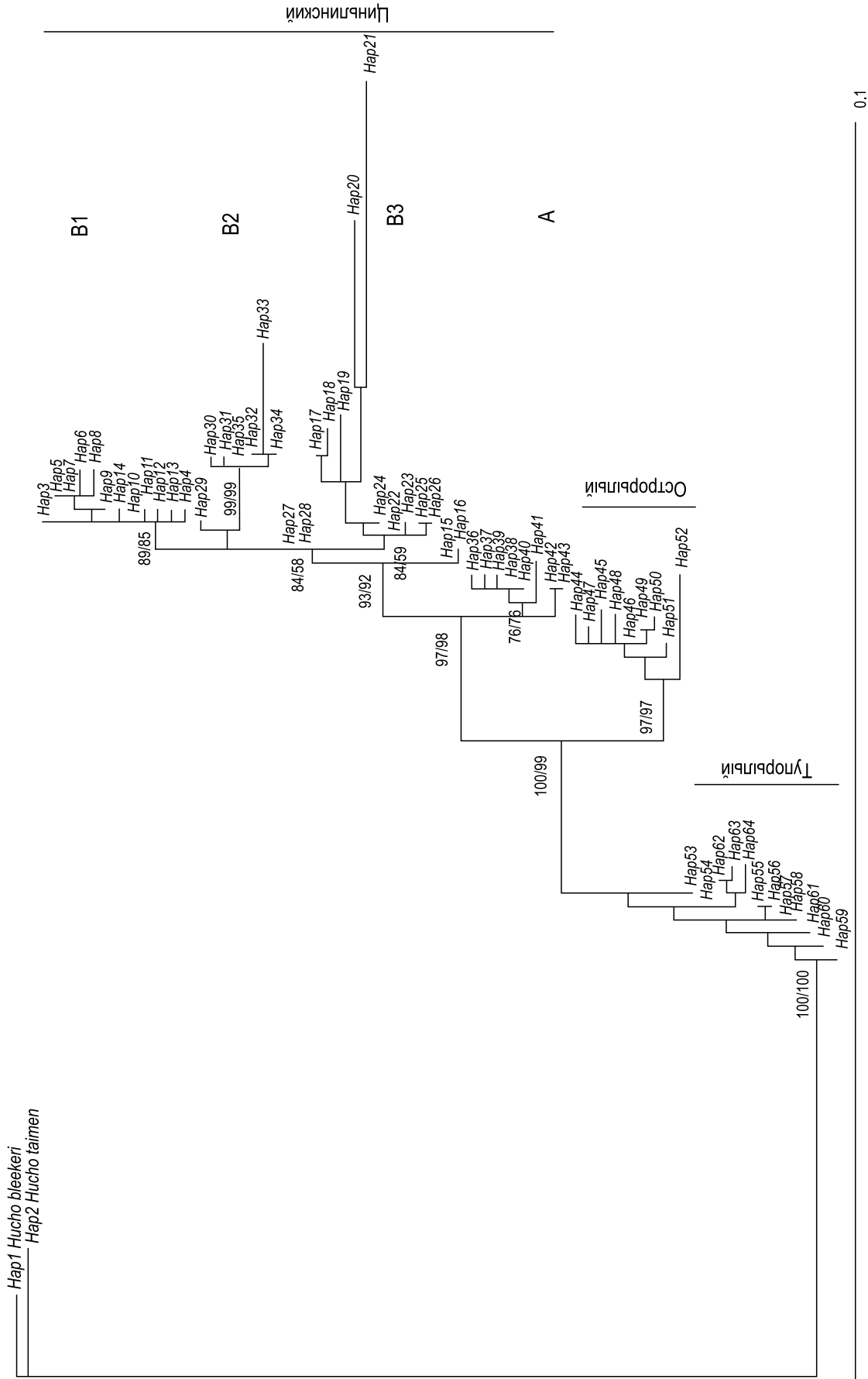


Рис. 4. Дерево гаплотипов (для 987 пар нуклеотидов фрагмента контрольного района митохондриальной ДНК), построенное методом максимального правдоподобия (ML) с использованием оптимальной модели замен (HKY + F + G4). Использованы данные по популяциям цинлиньского, острорыбного и тупорыбного (две последние формы из притоков Амура) ленков рода *Vaschutuxta* с территории Китая и Южной Кореи. Две (A, B2) из четырёх (A, B1–B3) субклад цинлиньского ленка объединяют гаплотипы из популяций Южной Кореи (пояснения см. в тексте). Значения индексов поддержки (UFBoot/SH–aLRT) приведены на ветвях (UFBoot – ультрабыстрые бутстрепы, SH–aLRT – Шимодары–Хасегавы-подобный тест приближительного правдоподобия). Номера последовательностей GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank) и соответствующие им гаплотипы приведены в Приложении 3. Шкала: число замен на сайт.

ленком, на основании имеющихся данных выглядит маловероятным. Данные, указывающие на присутствие в бассейне р. Тумень (Туманная) двух и более форм ленка, отсутствуют.

Третья основная филогенетическая группа представлена циньлинским ленком (по названию горного массива в Китае), который был описан как подвид *B. lenok* в бассейнах рек Янцзы и Хуанхэ (Li, 1966). Эта форма ленка также обитает в Южной Корее (Jang et al., 2017; Ko et al., 2021), хотя некоторые авторы (Zhao, Zhang, 2009; Xing et al., 2015) считают эту форму исключительно эндемиком Китая. По ряду морфологических признаков (например, числу жаберных тычинок и профилю головы) циньлинский ленок ближе к тупорылому ленку (Li, 1966; Ma et al., 2005; Xing et al., 2015), и некоторые авторы (Кифа, 1976; Шедько С., Шедько М., 2003; Bogutskaya et al., 2008) объединяют его с тупорылым ленком из России в один вид. Все три основные формы ленка могут быть морфологически идентифицированы (Алексеев и др., 1986; Xing et al., 2015; Meng et al., 2018). Согласно данным мтДНК, циньлинский ленок является сестринским таксоном для острорылого ленка (Xia et al., 2006; Jang et al., 2017; настоящая работа). Анализ микросателлитов и гаплотипов мтДНК у циньлинского ленка выявил дифференциацию между популяциями разных речных бассейнов как в Китае, так и в Корее (Liu et al., 2015; Li et al., 2017; Jang et al., 2017).

Анализ данных по фрагменту мтДНК длиной 987 п.н. подтвердил сестринские взаимоотношения между острорылым и циньлинским ленками (Xia et al., 2006; Jang et al., 2017), а также показал, что популяции последнего из Китая связаны близким родством с популяциями из Южной Кореи. Более того, полученные данные (положение субклад А и В2 на ML-дереве) не исключают того, что после длительной изоляции китайских и корейских популяций они вступали во вторичный контакт и имела место интрогрессивная гибридизация. Эти данные противоречат мнению некоторых авторов (Zhao, Zhang, 2009) о том, что циньлинский ленок является эндемиком Китая, а в Южной Корее обитает другой вид ленка (*B. sp.*) (Xing et al., 2015). Была ли гибридизация между циньлинским ленком и острорылым ленком из рек Ялу и Тумень, пока не ясно. Например, присутствие у циньлинского ленка из Южной Кореи чёрных пятен на жаберной крышке, которых нет у ленка китайских популяций (Xing et al., 2015), может быть связано с интрогрессивной гибридизацией между ленками из Северной

и Южной Кореи. Однако возможно, что наличие пятен — это предковое состояние признака, которое сохранилось в корейских популяциях, но утеряно в китайских. Некоторые авторы (Jang et al., 2017) допускали возможность того, что ленок из южнокорейских популяций филогенетически ближе к ленку из Северной Кореи, а сходство южнокорейских и китайских популяций по мтДНК связано с интрогрессией мтДНК от китайских. Исходя из данных по фрагменту мтДНК длиной 987 п.н., это предположение выглядит маловероятным, хотя интрогрессия части гаплотипов из китайских в южнокорейские популяции могла быть. Современный ареал циньлинского ленка обособлен от ареалов острорылого и тупорылого ленков (нет полной ясности в отношении популяций ленка из Северной Кореи), так что прямых данных о наличии основ репродуктивной изоляции между ним и двумя другими формами нет.

Некоторые гипотезы происхождения и расселения основных филогенетических групп ленка

Наличие долготной клинальной изменчивости по некоторым морфологическим признакам ленка послужило основой для создания модели встречного расселения двух частично репродуктивно изолированных его форм, сопряжённого с процессом смещения признаков (Алексеев и др., 1986). Предполагалось, что расселение по ареалу шло из двух центров, один из которых был локализован в западной части Китая, а второй — в восточной. Данные анализа аллозимов (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006) и мтДНК (Froufe et al., 2008) гипотезу встречного расселения (для всего ареала) и гипотезу множественного гибридного видообразования (Мина, 1992) не подтвердили. Наиболее вероятные центры происхождения и расселения ленков на основании этих данных предложены не были, но было отмечено, что процесс расселения двух форм, вероятно, был более сложным, чем предполагала модель встречного расселения. Происхождение циньлинского ленка китайские авторы (Li, 1984; Xia et al., 2006) связывают с миграцией предковой формы в Китай с севера из бассейна Амура. Согласно одной из гипотез, расселение происходило посредством связи между разными речными бассейнами, а согласно другой — вдоль береговой линии.

Анализ аллозимных данных по острорылому и тупорылому ленкам косвенно указывает на то, что из этих двух форм наиболее близок к предковой тупорылый ленок Приморья. Согласно

данным по контрольному району мтДНК, в роде *Brachymystax* присутствуют три основные филогенетические группы ленка. Первый этап дивергенции связан с расхождением филетической линии тупорылого ленка и филетической линии общего предка острорылого и циньлинского ленков, которые на втором этапе разделились. Как считают некоторые авторы (Алексеев и др., 1986), по профилю головы и числу жаберных тычинок циньлинский ленок сходен не с предковой формой ленка, а с продвинутой тупорылой формой. В целом данные по аллозимам и мтДНК не противоречат друг другу и косвенно указывают на то, что приморские тупорылые ленки наиболее близки к предковой форме. На филогенетических деревьях острорылый ленок является сестринской группой для циньлинского ленка, причём у основания клады последнего размещены одна (ML-дерево) или обе (MP-дерево) субклады гаплотипов мтДНК, которые выявлены только в популяциях Южной Кореи. Это косвенно указывает на то, что китайские популяции циньлинского ленка ведут своё начало от корейских. Наиболее вероятно, что на момент первичного расселения по ареалу общий предок острорылого и циньлинского ленков и сама острорылая форма ленка имели высокую изменчивость по профилю головы.

Таким образом, на основании имеющихся данных можно выдвинуть новую гипотезу происхождения и первоначального расселения основных форм ленка. Согласно ей, приморские тупорылые ленки сохранили максимальное число предковых черт, то есть наиболее близки к предковой форме ленка. Именно в Приморье и прилегающей к нему территории бассейна Амура, по-видимому, произошла первая дивергенция ленка на тупорылую форму и предковую форму острорылого + циньлинского ленка. Отсюда началось их первичное расселение по ареалу. Эволюционная история ленков несомненно связана и в значительной степени обусловлена глобальными изменениями среды, в том числе в ледниковое время, поднятием и опусканием суши, орогенезом и кардинальной перестройкой гидросети. Подобные перестройки могли быть связаны как с трансформациями основного русла и притоков Амура (Линдберг, 1972; Артеменко, Сорокин, 2009; Сорокин и др., 2010), так и с водными связями между бассейнами разных рек, которые возникали и исчезали при верховых перехватах, таянии ледников или сбросе вод огромных ледниковых озёр в плейстоцене. Можно предположить, что в результате подобных

событий произошёл разрыв первичного ареала ленка и предковая форма тупорылого ленка оказалась на длительное время изолированной на соответствующей современной Приморью территории. Предковая форма острорылого + циньлинского ленка осталась в бассейне палеоАмура, откуда впоследствии начала своё первичное расселение по ареалу. В частности, она могла расселиться на юг через Северную Корею (реки Тумень и Ялу), затем заселить Корейский п-ов и юго-восточную часть Китая. Возможно, что современные популяции из Ялу и Тумени — недавние вселенцы, а первичное заселение Южной Кореи и Китая происходило этим или другим маршрутом через Амур значительно раньше. Например, Линдберг (1972) на основании общности ихтиофаун Янцзы (Янцзыцзян) и Амура предполагал связь этих речных бассейнов, а также связь между реками бассейна Жёлтого моря во время крупных регрессий Мирового океана. Гросвальд (2009) считал, что течение среднего Амура могло отклоняться на юг и юго-запад, следуя через долины рек Уссури и Сунгари к Японскому и Жёлтому морям. Таким образом, возможны разные сценарии для объяснения происхождения циньлинского ленка. Чтобы получить более определённые ответы в отношении вероятных маршрутов расселения ленков и других видов рыб, необходим глубокий анализ с привлечением новых, более информативных молекулярных и биогеографических данных.

Единственная ископаемая находка ленка *B. bikinensis* из р. Бикин (приток Уссури, Приморье) датируется верхним олигоценом (Сычевская, 1986), т.е. ~ 23–27 млн лет назад. Согласно молекулярным датировкам, разделение родов *Brachymystax* и *Hucho* произошло ~ 11.5 млн лет назад (8.9–14.6) (Lecaudey et al., 2018). Сычевская (1986) подчёркивала, что ископаемый ленок морфологически сходен с современным. Однако, согласно молекулярным датировкам, эта находка представляет собой предковую форму не собственно ленка, а филетической линии *Brachymystax* + *Hucho*. Эта линия обособилась от общего предка других представителей Salmoninae, по разным молекулярным датировкам, от 27–32 (Осинов, Лебедев, 2004; Шедько и др., 2013) до 35–41 млн лет назад (Lecaudey et al., 2018), что не противоречит возрасту этой находки. Наиболее вероятно, что Приморье (или соседние с ним территории) является центром происхождения общего предка линии *Brachymystax* + *Hucho* и предка ленков рода *Brachymystax*. Время дивер-

генции тупорылой и острорылой форм ленка оценивается в 1.0–5.0 (Осинов, Лебедев, 2004) или 1.6–3.4 млн лет назад (Lecaudey et al., 2018). Наиболее вероятно, что дивергенция трёх форм ленка связана с концом плиоцена – серединой плейстоцена. На основании анализа попарных различий между последовательностями мтДНК сделан вывод о том, что быстрое расселение острорылого и тупорылого ленков по ареалу проходило в диапазоне 50–400 тыс. лет назад, но во всех случаях ранее ледникового максимума (18 тыс. лет назад) (Froufe et al., 2008). Можно полагать, что с одним из трёх последних ледниковых периодов связано наиболее интенсивное расселение ленков по ареалу. Именно оно в значительной степени отслеживается характером морфологической дифференциации тупорылого и острорылого ленков на ареале (гипотеза встречного расселения) и данными анализа попарных различий последовательностей мтДНК. Это, однако, не исключает того, что ленки расселились по ареалу в разное время, разными путями и с разной интенсивностью, включая последнее ледниковое и послеледниковое времена.

Современные представления о таксономическом статусе разных форм ленка

Консенсусного решения в отношении числа и объёма видов у ленков рода *Brachymystax* пока нет, а мнения разных авторов сильно разнятся. Согласно молекулярно-генетическим данным, в том числе представленным в настоящей работе, у ленков чётко выделяются три филогенетические группы, причём группы острорылого и циньлинского ленков являются сестринскими. Так как острорылый и тупорылый ленки во всех зонах вторичного контакта репродуктивно изолированы друг от друга (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Froufe et al., 2008) и морфологически диагностируемы (Алексеев и др., 1986; Meng et al., 2018), их выделение в отдельные виды может быть обосновано. Так как ленок был описан Палласом из р. Енисей, а там обитает только острорылый ленок, то видовое имя *B. lenok* закреплено за этой формой.

Сложнее с видовым названием для тупорылого ленка. Шедько (2001) предложил для него видовое название *B. tumensis*, которое было предложено Мори (Mori, 1930) для ленка из р. Тумень. С этим согласны и другие авторы (Богуцкая, Насека, 2004; Bogutskaya et al., 2008). Согласно их мнению, *B. tumensis* включает тупорылого ленка с территории России, ленков из рек Тумень и Ялу, а также циньлинского ленка, которого по про-

филю головы и некоторым морфологическим признакам относят к тупорылым ленкам (Li, 1966; Ma et al., 2005). Согласно данным мтДНК (Xia et al., 2006; Froufe et al., 2008; настоящая работа) и морфологическим описаниям (Mori, 1930; Xing et al., 2015), ленки из рек Тумень и Ялу, а также циньлинский ленок филогенетически ближе к острорылому ленку. Некоторые авторы рассматривают циньлинского ленка в качестве подвида *B. lenok* или выделяют его в отдельный вид *B. tsinlingensis*. В любом случае видовое название *B. tumensis* не может быть использовано для тупорылого ленка, пока не доказано, что выявленные у ленков из рек Тумень и Ялу гаплотипы мтДНК были получены ими в результате интрогрессивной гибридизации с острорылым ленком. Аналогично тупорылый и циньлинский ленки могут быть объединены в один вид только в том случае, если их филогенетическая близость будет подтверждена данными ядерного генома, т.е. будет показано мито-ядерное несоответствие. Однако таких данных пока нет.

Шедько С. и Шедько М. (2003) на основании анализа литературы пришли к выводу, что для тупорылого ленка могут быть валидными три видовых названия: *B. tumensis* Mori, 1930; *B. tsinlingensis* Li, 1966 и *B. czerskii* Kirillov, 1979, первое из которых является приоритетным (Шедько, 2001). Позже Богуцкая с соавт. (Bogutskaya et al., 2008) предложили выделить в отдельный вид тупорылого ленка из Амура, для которого было предложено название *B. czerski*. Коттела (Kottelat, 2006), обсуждая синонимию *B. lenok* и *B. savinovi* и таксономический статус ленка из оз. Маркаколь, предположил, что ленок из Иртыша (неясно, включён ли в этот вид и ленок из р. Кальджир) является не острорылым, а вторым тупорылым видом ленка и его название – *B. savinovi*.

Ситуация с парapatрическими ленками из р. Кальджир и оз. Маркаколь действительно интересна с точки зрения анализа эволюции и таксономии ленков. Митрофанов (1959) описал маркакольского ленка в ранге подвида *B. lenok savinovi*, а Кифа (1976), полагая, что это тупорылый ленок, использовал это название уже как видовое для тупорылого ленка из Амура. Впоследствии ряд авторов показали, что маркакольский ленок относится к острорылой форме (Мина, 1986), хотя по некоторым морфологическим признакам он имеет сходство с тупорылой формой ленка. По данным аллозимного анализа (Осинов и др., 1990; Алексеев, Осинов, 2006;

настоящая работа), дивергенция между двумя этими формами минимальна (стандартная генетическая дистанция Нея 0.0005) и, более того, не исключён современный поток генов между ними. На NJ-дереве обе формы объединяются вместе (рис. 2) и расположены в кладе острорылого ленка. У обеих форм из этой локальности выявлены только мтДНК-гаплотипы острорылой формы (Froufe et al., 2008). У обеих форм из бассейна Иртыша присутствует редкий аллель *GPI-A2*65*, который фиксирован во всех популяциях тупорылого ленка верховья р. Обь (Алексеев, Осинов, 2006). Таким образом, несмотря на то что основные данные по морфологии, аллозимам и мтДНК свидетельствуют в пользу того, что ленки из р. Кальджир и оз. Маркаколь филогенетически близки и оба относятся к линии острорылого ленка, отвергать возможность того, что их общий предок вступал во вторичный контакт и гибридизацию с обским тупорылым ленком, нельзя. Отметим, что на дендрограмме, построенной на основании данных по 46 морфологическим и остеологическим признакам, обские острорылые и обские тупорылые ленки занимают базальное положение в кладах соответственно острорылого и тупорылого ленков (Froufe et al., 2008). Это также можно трактовать как результат имевшей место интрогрессивной гибридизации между двумя формами в этом речном бассейне. Возможно, что гены, которые получил общий предок маркакольского и кальджирского ленков от тупорылого ленка, включая те, которые влияют на наследование морфологических признаков, дали толчок для его последующей экологической и морфологической диверсификации. Чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, а также точно определить уровень их репродуктивной изоляции, необходимы дополнительные генетические исследования.

Современные морфологические и генетические данные не дают однозначного ответа на многие вопросы, связанные с происхождением, расселением и таксономией ленков. Скорее всего, сильно недооценивается роль интрогрессивной гибридизации в образовании у ленков наблюдаемого разнообразия. Тем не менее ситуация не выглядела бы столь запутанной, особенно в вопросах таксономии, если бы учитывались уже имеющиеся генетические данные. В заключение стоит заметить, что, согласно каталогу рыб Эшмайера (Fricke et al., 2023), род *Brachymystax* включает пять валидных видов: *B. tsinlingensis* Li 1966 (популяции из Янцзы, Хуанхэ и Южной Кореи), *B. czerskii* Kirillov 1979 (популя-

ции тупорылого ленка с Сахалина, из рек Амур и Лена), *B. savinovi* Mitrofanov 1959 (Казахстан и Россия), *B. tumensis* Mori 1930 (Северная Корея), *B. lenok* (Pallas 1773) (от Енисея до рек Колыма и Амур). Как уже было отмечено выше, в отношении маркакольского ленка и ленка из р. Тумень есть некоторые вопросы и их видовой статус пока не очевиден. Не ясны репродуктивные взаимоотношения циньлинского ленка с острорылым ленком. Поэтому предварительно первого можно рассматривать или в ранге подвида острорылого ленка (*B. lenok tsinlingensis*), или вида *B. tsinlingensis*, учитывая отрицательное отношение многих авторов к использованию понятия подвида в систематике (Burbrink et al., 2022). Принимая во внимание то, что молекулярно-генетические и морфологические данные указывают на наличие в роду *Brachymystax* трёх основных филогенетических групп, на данном этапе выделение именно этих групп в ранге отдельных видов наиболее обосновано. Для анализа эволюционной истории разных форм ленка, включая их репродуктивные взаимоотношения в зонах контакта, оценки вклада исторической интрогрессивной гибридизации, уточнения филогении и таксономии, необходимо включение в будущее исследование основных форм и наиболее спорных с точки зрения эволюционных связей и таксономии популяций ленка с привлечением широкого набора ядерных маркеров.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S0042875224030014.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Осинов А.Г. 2006. Тупорылые ленки (род *Brachymystax*: Salmoniformes, Salmonidae) бассейна Оби: новые данные по морфологии и аллозимной изменчивости // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 478–494.
- Алексеев С.С., Мина М.В., Кондрашов А.С. 1986. Параллельные клины как результат встречного расселения особей и смещения признаков. Анализ ситуации в роде *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 65. № 2. С. 227–234.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф., Самусенок В.П. 2003. Распространение и морфология острорылых и тупорылых ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae) Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 311–333.
- Артеменко Т.В., Сорокин А.П. 2009. Условия формирования и эволюция бассейна Амура // География и природ. ресурсы. № 4. С. 106–111.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.

- Беседнов Л.Н., Кучеров А.Н. 1972. К систематическому положению ленков рода *Brachymystax* р. Иман. Зоологические проблемы Сибири // Матер. IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск: Наука. С. 220–221.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Гросвальд М.Г. 2009. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания // Материалы гляциологических исследований. Вып. 106. 152 с.
- Кифа М.И. 1976. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. Salmonidae) и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 142–156.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биogeографические обоснования гипотезы. Л.: Наука, 548 с.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 207 с.
- Мина М.В. 1992. Вероятное толкование в роде *Brachymystax* (Salmonidae, Pisces): множественное гибридное видообразование? // Зоол. журн. Т. 71. № 4. С. 29–33.
- Митрофанов В.П. 1959. К систематике ленка из озера Марка-Куль // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Вып. 2. Алма-Ата: Изд-во ин-та зоологии АН КазССР. С. 267–275.
- Осинов А.Г. 1991. Генетическая дивергенция и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax* и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho* // Генетика. Т. 27. № 12. С. 2127–2136.
- Осинов А.Г. 1993. Встречное расселение, вторичный контакт и видообразование у ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) // Там же. Т. 29. № 4. С. 654–669.
- Осинов А.Г., Лебедев В.С. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 738–765.
- Осинов А.Г., Ильин И.И., Алексеев С.С. 1990. Формы ленка рода *Brachymystax* в свете данных популяционно-генетического анализа // Зоол. журн. Т. 69. № 8. С. 76–90.
- Сорокин А.П., Махинов А.Н., Воронов Б.А. и др. 2010. Эволюция бассейна Амура в мезозое-кайнозое и ее отражение в современной динамике рельефа // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 72–80.
- Сычевская Е.К. 1986. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 157 с.
- Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 229–249.
- Шедько С.В. 2012. Филогенетические связи ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) и особенности их видообразования. Saarbrücken: LAMBERT Acad. Publ., 206 с.
- Шедько С.В., Шедько М.Б. 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 319–336.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2013. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ мтДНК-данных // Генетика. Т. 49. № 6. С. 718–734. <https://doi.org/10.7868/S0016675813060118>
- Alexandrou M.A., Swartz B.A., Matzke N.J., Oakley T.H. 2013. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Mol. Phylogenet. Evol. V. 69. № 3. P. 514–523. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.026>
- Balakirev E.S., Romanov N.S., Ayala F.J. 2016. Complete mitochondrial genome of blunt-snouted lenok *Brachymystax tumensis* (Salmoniformes, Salmonidae) // Mitochondrial DNA. V. 27. № 2. P. 882–883. <https://doi.org/10.3109/19401736.2014.919487>
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 19. № 4. P. 301–366.
- Burbrink F.T., Crother B.I., Murray C.M. et al. 2022. Empirical and philosophical problems with the subspecies rank // Ecol. Evol. V. 12. № 7. Article e9069. <https://doi.org/10.1002/ece3.9069>
- Felsenstein J. 1993. PHYLIP (Phylogeny inference package) version 3.698. Washington, Seattle: Dept. Genetics, Univ. (<https://phylipweb.github.io/phylip/>. Version 11/2023).
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/2023).
- Froufe E., Alekseyev S., Alexandrino P., Weiss S. 2008. The evolutionary history of sharp- and blunt-snouted lenok (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)) and its implications for the paleo-hydrological history of Siberia // BMC Evol. Biol. V. 8. Article 40. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-40>

- Guindon S., Dufayard J.-F., Lefort V. et al. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // Syst. Biol. V. 59. № 3. P. 307–321.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010>
- Hall T. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology // GERF Bull. Biosci. V. 2. № 1. P. 60–61.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A. et al. 2018. UF-Boot2: improving the ultrafast bootstrap approximation // Mol. Biol. Evol. V. 35. № 2. P. 518–522.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>
- Jang J.E., Kim J.H., Kang J.H. et al. 2017. Genetic diversity and genetic structure of the endangered Manchurian trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, at its southern range margin: conservation implications for future restoration // Conserv. Genet. V. 18. № 5. P. 1023–1036.
<https://doi.org/10.1007/s10592-017-0953-7>
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F. et al. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nat. Methods. V. 14. № 6. P. 587–589.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
- Kaus A., Michalski S., Hänfling B. et al. 2019. Fish conservation in the land of steppe and sky: evolutionary significant units of threatened salmonid species in Mongolia mirror major river basins // Ecol. Evol. V. 9. № 6. P. 3416–3433.
<https://doi.org/10.1002/ece3.4974>
- Kaus A., Schäffer M., Michalski S. et al. 2023. Morphological and genetic assessment of sympatric lenok species (*Brachymystax* spp.) in the Onon River, Mongolia // Mongol. J. Biol. Sci. V. 21. № 1. P. 3–14.
<https://doi.org/10.22353/mjbs.2023.21.01>
- Ko M.-H., Choi K.-S., Han M.-S. 2021. Distribution status, habitat characteristics and extinction threat evaluation of the endangered species, *Brachymystax lenok tsinlingensis* (Pisces: Salmonidae) // Korean J. Ichthyol. V. 33. P. 74–83.
<https://doi.org/10.35399/ISK.33.2.4>
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.
- Lecaudey L.A., Schliwen U.K., Osinov A.G. et al. 2018. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // Mol. Phylogenet. Evol. V. 124. P. 82–99.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022>
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol. V. 6. № 9. P. 1110–1116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Li P., Wang F., Wen S. et al. 2017. Genetic diversity and population structure of *Brachymystax lenok tsinlingensis* using mitochondrial DNA sequences // Mitochondrial DNA. B. V. 2. № 2. P. 408–410.
<https://doi.org/10.1080/23802359.2017.1347897>
- Li S.Z. 1966. On a new subspecies of fresh-water trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, from Taipaishan, Shensi, China // Acta Zootax. Sin. V. 3. P. 92–94.
- Li S.Z. 1984. Studies on the distribution of the Salmonid fishes in China // Chin. J. Zool. V. 3. P. 34–37.
- Liu H., Li Y., Liu X. et al. 2015. Phylogeographic structure of *Brachymystax lenok tsinlingensis* (Salmonidae) populations in the Qinling Mountains, Shaanxi, based on mtDNA control region // Mitochondrial DNA. V. 26. № 4. P. 532–537.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2013.865168>
- Ma B., Yin J.S., Li J.P. 2005. Comparative studies on morphology and taxonomic position of two species of lenok // Acta Zootax. Sin. V. 30. P. 257–260.
- Meng Y., Wang G., Xiong D. et al. 2018. Geometric morphometric analysis of the morphological variation among three lenoks of genus *Brachymystax* in China // Pakistan J. Zool. V. 50. № 3. P. 885–895.
<https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2018.50.3.885.895>
- Mori T. 1930. On the freshwater fishes from the Tumen River, Korea, with descriptions of new species // J. Chosen Nat. Hist. Soc. V. 11. P. 39–49.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 512 p.
<https://doi.org/10.7312/nei-92038>
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., Haeseler A., Minh B.Q. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 32. № 1. P. 268–274.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Phillips R.B., Oakley T.H. 1997. Phylogenetic relationships among the Salmoninae based on nuclear and mitochondrial DNA sequences // Molecular systematics of fishes. London: Acad. Press. P. 145–162.
<https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50011-7>
- Phillips R.B., Oakley T.H., Davis E.L. 1995. Evidence supporting the paraphyly of *Hucho* (Salmonidae) based on ribosomal DNA restriction maps // J. Fish. Biol. V. 47. № 6. P. 956–961.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06021.x>
- Qin S.Z., Wang S.A. 1989. Studies on the subspecies of *Brachymystax lenok* (Pallas), China // Salmon Fish. V. 2. P. 52–61.
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sanchez-DelBarrio J.C. et al. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // Mol. Biol. Evol. V. 34. № 12. P. 3299–3302.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V. 1996. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish Biol. V. 49. № 5. P. 815–829.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00081.x>

- Si S., Wang Y., Xu G. et al. 2012. Complete mitochondrial genomes of two lenoks, *Brachymystax lenok* and *Brachymystax lenok tsinlingensis* // Mitochondrial DNA. V. 23. P. 338–340.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2012.690749>
- Swofford D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts (<https://paup.phylosolutions.com/>. Version 11/2023).
- Thompson J.D., Gibson T.J., Plewniak F. et al. 1997. The Clustal_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools // Nucleic Acids Res. V. 25. № 24. P. 4876–4882.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.24.4876>
- Xia Y.Z., Chen Y.-Y., Sheng Y. 2006. Phylogeographic structure of lenok (*Brachymystax lenok* Pallas) (Salmoninae, Salmonidae) populations in water systems of eastern China, inferred from mitochondrial DNA sequences // Zool. Stud. V. 45. № 2. P. 190–200.
- Xing Y.-C., Lv B.-B., Ye E.-Q. et al. 2015. Revalidation and redescription of *Brachymystax tsinlingensis* Li, 1966 (Salmoniformes: Salmonidae) from China // Zootaxa. V. 3962. № 1. P. 191–205.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3962.1.12>
- Yu J.N., Kwak M. 2015. The complete mitochondrial genome of *Brachymystax lenok tsinlingensis* (Salmoninae, Salmonidae) and its intraspecific variation // Gene. V. 573. № 2. P. 246–253.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.07.049>
- Zhao Y., Zhang C. 2009. Threatened fishes of the world: *Brachymystax lenok tsinlingensis* Li, 1966 (Salmonidae) // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 1. P. 11–12.
<https://doi.org/10.1007/s10641-008-933>

ORIGIN, PHYLOGENY, AND TAXONOMY OF LENOKS OF THE GENUS *BRACHYMYSTAX* (SALMONIDAE): AVAILABLE DATA, THEIR INTERPRETATION, AND UNRESOLVED PROBLEMS

A. G. Osinov¹, *

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

The reproductive and phylogenetic relationships of lenoks of the genus *Brachymystax* are considered based on analysis of 30 allozyme loci and two fragments (411 and 987 base pairs) of the mitochondrial DNA control region. The presence of three phylogenetic lenok groups, the blunt-snouted and sharp-snouted groups from Russia and neighboring countries and the Qinling group from China and South Korea, has been confirmed. It is assumed that the center of origin of the genus *Brachymystax* was Primorye and the blunt-snouted lenok from this region is closest to the ancestral form. Modern assumptions on the taxonomic status of different forms of lenok are contradictory both in the number of species (from one to five) and in their composition. The identification of two or three species in the genus *Brachymystax* is most reasonable. The main problems that should be solved to clarify the phylogeny and taxonomy of representatives of this genus are indicated.

Keywords: allozymes, mitochondrial DNA, phylogeny, morphotypes, taxonomy, *Brachymystax*, center of origin.

УДК 597.551.2.591.4

НАХОДКА ВТОРОГО ОРГАНА КАНЕСТРИНИ У ВИДОВ ВЬЮНОВЫХ РЫБ (COBITIDAE), ХАРАКТЕРИЗУЮЩИХСЯ НАЛИЧИЕМ ОДНОЙ LAMINA CIRCULARIS НА ПЕРВОМ ВЕТВИСТОМ ЛУЧЕ ГРУДНОГО ПЛАВНИКА ЗРЕЛЫХ САМЦОВ. АТАВИЗМ ИЛИ НОВООБРАЗОВАНИЕ?

© 2024 г. Е. Д. Васильева^{1,*}, С. В. Шедько²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

²Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения РАН – ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 17.07.2023 г.

После доработки 27.07.2023 г.

Принята к публикации 28.07.2023 г.

Дополнительный орган Канестрины обнаружен у отдельных самцов *Cobitis lutheri*, *C. derzhavini* и *Misgurnus chipiansiensis*, в норме имеющих одну lamina circularis на первом ветвистом луче грудного плавника. Данный факт рассматривается как проявление атавизма. В случае с *C. lutheri* и *C. derzhavini* имитируется состояние, наблюдающееся в линии *Bibarba*, в случае с вьюном – *Bicanestrinia*. Предполагается, что примитивным предковым состоянием для всей “северной клады” вьюновых следует считать наличие двух или даже трёх laminae circularis в грудном плавнике половозрелых самцов. В большинстве линий это состояние утрачено, но у предка группы *Bicanestrinia*, вероятно, произошла филогенетическая реверсия через фиксацию атавистического состояния как нормы.

Ключевые слова: lamina circularis, атавизм, редукция, филогенетическая реверсия, вьюновые.

DOI: 10.31857/S0042875224030029 **EDN:** DSHBTI

У половозрелых самцов ряда видов семейства вьюновых (Cobitidae) дорсальный гемитрихий (hemitrichium), при слиянии которого с вентральным образуется луч-лепидотрихий грудного плавника, у своего основания снабжён окостеневшим заднедорсальным выростом – органом Канестрины (lamina circularis). Присутствие одного такого органа у основания первого ветвистого луча грудного плавника рассматривают в качестве основной синапоморфии большой монофилетической группы вьюновых – так называемой “северной клады” (Šlechtová et al., 2008; Bohlen et al., 2019). При этом размеры и форма органа Канестрины у разных видов может значительно варьировать: у большинства видов родов *Misgurnus* Lacépède, 1803 и *Cobitis* Linnaeus, 1758 и видов рода *Microcobitis* Bohlen et Harant, 2011 вырост дорсального гемитрихия представляет собой уплощённую пластинку треугольной, бутылковидной или топоровидной формы (Васильева, 1984, 2001; Economidis, Nalbant, 1996;

Bohlen, Harant, 2010; Chen et al., 2018), тогда как у некоторых – дистально удлинённый отросток, зазубренный по заднему краю (Васильева, Васильев, 1985; Chen et al., 2018). Во всех случаях орган Канестрины покрыт кожным слоем, после удаления которого становится видна его форма, являющаяся важным диагностическим признаком на видовом уровне.

Модификация первого ветвистого луча грудного плавника самцов присутствует у ископаемых представителей рода *Cobitis* из среднего миоцена, обнаруженных в Германии (Frickhinger, 1991), и из конца раннего миоцена – в Восточном Китае (Chen et al., 2010). Шлехтова с соавт. (Šlechtová et al., 2008) предполагают, что в пределах “северной клады” эта модификация независимо была вторично редуцирована у всех представителей родов *Sabanejewia* Vladikov, 1929, *Kichulchoia* Kim, Park et Nalbant, 1999 и *Niwaella* Nalbant, 1963, у нескольких видов рода *Cobitis* и одного вида рода *Misgurnus*. В то же время для

“южной линии” вьюновых авторы указывают вторичную редукцию lamina circularis только для *Canthophrys* Swainson, 1838 и отмечают, что у некоторых видов рода *Cobitis* произошла дубликация органа Канестрины на первом луче (неветвистом) грудного плавника. Все виды с дублицированным органом относят обычно к особому подроду *Bicanestrinia* Băcescu, 1962 в роде *Cobitis*. Согласно имеющимся генетическим данным, четыре хорошо выраженные линии митохондриальной ДНК *Bicanestrinia* (I–IV) вместе с линией *Cobitis* s. stricto V (виды с одной lamina circularis) составляют монофилетическую группировку с высоким уровнем поддержки (Bohlen et al., 2006).

Болен с соавт. (Bohlen et al., 2006) принимают точку зрения Бэческу (Băcescu, 1962), считавшего наличие одного органа Канестрины примитивным состоянием, а его дубликацию — продвинутым. В качестве подтверждений того, что предок современных вьюновых имел один орган Канестрины, они принимают присутствие одного органа в большинстве линий *Cobitis*, включая ископаемые виды, в роде *Misgurnus*, а также в базальных группах филогенетического дерева семейства. Исходя из принципа парсимонии, они считают, что четыре линии *Bicanestrinia* ответвились от общего предка с уже дублицированным органом и полагают, что линия *Cobitis* s. stricto V является сестринской по отношению ко всем четырём линиям. Расхождение линий *Bicanestrinia* и линии *Cobitis* s. stricto V оценивается возрастом 12–17 млн лет — временем, когда разорвалась связь между Центральной Европой и Анатолией (Rögl, 1998; Weisrock et al., 2001). В соответствии с современным распространением всех четырёх линий, ареалы которых не перекрываются, предполагается, что они и возникли на участке, ограниченном Месопотамией и бассейном Адриатики; и викариат, по-видимому, сыграл основную роль в диверсификации их видов (Bohlen et al., 2006).

Отличный от *Bicanestrinia* феномен дубликации органа Канестрины обнаружен у видов рода *Bibarba* Chen et Chen, 2007. В настоящее время к этому роду относят три обнаруженных в Китае вида (Fricke et al., 2023). Один из диагностических родовых признаков на основе изучения типового вида *B. bibarba* Chen et Chen, 2007 — наличие одного органа Канестрины на третьем луче грудного плавника (= на втором ветвистом луче) вместо второго луча (= первого ветвистого)

у других видов вьюновых (Chen, Chen, 2007). Однако в результате последующих исследований Болен с соавт. (Bohlen et al., 2019) показали, что самцы двух изученных видов рода — *B. bibarba* и *B. parvoculus* Wu, Yang et Xiu, 2015 — имеют на самом деле два органа Канестрины. Второй луч грудного плавника (т.е. первый ветвистый луч) у самцов удлинён (~ 140% длины второго ветвистого луча), сильно расширен (ширина не менее чем в пять раз больше ширины второго ветвистого луча) и разветвлён только на конце. В основании дорсальных гемитрихий первого и второго ветвистых лучей имеется lamina circularis, при этом на втором ветвистом луче пластинка органа в несколько раз больше, чем на первом ветвистом луче. Оба органа Канестрины окружены толстой тканью. В реконструированном консенсусном дереве, построенном авторами на основе последовательностей митохондриального гена цитохрома *b* и ядерного гена *RAG1*, оба изученных вида рода *Bibarba* образуют самостоятельную монофилетическую линию в составе “северной клады” вьюновых, сестринскую по отношению к остальным четырём линиям этой клады. Относительно появления двух органов Канестрины у видов *Bibarba* предполагается, что здесь имела место такая же дубликация, как и в случае с *Bicanestrinia*, однако laminae circularis возникли как дериваты гемитрихий двух первых ветвистых лучей, а не неветвистого и первого ветвистого лучей.

В настоящей работе мы приводим описания обнаруженных нами случаев присутствия двух органов Канестрины в грудных плавниках самцов, относящихся к видам вьюновых, характеризующимся всего одной lamina circularis в основании первого ветвистого луча. В связи с этими находками обсуждается проблема формирования и редукции органа Канестрины в эволюции Cobitidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Один экземпляр щиповки Лютера *C. lutheri* Rendahl, 1935 с дополнительным органом Канестрины обнаружен в коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ). Изученный самец SL 58.0 мм, ЗММУ P-24578, добыт на о-ве Сахалин из пойменных озёр в бассейне р. Поронай, сборы 18–19.09.1991 г., сборщик С.Н. Никифоров. Второй экземпляр — чиписанский вьюн *M. chipisaniensis* Shedko et Vasil'eva, 2022 хранится в коллекции ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН — FSCEATB

MBS-054/4, самец *SL* 90.5 мм, о. Сахалин, оз. Малое Чибисанское, 16.08.2001 г., сборщик М.Б. Шедько. Всего из этого места было просмотрено (Shedko, Vasil'eva, 2022) восемь самцов чибисанского вьюна.

У щиповки Лютера были удалены кожные покровы с обоих органов Канестрины и без отделения грудного плавника с использованием бинокля Olympus SZX10 (Япония) и камеры Invenio 8DII (DeltaPix, Дания) подготовлены их фотографии. Вьюн был выдержан в 1%-ном растворе КОН с последующим окрашиванием ализариновым красным и просветлением согласно процедуре, описанной в работе Тэйлора (Taylor, 1967). Фотография сделана камерой Nikon D7100 (Nikon Corp., Таиланд) с объективом Micro Nikkor 40 мм (Nikon Corp., Китай).

Для сравнительной оценки характера расположения и степени развития *lamina circularis* в группе *Bicanestrinia* были изучены следующие виды рода *Cobitis* из коллекции ЗММУ.

C. simplicispina Hankó, 1925: P-21223 – самка *SL* 86.5 мм и самец *SL* 66.0 мм, Турция, р. Сакаръя (Sakarya), Гельтикджи-Анкара (Geltikci-Ankara), 1995 г., сборщики Ф. Эрк'акан, Ф.Г. Экмекчи, Дж. Озерен (F. Erk'akan, F.G. Ekmekçi, C. Ozeren).

C. strumicae Karaman, 1955: P-20717 – 10 самок *SL* 75.3–91.0 мм и три самца *SL* 45.5–60.2 мм, Болгария, слепое русло р. Струма на левом берегу, 1 км севернее с. Струмяны, 41°30' с.ш., 23°12' з.д., 20.08.1984 г., сборщики Й. Кубечка, Д. Фринта (J. Kubečka, D. Frinta).

C. levantina Krupp et Moubayed, 1992: P-24494 – самка *SL* 66.3 мм и самец *SL* 47.3 мм, Турция, р. Оронт (Orontes), ГюLake, Мурат-Паса-Антакья (GüLake, Murat-Pasa-Antakya), 13.03.1993 г., сборщик Ф.Г. Экмекчи (F.G. Ekmekçi).

РЕЗУЛЬТАТЫ

У изученного самца щиповки Лютера в левом грудном плавнике первый орган Канестрины помещается у основания дорсального гемитрихия первого ветвистого луча, который сильно



Рис. 1. Фрагмент левого грудного плавника самца *Cobitis lutheri* *SL* 58.0 мм, ЗММУ P-24578 с двумя органами Канестрины на первом и втором ветвистых лучах.

утолщён, а второй орган Канестрины — у основания второго ветвистого неутолщённого луча (рис. 1). *Lamina circularis* у основания первого ветвистого луча заметно меньше пластинки органа Канестрины в основании второго ветвистого луча. Различаются они и по форме: первая *lamina circularis* имеет форму, близкую к треугольной, а вторая — к прямоугольной. В правом плавнике этого самца единственный типичный широкий орган Канестрины в форме секиры (Vasil'eva et al., 2016) располагается в нижней части дорсального гемитрихия первого ветвистого утолщённого луча. Ранее два органа Канестрины у оснований первого и второго ветвистых лучей мы обнаружили в правом грудном плавнике самца *C. derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin et Vasil'ev, 2020 SL 58 мм из Тбилисского водохранилища из сборов 19.06.1987 г., включавших 10 самцов, использованных для краниологических исследований. В левом плавнике у этого самца был один орган Канестрины у основания первого ветвистого луча.

У изученного чиписанского вьюна в обоих грудных плавниках по два органа Канестрины, близких по форме и размерам, помещаются у основания неветвистого луча и первого расширенного ветвистого луча (рис. 2). Первая пластинка лежит свободно вдоль основания неветвистого луча, а вторая сращена с основанием верхнего гемитрихия ветвистого луча.

У самцов всех изученных видов щиповок подрода *Bicanestrinia* в обоих грудных плавниках было по два органа Канестрины: более узкая *lamina circularis* в основании неветвистого луча и более широкая — в основании утолщённого первого ветвистого луча, как это и показано в ряде снабжённых соответствующими иллюстрациями публикаций по данной группе видов (Băcescu, 1962; Economidis, Nalbant, 1996; Vassilev, 1998; Erk'akan et al., 1999).

ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные нами виды вьюновых, у самцов которых обнаружено появление допол-

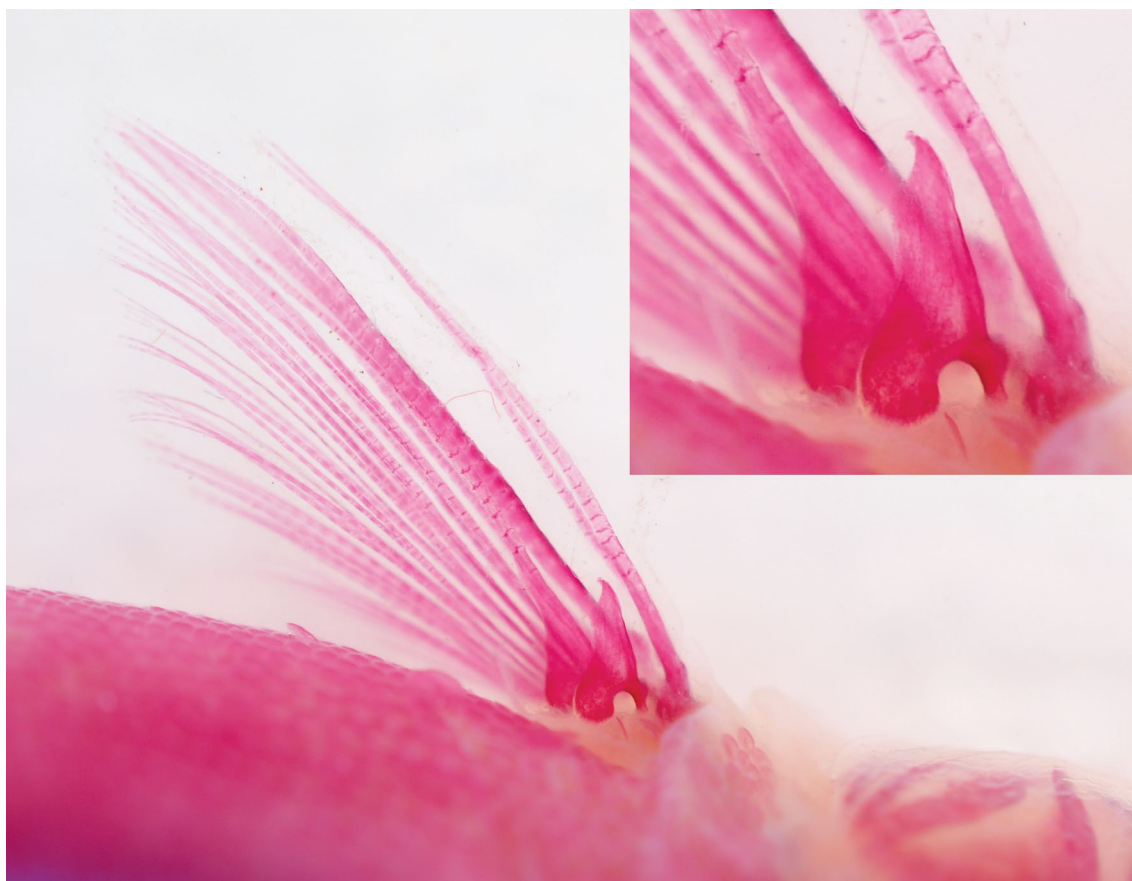


Рис. 2. Левый грудной плавник самца *Misgurnus chipisaniensis* SL 90.5 мм, FSCEATB MBS-054/4 из коллекции ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН с двумя органами Канестрины на неветвистом и первом ветвистом лучах.

нительного органа Канестрини в одном или в обоих грудных плавниках, относятся к “северной кладе” выюновых (Šlechtová et al., 2008; Vasil’eva et al., 2020; Shedko, Vasil’eva, 2022). Как отмечено выше, образование второй lamina circularis (на неветвистом или втором ветвистом лучах) в этой группе рассматривают в качестве продвинутого состояния при вторичной дупликации (Băcescu, 1962; Bohlen et al., 2006, 2019). Наши данные позволяют уточнить эту интерпретацию.

Независимое возникновение одной и той же новой структуры у отдельных особей филогенетически близких, но генетически значительно дивергировавших видов, лишённых этой структуры, свойственной близкой к предкам линии (*Bibarba*, *Bicanestrinia* или напоминающих их), несомненно свидетельствует о том, что в случаях со щиповкой Лютера, *C. derzhavini* и чиписанским выюном мы имеем дело с типичным атавизмом. Тогда у современных линий *Bicanestrinia* можно предположить реверсию к предковому состоянию, которая могла произойти через фиксацию атавизма у предка этой группы. Примеры этого механизма описаны (Stiassny, 1992).

В процессе дальнейшей эволюции четыре линии *Bicanestrinia* в целом сохранили lamina circularis неветвистого луча. Однако у отдельных видов произошла её вторичная редукция. Так, у вида *C. bilseli* Battalgi, 1942, отнесённого к особому подроду рода *Cobitis* (*Beyshehiria* Erk’akan, Atalay-Ekmekçi et Nalbant, 1999), неветвистый луч грудного плавника у самцов утолщён на уровне lamina circularis первого ветвистого луча (Erk’akan et al., 1999. Fig 7D). В качестве уникальной особенности этого вида авторы отмечали наличие на первом ветвистом луче углубления (напротив органа Канестрини), в которое входит упомянутое утолщение неветвистого луча. Они считали, что данный вид представляет собой остаток древней группы, пришедшей с территории Сибири. Однако, согласно филогенетическим связям, выявленным на основе анализа изменчивости цитохрома *b* (Bohlen et al., 2006), *C. bilseli* принадлежит к одной из линий *Bicanestrinia*, включающей *C. turcica* Hankó, 1925. У последнего вида lamina circularis неветвистого луча также характеризуется небольшими размерами (Erk’akan et al., 1999). У изученного нами самца чиписанского выюна наблюдается имитация состояния предка *Bicanestrinia* с двумя одинаково хорошо развитыми laminae circularis на неветвистом и первом ветвистом лучах.

В пользу своего предположения о том, что исходным состоянием для видов “северной клады” является наличие одной lamina circularis первого ветвистого луча, Болен с соавт. (Bohlen et al., 2006) ссылались на описание ископаемого *Cobitis* из среднего миоцена в Германии (Frickhinger, 1991). Здесь следует отметить, что у другого миоценового ископаемого вида — *C. longipectoralis* Zhou, 1992 — в грудном плавнике одной из изученных особей также описана структура, которую можно признать как lamina circularis (Chen et al., 2010). Авторы отмечают, что грудной плавник не очень хорошо сохранился, однако по положению утолщённого луча можно считать, что это, вероятно, первый ветвистый луч, а неветвистый луч на отпечатке рыбы отсутствует. Если следовать этому предположению, то на фотографиях (Chen et al., 2010. Fig. 3a, 3c) кроме крупной lamina circularis на гемитрихии второго луча можно разглядеть lamina circularis меньшего размера на первом луче. В целом фотография плавника этого ископаемого экземпляра очень похожа на оригинальную фотографию грудного плавника *B. bibarba* из публикации Болена с соавт. (Bohlen et al., 2019. Fig. 5a). Появление дополнительного органа Канестрини у изученных самцов щиповки Лютера и *C. derzhavini* можно рассматривать как атавизм предкового состояния, наблюдаемого не только в линии *Bibarba*, но и у миоценового китайского вида.

Таким образом, можно предположить, что реверсия к предковому состоянию (наличие двух laminae circularis на первых лучах грудного плавника) у представителей “северной клады” происходила неоднократно. Однако выявленные нами случаи появления дополнительных органов Канестрини у отдельных обнаруженных самцов вряд ли можно рассматривать как начальные этапы микроэволюционных процессов, ведущих к филогенетической реверсии в родах *Misgurnus* и *Cobitis*. Частота проявления атавизма в выборке чиписанского выюна составляет 12.5%, а в выборке *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища — 2.1% (помимо 10 самцов, использованных для краниологического анализа, выборка включала 38 самцов, хранящихся в коллекции ЗММУ в пробе Р-24565). Более того, общее число изученных нами из коллекции ЗММУ из разных водоёмов самцов *C. derzhavini* с типичным строением грудных плавников составляет 92 экз., т.е. частота атавизма — 1.09%, а в случае с щиповкой Лютера ещё меньше. У всех изученных в коллекциях ЗММУ и Зоологического института РАН бо-

лее 100 экз. самцов щиповки Лютера из разных участков ареала, включая Сахалин (Vasil'eva et al., 2016), на каждом грудном плавнике было по одной lamina circularis у основания первого ветвистого луча. На основании этих данных можно утверждать, что у щиповок имеет место проявление спонтанного атаксизма. Однако ситуация с вьюном требует уточнения с привлечением нового более обширного материала.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования музейных коллекций проводятся Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания Московского государственного университета № 121032300105-0; работа С.В. Шедько проведена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 124012200182-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // *Вопр. ихтиологии*. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.
- Васильева Е.Д. 2001. Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. 1. Видовой состав рода в водах России (с описанием нового вида) и некоторые номенклатурные и таксономические проблемы близких форм с территорий сопредельных стран // *Там же*. Т. 41. № 5. С. 581–592.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1985. Новый вид щиповки *Cobitis lebedevi* sp. n. (Osteichthyes, Cobitidae) из бассейна Амура // *Зоол. журн*. Т. 64. № 3. С. 463–468.
- Băcescu M.C. 1962. Contribution à la systématique du genre *Cobitis*. Description d'une espèce nouvelle, *Cobitis calderoni*, provenant de l'Espagne // *Rev. Biol. Acad. Rep. Pop. Roum*. V. 6. № 4. P. 435–448.
- Bohlen J., Harant R. 2010. *Microcobitis*, a new genus name for *Cobitis misgurnoides* (Teleostei: Cobitidae) // *Ichthyol. Explor. Freshw*. V. 21. № 4. P. 295–300.
- Bohlen J., Perdices A., Doadrio I., Economidis P.S. 2006. Vicariance, colonisation, and fast local speciation in Asia Minor and the Balkan as revealed from the phylogeny of spined loaches (Osteichthyes; Cobitidae) // *Mol. Phylogen. Evol*. V. 39. № 2. P. 552–561.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.12.007>
- Bohlen J., Li F., Šlechtová V. 2019. Phylogenetic position of the genus *Bibbarba* as revealed from molecular genetic data (Teleostei: Cobitidae) // *Ichthyol. Explor. Freshw*. V. 29. № 4. P. 297–304.
<https://doi.org/10.23788/IEF-1099>
- Chen Y., Chen Y. 2007. *Bibbarba bibbarba*: a new genus and species of Cobitinae (Pisces: Cypriniformes: Cobitidae) from Guangxi Province (China) // *Zool. Anz*. V. 246. № 2. P. 103–113.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.02.002>
- Chen G., Chang M.-M., Wang Q. 2010. Redescription of *Cobitis longipectoralis* Zhou, 1992 (Cypriniformes: Cobitidae) from late early Miocene of East China // *Sci. China Earth Sci*. V. 53. № 7. P. 945–955.
<https://doi.org/10.1007/s11430-010-4003-2>
- Chen Y., Chen H., He D., Chen Y. 2018. Two new species of the genus *Cobitis* (Cypriniformes: Cobitidae) from south China // *Zool. Syst*. V. 43. № 2. P. 156–168.
<https://doi.org/10.11865/zs.201814>
- Frickhinger K.A. 1991. Fossilien Atlas Fische. Melle: Mergus, 1088 p.
- Economidis P.S., Nalbant T.T. 1996. A study of the loaches of the genera *Cobitis* and *Sabanejewia* (Pisces: Cobitidae) of Greece, with description of six new taxa // *Trav. Mus. Natl. Hist. Nat. "Grigore Antipa"*. V. 36. P. 295–347.
- Erk'akan F., Atalay-Ekmekçi F.G., Nalbant T.T. 1999. A review of the genus *Cobitis* in Turkey (Pisces: Ostariophysi: Cobitidae) // *Hydrobiologia*. V. 403. P. 13–26.
<https://doi.org/10.1023/A:1003794726444>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 06/2023).
- Rögl F. 1998. Paleographic considerations for Mediterranean and Paratethys Seaways (Oligocene to Miocene) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien*. V. 99A. P. 279–310.
- Shedko S.V., Vasil'eva E.D. 2022. A new species of the pond loaches *Misgurnus* (Cobitidae) from the south of Sakhalin Island // *J. Ichthyol*. V. 62. № 3. P. 356–372.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222030158>
- Šlechtová V., Bohlen J., Perdices A. 2008. Molecular phylogeny of the freshwater fish family Cobitidae (Cypriniformes: Teleostei): delimitation of genera, mitochondrial introgression and evolution of sexual dimorphism // *Mol. Phylogen. Evol*. V. 47. № 2. P. 812–831.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.018>
- Stiassny M.L.J. 1992. Atavisms, phylogenetic character reversals, and the origin of evolutionary novelties // *Neth. J. Zool*. V. 42. № 2–3. P. 260–276.
<https://doi.org/10.1163/156854291X00324>
- Taylor W.R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates // *Proc. US Natl. Mus*. V. 122. № 3596. P. 1–17.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.122-3596.1>
- Vasil'eva E.D., Kim D., Vasil'ev V.P. et al. 2016. *Cobitis nalbanti*, a new species of spined loach from South Korea, and redescription of *Cobitis lutheri* (Teleostei: Cobitidae) // *Zootaxa*. V. 4208. № 6. P. 577–591.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4208.6.5>

Vasil'eva E.D., Solovyeva E.N., Levin B.A., Vasil'ev V.P. 2020. *Cobitis derzhavini* sp. nova — a new spined loach species (Teleostei: Cobitidae) discovered in the Transcaucasia // J. Ichthyol. V. 60. № 2. P. 135–153.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220020198>

Vassilev M.V. 1998. *Cobitis (Bicanestrinia) rhodopensis*, spec. nov. from Bulgaria (Pisces, Cobitidae) // Spixiana. V. 21. № 3. P. 279–283.

Weisrock D.W., Macey J.R., Ugurtas I.H. et al. 2001. Molecular phylogenetics and historical biogeography among salamandrids of the “true” salamander clade rapid branching of numerous highly divergent lineages in *Mertensiella luschani* associated with the rise of Anatolia // Mol. Phylogen. Evol. V. 18. № 3. P. 434–448.
<https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0905>

FINDING OF THE SECOND CANESTRINI'S ORGAN IN LOACH SPECIES (COBITIDAE) CHARACTERIZED BY A SINGLE LAMINA CIRCULARIS ON THE FIRST BRANCHED RAY OF THE PECTORAL FIN IN THE MATURE MALES. AN ATAVISM OR AN INNOVATION?

E. D. Vasil'eva^{1, *} and S. V. Shedko²

¹Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

We found an additional Canestrini's organ in some males of *Cobitis lutheri*, *C. derzhavini*, and *Misgurnus chipisaniensis*, which normally have one lamina circularis on the first branched ray of the pectoral fin. We consider this as a manifestation of atavism. In the case of *C. lutheri* and *C. derzhavini*, this phenomenon mimics the state observed in the *Bibarba* lineage, and in the case of the pond loach, in the *Bicanestrinia* lineage. It is suggested that the primitive ancestral state for the entire Northern Clade of loaches should be considered to be the presence of two or even three laminae circularis in the pectoral fin of sexually mature males. In most lineages this state is lost, however, there probably was a phylogenetic reversion in the ancestor of the *Bicanestrinia* group through fixation of the atavistic state as a norm.

Keywords: lamina circularis, atavism, reduction, phylogenetic reversion, loaches.

УДК 597.553.2.574.91

СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В РЕКАХ САХАЛИНО-КУРИЛЬСКОГО РЕГИОНА

© 2024 г. А. М. Каев¹, *, Л. В. Ромасенко¹, Г. Н. Дзен¹

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 19.06.2023 г.

После доработки 01.10.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Представлены результаты четырёхлетнего изучения покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Большая Хузи, Малая Хузи, Лазовая и Вознесенка на восточном побережье о-ва Сахалин и в р. Рыбацкая на о-ве Итуруп, находящихся далеко друг от друга в меридианном направлении (между 45° и 51° с.ш.) и в разных климатических районах. Почти вся молодь мигрировала в течение двух месяцев – мая и июня. Во всех реках отмечены сходные тенденции в динамике суточного ската молоди, связанные с сокращением периода её массовой миграции в тёмное время суток по мере приближения к дате летнего солнцестояния. В закономерный характер изменений численности покатников (фазы подъёма и спада покатной миграции) в течение сезона в связи с температурным и уровневым режимами воды в реках в условиях весеннего потепления существенные коррективы вносят особенности климатических районов (сроки и степень потепления, большее количество дождей осадков в южных широтах). Как следствие, связи интенсивности ската молоди с температурой и уровнем воды в реках ослабевают в большей мере в южных районах в результате кратковременных изменений погоды, носящих случайный характер в отношении силы и времени своего воздействия.

Ключевые слова: молодь горбуши, покатная миграция, время суток, уровень и температура воды, полнолуние, Сахалин, Итуруп.

DOI: 10.31857/S0042875224030032 EDN: DSFKYU

Покатная миграция (скат) молоди является неотъемлемым элементом миграционного цикла анадромных рыб, так как направлена на расселение и освоение районов нагула. От успешности её реализации во многом зависит судьба поколений – формирование численности, масштаб и характер миграций в последующие периоды жизни (Pavlov, 1994). Поэтому изучению ската посвящено множество публикаций, судя по которым, наблюдается высокая изменчивость рассматриваемых его характеристик, связанная с географией районов, геоморфологией речных долин, метеорологическими условиями и пр. Для Сахалино-Курильского региона это имеет особое значение ввиду значительной протяжённости с севера на юг, а также различного термического режима примыкающих морских вод, в результате чего отдельные районы региона различаются по климатическим условиям (Атлас ..., 1967). В этой связи весьма актуальным является сопоставление характеристик покатной миграции из разных рек. Такое обобщение

по динамике ската молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и условиям среды проведено для рек северной части Восточного Сахалина в некоторые из 1960–1970-х гг. (Гриценко и др., 1987), а при его доработке по Восточному Сахалину добавлены результаты по р. Бахура (южная часть острова), полученные в 1980-х гг. (Гриценко, 2002). Данные, полученные в последние годы, позволяют сопоставить характеристики покатной миграции молоди этого вида в реках разных районов региона (между 45° и 51° с.ш.), различающихся по климатическим условиям, – в северной и южной частях Восточного Сахалина и на о-ве Итуруп. Особую значимость такому сравнению придаёт высокий уровень воспроизводства горбуши в этих районах, обеспечивавший в текущем веке ~ 80% уловов вида в регионе. Цель нашего исследования – установить особенности покатной миграции молоди горбуши в реках, протекающих в основных районах её воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе, и возможные причины, их обуславливающие.

Таблица 1. Годы и сроки учёта покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Сахалино-Курильского региона

Река	Год	Период учёта (день, месяц)	
		начало	окончание
Большая Хузи	2019	19.05	06.07
	2021	16.05	15.07
Малая Хузи	2022	01.06	09.07
	2019	16.05	25.06
Лазовая	2020	20.05	24.06
	2021	23.05	19.06
	2022	18.05	24.06
Вознесенка	2014	14.05	15.06
	2015	18.05	24.06
	2019	13.05	13.06
	2020	14.05	10.06
Рыбацкая	2019	06.05	24.06
	2020	08.05	21.06
	2021	01.05	20.06
	2022	29.04	21.06

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы первичные данные количественных учётов покатной молоди горбуши, полученные сотрудниками СахНИРО в реках Большая Хузи, Малая Хузи, Лазовая и Вознесенка на восточном побережье о-ва Сахалин, а также в р. Рыбацкая на о-ве Итуруп (табл. 1, рис. 1). Учитывая наличие у горбуши репродуктивно изолированных генеративных линий чётных и нечётных лет, для каждой реки изучены по два поколения этих линий, за исключением северо-восточного побережья Сахалина, по которому недостаточно данных вследствие недавнего возобновления учётов после многолетнего перерыва. Все выбранные для учёта сравнительно небольшие реки имеют горный характер и являются типичными для нереста горбуши, судя по плотности заполнения её нерестилищ в сравнении с крупными реками, протекающими в обширных низменностях (Каев и др., 2010).

Учёт вели методом выборочных обловов, адаптированных к небольшим водотокам Сахалина и Курильских о-вов (Воловик, 1967; Каев, 2010). Расположение учётных створов определяли по двум основным критериям: нахождение нерестилищ горбуши выше по течению и удалённость от устья за пределы зоны влияния приливов. В качестве орудия лова служила коническая ловушка с квадратным входным отвер-

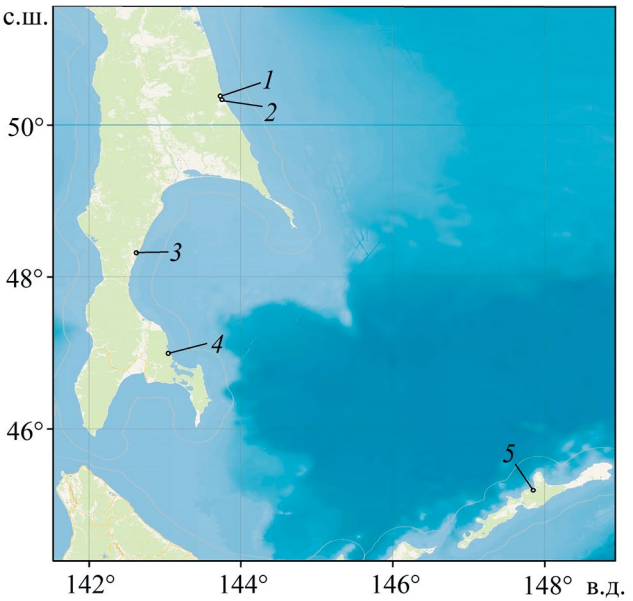


Рис. 1. Схема расположения пунктов учёта покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках на восточном побережье о-ва Сахалин (1–4) и на о-ве Итуруп (5): 1 – Большая Хузи, 2 – Малая Хузи, 3 – Лазовая, 4 – Вознесенка, 5 – Рыбацкая.

стием 50 × 50 см, которую ежечасно с вечерних сумерек до рассвета устанавливали в контрольной позиции (как правило, в стрежневой части потока) на 1–5 мин (в зависимости от величины уловов). Суточные серии ловов не проводили, так как в бореальной зоне в небольших

горных реках типичным является скат горбуши в сумеречно-ночные часы. Если он и отмечается в дневные часы при паводках, то его интенсивность, как показывают данные по р. М. Хузи (Кириллов и др., 2018), ничтожна в сравнении с ночными часами и не имеет существенного значения для оценки суммарного ската. При наших эпизодических ловах в июне 1984 г. в предвечернее время в реках Рыбацкая, Чистая и в протоках озёр Сопочное и Куйбышевское на о-ве Итуруп поимок молоди горбуши не зарегистрировано.

Для расчёта численности скатившейся молоди периодически проводили специальные серии ловов, последовательно устанавливая ловушку в разных позициях от одного берега к другому, что позволяло определить долю облавливаемых в контрольной позиции мальков в их общем количестве, мигрирующем в данное время через весь учётный створ реки (Каев, 2010). Даты начала учёта определяли, исходя из результатов поимок молоди в предыдущие годы. Учёт обычно завершали, если в сериях ночных ловов суммарный улов не превышал двух-трёх покатников. Учитывая эти нюансы, профили динамики ската достраивали пропорционально его изменениям, зарегистрированным в ближайшие ночи, а также исходя из имевшихся результатов учёта в другой реке данного района. Величина ежегодных коррекций составила в среднем 2.67% при наибольших за ночь в течение каждого из сезонов значениях, составлявших от 0.07 до 1.69% общей численности скатившейся молоди. Известны случаи более крупных коррекций (вплоть до двукратного увеличения численности покатников), неоднократно осуществлявшихся фактически на основе экспертной оценки с использованием ранее известных данных о сроках и динамике ската в исследуемой и других реках данного района, метеорологических условий и так далее. Считается, что такие экспертные заключения могут быть полезными для оценки выживаемости новых поколений горбуши и ретроспективной оценки прогноза возврата производителей (Павлов и др., 2015; Кириллов и др., 2018).

Сезонную продолжительность покатной миграции оценивали по датам, между которыми скатывалось 99% покатников, это позволяло понизить степень неопределённости оценок при единичных уловах мальков. Если в этот диапазон попадали восстановленные данные с величиной ската за ночь, превышавшей указанный выше установленный на практике предел (1.7%), то результаты таких учётов не анализировали вследствие существенной потери информации по динамике ската, особенно на фазе его подъёма. По

этой причине, в частности, не удалось изучить покатную миграцию в разных реках в одном и том же диапазоне лет (табл. 1).

В процессе учётов регистрировали уровень и температуру воды. Уровень от условного нуля отмечали обычно только в вечерние часы, если не наблюдалось заметных изменений этого параметра в течение ночи. Температуру воды измеряли в процессе обычных серий ловов при каждой постановке ловушки. Поскольку вода сравнительно быстро остывала, расчёт средних значений её температуры проводили для диапазона, измерения в течение которого, с учётом сокращения тёмного времени суток, проводили во все ночи. Освещённость оценивали визуально в ранге вечерних и утренних сумерек и ночного времени, а также наличия луны и состояния погоды. Такие оценки вполне объективны, так как инструментально замеренные уровни ночной освещённости подтверждают их изменения в зависимости от фазы луны и её положения на небе, времени её восхода и захода, метеорологических условий — облачности и наличия тумана (Кириллов и др., 2018).

Серии ловов в тёмное время суток проводили в режиме ночь через ночь. В пропущенные ночи число скатившихся мальков, температуру и уровень воды принимали как среднее между смежными значениями. Взаимные изменения этих показателей в публикациях разные авторы оценивают либо визуально по степени совпадения фрагментов на графиках, либо через попарные корреляции, выясняя степень сопряжённости интенсивности ската с температурой и уровнем воды. Двухфакторный анализ не приводит в данном случае к улучшению результата, так как синхронные изменения уровня и температуры воды чаще разнонаправлены. Поэтому при выявлении связей мы традиционно использовали метод парных корреляций Пирсона (r), но для более тщательного анализа расчёты провели по двум вариантам. Измеренные величины выразили в процентах к их среднему значению для каждого года, что позволило получить единый массив данных для всех лет наблюдений. В первом варианте коэффициенты парных корреляций рассчитаны по измеренным значениям отдельно для периода массового ската, в течение которого мигрировало ~ 60% мальков, и, соответственно, начального и завершающего периодов. Во втором варианте для фазы роста численности покатников (от начала первых ловов до даты, на которую приходилась половина скатившейся молоди) произведён расчёт парных корреляций между синхронными для разных показателей

последовательными отклонениями значений изучаемых признаков от их предыдущих значений.

О состоянии погоды в районах судили по представленным на сайте “Расписание погоды” (<http://rp5.ru>) суточным данным гидрометеорологических станций (ГМС). Для рек Малая Хузи и Большая Хузи использовали результаты наблюдений в с. Пограничное (ГМС 32076, 50°24' с.ш., 143°46' в.д.), р. Лазовая – в г. Макаров (ГМС 32116, 48°38' с.ш., 142°46' в.д.), р. Вознесенка – в г. Долинск (ГМС 32133, 47°20' с.ш., 142°48' в.д.), р. Рыбацкая – в с. Китовое (ГМС 32174, 45°15' с.ш., 147°53' в.д.). Статистическую обработку проводили в программе Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реки Большая Хузи (длина 29 км) и Малая Хузи (32 км) почти на всём протяжении имеют горный характер, стекая с отрогов Восточно-Сахалинских гор. Расстояние между устьями ~ 1.5 км. Площадь нерестилищ лососей в первой 27.5 тыс. м², во второй – 37.0 тыс. м², в обеих реках нерестится в основном горбуша. В 2019 г. сотрудники СахНИРО проводили учёт молоди лососей в р. Б. Хузи, результаты которого были вполне аналогичны таковым, полученным сотрудниками Института проблем экологии и эволюции РАН (ИПЭЭ РАН) в том же году в р. М. Хузи: 90% молоди в р. Б. Хузи скатилось с 25 мая по 29 июня, в р. М. Хузи (Кириллова, 2019) – с 24 мая по 26 июня, причём по времени

совпадали даже отдельные пики. Вследствие этого мы посчитали возможным включить данные по р. Б. Хузи в группу данных по р. М. Хузи, в которой в последующие годы были продолжены наблюдения с участием СахНИРО, условно назвав эту группу “Хузи”.

Молодь скатывалась с наибольшей интенсивностью с 00:00 до 03:00, в течение этого промежутка времени в первой половине миграции (фаза роста) мигрировало в среднем 79.6%, а во второй (фаза спада) – 82.0% покатников (табл. 2). В 2019 и 2021 гг. интенсивность ската снижалась при полнолунии. В 2022 г. после кратковременного снижения перед наступлением полнолуния она стала нарастать, и это совпало с появлением плотной облачности (100%). Формально скат наиболее продолжительным был в 2021 г. (61 ночь) вследствие рассчитанного большого количества молоди, скатившейся в середине мая (рис. 2). Однако эти результаты получены на основе уловов единичных мальков при выставлении ловушки вследствие паводка не в стандартной позиции. Отсутствие уловов или единичные поимки мальков в последующие ночи были основанием для отказа от проведения серии ловов для корректного суждения о плотности миграционного потока в разных позициях поперечного створа. Такую серию провели только в ночь на 13 июня при спавшем уровне воды и с поимкой мальков на всех позициях створа, в том числе с наибольшими уловами в стрежневой части потока. Исходя из этих данных, позиции

Таблица 2. Средняя доля покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* за 1 ч ската в разное время суток на фазах роста (А) и последующего снижения (Б) численности покатников в разных реках (осреднённые данные за годы наблюдений), %

Время, ч	“Хузи”*		Лазовая		Вознесенка		Рыбацкая	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
20	0	0	0	0	0	0	0.59	0
21	0.27	0	0.78	0.51	0.14	0.10	10.78	1.01
22	1.90	0.47	4.46	4.19	2.65	2.35	35.82	25.07
23	9.54	7.76	9.86	11.85	13.81	13.52	24.84	34.92
24	20.52	19.93	12.93	14.97	22.94	20.93	12.71	19.64
01	22.62	21.46	14.11	18.54	22.39	22.35	7.44	11.00
02	22.14	20.17	16.99	20.16	17.33	19.09	4.28	5.09
03	14.30	20.44	18.45	15.79	11.69	13.96	2.12	2.09
04	7.26	8.87	13.53	10.63	7.36	6.80	0.96	0.87
05	1.30	0.90	7.51	3.08	1.60	0.88	0.41	0.28
06	0.15	0	1.32	0.28	0.09	0.02	0.05	0.03
07	0	0	0.06	0	0	0	0	0

Примечание. *Здесь и в табл. 3: объединённые данные по рекам Малая и Большая Хузи.

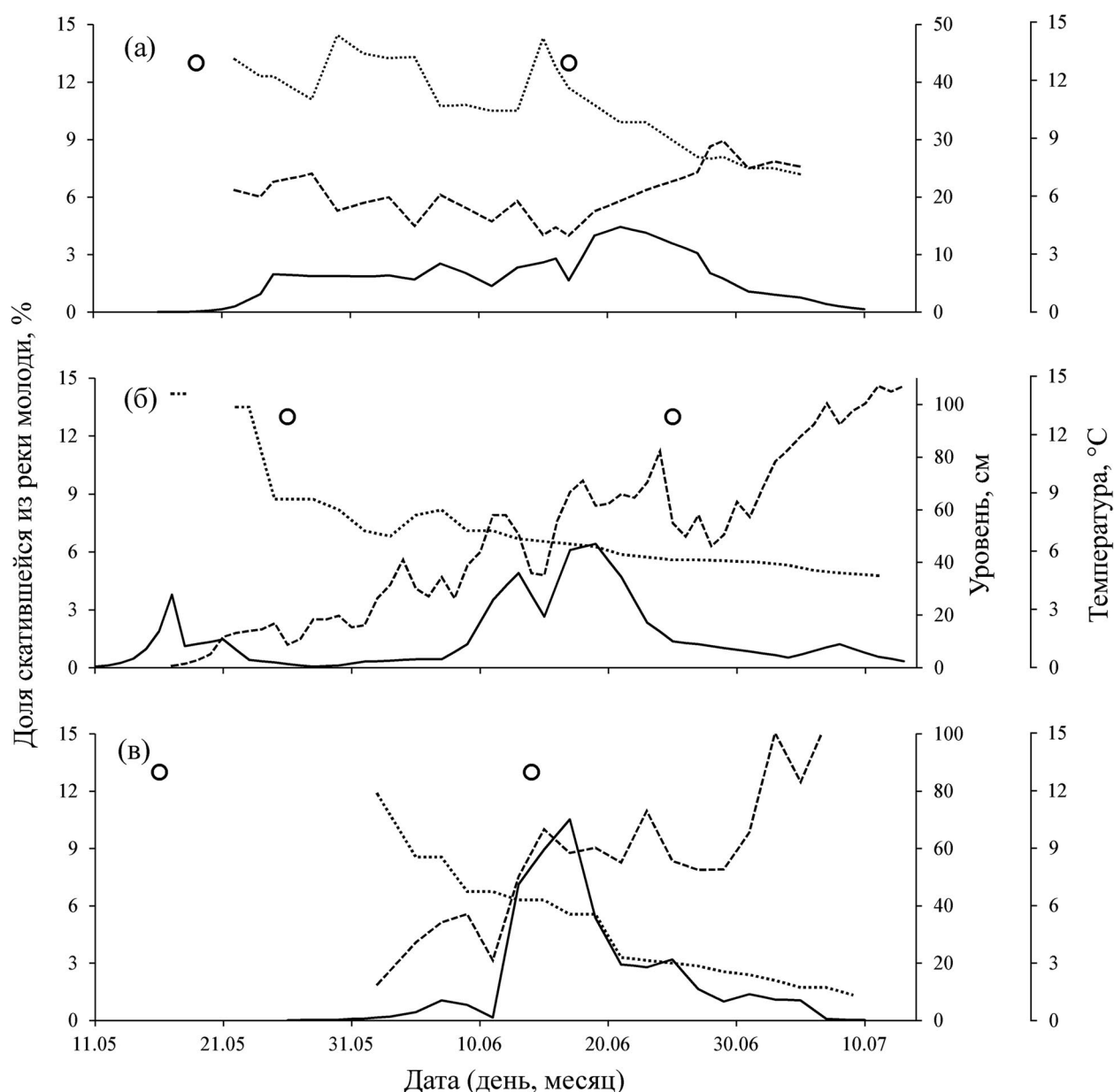


Рис. 2. Динамика покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (—), температуры (— —) и уровня воды (····) в мае—июле в реках Большая Хузи в 2019 г. (а) и Малая Хузи в 2021 (б) и 2022 (в) гг.: (O) — даты полнолуния.

лова до 26 мая находились за пределами основного миграционного потока молоди, что чревато появлением крупных ошибок при расчётах численности покатников (Каев, 2009). Поэтому данные, полученные до 26 мая, не использованы при аналитических расчётах. С учётом такого нюанса продолжительность покатной миграции за три года составила в среднем 42 (33–47) ночи, в то же время 90% покатников мигрировали в среднем за 29 (21–36) ночей.

Покатная миграция протекала на фоне тенденции снижения объёмов стока вследствие постепенного таяния снегов. Этот процесс был

связан в основном с весенним потеплением. Наиболее интенсивное снижение уровня воды при скате молоди в 2022 г. было обусловлено, видимо, обильными осадками в мае (179 мм), способствующими таянию снега, и весьма слабыми в июне (22 мм). В 2019 (103 мм в мае и 46 мм в июне) и 2021 гг. (соответственно 151 и 68 мм) эта разница по месяцам была не столь существенной.

В начальный период покатной миграции наблюдалась положительная корреляция интенсивности ската с температурой воды и отрицательная с её уровнем, в завершающий период,

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между изменениями численности мальков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, температурой (*t*) и уровнем (*h*) воды в разные периоды покатной миграции (измеренные значения) и на фазе роста численности покатников (отклонения значений) в среднем за годы наблюдений в разных реках

Река	Параметр	Период миграции			Фаза роста
		начальный	средний	завершающий	
“Хузи”*	<i>t</i>	0.78	0.40	−0.44	0.70
	<i>h</i>	−0.37	0.34	0.60	0.03
Лазовая	<i>t</i>	0.10	0.31	0.31	0.08
	<i>h</i>	0.30	0.02	−0.03	0.01
Вознесенка	<i>t</i>	0.76	0.49	0.18	0.48
	<i>h</i>	−0.32	−0.19	−0.13	−0.13
Рыбацкая	<i>t</i>	0.30	0.00	−0.11	0.22
	<i>h</i>	−0.26	0.04	0.25	0.18

напротив, отрицательная с температурой воды и положительная с её уровнем. При массовой миграции значения коэффициента корреляции ската с температурой и уровнем воды были ниже. Связь интенсивности ската, оценённая по отклонениям каждого из измеряемых признаков на фазе подъёма численности покатников, с температурой воды оказалась слабее рассчитанной по их фактическим значениям для начального периода миграции, а с уровнем воды практически отсутствовала (табл. 3). Наиболее рано массовый скат начался в 2019 г., он совпал с тёплой весной в этом году, в котором средняя температура воздуха в мае составила 3.9°С против 2.0 и 2.6°С соответственно в 2021 и 2022 гг.

Река Лазовая (длина 36 км, площадь нерестилищ преимущественно горбуши 220 тыс. м²) почти на всем протяжении имеет горный характер, протекая в основном по юго-восточным отрогам Камышового хребта. На фазе подъёма численности основная часть молоди (86.8%) мигрировала в разные ночи с 24:00 до 04:00, на фазе снижения произошло смещение ската большинства покатников (81.3%) на более раннее время — с 23:00 до 03:00 (табл. 2). Продолжительность покатной миграции составляла в среднем 39 (35–45) ночей, в то время как 90% покатников мигрировали в среднем за 26 (23–33) ночей. Наиболее рано молодь скатывалась в 2019 г.: в мае мигрировало 56% мальков против 23–35% в последующие годы. Средняя температура воздуха в первой половине мая 2019 г. составила 5.2°С, а во второй — 10.1°С, в июне она оставалась на таком же уровне (в первой и второй половинах в среднем соответственно 9.0 и 10.1°С). Антиподом ему стал 2022 г., в котором среднесуточные температуры воздуха свыше 10°С начали

отмечаться только во второй половине июня. 2020 и 2021 гг. занимали по температуре воздуха промежуточное положение. Таким особенностям прогрева воздуха вполне соответствовал температурный режим в реке, судя по тому, что в 2019 г. уже во второй половине мая прогрев воды достиг уровня, который сохранялся затем в течение июня (рис. 3). Изменения уровня воды были связаны в основном с более интенсивным таянием остатков снежного покрова либо в тёплые дни (в конце мая 2020 г. до 20°С), либо при сильных осадках в сочетании с тёплой погодой (паводок в начале июня 2021 г., 44 мм осадков за двое суток). Несмотря на значительные изменения температурного и уровневого режимов воды в реке, не обнаружено существенных связей интенсивности ската с этими параметрами как при сопоставлении наблюждённых значений по разным периодам покатной миграции, так и по их соответствующим отклонениям в пределах фазы роста численности покатников (табл. 3). Пики миграционной активности приходились на периоды между полнолуниями. Лишь только в 2020 г. в начале июня начал формироваться пик миграционной активности молоди перед наступлением полнолуния, но он не получил своего развития в результате снижения численности покатников непосредственно при полнолунии.

Река Вознесенка (длина 14 км, площадь нерестилищ в основном горбуши 21 тыс. м²) почти на всём протяжении имеет горный характер, стекая с Сусунайского хребта. Молодь скатывалась с наибольшей интенсивностью с 23:00 до 03:00, в этот интервал доли мигрантов на фазах роста (88.2%) и спада (89.8%) покатной миграции были довольно близкими. Однако и в этом случае на фазе спада произошло некоторое смещение ска-

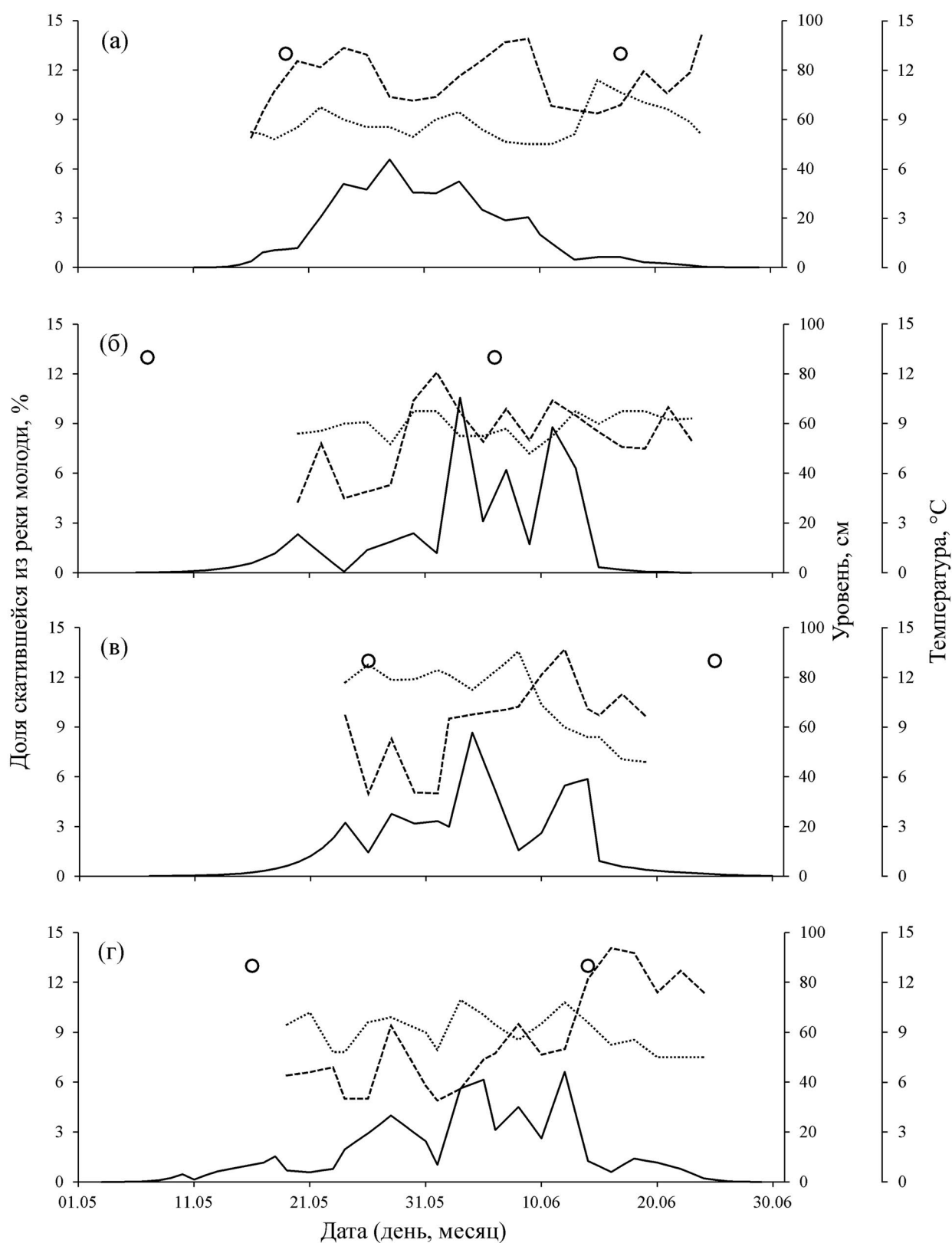


Рис. 3. Динамика покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, температуры и уровня воды в р. Лазовая в мае–июне 2019 (а), 2020 (б), 2021 (в) и 2022 (г) гг. Здесь и на рис. 4, 5: обозначения см. на рис. 2.

та основной массы покатников на более позднее время, это видно как при сопоставлении пиковых значений на фазах роста и спада (соответственно в 24:00 и 01:00), так и по более высоким уловам покатников в 02:00 и 03:00, наблюдаемых на фазе спада (табл. 2). В рассматриваемые годы продолжительность покатной миграции составила в среднем 31 (24–38) ночь, при этом основная часть молоди (90%) скатывалась в более сжатые сроки — за 19 (16–24) ночей. Наибольшая продолжительность в 2015 г. была обусловлена смещением ската основной массы покатников на более поздние даты и, как следствие, наиболее поздним его завершением (рис. 4). Наиболее ранним и кратковременным период массовой покатной миграции был в 2019 г., в котором в отличие от других лет температура воды во второй половине мая была выше наблюдаемой в первой половине июня. Подъёмы уровня воды во время проведения учётов во всех случаях были связаны с дождевыми осадками, наиболее обильными 12–19.06.2014 г. (131 мм), но это не приводило к одновременному снижению температуры воды, как это зачастую происходит при интенсивном таянии снега. В начальный период покатной миграции отмечена наиболее сильная положительная её связь с температурой воды и слабая отрицательная — с её уровнем. В периоды массового ската и его завершения значения коэффициента корреляции последовательно снижались с сохранением положительной или отрицательной направленности рассматриваемых связей. При анализе синхронных отклонений значений изучаемых показателей на фазе роста покатной миграции направленность связей осталась такой же, однако их сила заметно уменьшилась в сравнении с таковой в начальный период ската (табл. 3). В 2014 г. практически вся молодь скатилась в период между полнолуниями с хорошо выраженным пиком миграционной активности. В 2015 г. продолжительное с невысоким темпом прироста увеличение численности покатников началось в третьей декаде мая, достигшее своего пика только в середине июня после фазы полнолуния. В условиях плотной облачности с небольшими дождевыми осадками пик миграционной активности в 2019 г. сформировался сразу после достижения фазы полнолуния в результате быстрого прироста численности покатников, а в 2020 г., напротив, перед полнолунием с резким падением численности при его наступлении.

Река Рыбацкая (длина 8 км, площадь нерестилищ горбуши 12 тыс. м², кеты — 4.2 тыс. м²) на всём протяжении имеет горный характер, стекая

с Рубецкого хребта. Молодь скатывалась в тёмное время суток с наибольшей интенсивностью сначала между 21:00 и 24:00, затем между 22:00 и 01:00, в течение указанных промежутков времени мигрировало в среднем соответственно 84.1 и 90.6% покатников (табл. 2). Продолжительность покатной миграции в 2019–2022 гг. составляла в среднем 48 (42–54) ночей, в то время как 90% покатников мигрировали в среднем за 27 (22–30) ночей. Средняя температура воздуха в мае и июне была довольно близкой в 2019 (соответственно 9.8 и 10.2°C) и 2022 гг. (9.1 и 8.7°C) и сильнее различалась в эти месяцы в 2020 (6.4 и 11.4°C) и 2021 гг. (6.4 и 10.1°C), это, видимо, и привело к различиям гидрологических режимов во время ската молоди. Раннее потепление в 2019 и 2022 гг. обусловило тенденцию снижения уровня воды в реке, в то время как в 2020 и 2021 гг. уровень воды был сравнительно стабилен (рис. 5). Коэффициенты корреляции между изменениями численности покатников и режимами (температурным и уровневый) воды показали отсутствие связи в период массовой миграции и наличие слабых связей в начальный и завершающий её периоды. Слабая связь интенсивности ската с данными параметрами среды установлена также на фазе роста численности покатников при сопоставлении синхронных отклонений соответствующих показателей (табл. 3). Если прохождение “волны” высокой численности покатников приходилось на даты, близкие к фазе полнолуния, то купол на профиле кривой, характеризующей динамику ската, выглядел размытым: максимальные суточные значения относительной численности скатывавшихся за ночь покатников были ниже (2019, 2021) в сравнении с таковыми, приходящимися на срединные даты между полнолуниями (2020, 2022).

Во всех массивах данных, полученных при сопоставлении величин синхронных отклонений текущих значений признаков от их предыдущих значений, происходивших на фазе подъёма численности покатной молоди, не выявлено сколь-нибудь заметных тенденций, свидетельствующих о влиянии температурного и уровня режимов в каждой из изученных рек на динамику ската в них молоди горбуши, за исключением температуры воды в реках “Хузи” (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотренные реки по своему характеру (горного типа) являются типично горбушевыми и протекают в районах, характеризующих-

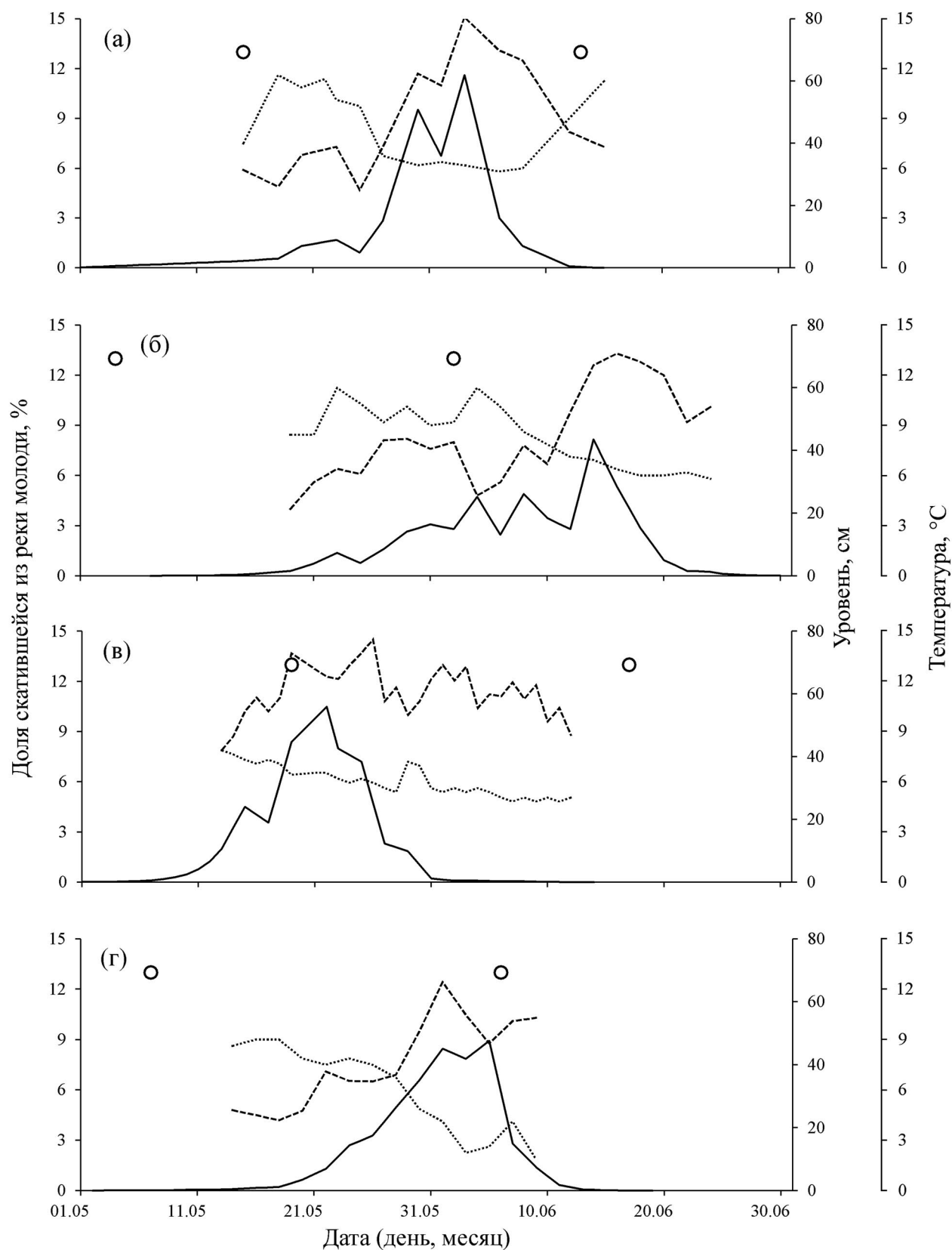


Рис. 4. Динамика покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, температуры и уровня воды в р. Вознесенка в мае–июне 2014 (а), 2015 (б), 2019 (в) и 2020 (г) гг.

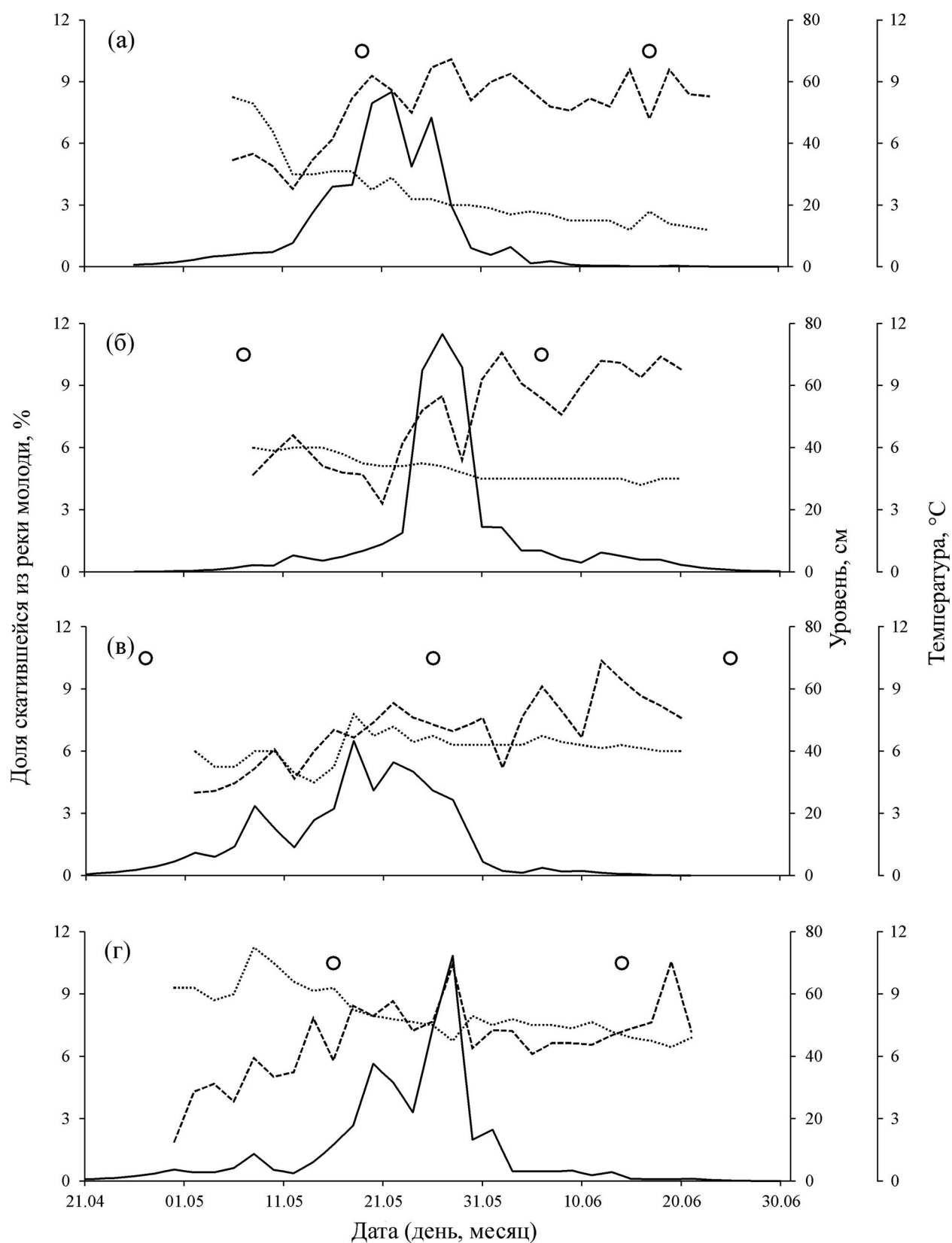


Рис. 5. Динамика покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, температуры и уровня воды в р. Рыбачья в апреле–июне 2019 (а), 2020 (б), 2021 (в) и 2022 (г) гг.

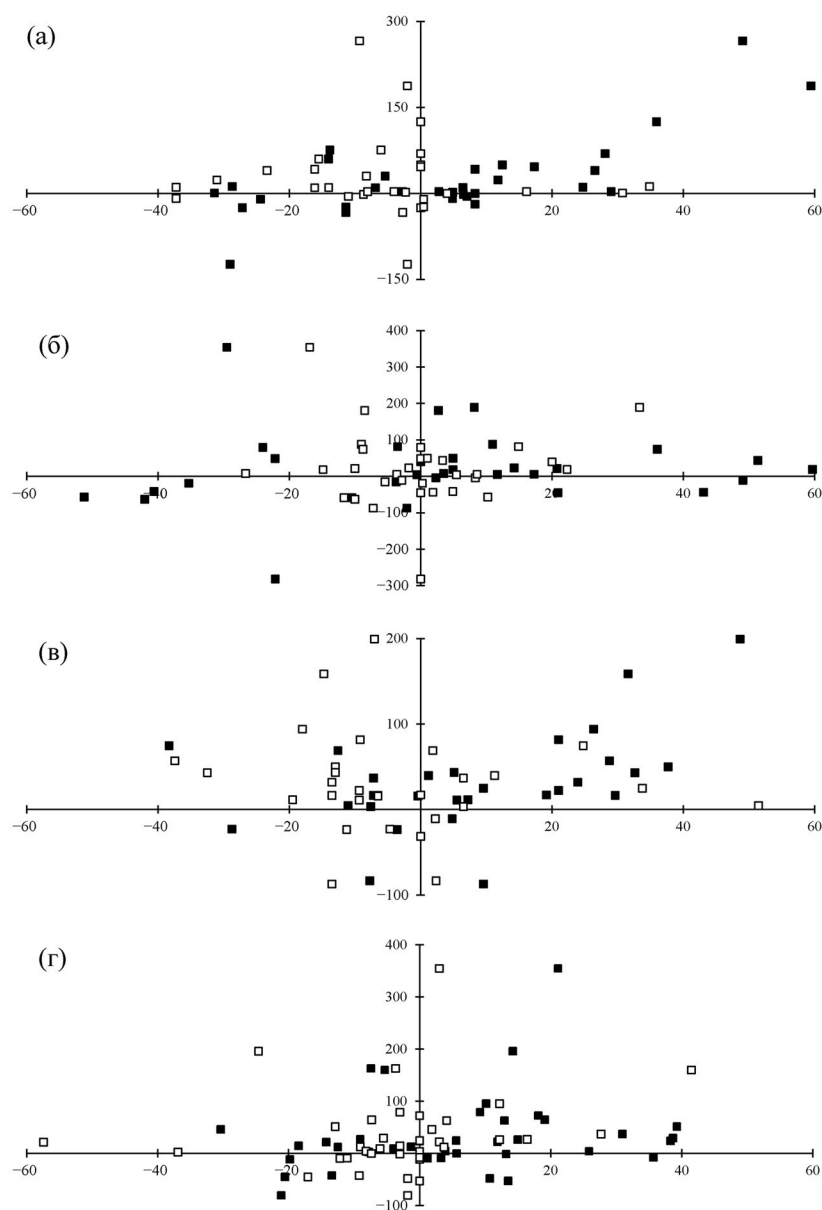


Рис. 6. Изменения интенсивности ската молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в связи с изменениями температуры (■) и уровня (□) воды, рассчитанные по синхронным отклонениям значений параметров от их предыдущих значений в реках Большая Хузи и Малая Хузи (а — объединённые данные), Лазовая (б), Вознесенка (в) и Рыбачья (г).

ся высокой эффективностью воспроизводства этого вида (Каев и др., 2010). Результаты изучения покатной миграции в этих реках полностью соответствуют точке зрения о том, что скат молоди горбуши в небольших водотоках бореальной зоны приурочен к тёмному времени суток (Воловик, 1967; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002; Павлов и др., 2010; Кириллов и др., 2018). Экспериментально установлено, что начало и завершение покатной миграции молоди горбуши в течение суток регулируется комплексом

врождённых поведенческих реакций (Павлов и др., 2019). Отрицательная фотореакция в совокупности с положительной тигмореакцией определяют нахождение молоди в светлое время в укрытиях, из которых её активный выход происходит в вечерние сумерки. При предпороговых значениях освещённости (~ 0.5 лк) покатники начинают проявлять двигательную активность, которая резко увеличивается с наступлением темноты (< 0.1 лк) и сопровождается массовым выходом молоди в поток, в котором

их векториальное движение в реоградиенте в направлении более высоких скоростей течения обуславливает скат основной части покатников в пределах стрежневого потока. Однако и в такой ситуации на её распределении по поперечному створу течения сказывается освещённость. Как показали многократные ловы молоди по такому створу в р. Вознесенка, в светлые ночи она в большей степени, чем в тёмные безлунные ночи, концентрировалась в стрежневом потоке (Каев, Игнатъев, 2015).

Приуроченность покатной миграции молоди горбуши к наиболее тёмному времени суток хорошо просматривается при сопоставлении периодов её наиболее активного ската в течение ночи на фазах роста и спада её сезонной миграции. Разделение на такие фазы сделано намеренно, чтобы нивелировать возможные расхождения по динамике ската при разной численности покатников. Первая фаза протекает задолго до даты летнего солнцестояния, а сроки второй фазы не только приближаются к такой дате, но порой и включают её в себя. Во всех реках на второй фазе интенсивность ската ещё более слабая (вплоть до его прекращения) в вечерние и утренние часы. Как следствие, происходит как бы сжатие во времени ночной миграции, судя по тому, что в каждой из рек на второй фазе увеличиваются доли молоди в часы её наиболее интенсивного ската. Такие изменения вполне объяснимы сокращением продолжительности ночей с приближением к дате летнего солнцестояния (Гриценко, 2002) и тем самым полностью соответствуют точке зрения о превалирующем значении освещённости при формировании суточной динамики покатной миграции (Павлов и др., 2019).

Сокращению длительности тёмного времени суток с приближением к дате летнего солнцестояния вполне соответствует также наблюдаемое смещение сроков массовой миграции в течение ночи (табл. 2). Достижение половины скатывавшейся за ночь молоди происходило в реках “Хузи” в 01:17 на первой фазе покатной миграции и в 01:31 — на второй, в р. Лазовая — соответственно в 01:58 и в 01:30, в р. Вознесенка — в 00:58 и в 01:05, в р. Рыбачья — в 22:37 и в 23:11. Как видим, чем южнее река, тем раньше в ней наступала середина ночного ската, которая, в свою очередь, на второй сезонной фазе покатной миграции в каждой из рек смещалась на более позднее время. Исключением из этого правила является р. Лазовая, в которой середина ночного ската наступала наиболее поздно, а её смещение на второй фазе миграции наблюда-

лось, напротив, на более раннее время. Следовательно, эти тенденции определяются не только географической широтой протекания рек (в южном направлении длиннее ночь и короче время сумерек), но и другими причинами. Например, расположением нерестилищ, которые у горбуши сосредоточены большей частью в среднем течении таких небольших рек, как рассмотренные нами. В наиболее коротких из них (Рыбачья и Вознесенка) основные нерестилища расположены не так далеко от учётного створа, как в реках Лазовая и “Хузи”, в которых в связи с большой протяжённостью нерестилищ период ночного ската наиболее растянут. При этом в р. Лазовая нерестилища располагаются в среднем выше за счёт большей удалённости районов их основного сосредоточения от учётного створа (ориентировочно на 7–8 км), это и объясняет выпадающую из общего правила динамику ночного ската молоди в этой реке.

Приведённые данные по локальному снижению численности покатной молоди при полнолунии не имеет смысла обсуждать в каком-либо ракурсе. Появление таких ситуаций наблюдатели естественно связывали со сравнительно светлыми ночами (Каев, Ардавичус, 1994; Зеленихина и др., 2015; Кириллов и др., 2018), что подтверждено инструментально (Кириллов и др., 2018). Однако для выявления особенностей их проявления требуется многолетний ряд наблюдений. Это важно и с тех позиций, что фактор полнолуния не так явно сказывается на в основном пассивно скатывающейся молоди горбуши в сравнении с кетой (*O. keta*), у которой наблюдаются статистически значимые изменения в численности покатников при смене фаз луны, приводящие к формированию отдельных волн покатной миграции в периоды между полнолуниями (Каев, Ромасенко, 2002, 2017).

Отмечаемый исследователями дневной скат молоди горбуши, на первый взгляд, ставит под сомнение полученные результаты анализа активности покатной миграции в сумеречные и ночные часы. В данной ситуации не рассматриваем такие сообщения по рекам северного побережья Охотского моря (Марченко, 2023), так как они связаны с географической составляющей (приполярные районы). А вот наблюдаемый в светлое время суток скат молоди горбуши в реках бо-реальной зоны требует внимания. Прежде всего следует разделять такую миграцию в коротких реках и крупных, таких как, например, Амур. Перемещение молоди горбуши вниз по течению в русле этой реки, в том числе и в дневные часы,

совмещается с её нагулом, мальки питаются планктоном и сносимым бентосом, в результате масса их тела в процессе такой миграции возрастает на 28–30% (Рослый, 2002). В небольших реках также отмечается наличие пищи в желудках молоди горбуши, например в реках Кура (анивское побережье о. Сахалин), Иска (материковое побережье Сахалинского залива) и Малая Хузи (Антонов, Ким Хе Юн, 2011; Канзепарова и др., 2015; Кириллова, 2019), однако нет сведений об укрупнении размеров тела такой молоди в отличие от мальков кеты, часть из которых начинает нагул в пресных водах (Каев, 2003). Поэтому наблюдаемое разными исследователями перемещение стаек такой подросшей молоди кеты вниз по течению в светлое время суток (Каев, 1998, Павлов и др., 2010; Зеленихина и др., 2015; Хованский, Подорожнюк, 2021) является обыденным явлением, особенно в сравнительно крупных реках. Дневной скат молоди горбуши (менее интенсивный в сравнении с ночным) описан в основном для русел крупнейших рек Сахалина – Пороная и Тыми (Гриценко и др., 1987). Однако скат молоди горбуши в дневные часы неоднократно отмечали и в притоке Пороная – р. Орловка. Во всех случаях такой скат в этой реке регистрировали в разные годы в условиях паводка с высокой мутностью воды (Каев и др., 2007, 2012, 2014). Заметим также, что приток Орловка (длина 83 км) существенно крупнее изученных нами рек, его большая часть, на которой расположен пункт учёта, протекает по широкой Поронайской низменности. О дневном скате молоди горбуши в р. М. Хузи (Кириллов и др., 2018) во время паводка упоминали выше. Примерно такая же ситуация со скатом молоди этого вида в светлое время суток описана в р. Великая Кема в Северном Приморье (Колпаков, Колпаков, 2006). Лишь только при упоминании о редких поймах покатинок горбуши в дневное время в р. Иска (материковое побережье Сахалинского залива) не указаны сведения о состоянии речного потока (Канзепарова и др., 2015). Исключая неясный последний случай можно констатировать, что дневной скат молоди горбуши в небольших нерестовых реках бореальной зоны является редким событием, спровоцированным высокой мутностью речного потока.

При описании покатной миграции молоди горбуши исследователи, как правило, рассматривают изменения уровня и температуры воды. Наиболее известна точка зрения, указывающая, что воздействие этих факторов интенсифицирует скат молоди лососей в его начальной

стадии, а в дальнейшем резкие похолодания воды могут вызывать снижение количества покатинок (Воловик, 1967; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002). При этом совпадение сроков покатной миграции с повышением уровня воды рассматривается как адаптивно значимое явление, позволяющее молоди горбуши мигрировать в море с минимальными затратами энергии (Варнавский, 1990). Часть исследователей подтверждают эту точку зрения по указанным факторам (Колпаков, Колпаков, 2006; Колпаков и др., 2007; Павлов и др., 2010; Зеленихина и др., 2015; Канзепарова и др., 2015; Кириллова, 2022) или только по температурному режиму, отмечая противоречивость связей с уровнем воды (Кириллов и др., 2018), или же отвергая устойчивую связь интенсивности ската с обоими рассматриваемыми параметрами (Ромасенко и др., 2015). При изучении динамики ската молоди горбуши в наших реках также получены неоднозначные результаты, требующие обсуждения.

Начнём с того, что рассмотренные нами реки находятся в разных климатических областях (Атлас ..., 1967). Реки “Хузи” и Лазовая – в среднесахалинской горной области, включающей несколько климатических районов. Один из них (южная часть северо-восточного побережья острова и Восточно-Сахалинские горы), в котором протекают реки “Хузи”, находится под влиянием холодного Сахалинского течения, которое делает этот район наиболее холодным в пределах указанной области в весенне-летний период. В другом районе (восточные склоны Камышового хребта), где протекает р. Лазовая, температурный режим существенно теплее, кроме того, этот район отличается наибольшим количеством осадков и частыми туманами в летний период. Река Вознесенка находится в южно-сахалинской климатической области, в которой зимой ослабевает влияние северо-западного муссона, во второй половине лета и осенью выпадает большое количество осадков, появляется теплолюбивая растительность. Остров Итуруп (р. Рыбацкая) входит в курильскую климатическую область, главной особенностью которой является перенос морского воздуха зимой и летом, в результате в ней самая тёплая зима и наиболее холодное лето в Сахалино-Курильском регионе. Однако Итуруп входит в состав южных Курильских о-вов, куда проникает тепловодное течение Соя, приводящее к потеплению летом в этом климатическом районе.

В реках “Хузи” ход уровня воды определяется в основном продолжительным таянием снежно-

го покрова при сравнительно холодной погоде в мае и июне, в которых температура воздуха в годы изучения покатной миграции составляла в среднем соответственно 2.8 и 6.4°C. Вследствие хорошо выраженных тенденций постепенного прогрева воды и понижения её уровня в этих реках (рис. 2) наблюдалась наиболее сильная связь интенсивности покатной миграции с данными параметрами, в начальный период ската — положительная корреляция с температурой воды и отрицательная — с её уровнем, в заключительный — смена знаков у значений этих зависимостей, в период массового ската — промежуточные значения коэффициента корреляции. Такую ситуацию (фазы увеличения и последующего снижения численности покатников на фоне спада уровня воды после весеннего половодья и её постепенного прогрева) можно считать классической для Сахалино-Курильского региона.

В южных районах существенно теплее, в результате раньше разрушается снежный покров, и, как следствие, рассматриваемые характеристики водного режима в большей мере начинают определяться дождевыми осадками. В районе р. Лазовая средняя температура воздуха в мае и июне составляла соответственно 6.3 и 9.6°C., р. Вознесенка — 8.1 и 11.4°C, р. Рыбацкая — 7.9 и 10.1°C. По сумме выпавших осадков в эти месяцы районы на восточном побережье Сахалина почти не различались (от 182 до 194 мм), на Итуруп она была заметно ниже (135 мм). Однако если сопоставление провести по сумме осадков, выпавших за периоды проведения учётных съёмок, то районы с реками “Хузи” (62 мм) и Вознесенка (72 мм) явно отличаются от районов с реками Лазовая (118 мм) и Рыбацкая (116 мм). При этом в р. Вознесенка сила связи между интенсивностью ската и температурой воды в начальный период и при массовой миграции была близка к таковой в реках “Хузи”, в то время как в реках Лазовая и Рыбацкая, где было больше дождей, эта связь значительно слабее. Кроме того, в начальный период ската в р. Лазовая и в заключительный период в реках Лазовая и Вознесенка отмечено обусловленное выпадением осадков изменение знака коэффициента корреляции интенсивности ската с уровнем воды на противоположный его классическому варианту (табл. 3). Классическое выражение корреляционных связей между изучаемыми параметрами в начальный и заключительный периоды покатной миграции полностью сохранилось только для р. Рыбацкая, но со снижением соответствующих значений коэф-

фициента корреляции в сравнении с таковыми для рек северо-восточного побережья Сахалина.

Для всех рек, и это очень существенно, значения коэффициента корреляции, характеризующие связи интенсивности ската с температурой и уровнем воды, рассчитанные по синхронным отклонениям значений этих показателей в пределах сезонной фазы роста численности покатников, оказались меньше рассчитанных по изменениям измеренных значений этих параметров в начальный период покатной миграции (табл. 3). А если используем для обоих вариантов одинаковые сроки (фаза роста), то эта разница ещё более возрастает в парах скат—температура воды, так как массив измеренных данных в этом случае пополняется пиковыми значениями ската на фоне продолжающегося роста температуры воды.

Отмеченные при разных методах оценки расхождения по силе связи между изучаемыми показателями или же слабый уровень этих связей в данных случаях не дают всё же веских оснований для отрицания воздействия на скат рассматриваемых факторов, так как выше при описании динамики ската молодежи в каждой из рек приведены примеры смещения покатной миграции на более ранние сроки в тёплые годы. Сопоставление значений корреляции, рассчитанных по фактическим значениям признаков, свидетельствует о том, что климатические особенности разных районов вносят коррективы в классический вариант сопряжённых изменений в развитии покатной миграции (фазы её подъёма и спада), уровневого и температурного режима рек при весеннем потеплении. К тому же при развитии этих процессов присутствуют элементы случайности (кратковременные изменения погоды), определяющие более низкий уровень значений коэффициента корреляции, рассчитанных по отклонениям значений признаков. Поэтому многочисленные попытки связать изменения интенсивности ската с такими, казалось бы, очевидными факторами среды, как уровень и температура воды, зачастую не приводят к ожидаемым результатам. В какой-то мере эти случайные отклонения могут нивелироваться при длительных сроках протекания покатной миграции как, например, в р. Рыбацкая (соответствие знаков изучаемых связей классической схеме сохраняется, но сила этих связей ослабевает).

Относительно разных сроков покатной миграции молодежи горбуши наиболее часто упоминается точка зрения, утверждающая, что у поколений

с высокой численностью молоди её скат продолжительнее (Воловик, 1967; Шершневу, Жульков, 1979; Гриценко и др., 1987; Карпенко, 1998). Однако при детальном анализе выясняется, что строго пропорционально по фактору численности сроки и продолжительность ската молоди в разные годы не ранжируются (Шунтов, Темных, 2008). Наши данные по продолжительности покатной миграции молоди горбуши в разных реках также не соответствуют упомянутой точке зрения. Более того, у рассмотренных здесь поколений горбуши на о-ве Итуруп наблюдается хорошо выраженное снижение продолжительности ската при увеличении численности покатников ($r = -0.93$, $n = 4$). Однако эта связь сильно ослабевает при увеличении числа анализируемых поколений ($r = -0.30$, $n = 16$). В то же время просматривается сопряжённость сроков ската молоди с продолжительностью подходов рыб родительских поколений. К примеру, в рассматриваемые годы в среднем наименее продолжительным был скат молоди горбуши в р. Вознесенка (31 ночь), наиболее продолжительным – в р. Рыбацкая (48 ночей), а подходы горбуши родительских поколений к южной части юго-восточного побережья Сахалина и к о-ву Итуруп наблюдались, соответственно, в течение 71 и 89 сут. Более того, по данным о сроках и интенсивности подходов горбуши к о-ву Кунашир в 1991, 1994–2010 гг. и последующего ската молоди отмечается сходство и по динамике этих процессов (смещение модальных классов в распределениях), определяемых наличием у этого вида лососей разных темпоральных форм (Каев, Ромасенко, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во всех изученных реках интенсивность покатной миграции молоди горбуши увеличивалась в наиболее тёмное время суток, что тестировано по величине уловов покатников в сумеречные и ночные часы, изменением сроков ската молоди по мере сокращения тёмного периода суток, а также по имеющимся литературным данным о скате мальков этого вида в дневные часы. В закономерный характер изменений в течение сезона численности покатников (фазы подъёма и спада) в связи с температурным и уровневым режимами воды в реках в условиях весеннего потепления существенные коррективы вносят особенности климатических районов. При этом закономерные связи между этими переменными величинами ещё более ослабевают в результате кратковременных изменений погоды, носящих случайный характер в отношении силы и времени своего воздействия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.В. Смирнову (председатель правления Ассоциации устойчивого рыболовства Северо-Востока Сахалина) за поддержку и техническое обеспечение учётов покатников в р. Малая Хузи и предоставление первичных данных учётов молоди, собранных Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО, ИПЭЭ РАН) в этой реке; мы признательны за подробные пояснения к первичным данным учётов молоди в реках сотрудникам СахНИРО Д.В. Авдееву (р. Б. Хузи), Ю.И. Игнатьеву (р. Вознесенка) и И.В. Чеснакову (р. Рыбацкая).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.А., Ким Хе Юн. 2011. Питание и пищевые взаимоотношения молоди лососей рода *Oncorhynchus* в реке Кура залива Анива (о. Сахалин) // Тр. СахНИРО. Т. 12. С. 3–15.
- Атлас Сахалинской области. 1967. М.: ГУГК при СМ СССР, 135 с.
- Варнавский В.С. 1990. Смолтификация лососевых. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 180 с.
- Воловик С.П. 1967. Методы учёта и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Зеленихина Г.С., Ельников А.Н., Точилина Т.Г. 2015. Покатная миграция сеголетков горбуши и кеты в р. Рейдовой о. Итуруп (южные Курильские острова) в весенне-летний период 2014 г. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 6–14.
- Каев А.М. 1998. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 650–658.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М. 2009. Критический анализ методов учета покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 134–139.
- Каев А.М. 2010. Методические аспекты количественного учёта покатной молоди лососей в реках Сахалино-Курильского региона // Изв. ТИНРО. Т. 162. С. 194–206.
- Каев А.М., Ардавичус А.И. 1994. К изучению покатной миграции молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: Изд-во СахТИНРО. С. 87–91.

- Каев А.М., Игнатьев Ю.И. 2015. О распределении покатной молоди горбуши в потоке небольшой сахалинской реки // Изв. ТИНРО. Т. 180. С. 93–98. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-93-98>
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2002. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты // Там же. Т. 130. С. 819–828.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 124 с.
- Каев А.М., Захаров А.В., Руднев В.А. и др. 2007. Результаты учета покатной молоди горбуши в реках Сахалина и южных Курильских островов // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 182–186.
- Каев А.М., Сафронов С.Н., Никитин В.Д. и др. 2010. Подходы к созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон в Сахалинской области // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 51–59.
- Каев А.М., Антонов А.А., Захаров А.В. и др. 2012. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках восточного побережья Сахалина и южных Курильских островов в 2012 г. и их интерпретация // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 66–74.
- Каев А.М., Антонов А.А., Захаров А.В. и др. 2014. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши и кеты в реках Сахалинской области в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 69–78.
- Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф., Балушкин В.А. 2015. Молодь горбуши и кеты р. Иска (Сахалинский залив, Охотское море) в пресноводный период // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 55–68. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-182-55-68>
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2018. Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 710–723. <https://doi.org/10.1134/S0042875218060139>
- Кириллова Е.А. 2019. Результаты количественного учета покатной молоди тихоокеанских лососей в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 211–215.
- Кириллова Е.А. 2022. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2021 году // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 110–118. https://doi.org/10.26428/losos_bull16-2022-110-118
- Колпаков Е.В., Колпаков Н.В. 2006. Особенности покатной миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Великая Кема (северное Приморье) // Бюл. № 1 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 213–216.
- Колпаков Е.В., Мирошник В.В., Климкин В.В., Климкин А.Ф. 2007. Катадромная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Серебрянка (Тернейский район, Приморский край) в 2007 г. // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 209–213.
- Марченко С.Л. 2023. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) материкового побережья Охотского моря. Сообщение 2. Молодь // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 1. С. 3–15. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-3-15>
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Там же. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г. 2015. Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) // Биология внутр. вод. № 4. С. 64–75. <https://doi.org/10.7868/S0320965215040129>
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019. Активный выход молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в поток для пассивной покатной миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 724–731. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060134>
- Ромасенко Л.В., Захаров А.В., Никитин В.Д. 2015. Покатная миграция молоди горбуши и кеты в некоторых реках Сахалинской области в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 112–115.
- Рослый Ю.С. 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Изд-во ХоТИНРО; Хабар. кн. изд-во, 210 с.
- Хованский И.Е., Подорожнюк Е.В. 2021. Особенности ската молоди тихоокеанских лососей в бассейне реки Амур // Рыб. хоз-во. № 2. С. 52–59. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2021-2-52-59>
- Шершнев А.П., Жульков А.И. 1979. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в р. Приторной // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1 (114). С. 128–133.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Pavlov D.S. 1994. The downstream migration of young fishes in river (mechanisms and distribution) // Folia Zool. V. 43. № 3. P. 193–208.

DAILY AND SEASONAL VARIATION IN DOWNSTREAM MIGRATION OF JUVENILE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) IN RIVERS ACROSS THE SAKHALIN AND KURIL REGION

A. M. Kaev^{1, *}, L. V. Romasenko¹, and G. N. Dzen¹

¹*Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

**E-mail: kaev@outlook.com*

The four-year study outcomes for downstream migration of the juvenile Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Bolshaya Khuzi, Malaya Khuzi, Lazovaya, and Voznesenka Rivers on the East Sakhalin Island and in the Rybatskaya River on the Iturup Island, located far apart from one another along a meridian line (between 45° and 51° N) in different climatic regions, are present. Almost all smolts could migrate over two months, May and June. Similar trends in dynamics of daily downstream smolt migration in all the rivers, associated with reduction in the period of mass migration recorded at dark time during each 24-hour day at approaching the date of the summer solstice, were recorded. The climate patterns of regional variations (dates and degrees of warming trends, heavy precipitation at southern latitudes) significantly modify the pattern variations in the downstream migrant number (downstream migratory phases of increased and decreased passage activities) over a season relative to the river temperature and flow regimes under the spring warming conditions. Therefore, the relationships between the smolt downstream movement rate and the river water temperature and level tend to become weaker, largely, in the southern regions under the impact of the short-term weather variations in unsettled patterns relative to the impact strength and duration.

Keywords: juvenile Pink salmon, downstream migration, local time in 24-hour format, water level and temperature, Full Moon, Sakhalin Island, Iturup Island.

УДК 597.553.2.574.22

ПРОТЯЖЁННОСТЬ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ *COREGONUS MIGRATORIUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) В РЕКЕ СЕЛЕНГА (БАССЕЙН ОЗЕРА БАЙКАЛ)

© 2024 г. А. В. Базов¹, Н. В. Базова^{2, *}, Н. Л. Фролова³

¹Байкальский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – БайкалНИРО, Улан-Удэ, Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН – ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, Россия

³Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: selengan@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.07.2023 г.

После доработки 19.10.2023 г.

Принята к публикации 30.10.2023 г.

Приведены результаты исследования распределения икры байкальского омуля *Coregonus migratorius* в крупном предгорном водотоке Сибири в 1935–2022 гг. Протяжённость нерестовой миграции омуля в р. Селенга, отдельные параметры которой учтены с 1920 г., зависит от определённого сочетания комплекса абиотических факторов среды, биологических показателей производителей, сроков захода в реку и численности их нерестового стада. Протяжённость миграции имеет высокую обратную связь со степенью зрелости производителей, выражаемую коэффициентом зрелости самок омуля, а также со сроками захода стада в реку и расходом воды в начале миграции (сентябрь). Чем выше зрелость половых продуктов производителей, тем меньше миграционный путь, и наоборот. Кроме того, зрелость производителей определяет и сроки (дату) захода стада в реку: менее зрелые особи заходят в реку раньше и распределяются на более высоких по течению нерестилищах, более зрелые заходят позже и нерестятся ниже по течению реки. При уменьшении расхода воды р. Селенга в сентябре протяжённость нерестовой миграции омуля увеличивается и, напротив, при увеличении стока воды уменьшается. И, наконец, длина нерестового пути омуля в Селенге определяется численностью нерестового стада: чем выше количество производителей, тем больше необходимо им площадей для нереста и тем длиннее нерестовый путь. Температура воды не влияет на протяжённость нерестовой миграции омуля; нерестовый ход проходит на фоне понижения температуры воды в реке.

Ключевые слова: байкальский омуль *Coregonus migratorius*, биологическая характеристика, нерестовое стадо, протяжённость нерестовой миграции, факторы среды, река Селенга.

DOI: 10.31857/S0042875224030044 EDN: DSBXJD

Исследования нерестовых миграций сиговых рыб (Salmonidae: Coregoninae) России в основном посвящены изучению структурно-биологических параметров производителей и динамики их захода в реки (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Богданов, 1985; Кириллов, 2002; Атлас ..., 2003; Богданов и др., 2005). Известны результаты изучения распределения сиговых рыб и их икры на нерестилищах, развития эмбрионов и последующего ската молоди (Венглинский и др., 1979; Богданов, 1987, 2007; Решетников, Богданов, 2011; Богданов, 2019). Подобные многие исследования проведены и в реках бассейна оз. Байкал: Селенге, Баргузине, Верхней Ангаре, Большой Речке и др. (Тюрин, Сосино-

вич, 1937; Мишарин, 1937, 1958; Селезнев, 1942; Стариков, 1953; Шумилов, 1971, 1974; Афанасьев, 1981; Сорокин, 1981; Стерлягова, Картушин, 1981; Воронов, 1993; Voronov et al., 2021).

Несмотря на долгую историю изучения сиговых рыб России, вопросы влияния факторов среды, характеристик производителей и их нерестового стада на протяжённость нерестовых миграций остаются в настоящее время не вполне изученными, что, несомненно, относится и к байкальскому омулю *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775), совершающему такие миграции в реках бассейна оз. Байкал (Voronov et al., 2021).

Байкальский омуль принадлежит к подсемейству сиговых рыб, является эндемичной формой

сигов оз. Байкал. В недавнем прошлом доля омуля в годовых уловах рыб оз. Байкал составляла 55–60% (Краснощеков, 1981) с тенденцией снижения в XXI в. (Базов, Базова, 2016). Большую часть жизненного цикла омуль проводит в озере, но нерестится в речных системах. Наиболее важными нерестовыми водотоками являются реки Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин; в каждой из них ежегодно нерестится 0.4–5.7 млн особей (Афанасьев, 1981; Войтов, 1981; Шулев, 1981). Нерестовая миграция омуля в Селенгу начинается в конце августа – начале сентября и продолжается 1.5 мес. (Афанасьев, 1981). Нерестится омуль со второй половины октября до начала ноября при температуре воды 1–6°C, затем следует период эмбрионального развития икры длительностью 180–200 сут. Личинки вылупляются в апреле–мае следующего года и заканчивают миграцию в озеро ко второй неделе мая (Базов, Базова, 2016), в реках северного Байкала – вплоть до середины июня (Мишарин, 1953).

Река Селенга – главный приток оз. Байкал (рис. 1), является значительным трансграничным водотоком, протекающим по территории Монголии (2/3 длины, 1044 км) и России (1/3, 409 км), её истоком является верховье р. Идэр в Монголии, в 1453 км от оз. Байкал (Иванов и др., 1973). Селенга – один из немногих крупных незарегулированных предгорных потоков Северной Евразии, имеет наиболее высокую рыбохозяйственную значимость в Байкальском регионе (Базов, Базова, 2016).

Величина положительного тренда годовых температур воздуха в бассейне оз. Байкал (1.2°C за 100 лет) оказалась вдвое выше, нежели в среднем для земного шара (0.6°C) (Шимараев и др., 2002; Hampton et al., 2008). В бассейне Селенги потепление вызвало усиленную аридизацию климата, снижение стока воды и наносов до 50%, снижение уровня озёр и подземных вод и дегра-

дацию вечной мерзлоты (Frolova et al., 2017). Изменения температуры воздуха, расхода воды и толщины льда рек Забайкалья особенно заметны в зимний период (Обязов, Смахтин, 2013).

В настоящее время угрозу экосистеме Селенги представляют также и различные гидротехнические проекты на территории Монголии (рис. 1a) (Chalov et al., 2013; Чалов и др., 2016; Frolova et al., 2017). Повышенное антропогенное воздействие на систему р. Селенга–оз. Байкал может изменить или даже разрушить её режим, это создаст серьёзные экологические риски и нанесёт ущерб биоте Байкальского региона.

Представленное исследование является результатом многолетних (1920–2022) мониторинговых наблюдений за нерестовым ходом байкальского омуля. Цель работы – изучить связи между протяжённостью нерестовой миграции омуля в р. Селенга и факторами среды в нижнем течении реки в начале нерестового хода, биологическими показателями рыб, сроком начала захода в реку и численностью нерестового стада.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Селенга

Площадь водосбора Селенги составляет 447 тыс. км², занимая 83% площади бассейна Байкала, в пределах России – 148 тыс. км² (33%). Ширина русла реки на территории России варьирует от 60 до 450 м; глубина – от 0.6 до 5.0 м (табл. 1), по нашим данным, в период ледостава – до 7 м. Среднегодовой объём стока воды в устье ~ 28–31 км³ (в среднем расход воды равен 970 (31–7620) м³/с), он превышает половину общего стока всех остальных притоков озера. Большая часть годового стока Селенги (82–85%) приходится на апрель–сентябрь, 12–14% – на октябрь–ноябрь и лишь 3–4% – на зимний пе-

Таблица 1. Характеристика участков русла р. Селенга на территории России от границы с Монголией до устья в летний период 1943 и 1955 гг.

Расстояние от устья, км	Ширина русла, м	Перекаты			Плёсы		
		Длина, км	Глубина, м	Скорость течения, м/с	Длина, км	Глубина, м	Скорость течения, м/с
410–285	100–200	0.3–0.7	1.2–1.4	2.1–2.5	0.7–2.3	1.7–3.5	1.0–1.2
285–153	160–420	0.4–0.9	1.8–2.0	2.0–3.0 (4.0)	0.6–5.1	2.1–2.9	0.9–1.2
153–85	80–450	–	0.6–2.0	1.2–2.6 (3.0)	–	3.0–5.0	–
85–55	80–440	0.2–1.6	1.2–1.4	2.0–2.2	1.8–8.4	2.0–4.5	1.0–1.2
55–0	60–450	1.0	1.0	1.0–2.0	1.0–4.0	4.8–5.0	1.0–2.0

Примечание. Источник информации: Иванов и др., 1973. В скобках – максимальное значение в паводок, “–” – нет данных.

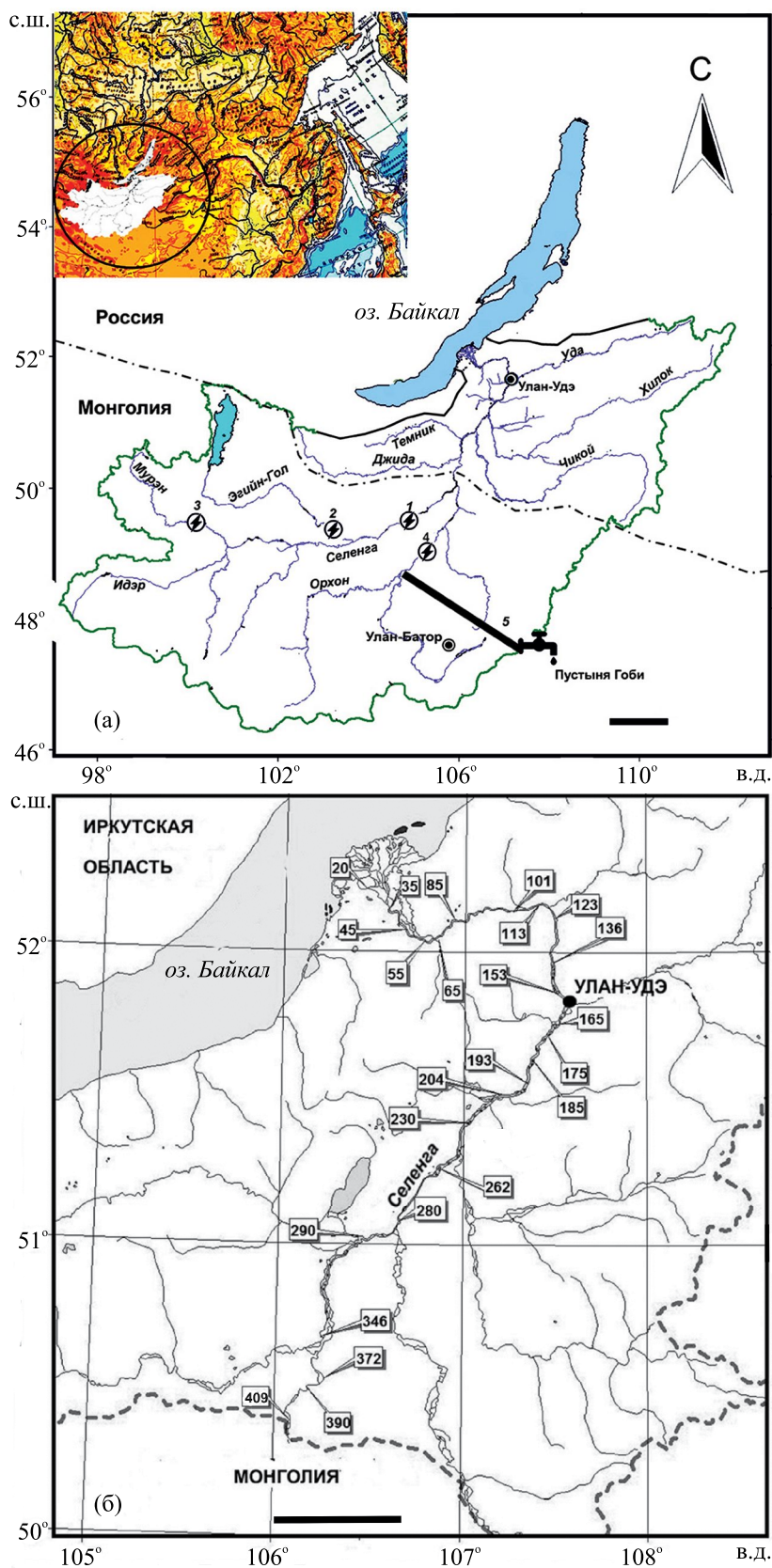


Рис. 1. Озеро Байкал и бассейн р. Селенга: а – гидротехнические сооружения, планируемые в бассейне реки на территории Монголии: 1 – ШурэнГЭС; 2 – ЭгийнГЭС; 3 – ЧаргайтГЭС; 4 – ОрхонГЭС; 5 – водоотвод Орхон–Гоби; б – участки сбора проб (ихтиологические разрезы) икры байкальского омуля *Coregonus migratorius*, числами указаны расстояния участков от устья р. Селенга. Масштаб, км: а – 100, б – 50.

риод, с декабря по март; ~ 50% годового стока выпадает на июль—сентябрь. В пределах России уклон русла Селенги составляет существенную величину — 0.34‰, этим обусловлены высокие скорости течения в период открытого русла, достигающие в паводки 4 м/с. В летний период в зависимости от морфологического участка реки скорость течения варьирует в пределах 0.9—3.0 м/с. Годовая амплитуда колебаний уровня воды в реке составляет в среднем 2.0—3.5 м, в отдельные годы возрастает до 4.0—6.0 м (Иванов и др., 1973).

Весеннее половодье начинается в конце марта — начале апреля, заканчивается в середине—конце июня (в среднем 60—110 сут). Наибольшие подъёмы уровня воды наблюдаются во время густого ледохода или заторов льда. Большая часть бассейна Селенги находится на территории Монголии, характеризующейся малоснежностью, в связи с чем весеннее половодье, по сравнению с летними паводками, выражено слабо. В многоводные годы, когда в весенне-летний период выпадает большое количество осадков, установить дату окончания половодья и выделить объём талых вод довольно сложно. Непрерывно следующие друг за другом дождевые паводки накладываются на половодье, часто сливаются с ним и вызывают в течение всего тёплого периода повышенную водность реки (Иванов и др., 1973).

Для рек бассейна оз. Байкал периоды между отдельными паводками и весенним половодьем условно приняты за летнюю межень. Летне-осенняя межень наблюдается лишь в очень маловодные годы и составляет в среднем 90—100 сут. В другие годы отмечаются лишь кратковременные периоды с низким стоком между отдельными паводками. Суммарная продолжительность таких периодов составляет в среднем 35—40 сут (Иванов и др., 1973).

Во время летних паводков вода характеризуется максимальной мутностью, количество взвешенных в воде частиц варьирует в пределах 540—1100 г/м³. Прозрачность воды по диску Секки летом составляет 0.3—1.2 м. В середине сентября в связи с прекращением осадков уровень воды в реке постепенно снижается и мутность речной воды уменьшается. Мутность минимальна после установления ледостава в середине ноября, период ледостава длится 150—170 (в среднем 140) сут. Подо льдом вода Селенги чистая с голубоватым оттенком и остаётся такой в течение всей зимы вплоть до весеннего вскрытия реки, когда температура воды начинает неуклонно повышаться,

максимальные же температуры (20—22°C) отмечены в июле. В зимнее время насыщенность вод реки растворённым кислородом составляет ~40%; однако ниже этого предела концентрация не опускается и в летний период повышается до 100% (Иванов и др., 1973).

Почти для всех рек Забайкалья выявлена цикличность многолетнего режима годового стока рек, обусловленная циклическим характером межгодовых изменений атмосферных осадков. Выявленные циклы относятся к внутривековым, их продолжительность составляет 24—27 лет (Обязов, Смахтин, 2013).

По всему продольному профилю русла Селенги на территории России дно представлено галечно-песчаными грунтами, на перекатах грунты каменисто-гравийные, в протоках дно илисто-песчаное либо только илистое. Ниже г. Улан-Удэ (153 км от устья) на плёсовых участках в небольшом количестве отмечаются илы, от 20 км до устья Селенги дно сложено почти полностью песком и илом (Иванов и др., 1973). В период ледостава из-за промерзания мелководного заиленного побережья в русле Селенги преобладают гравийно-галечно-песчаные грунты, занимающие ~ 80%, гравийно-песчаные с валунами и валунные грунты составляют 5—6%, илисто-песчаные и песчаные — соответственно 2 и 6% площади дна (Приложение 1).

Наблюдение за нерестовой миграцией омуля в р. Селенга

Изучение байкальского омуля в речной период его жизни начинали с наблюдения за нерестовой миграцией производителей в р. Селенга (сентябрь—октябрь). Учётный пункт находится на 35 км от устья, где заканчивается дельта и река протекает в одном русле. Единичный заход производителей наблюдали с первых чисел августа. Однако начало массового хода омулей в реку значительно варьирует во времени, поэтому исходя из последующих расчётов за дату начала массовой нерестовой миграции принимали сутки, в которые после ежедневного единичного захода заходило ~ 5—10% всего нерестового стада. В эту же дату в 08:00 измеряли температуру в поверхностном слое воды (0.5 м) (Приложение 2).

Численность нерестового стада омуля считывали по улову сплавной сетью за 10 мин активного лова с пересчётом на сутки с учётом коэффициента уловистости сплавных сетей (Афанасьев, 1980, 1981; Воронов, 1993), суточного коэффициента (Сорокин, 1981), интенсивно-

сти суточного хода, отношения рабочей площади сети к площади сечения реки, а также распределения производителей по поперечному профилю реки. Биологический анализ рыб выполняли на свежем материале по общепринятым методикам, в частности определяли стандартную длину и массу тела рыб, коэффициент зрелости (КЗ, % массы тела) самок (Базов, Базова, 2016).

Выбор постоянных мест отбора проб

Данные по распределению икры омуля на нерестилищах р. Селенга в 1935–1972 гг. получены из фондовых материалов БайкалНИРО (ФМ БайкалНИРО¹), а также сведений литературы по исследованиям в 1944–1952, 1953–1962 и 1965–1972 гг. В 1973–1983 гг. пробы икры в р. Селенга не отбирали. Следует заметить, что данные по нерестовой миграции до 1984 г. не отличаются точностью. Так, например, при отборе проб в 1944–1952 гг. всю зиму передвигались гужевым транспортом (на лошадях с телегами) (ФМ БайкалНИРО¹), из-за чего, вероятно, охват исследованиями всего российского русла Селенги оставался весьма проблематичным. Пробы в 1944–1972 гг. брали на контрольных площадках размером до 5 га общим числом 25 шт. Пробы отбирали протягиванием зубчатого скребка по дну на расстояние до ~ 1 м.

С 1984 г. при изучении нерестилищ омуля в р. Селенга контрольные площадки были заменены профильными разрезами, по 10 проб на каждом (ФМ БайкалНИРО¹; Воронов, 1993). В декабре 1985 г. в районе 65 км от устья через всё русло Селенги было отобрано 19 проб грунта с икрой. Станции разместили в шахматном порядке по четырём линиям на расстоянии 30 м друг от друга, расстояние между линиями было тем же (рис. 2), результаты взятия проб икры представлены ранее (Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016). Сравнение с применением *U*-критерия Манна–Уитни показало отсутствие различий между средними значениями плотности икры, полученными при взятии 19 проб, и любой выборки из 10 станций при шахматном размещении их на разрезе (табл. 2).

И, наконец, рассчитали теоретическое число разрезов, необходимое для обеспечения 90%-ной надёжности данных съёмки на нерестилищах. Так, на 400-километровом участке Селенги в пределах России необходимо было исследовать 24 разреза на расстоянии ~ 10–20 км друг от дру-

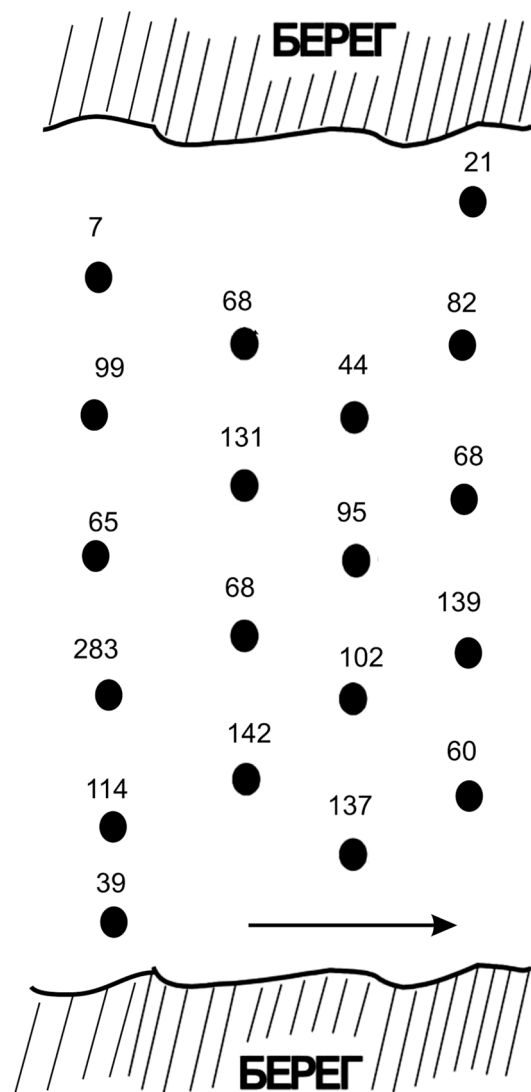


Рис. 2. Число икринок байкальского омуля *Coregonus migratorius* в каждой из 19 станций на разрезе 65 км от устья р. Селенга в декабре 1985 г.: (●) – станции (лунки), (→) – направление течения.

га, каждый из них охватывал всю ширину реки (100–450 м). Число разрезов и места их ежегодного расположения с 1984 г. остаются постоянными (рис. 1б, Приложение 1).

Отбор проб на нерестилищах

Исследование нерестилищ с участием первого и второго авторов работы, во время которого оценивали распределение икры на 24 разрезах российского участка реки (20–410 км от устья) проведено в течение 36 лет – с 1987 по 2022 г. Отбор проб выполняли в декабре, вскоре после окончания нереста омуля, а также по причине недостаточной толщины льда для обеспечения

¹ Хранящиеся в библиотеке БайкалНИРО (г. Улан-Удэ) отчёты о научно-исследовательских работах.

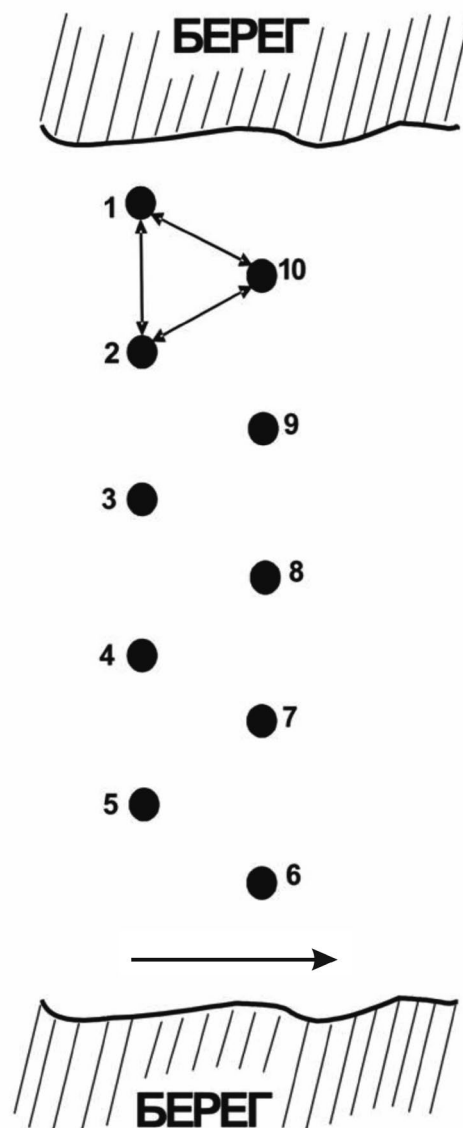
Таблица 2. Средняя плотность икры байкальского омуля *Coregonus migratorius* на разрезе 65 км от устья р. Селенга, декабрь 1985 г.

Локальность	Плотность, шт/м ²	Число станций (лунок)	Уровень значимости различий
По всему полю	92.84 ± 13.93	19	0.491–0.776 (по всему полю и последовательно по рядам 1–4)
Между рядами:			
1-м и 2-м	83.11 ± 13.27	9	0.540
1-м и 3-м	86.56 ± 13.87	9	0.391
1-м и 4-м	88.82 ± 22.69	11	0.927
2-м и 3-м	98.38 ± 12.88	8	0.885
2-м и 4-м	98.50 ± 23.99	10	0.749
3-м и 4-м	101.60 ± 24.04	10	0.456

безопасности работ. Всего отобрано 6456 проб грунта с лежащей либо отсутствующей на нём икрой омуля. На каждом разрезе, проходящем через поперечное сечение реки в основном русле, в шахматном порядке в два ряда размещали 10 станций — по пять станций в каждом ряду (рис. 3). Расстояние между станциями (пробами) одного поперечного профиля было одинаковым (в большинстве случаев 10–20 м), величина его зависела от ширины реки, но не превышала 40 м. В отборах проб использовали количественный скребок Дулькейта кругового вращения и площадью захвата грунта 0.196 м². Отбор пробы проводили за полтора оборота скребка, срезку грунта начинали по течению и заканчивали против течения реки.

Вымывание икры и зообентоса из грунта проводили методом флотации, для чего использовали 15–20%-ный раствор NaCl (1.5–2.0 кг соли на 10 л воды). Воду подогревали паяльными лампами на специально оборудованных саях. Раствор со всплывающими фракциями пробы промывали через два сита из газа № 8 (780 мкм, задерживается икра) и № 24 (250–275 мкм, задерживается зообентос). Подсчёт икры омуля осуществляли сразу после слива пробы на сито, причём живые и мёртвые икринки учитывали отдельно. Несмотря на условия сибирской зимы, когда температура нередко опускалась ниже –30°C, икринки всегда можно было разделить на эти две категории, чему способствовал подогретый раствор поваренной соли (Базов, Базова, 2016). Среднюю величину плотности залегания икры на разрезе рассчитывали как средневзвешенную средних значений плотности в каждом треугольнике (рис. 3) (ФМ БайкалНИРО¹; Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016).

Поскольку распределение икры омуля в р. Селенга с удалением от оз. Байкал приближено к

**Рис. 3.** Схема взятия проб грунта с содержащейся в нём икрой байкальского омуля *Coregonus migratorius* на одном профильном разрезе р. Селенга: (↔) — обозначение первого треугольника для расчёта средневзвешенного значения плотности икры на разрезе; ост. обозначения см. на рис. 2.

нормальному, место пика распределения икры рассчитывали как средние значения дальности нерестового хода стада в маловодные или многоводные годы.

Температуру воды в исследовании не учитывали из-за замерзания приборов и накопления якорного льда. В подлёдный период температура воды в реках бассейна Байкала $\sim 0^{\circ}\text{C}$, проходит через 0.2°C в конце октября—начале ноября и во второй половине апреля (Иванов и др., 1973; Базов и др., 2022. Табл. 1).

На каждой станции измеряли глубину (её диапазон за всё исследование составил 0.5–7.0 м), толщину льда (0.1–2.2 м), средняя величина которой в начале ледостава в 1987–2012 гг. составила 0.45 ± 0.01 м ($n = 3109$), в конце периода в отмеченные годы — 1.01 ± 0.01 м ($n = 1271$). Из-за значительного количества проб и высокой трудоёмкости работ характер грунта определяли визуально (по экспресс-шкале) до промывки пробы по преобладающим в нём размерным фракциям. Кроме того, в 1999, 2005, 2007–2009 гг. измеряли скорость течения воды с помощью прибора ИСТ-0.06/120/70 (“Гидрометеоприбор”, Грузия) на расстоянии ~ 1 м от нижней кромки льда (Bazova, Bazov, 2021) (Приложение 1).

Величины ошибок отбора проб икры с помощью скребка Дулькейта были взяты из экспериментальных данных, полученных в декабре 1989 г. Наибольшие значения ошибок для отобранной икры омуля наблюдали на песчаных (песок + мелкий гравий, $\pm 10\%$) и каменистых грунтах (гравий + валуны, $\pm 13\%$). Это объясняется тем, что на песчаных грунтах сильнее сказывается действие вихревых потоков, вызываемых скребком, а гравий с валунами труднее захватывается скребком. Наименьшая величина ошибки была отмечена на гравийно-галечных субстратах (2.5%). Отмеченные ошибки отбора проб возникают и при работе скребка на валунных, каменисто-галечных и илисто-песчаных субстратах (Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016).

Метод исследования распределения икры байкальского омуля, применяемый на р. Селенга с 1984 г. по настоящее время без каких-либо изменений, является вполне адекватным и обеспечивает высокую статистическую сравнимость результатов по разным годам.

Более полное гидрологическое описание реки, а также расположение разрезов, станций (лунок), описание способа и орудия отбора проб — скребка Дулькейта подробно приведены ранее (Базов, Базова, 2016; Bazova, Bazov, 2021; Базов и др., 2022).

Для выявления связи между протяжённостью нерестовой миграции в 1935–2020 гг. и стоком Селенги использовали данные по расходам воды в сентябре этих лет (время начала миграции) по гидрометеопосту “Мостовой” (№ 7051, 127 км от устья реки, 486.07 м над уровнем моря в балтийской системе). Эти сведения получены из соответствующих выпусков гидрологических ежегодников за 1936–2007 гг. и данных автоматизированной информационной системы государственного мониторинга водных объектов (<https://gmvo.skniivh.ru/>) за 2008–2020 гг.

Для анализа протяжённости нерестовой миграции омуля выделены наиболее важные факторы среды: расход воды в сентябре 1936–2020 гг. и температура воды в 08:00 в дату начала потамодромной миграции (здесь и далее по тексту — дата захода) нерестового стада омуля в р. Селенга в 1920–2022 гг. Также рассмотрена связь между дальностью нерестового хода и датой захода, стандартной длиной и массой тела рыб (1944–2021 гг.), коэффициентом зрелости самок (1965–2022 гг.) и численностью нерестового стада омуля (1937–2022 гг.) (Приложение 2). Для выявления любой зависимости протяжённости нерестовой миграции вверх по течению реки от указанных выше показателей использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), а также модуль обобщённых линейных моделей в программе Statistica 13, для чего все данные предварительно переводили в логарифмический формат ($\ln$). Для сравнения выбранных параметров по периодам (мало- и многоводные годы) использовали U -критерий Манна–Уитни — наиболее мощную непараметрическую альтернативу t -критерия Стьюдента для независимых выборок (при объёме выборки больше 20 распределение стремится к нормальному, поэтому в тексте приводятся Z -значение и соответствующий ему уровень значимости различий).

Сокращения, используемые в статье: $L_{\text{ср}}$ — средняя протяжённость нерестовой миграции омуля — расстояние вверх по течению от устья до пика плотности отложенной икры, км; ННН-вылов — незаконный, неконтролируемый, несообщаемый вылов (браконьерское изъятие) омуля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Учитывая отмеченные в рубрике “Материал и методика” особенности изменения параметров, влияющих на корректную оценку протяжённости нерестовой миграции омуля в Селенге,

Таблица 3. Основные параметры среды, сроки нерестового хода, коэффициент зрелости самок и протяжённость миграции в разные периоды захода нерестового стада байкальского омуля *Coregonus migratorius* в р. Селенга

Период захода	Годы, характеристика	Q , м ³ /с*	T , °C	Сроки захода (день, месяц)	КЗ, %	$L_{\text{ср}}$, км
А	1920–2022 (в целом)	<u>1689 (1515)</u> 536–3530 [82]	<u>15.4 (15.8)</u> 10–20 [79]	<u>31.08 (29.08)</u> 22.08–15.09 [85]	<u>12.50 (11.79)</u> 8.97–17.47 [53]	<u>192 (180)</u> 85–350 [67]
Б	1920–1983, менее точные исследования	<u>1706 (1540)</u> 718–3490 [45]	<u>14.6 (14.6)</u> 10–19 [40]	<u>30.08 (29.08)</u> 22.08–10.09 [46]	<u>11.59 (11.29)</u> 10.31–14.18 [16]	<u>189 (175)</u> 100–300 [28]
В	1984–2022, точные исследования	<u>1668 (1423)</u> 536–3530 [37]	<u>16.2 (16.3)</u> 12–20 [39]	<u>01.09 (31.08)</u> 25.08–10.09** [39]	<u>12.89 (13.00)</u> 8.97–17.47 [37]	<u>194 (190)</u> 85–350 [39]
Г	1995–2017, маловодные годы	<u>1233 (1166)</u> 536–2266 [23]	<u>16.3 (16.5)</u> 12–20 [23]	<u>30.08 (29.08)</u> 25.08–10.09 [23]	<u>12.04 (11.15)</u> 8.97–15.99 [23]	<u>218 (200)</u> 85–350 [23]
Д	1984–1994 и 2018–2022, многоводные годы	<u>2383 (2475)</u> 1420–3530 [14]	<u>16.1 (16.0)</u> 13–19 [16]	<u>05.09 (05.09)</u> 25.08–15.09 [16]	<u>14.30 (14.2)</u> 11.01–17.47 [14]	<u>159 (160)</u> 100–260 [16]

Примечание. Q , T – соответственно расход и температура воды; *данные гидрометеопоста “Мостовой” (127 км от устья), КЗ – коэффициент зрелости самок, $L_{\text{ср}}$ – средняя протяжённость нерестовой миграции – расстояние от устья до участка с пиковой плотностью отложенной икры; над чертой – среднее значение и в круглых скобках медиана, под чертой – пределы варьирования показателя; в квадратных скобках суммарное число лет наблюдений; **в 2021 г. начало захода пришлось на 15.09.

всего в расчётах было выделено пять периодов (табл. 3, 4):

А) *Весь период исследований* (1920–2022 гг.; $n = 67$ –82 года для разных параметров: расход и температура воды, дата захода, КЗ самок омуля, $L_{\text{ср}}$). Этот период был выделен для определения общих пределов вариабельности и средних значений факторов среды, даты захода и КЗ самок, а также протяжённости нерестовой миграции омуля в реке. Так как длина и масса производителей в нерестовом стаде Селенги в разные периоды не влияли на дальность нерестовой миграции, здесь и далее средние значения по периодам для них не приводим.

Следует отметить, что наиболее ранняя дата захода (22 августа) зафиксирована лишь в 1920 и 1973 гг., самое позднее начало захода (10 сентября) отмечено в 1932, 2013 и 2020 гг. За вековой период (1920–2022) омуль начинал заходить на нерест в разные годы в интервале 22 августа – 10 сентября, и лишь только в 2021 г. зарегистрирован наиболее аномальный заход стада в реку – 15 сентября (табл. 3, Приложение 2).

В связи с усовершенствованием методик сбора, обработки и анализа материала во всём периоде исследований выделили два этапа: наименее точных исследований (когда выявленные значения изученных параметров миграции могли

отклоняться от достоверных) и период с более точными данными. Кроме того, в соответствии с изменениями водности в изучении нерестовой миграции омуля выделены периоды мало- и многоводных лет.

Б) *Период наименее точных исследований* (1920–1983; $n = 16$ –46 лет).

В) *Период более точных исследований* (1984–2022; $n = 37$ –39 лет).

Г) *Маловодные годы* (1995–2017; $n = 23$ года). В бассейне Селенги в эти годы отмечено значительное снижение водности (Frolova et al., 2017), с 2018 г. водность стала повышаться, и этот процесс продолжается по настоящее время. Следует отметить, что часть стада в маловодные годы заходит на нерест в правобережные притоки Селенги – реки Чикой (впадает на 285 км от устья) и Орхон (430 км от устья на территории Монголии) – и поднимается, например, по Чикой ещё на 150 км (Базов, Базова, 2016; Voronov et al., 2021).

Ранее присутствие нерестового омуля в Монголии было отмечено в 1927–1935 гг. (Соллертинский, 1929; Селезнев, 1942), в р. Орхон икра омуля найдена в 2002 г., в самой же Селенге икра обнаружена в 150 км выше государственной границы (Voronov et al., 2021). Близкая к 2002 г. ситуация наблюдалась и в 2011 г., когда по расчётам

Таблица 4. Зависимость протяжённости нерестовой миграции байкальского омуля *Coregonus migratorius* в р. Селенга от основных исследованных параметров среды, характеристик производителей и их миграции в 1920–2022 гг.

Период захода	Годы, характеристика	Параметр	r_s	p	n , лет
А	1920–2022 (в целом)	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.50	0	64
		Температура воды при заходе в реку	0.12	0.3322	64
		Дата начала захода	–0.38	0.0016	67
		Коэффициент зрелости самок	–0.71	0	42
		Численность нерестового стада	0.01	0.9226	64
Б	1920–1983, менее точные исследования	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.27	0.1671	27
		Температура воды при заходе в реку	–0.23	0.2684	25
		Дата начала захода	–0.14	0.4620	28
		Коэффициент зрелости самок	0.63	0.2522	5
		Численность нерестового стада	–0.33	0.0989	25
В	1984–2022, точные исследования	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.64	0	37
		Температура воды при заходе в реку	0.22	0.1785	39
		Дата начала захода	–0.53	0.0004	39
		Коэффициент зрелости самок	–0.78	0.0000	39
		Численность нерестового стада	0.34	0.0361	39
Г	1995–2017, маловодные годы	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.62	0.0014	23
		Температура воды при заходе в реку	0.29	0.1675	23
		Дата начала захода	–0.38	0.0778	23
		Коэффициент зрелости самок	–0.69	0.0003	23
		Численность нерестового стада	0.46	0.0267	23
Д	1984–1994 и 2018–2022, многоводные годы	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.25	0.3827	14
		Температура воды при заходе в реку	–0.07	0.8082	16
		Дата начала захода	–0.34	0.1955	16
		Коэффициент зрелости самок	–0.57	0.0339	14
		Численность нерестового стада	–0.17	0.5209	23

Примечание. r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена; p – уровень значимости; n – число лет наблюдений; полужирным шрифтом выделены значимые зависимости.

~ 15% икры было отложено на территории Монголии, в приграничной 30-километровой зоне, недоступной для исследований (Базов, Базова, 2016).

Д) *Многоводные годы* (1984–1994 и 2018–2022; $n = 14–16$ лет). Начало захода омуля по сравнению с *маловодными годами* было сдвинуто в среднем на шесть дней ($Z = 2.74$; $p = 0.0061$) и приходилось на 5 сентября, расход воды был выше почти в два раза до 2383 м³/с ($Z = 4.27$; $p = 0.0000$), протяжённость миграции была ниже ~ в 1.5 раза (159 против 218 км) ($Z = 2.37$; $p = 0.0185$), КЗ самок был выше на 2% – 14.30% ($Z = 3.24$; $p = 0.0012$) (табл. 3). Плотность распределения икры в мало- и многоводные годы отражена на рис. 4. Таким образом, изученные параметры достоверно различались в мало- и

многоводные годы, за исключением температуры воды ($Z = -0.31$; $p = 0.7535$).

Численность нерестового стада омуля в 1937–1964 гг. составила в среднем 2928 (807–4748, медиана – 2891) тыс. экз. с наметившейся тенденцией снижения к концу периода. Значительное падение численности (до 370 тыс. экз.) отмечено в 1965–1966 гг., после чего с 1 января 1970 г. был введён первый запрет² на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. Этот запрет был снят только в 1982 г. В период восстановления и стабилизации (1969–2012) средняя численность нерестового стада омуля изменялась в пределах 628–2754 (в среднем ~ 1700; медиана – то же, что и среднее)

² Приказ Министерства рыбного хозяйства СССР от 01.12.1969 № 401 (<http://www.buryatlaws.ru/index.php?ds=1003018>. Version 10/2023).

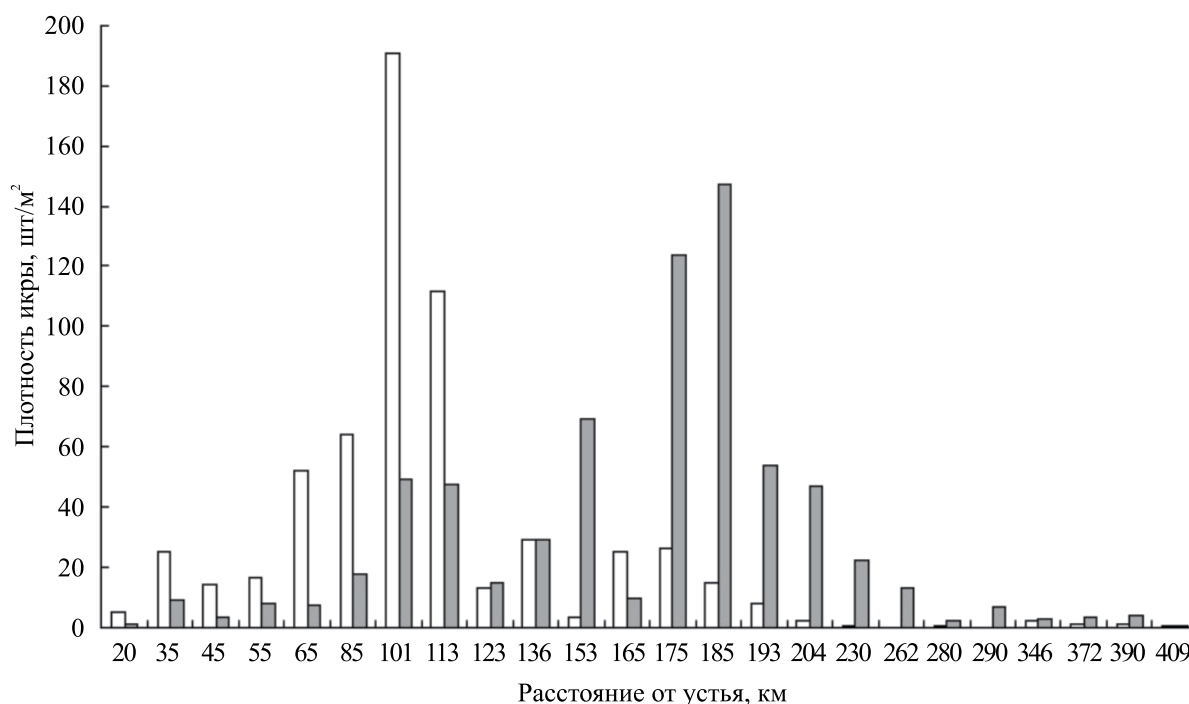


Рис. 4. Распределение икры байкальского омуля *Coregonus migratorius* в р. Селенга в 1984–2019 гг.: (□) – многоводные, (■) – маловодные годы. Максимальное количество икры на участке может не совпадать с максимумом плотности икры из-за разной площади участков нерестилищ: например, пик плотности икры может приходиться на определённый километр, пик же количества икры – на другой.

тыс. экз. В последующие десять лет (2013–2022) численность стада значительно сократилась – почти в три раза, до 572 (289–775, медиана – 619) тыс. экз., в связи с чем в 2017 г. был вновь введён запрет³ на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. Самые низкие за всю историю наблюдений показатели отмечены в 2016 и 2022 гг. (соответственно 289 и 297 тыс. экз.), т.е. можно заметить, что увеличения численности до исходных пределов разных периодов не выявлено (Приложение 2).

ННН-вылов является одной из наиболее критических причин устойчивого снижения численности омуля. Так, в сентябре 1970–2015 гг. в нижнем течении Селенги был определён потенциальный фонд икры заходящих производителей, по результатам же подлёдной съёмки нерестилищ в декабре этих лет, т.е. спустя месяц после нереста, определяли отложенный фонд икры. С учётом факторов, снижающих количество икры (выедание донными беспозвоночными, рыбами и др.), рассчитывали изначально отложенное её количество. Разница между потенциальным и реально отложенным фондом икры является

недостачей, вызванной ННН-выловом омуля во время нерестового хода. В эти годы степень такого изъятия изменялась в пределах 14–98% и составляла в среднем 60% (Базов, Базова, 2016. Табл. 6.10).

Анализ зависимости длины миграционного пути омуля в Селенге от выбранных параметров в период наименее точных исследований (1935–1983) не выявил статистически значимых связей, что объясняется невысокой количественной достоверностью результатов в эти годы (табл. 4).

Остальные выделенные нами отрезки времени – период наблюдений в целом (1920–2022), период точных исследований (1984–2022), периоды маловодных (1995–2017) и многоводных (1984–1994 и 2018–2022) лет – характеризовались сходными между собой результатами. Выявлена, в первую очередь, высокая обратная зависимость дальности нерестовой миграции от КЗ самок омуля ($-0.79 \leq r_s \leq -0.57$; $0 \leq p \leq 0.0039$): при увеличении степени зрелости производителей протяжённость нерестовой миграции сокращается, и наоборот. То есть можно заметить, что дальность миграции омуля зависит в первую очередь от физиологического состояния рыб, определяемого интенсивностью их питания в преднерестовый период (табл. 4).

³ Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 29.08.2017 № 450 (<http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001201709200029>. Version 10/2023).

Расход воды в сентябре в целом за все годы наблюдений, в периоды точных исследований и маловодных лет также оказывал значительное обратное воздействие ($-0.64 \leq r_s \leq -0.50$; $0 \leq p \leq 0.0014$): чем больше расход воды в реке, тем короче путь во время нерестовой миграции, и наоборот. Закономерность представляется вполне достоверной, так как в анализе использованы данные по значительному количеству лет наблюдений. Такая зависимость связана, вероятно, с увеличением энергетических затрат рыб в соответствии с повышением расхода воды в реке и соответствующим увеличением общей скорости потока (табл. 4).

Протяжённость миграции для всего периода, а также периода точных исследований также оказалась связана с датой начала захода омуля в реку ($-0.53 \leq r_s \leq -0.38$; $0.0004 \leq p \leq 0.0016$). Для маловодного периода эта зависимость приближалась к значимой ($p = 0.0778$) (табл. 4). Тенденция к обратной и в этом случае зависимости выявляет воздействие более позднего захода нерестового стада в реку на сокращение его миграционного пути, что подтверждает полученные ранее данные (Воронов, 1993; Воронов и др., 2020а). Следует отметить, что в периоды многоводных лет сроки захода не оказывали значимого влияния на протяжённость миграции.

По результатам наиболее длительного ряда наблюдений (1936–2020, 79 лет), а также исследований 1984–2020 гг. (37 лет), отмечено, что на дату захода омуля в незначительной степени влияет водность реки ($r_s \leq 0.40$; $p \leq 0.0317$), т.е. при повышении расходов воды сроки захода нерестового стада в реку имеют тенденцию к смещению на более поздние. Также следует добавить, что в многоводные годы, даже если омуль всё же заходит в устье Селенги, стадо впоследствии отстаивается в нижнем течении в ожидании снижения уровня или продвигается очень медленно. Учитывая такую вынужденную остановку, зависимость начала нерестовой миграции от расхода воды может быть более высокой. Вероятно, что такая остановка начала миграции связана с сокращением энергетических затрат для преодоления встречного потока воды, а также ожиданием наступления более благоприятных условий для дальнейшего продвижения вверх по реке.

И, наконец, в периоды точных исследований и маловодных лет впервые обнаруживается прямое воздействие численности нерестового стада на дальность хода производителей: чем выше численность, тем длиннее путь нерестовой ми-

грации, и наоборот ($0.34 \leq r_s \leq 0.46$; $0.0267 \leq p \leq 0.0361$) (табл. 4). Ранее мы отмечали (Базов, Базова, 2016; Базов и др., 2022), что при большой концентрации производителей в маловодные годы омуль продвигается вверх по течению, расширяя площади для нереста, либо довольствуется уже занятыми нерестилищами, если численность стада небольшая. Это подтверждает выдвинутое ранее Москаленко (1971) предположение о расширении нерестовых площадей при увеличении численности нерестового стада сиговых. Кроме того, в маловодные годы средняя протяжённость нерестовой миграции почти в 1.5 раза выше, нежели в многоводные годы. В многоводные годы омуль менее подвижен, вероятно, из-за невозможности преодолеть значительную силу потока. В то же время в маловодные годы у омуля появляется больше возможностей для рассредоточения по всему руслу Селенги и освоения возможно больших участков нерестилищ в зависимости от численности стада.

В выделенные периоды не выявлено воздействия температуры воды на протяжённость миграции (табл. 4).

Совокупный анализ влияния всех изученных параметров на протяжённость нерестовой миграции омуля в реке по периодам (обобщённые линейные модели) обнаружил сходные результаты: протяжённость нерестовой миграции омуля определялась КЗ самок омуля и расходом воды (1936–2020, периоды менее точных и точных исследований, мало- и многоводных лет, $p < 0.05$). В большей части периода точных исследований (1984–2020) и в маловодные годы (1995–2017) к значимому воздействию отмеченных факторов присоединялось влияние численности нерестового стада ($p < 0.05$).

В свою очередь указанный совокупный анализ показал, что КЗ самок омуля во все периоды, за исключением лет с менее точными исследованиями, обуславливает дату захода: чем *выше* этот показатель, тем *позднее* заход ($p \leq 0.0003$), что и отмечено в тексте ранее. В анализе не выявлено влияния температуры воды на КЗ самок омуля, вероятно, вследствие того, что к моменту захода стада в реку производители уже имеют созревшие в той или иной степени половые продукты. Тем не менее отметим, что более поздний заход стада в реку протекает на фоне понижения температуры воды. Кроме того, известно, что у сиговых рыб с понижением температуры воды наблюдается ускоренное созревание гонад: их нерест начинается и протекает в пределах $-0.4 \dots +11^\circ\text{C}$

(Решетников, 1980; Богданов, 1985). В целом у сиговых, как и у большинства рыб с осенним икрометанием, масса гонад начинает интенсивно увеличиваться в конце августа – начале сентября – за 1.5–2.0 мес. до начала нереста. То есть для сиговых характерен короткий период накопления питательных веществ в ооцитах (Дрягин, 1949; Смирнова-Залуми, 1969; Решетников, 1980; Черняев, 2017).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, протяжённость нерестовой миграции омуля в Селенге значительно варьирует во времени: в годы с пониженными значениями расхода воды и степени зрелости половых продуктов производители продвигаются выше по течению, чем в многоводные годы, и, следовательно, нерестилища располагаются в разных участках реки. Однако это не означает, что омуль является нетребовательным к нерестовым площадям. В подлёдный период в результате промерзания мелководного заиленного побережья, когда к весеннему периоду толщина льда в среднем по реке составляет 1 м, а у берегов может достигать и 2 м, для участка русла на значительном протяжении формируется схожий гидрохимический и гидрологический режим, наблюдается сравнительно однородный состав грунтов – гравийно-галечные субстраты с примесью песка и валунами.

Ранее (Bazova, Bazov, 2021) мы отмечали, что омуль нерестится на твёрдых субстратах, избегает при нересте глубин < 1.5 м и откладывает икру на глубинах 1.5–6.0 м, как правило, на плёсовых участках русла реки при скорости течения до 0.05–1.12 м/с. Наибольшая плотность икры отмечена на участках со скоростью течения 0.1 м/с. Несмотря на то что температура воды в зимний период снижается почти до 0°C, полного промерзания русла Селенги не наблюдается и в таких условиях икра омуля успешно развивается на протяжении долгих 5–6 мес. (ноябрь–апрель) при значительном снижении скорости течения, а также повышении прозрачности воды и относительно благоприятном кислородном режиме. Это изменение характеристик среды обуславливает и другие защитные функции среды обитания: метаболизм водных организмов, потенциальных потребителей икры, при таких низких температурах сводится к минимуму (Prowse, 2001; Danks, 2007). Кроме того, согласно нашим исследованиям (Базов, Базова, 2016), численность таких форм бентоса (личинки веснянок

семейств Perlidae, Perlodidae, жуков *Orectochillus vilosus* Mueller, двукрылых *Atherix ibis* Fabricius, *Hexatoma ussuriensis* Alexander, *Diamesa parancysta* Serra-Tosio) в русле Селенги в период ледостава невысока и от многоводных к маловодным годам изменяется от 5–15 до 26–28 экз/м². В малых же водотоках с повышенной численностью зообентоса икра сиговых рыб способна развиваться в составе пагона (Решетников, Богданов, 2011; Черняев, 2017), между тем данное явление в настоящее время нуждается в более тщательном исследовании. И, наконец, образование ледяного покрова также можно отнести к надёжному защитному укрытию икры от внешнего атмосферного воздействия.

Как было отмечено выше, байкальский омуль в отдельные годы нерестится также в крупных предгорных притоках Селенги – реках Чикой и Орхон. Следует добавить, что омуль никогда не заходит на нерест в такие крупные правые притоки, как реки Уда и Хилок, длиной соответственно 467 и 840 км, впадающие в Селенгу на 156 и 242 км от её устья. Значительная часть бассейна этих рек заболочена (~ 10%) либо занята тайгой – лиственницей, сосной, кедром (Иванов и др., 1973), из-за чего, вероятно, и складывается неподходящий для эмбрионального развития икры химический состав воды. Омуль не нерестится также и в более мелких горных водотоках, например таких, как Темник и Джида, длиной 314 и 567 км, впадающих по левому берегу Селенги на 310 и 346 км.

Всё перечисленное относится к свидетельствам значительной избирательности омуля к режиму эмбриогенеза икры: однообразие условий является залогом успешного развития икры на значительном протяжении бассейна реки (~ 560 км) как на территории России (~ 409 км), так и в пределах Монголии (~ 150 км).

Главным фактором, определяющим направление и протяжённость нерестовой миграции у сиговых, является сложившаяся разобщённость мест нереста и нагула. Нерестилища отделены от мест нагула иногда сотнями километров, на преодоление которых производители затрачивают до нескольких месяцев. Общая для всех проходных сиговых рыб закономерность – связь времени начала нерестовой миграции с длиной миграционного пути: чем длиннее путь, тем раньше начинается миграция (Москаленко, 1971; Шумилов, 1974; Voronov et al., 2021). Вполне соглашаясь с данным положением, отметим, что подтвердить такие сведения для всех сиговых

довольно сложно, так как даже время начала нерестовой миграции у них варьирует в широких пределах.

Москаленко (1971) и Кириллов (2002) на основании многочисленных литературных сведений и собственных исследований приводили данные по заходу и расстоянию нерестовых миграций сиговых рыб России. Так, протяжённость нерестовой миграции арктического омуля *C. autumnalis* (Pallas, 1776) в крупных реках Сибири (Енисей, Лена, Индигирка, Колыма и других) может составлять 1250–2255 км. По р. Хатанга омуль поднимался в верховья р. Хета, преодолевая до 700–800 км. На нерест в эти реки омуль заходит со второй половины июня до середины августа. Муксун *C. muksun* (Pallas, 1814) для нереста может подниматься как на небольшие расстояния (120–300 км, реки Анабар, Яна), так и преодолевать более значительный путь (600–2000 км, реки Обь, Енисей, Лена). Причём по мере увеличения численности (р. Енисей) протяжённость нерестовой миграции может увеличиваться. По Хатанге, Индигирке, Колыме преодолеваемое расстояние во время нерестовой миграции составляет 150–750 км. Заход муксуна в эти реки проходит в июне–августе. Чир *C. nasus* (Pallas, 1776) в начале июля начинает нерестовый ход по рекам Хатанга, Анабар, Яна, Индигирка, Колыма, по которым поднимается на 160–700 км. Сибирская ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, 1848 для нереста поднимается в реки Енисей, Лена, Индигирка, Пясины, Колыма (600–1560 км). Нерестилища вида отмечены по руслу и притокам рек Анадырь, Хета (130–540 км), Яна (150–240 км). На нерест ряпушка заходит со второй половины июля до середины августа, на Яне заход начинается в конце августа – начале сентября.

Можно добавить, что сиговые северо-запада Северной Америки (в том числе сибирская ряпушка, берингоморский омуль *C. laurettae* Bean, 1881) мигрируют на нерест, например в бассейне р. Юкон на расстояние до 1400–2000 км вверх по течению, нерестовая миграция последнего длится с марта по октябрь. Массовый же нерест омуля протекает в 500 км от устья Юкона (Brown et al., 2007, 2012; Brown, Daum, 2015). Следует отметить, что более подробные сведения о протяжённости миграций сиговых рыб в зарубежной литературе отсутствуют.

В целом для байкальского омуля, нерестилища которого удалены на значительные расстояния от устья рек (Селенга, Верхняя Ангара,

Баргузин – 300–560 км), начало захода на нерест приходится на конец августа – середину сентября. В малые притоки оз. Байкал с нерестилищами, удалёнными на незначительные расстояния от устья (5–50 км, реки Кичера, Большой Чивыркуй, Безымянка, Большая Речка), омуль с уже созревшими половыми продуктами заходит на 2–3 нед. позже – с середины сентября и вплоть до ледостава, при наступлении оптимальных для икрометания температур (Соллертинский, 1929; Мишарин, 1937, 1953, 1958; Тюрин, Сосинович, 1937; Селезнев, 1942; Стариков, 1953; Сорокин, 1981; Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016). Как правило, начало миграций созревающих производителей к приустьевым пространствам нерестовых рек зависит от удалённости нерестилищ от устьев рек: чем короче миграционный путь омуля к нерестилищам, тем позже и при более низкой температуре он заходит в реку, и наоборот (Шумилов, 1971, 1974).

Кроме того, в отличие от данных по Селенге замечено, что верхняя граница нерестилищ омуля в Верхней Ангаре может изменяться в зависимости от водности года: в многоводные годы омуль преодолевает мелководные перекаты, в годы с пониженным уровнем воды у него такая возможность отсутствует, поэтому, чем выше уровень воды, тем длиннее путь в процессе нерестовой миграции, и наоборот (Шумилов, 1971, 1974). Сходные результаты обнаружены и в работе Венглинского (1979): при сравнительно высоком уровне воды производители, например пеляди *C. peled* (Gmelin, 1789), чира и сига-пыжьяна *C. pidschian* (Gmelin, 1789), поднимаются по рекам Обского бассейна (Северная Сосьва, Манья и др.) гораздо выше по течению, нежели в годы с пониженным уровнем режимом.

Следовательно, помимо физиологического состояния рыб уровень (расход) воды в реках является важным разнонаправленным фактором в период их миграций к нерестилищам. На реках с повышенным уровнем режимом во время нерестового хода, где перекаты и плёсы довольно глубоки и не промерзают даже в подлёдный период, уровень воды оказывает обратное воздействие на величину миграционного пути: чем выше уровень, тем меньше протяжённость нерестовой миграции. В реках же, где уровень воды понижен во время нерестового хода и у рыб отсутствует возможность для преодоления мелководных перекатов, в маловодные годы возрастает степень использования нерестилищ, расположенных ниже по течению рек: при пони-

жении уровня воды миграционный путь сокращается, и наоборот.

Среди 22 нерестовых рек бассейна оз. Байкал в р. Селенга сосредоточено 47% нерестилищ омуля. Средняя дата захода омуля в реки зависит от длины реки и расстояния до нерестилищ ($r > -0.75$), причём длина реки определяет общую протяжённость нерестилищ, их максимальную удалённость от устья или полную протяжённость нерестовой миграции ($r > 0.8$) (Voronov et al., 2021). Кроме того, установлена зависимость протяжённости миграции омуля от зрелости половых продуктов (КЗ самок) у рыб разных периодов захода. Воронов (1993; Voronov et al., 2021) считает, что омуль в начальный период захода имеет меньший индекс зрелости⁴ и в нересте занимает верхние участки нерестилищ, омуль же, заходящий в реку позже, имеет более зрелые гонады и нерестится на участках ближе к устью реки. Гидрометеорологические условия, по мнению автора, играют второстепенную роль, сказываются лишь на динамике продвижения и не влияют на протяжённость миграции.

В другом выполненном статистическом анализе протяжённости нерестовых миграций омуля в р. Селенга (Соколов, Калягин, 2001) факторы среды, биологические параметры рыб и характеристики стада по значимости расположены в следующем порядке: дата захода нерестового стада в реку, уровень воды, температура воды, численность нерестового стада; индекс зрелости половых продуктов производителей в этих расчётах занимал последнее место. К сожалению, более подробные сведения в этой работе не представлены. По мнению авторов, необходимо учитывать, что самых верхних границ нерестилищ в годы с наиболее протяжёнными миграциями достигают лишь отдельные небольшие стаи либо единичные экземпляры производителей омуля. Чаше же нерестовый ход омуля заканчивается на более ограниченных участках речного русла с наименьшим уклоном (плёсовые участки), месторасположение которых в р. Селенга, как показывают многолетние исследования, довольно стабильно (приведены названия населённых пунктов): Ильинка–Татаурово (101–130 км от устья р. Селенга), утёс Тологой–Омулевка (175–195 км), Кибалино–Сутой (220–260 км).

⁴ Индекс зрелости (степень зрелости половых продуктов) — отношение КЗ яичников, вычисленное в отдельные моменты их созревания, к максимальному КЗ, %.

Таким образом, необходимо учитывать, что протяжённость нерестовой миграции определяется массовостью нереста основной части нерестового стада в том или ином участке водотока. Данное положение отмечено и ранее (Венглинский и др., 1979; Базов, Базова, 2016): наиболее ценные и ёмкие нерестилища сиговых рыб (пеляди, чира, тугуна *C. tugin* (Pallas, 1814), сига-пыжьяна, байкальского омуля) расположены в средней части бассейна нерестовых рек и выше, для них характерны высокие показатели плотности кладок икры при сравнительно меньшей площади мест нереста. Верхняя же граница нерестилищ определяется лишь икрой, отложенной незначительной частью наиболее крупных производителей (так называемым авангардом), заходящих на нерест, как правило, в более ранние сроки и имеющих менее развитые половые продукты.

Миграция репродуктивно обособленных нерестовых группировок сиговых рыб проходит с определённой закономерностью — производители, имеющие большую упитанность, длину и массу тела, продвигаются в числе первых и осваивают в основном дальние, предгорные нерестилища, что создаёт предпосылку для появления многочисленных генераций, так как выживание икры на таких нерестилищах выше (Селезнев, 1942; Венглинский и др., 1979; Chang-Kue, Jessop, 1997; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Богданов, 2019; Воронов и др., 2020б; наши данные). Выдвинуто предположение о сходном характере нерестовых миграций у всех сиговых рыб (Решетников, Богданов, 2011; Богданов, 2019).

Невысокую силу связи протяжённости миграции с численностью нерестового стада омуля р. Селенга можно объяснить, в первую очередь, величиной ННН-вылова (в среднем ~ 60%). Вполне возможно, что в случае отсутствия такого пресса эта связь могла бы быть намного более достоверной. Следует заметить, что численность нерестового стада омуля в XIX в. могла достигать 10 млн экз. (Базов, Базова, 2016). Вероятно, что такое многочисленное стадо, заметно поредевшее в XX–XXI вв. (в среднем до ~ 1.7 млн экз.), могло полностью распределяться по всей Селенге на территории России, а также и в её бассейне в Монголии вплоть до 500–560 км от устья.

Средние значения численности икры (~ 40–50 шт/м²) рассчитаны из средней численности стада в 1.5–1.7 млн производителей (Bazova, Bazov, 2021), следовательно, субстрат реки мог быть нерестилищем (потенциально им остающимся в настоящем и будущем) с пропорционально более высокой средней численностью икры ~ 240–

300 шт/м². По сообщениям же Красношекова (1981), в 1960–1962 гг. в нижнем течении реки на отдельных участках на 1 м² насчитывалось до 10–12 тыс. икринок омуля. Можно добавить, что Мишарин (1958) в 1930-е гг. в реках южного Байкала в разные годы находил на 1 м² 2–11 тыс. икринок омуля. Таким образом, нерестовый потенциал Селенги в настоящее время значительно превосходит возможности стада омуля при его сниженной численности в конце XX – начале XXI вв.

Строительство нескольких ГЭС и реализация других гидротехнических проектов в бассейне Селенги на территории Монголии могут оказать существенное негативное влияние на состояние нерестилищ байкальского омуля. Река Селенга – крупный предгорный водоток со значительным уклоном русла, поэтому возведение подобных сооружений может привести к стремительному снижению выживаемости икры омуля в период ледостава. По расчётам Чалова с соавт. (2016), при введении в эксплуатацию даже одного или двух гидроузлов на притоках Селенги в Монголии низкий зимний сток её воды на границе с Россией увеличится в два-три раза и приведёт к увеличению объёма вод повышенной температуры, сбрасываемых в русло реки. Увеличение температуры в период эмбриогенеза икры может привести к более раннему вылуплению личинок и последующей их гибели в условиях, отличных от оптимальных. Увеличение же скорости течения может вызвать смыв икринок с субстрата.

Реализация гидротехнических сооружений в сочетании с глобальным потеплением и другими антропогенными нарушениями может привести к катастрофическому снижению численности омуля, холодолюбивого эндемика оз. Байкал, что, несомненно, повлияет на состояние всей экосистемы бассейна озера. Река Селенга является нерестилищем и других ценных видов рыб Байкала – байкальского осетра *Acipenser baerii baicalensis* Nikolskii, 1896, занесённого в Красные книги России и Бурятии, белого байкальского хариуса *Thymallus brevipinnis* Svetovidov, 1931 и других рыб. Учитывая все приведённые факты, можно с высокой долей вероятности предсказать крах рыбной промышленности на Байкале, а применению термина “омулёвая бочка” – исчезновение из обихода научно-популярной мысли на Байкале навсегда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате длительного наблюдения (более 100 лет) за нерестовым стадом байкальского омуля в Селенге в 1920–2022 гг. выявлено, что нача-

ло захода (дата захода) омуля в реку приходится на период с 22 августа по 10 сентября (и лишь только в 2021 г. отмечен наиболее аномальный заход – 15 сентября), при средней дате захода 31 августа. Средняя температура воды в начале захода составляет 15.4 (10–20)°С, средний расход воды, по данным гидрометеопоста “Мостовой” (127 км от устья реки), в это время составляет 1670 (536–3530) м³/с. При этом средняя длина миграционного пути основной части нерестового стада омуля в р. Селенга составляет 192 км (минимальная – 85 км), верхняя же максимальная граница по годам может находиться гораздо выше по течению – вплоть до 500–560 км от устья реки.

Численность нерестового стада омуля в 1937–1964 гг. составила в среднем 2928 (807–4748) тыс. экз. с наметившейся тенденцией снижения к концу периода. Значительное падение численности (до 370 тыс. экз.) отмечено в 1965–1966 гг., после чего был введён первый запрет на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. В период восстановления и стабилизации (1969–2012) численность нерестового стада омуля варьировала от 628 до 2754 (в среднем ~ 1700) тыс. экз. В последующие десять лет (2013–2022) численность стада сократилась почти в три раза, до 572 тыс. экз., в связи с чем в 2017 г. был вновь введён запрет на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. Минимальная за всю историю наблюдений численность отмечена в 2016 и 2022 гг. (289 и 297 тыс. экз.), т.е. к настоящему времени увеличения численности до высоких пределов разных периодов не произошло.

Таким образом, несомненно, что начатый в XX и продолжающийся в XXI в. активный вековой мониторинг нерестового стада байкальского омуля в р. Селенга необходимо продолжать и в будущем во избежание исчезновения этого уникального вида ихтиофауны из экосистемы оз. Байкал.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S0042875224030044.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы весьма признательны сотрудникам Байкальского отделения БайкалНИРО и Байкальского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов: В.А. Петерфельду, П.Е. Галкову, О.И. Журавлеву, А.В. Дубинину, В.А. Кильдюшкину, А.И. Тугарину, С.Г. Афанасьеву, А.В. Варнавскому, В.В. Ткачеву, С.Д. Ильину, А.Ю. Кузнецову, С.В. Кушнareву,

С.В. Чашину, С.С. Убонову и многим другим сибирякам за помощь в отборе проб в суровых зимних условиях. Авторы выражают искреннюю признательность П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное редактирование рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Байкальского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, а также в рамках темы государственного задания Института общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН (регистрационный № 121030900141-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 2. М.: Наука, 253 с.

Афанасьев Г.А. 1980. Экология и воспроизводство байкальского омуля в р. Селенга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 22 с.

Афанасьев Г.А. 1981. Экология нерестового стада омуля реки Селенги // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 5–34.

Базов А.В., Базова Н.В. 2016. Селенгинская популяция байкальского омуля: прошлое, настоящее, будущее. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 352 с.

Базов А.В., Базова Н.В., Фролова Н.Л. 2022. Исследования влияния расхода воды на протяженность нерестовой миграции байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Coregonidae) в реке Селенге на базе многолетних данных // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 41. С. 66–84.

<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.41.66>

Богданов В.Д. 1985. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби // Экология. № 5. С. 32–37.

Богданов В.Д. 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: Изд-во УО АН СССР, 59 с.

Богданов В.Д. 2007. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого авт. округа. № 2. С. 42–49.

Богданов В.Д. 2019. Итоги исследований экологических аспектов воспроизводства сиговых рыб нижней Оби // Матер. Междунар. симп. “Экология и эволюция: новые горизонты”. Екатеринбург: Изд-во ГУ. С. 475–478.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. 2005. Экологическое состояние притоков нижней Оби (реки Харбей, Логотъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 236 с.

Венглинский Д.Л., Шишмарев В.М., Мельниченко С.М., Паракецов И.А. 1979. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб // Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Вып. 121. С. 3–37.

Войтов А.А. 1981. Биологическая характеристика и воспроизводство омуля в р. В. Ангара // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 70–75.

Воронов М.Г. 1993. Эколога-биологические основы повышения эффективности воспроизводства омуля в р. Селенге в современных условиях: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 18 с.

Воронов М.Г., Воронова З.Б., Воронов А.М. 2020а. Экспресс-методики, как надежный инструмент мониторинга биолого-физиологического состояния производителей байкальского омуля р. Селенги // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы развития аграрного сектора экономики Байкальского региона”. Улан-Удэ: Изд-во БГСХА. С. 302–307.

Воронов М.Г., Жугдурова С.В., Ахметшиакирова Е.Ю. 2020б. Морфофизиологические показатели у производителей омуля разных периодов захода в р. Селенга // Там же. С. 308–316.

Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: Изд-во СФУ, 303 с.

Дрягин П.А. 1949. Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИОРХ. Т. 28. С. 3–114.

Иванов Е.Г., Данилова Л.П., Зильберштейн В.И., Быстрова И.Ф. 1973. Описание отдельных рек // Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 16. Ангара-Енисейский район. Вып. 3. Бассейн озера Байкал (Забайкалье). Л.: Гидрометеиздат. С. 40–236.

Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.

Кириллов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир, 194 с.

Краснощеков С.И. 1981. Биология омуля озера Байкал. М.: Наука, 143 с.

Мишарин К.И. 1937. К биологии нереста омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) в речках Средней и Южной части Байкала // Изв. БГНИИ ИГУ. Т. 7. Вып. 3–4. С. 236–288.

Мишарин К.И. 1953. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля в Байкале // Изв. БГНИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те. Т. 14. Вып. 1–4. 133 с.

Мишарин К.И. 1958. Байкальский омуль // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Иркут. кн. изд-во. С. 130–287.

Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 183 с.

Обязов В.А., Смахтин В.К. 2013. Влияние изменений климата на речной сток в зимний период в Забайкалье // Метеорология и гидрология. № 7. С. 95–102.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.

Решетников Ю.С., Богданов В.Д. 2011. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 502–525.

Селезнев В.Н. 1942. Байкальский омуль, его естественное размножение и перспективы искусственного разведения // Изв. БГНИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те. Т. 9. Вып. 1–2. С. 24–38.

- Смирнова-Залуми Н.С. 1969. Причины изменения возрастного состава нерестового стада посольского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. С. 225–230.
- Соколов А.В., Калягин Л.Ф. 2001. Общая оценка уровня воспроизводства байкальского омуля // Состояние и проблемы искусственного воспроизводства байкальского омуля. СПб: Комплекс. С. 7–15.
- Соллертинский Е.С. 1929. Очерк рыбного хозяйства Бурят.-Монгол. А.С.С. Республики. Верхнеудинск: Тип. БГИ, 69 с.
- Сорокин В.Н. 1981. Условия естественного воспроизводства омуля в р. Селенга // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 34–44.
- Стариков П.С. 1953. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных нерестилищах речки Большой // Изв. БГНИИ при ИГУ. Т. 14. Вып. 1–4. С. 198–235.
- Стерлягова М.А., Карпушин А.И. 1981. Воспроизводство чивыркуйского омуля // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 82–88.
- Тюрин П.В., Сосинович П.Н. 1937. Материалы к познанию нереста байкальского омуля в р. Кичере // Изв. БГНИИ при ИГУ. Т. 7. Вып. 3–4. С. 198–224.
- Чалов С.Р., Гречушников М.Г., Варенцов М.И., Касимов Н.С. 2016. Современная и прогнозная оценка стока воды и наносов рек бассейна Селенги // География и природ. ресурсы. № 5. С. 39–48.
[https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-5\(39-48\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-5(39-48))
- Черняев Ж.А. 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Т-во науч. изд. КМК, 329 с.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., Цехановский В.В. 2002. О проявлении на Байкале глобальных изменений климата в XX столетии // Докл. РАН. Т. 383. № 3. С. 397–400.
- Шулев В.В. 1981. Состояние естественного воспроизводства омуля в р. Баргузин // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 75–82.
- Шумилов И.П. 1971. Выживаемость икры байкальского омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) на нерестилищах р. Кичеры и влияние водности реки на урожайность поколений // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 2. С. 280–289.
- Шумилов И.П. 1974. Биологические основы восстановления и рационального использования запасов северобайкальского стада омуля // Омули Байкала. Новосибирск: Наука. С. 81–134.
- Bazova N.V., Bazov A.V. 2021. Influence of abiotic factors on incubation of Baikal omul eggs in the Selenga River (Lake Baikal Basin) // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. V. 908. Article 012013.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012013>
- Brown R.J., Daum D.W. 2015. Spawning distribution of Bering ciscoes in the Yukon River // Trans. Am. Fish. Soc. V. 144. № 2. P. 292–299.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2014.988881>
- Brown R.J., Bickford N., Severin K. 2007. Otolith trace element chemistry as an indicator of anadromy in Yukon River drainage coregonine fishes // Ibid. V. 136. № 3. P. 678–690.
<https://doi.org/10.1577/T06-040.1>
- Brown R.J., Daum D.W., Zuray S.J., Carter III W.K. 2012. Documentation of annual spawning migrations of anadromous coregonid fishes in a large river using maturity indices, length and age analyses, and CPUE // Adv. Limnol. V. 63. P. 101–116.
<https://doi.org/10.1127/advlim/63/2012/101>
- Chalov S.E., Kasimov N.I., Lychagin M.I. et al. 2013. Water resources assessment of the Selenga-Baikal river system // Geoöko. V. 34. № 1–2. P. 77–102.
- Chang-Kue K.T.J., Jessop E.F. 1997. Broad whitefish radio-tagging studies in the lower Mackenzie River and adjacent coastal region, 1982–1993 // Proc. of the broad whitefish workshop “The biology, traditional knowledge and scientific management of broad whitefish”. Can. Techn. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2193. Winnipeg: DFO. P. 117–146.
- Danks H.V. 2007. How aquatic insects live in cold climates // Can. Entomol. V. 139. № 4. P. 443–471.
<https://doi.org/10.4039/n06-100>
- Frolova N.L., Belyakova P.A., Grigoriev V.Y. et al. 2017. Runoff fluctuations in the Selenga River basin // Reg. Environ. Change. V. 17. № 7. P. 1965–1976.
<https://doi.org/10.1007/s10113-017-1199-0>
- Hampton S.E., Izmet'eva L.R., Moore M.V. et al. 2008. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Glob. Chang. Biol. V. 14. № 8. P. 1947–1958.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x>
- Prowse T.D. 2001. River-ice ecology. II: biological aspects // J. Cold Reg. Eng. V. 15. № 1. P. 17–33.
[https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0887-381X\(2001\)15:1\(17\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0887-381X(2001)15:1(17))
- Voronov M.G., Bolshunova E.A., Luzbaev K.V. 2021. Spawning migrations of the Baikal omul // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. V. 670. Article 112017.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/670/1/012017>

DISTANCE OF THE SPAWNING MIGRATION OF BAIKAL OMUL *COREGONUS MIGRATORIUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) IN THE SELENGA RIVER (LAKE BAIKAL BASIN)

A. V. Bazov¹, N. V. Bazova^{2, *}, and N. L. Frolova³

¹*Baikal Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Ulan-Ude, Russia*

²*Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia*

³*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

*E-mail: selengan@yandex.ru

The results of a study of the distribution of eggs of Baikal omul *Coregonus migratorius* in a large foothill watercourse in Siberia in 1935–2022 are presented. The distance of omul spawning migration in the Selenga River (some of the river parameters are taken into account since 1920) depends on a certain combination of abiotic environmental factors, biological parameters of spawners, timing of entry into the river, and the number of their spawning herd. The distance of migration has a high inverse correlation with the degree of maturity of the spawners, which is expressed by the maturity index of omul females, as well as with the timing of herd entry into the river and water consumption at the beginning of migration (September). The higher the maturity of the reproductive products of spawners, the shorter the migration route, and vice versa. In addition, the maturity of spawners also determines the timing (date) of stock entry into the river: less mature individuals enter the river earlier and are distributed at spawning grounds higher upstream, while more mature individuals enter the river later and spawn downstream of the river. The distance of omul spawning migration increases during a decrease in the water flow of the Selenga River in September and, on the contrary, decreases with increase in water flow. Finally, The distance of the spawning route of omul in Selenga is determined by the size of the spawning stock: the higher the number of spawners, the more area they need for spawning and the longer their spawning route. Water temperature does not influence the length of omul spawning migration. The spawning run takes place against the background of a decrease in water temperature in the river.

Keywords: Baikal omul *Coregonus migratorius*, biological characteristics, spawning herd, distance of spawning migration, environmental factors, Selenga River.

УДК 597.556.334.1(265.51)

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРЕДЕЛЕНИИ, НЕКОТОРЫХ ЧЕРТАХ ЭКОЛОГИИ И РАЗМЕРНОМ СОСТАВЕ ЗАЙЦЕГОЛОВОГО ТЕРПУГА *HEXAGRAMMOS LAGOCEPHALUS* (HEXAGRAMMIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2024 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}, Д. А. Терентьев¹

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

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

*E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.

После доработки 10.01.2024 г.

Принята к публикации 17.01.2024 г.

По материалам, собранным в ходе мониторинга донного тралового промысла, впервые представлены данные о распределении, термических условиях обитания и размерном составе зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период. Основные места поимок этого вида локализованы на участках со сложным рельефом дна, преимущественно у выступающих мысов на глубинах 134–498 м при температуре придонного слоя воды 0.5–3.8°C. Высокие значения частоты встречаемости и уловов в феврале–марте отмечены в диапазоне 201–400 м, в то время как в апреле–мае зафиксирована постепенная миграция части рыб на шельф. Установлено, что зайцевого терпугу не присущи пространственные изменения размерного состава, а основу уловов формируют среднеразмерные особи абсолютной длиной 39–47 см. Результаты анализа зависимости длина–масса тела рыб юго-западной части Берингова моря в сопоставлении с таковой для тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских о-вов могут указывать на сходный характер роста зайцевого терпуга в смежных акваториях.

Ключевые слова: зайцевого терпуг *Hexagrammos lagocephalus*, встречаемость, распределение, экология, размерный состав, юго-западная часть Берингова моря.

DOI: 10.31857/S0042875224030057 EDN: FNQTWE

В элиторали дальневосточных морей зайцевого терпуг *Hexagrammos lagocephalus* является типичным представителем семейства Hexagrammidae, уступая среди этой группы рыб по численности и биомассе лишь видам рода *Pleurogrammus*. Наиболее обилен вдоль Курильских о-вов и юго-восточного побережья Камчатки, где считается потенциальным объектом промысла (Рутенберг, 1962; Золотов, 1985, 1993, 2012; Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014).

Первые сведения, характеризующие отдельные черты биологии зайцевого терпуга (размеры, возраст, питание, размножение и раннее развитие), были изложены Кляшториным (1962) и Горбуновой (1962). Кроме того, ограниченная информация о встречаемости и условиях

обитания этого вида отражены в более поздних работах по ихтиофауне литорали и верхней сублиторали у Восточной Камчатки, Курильских и Командорских о-вов (Пинчук, 1976а, 1976б; Матюшин, 1982; Токранов, 1990, 2020; Кусакин и др., 1997; Токранов, Шейко, 2009, 2015; Токранов Мурашева, 2018, 2020; Железняк, 2023). Однако целенаправленные исследования жизненного цикла зайцевого терпуга начали проводить только с 1980-х гг., и они затрагивали преимущественно тихоокеанские воды Курило-Камчатского региона. В этой акватории были рассмотрены: распределение вида и влияющие на него факторы, питание и пищевые отношения в сообществе ассоциированных с ним других видов рыб, поведение, особенности

репродуктивной биологии (Токранов, Полутов, 1984; Золотов, 1985, 1993, 2010, 2012; Золотов, Токранов, 1989, 1991; Orlov, 1999; Гомелюк, 2000; Орлов, Золотов, 2010). Тем не менее западную часть Берингова моря в отношении зайцеголового терпуга подобные исследования до сих пор не затрагивали. Вся имеющаяся до настоящего времени информация сводилась лишь к оценке его встречаемости в уловах и обилия (Борец, 1985, 1997; Гаврилов, Глебов, 2002; Балыкин, Токранов, 2010; Золотов и др., 2013). Цель нашей работы — охарактеризовать распределение, некоторые стороны экологии и размерный состав зайцеголового терпуга в прикамчатских водах Берингова моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран авторами в ходе мониторинга донного тралового промысла на судах японской постройки типа “Хокутэн-сэн” в юго-западной части Берингова моря в феврале—мае 2008, 2011 и 2018—2021 гг. Обработаны результаты 208 тралений, выполненных на глубинах 114—600 м (табл. 1, рис. 1). В 2008 и 2011 гг. в качестве орудия лова использовали донный трал ДТ 74/110 (Япония), вертикальное раскрытие которого варьировало в пределах 6—8 м, горизонтальное — 30.9—42.5 м. В 2018—2021 гг. применяли донный трал Selstad 810 msk Streamline (Норвегия) с соответствующими раскрытиями 9—12 и 35.7—45.0 м. Размер ячеи в кутцевой части первого орудия лова составил 60 мм, второго — 110 мм. Скорость судов во время тралений варьировала от 2.6 до 4.1 (в среднем 3.2) узлов.

Места поимок зайцеголового терпуга нанесены на карту в программе ArcView GIS 3.3. Частоту встречаемости (в %) определяли как соотношение числа результативных тралений (в уловах которых обнаружен исследуемый вид) к их общему числу.

Абсолютную длину тела (TL) рыб измеряли от кончика рыла до конца хвостового плавника с точностью до 1 см. Всего промерено 310 экз. Батиметрическое распределение и размерный состав представлены по гидрологическим периодам: зима (февраль—март) и весна (апрель—май) (Лучин и др., 1999). Для выявления связи массы тела (W) зайцеголового терпуга с его длиной использовали уравнение степенной зависимости:

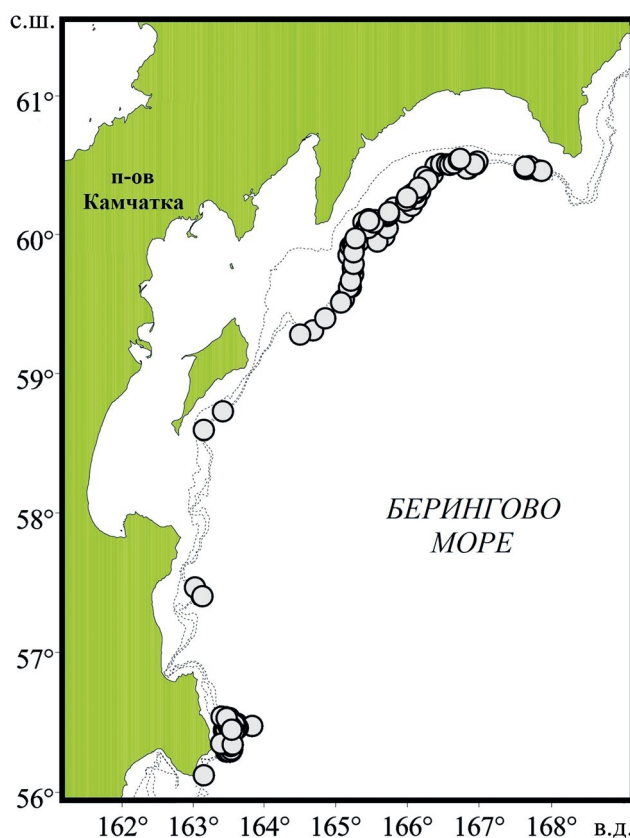


Рис. 1. Схема расположения промысловых тралений (○) в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011, 2018—2021 гг. Здесь и на рис. 2: (---) — изобаты 100, 200 и 500 м.

Таблица 1. Список промысловых рейсов, выполненных в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период, материалы которых использованы в работе

Судно	Месяц, год	Глубины, м	N/N_R	n
РТМ “Камлайн”	III—V.2008	140—550	25/8	16
То же	IV.2011	232—473	14/2	
СРТМ “Антей”	III—IV.2018	130—600	32/8	9
РТМ “Камлайн”, СРТМ “Геркулес”	III—V.2019	114—430	61/10	64
СРТМ “Геркулес”	II—IV.2020	126—510	57/17	204
То же	II—III.2021	150—400	19/6	17

Примечание. РТМ — рыболовный траулер морозильный, СРТМ — средний рыболовный траулер морозильный. Здесь и в табл. 2, 3: N — общее число тралений. Здесь и в табл. 2, 3, 5: N_R — число результативных тралений, в уловах которых отмечен зайцеголовый терпуг *H. lagcephalus*. Здесь и в табл. 4: n — число промеренных особей зайцеголового терпуга, экз.

$W = aTL^b$, где a – константа, b – степенной коэффициент (Винберг, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зайцеголовый терпуг был обычным видом прилова при промысле северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius*, трески *Gadus macrocephalus* и камбал (Pleuronectidae). Частота встречаемости по годам варьировала в пределах 14.3–32.0%. Основные места поимок исследуемого вида локализованы на участках с резким перепадом глубин напротив выступающих мысов Африка и Говена – соответственно 40 и 7 случаев из 53. На значительной площади Олюторского залива зайцеголовый терпуг отсутствовал. Кроме того, он отмечен юго-восточнее о-ва Карагинский и в северной части зал. Озёрный (рис. 2).

Примечательно, что для величины прилова вида и частоты его встречаемости по месяцам характерны разнонаправленные сезонные динамики. При увеличении количества результативных уловов (с 13.0 до 27.3–27.6%) их средние значения на час траления снижались, составив в феврале 190 экз. (223.2 кг), а в мае – 41 экз. (53.1 кг) (табл. 2). Заметим, что, несмотря на некоторые различия в конструктивных особенностях использованных тралов, аналогичные динамики встречаемости и величины прилова исследуемого вида были характерны для этих орудий лова и по отдельности.

В юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период зайцеголовый терпуг отмечен в батиметрическом диапазоне 134–498 м. В феврале–марте высокие значения частоты встречаемости и средних уловов на усилие были характерны для интервала 201–400 м, при этом на глубинах < 150 м вид не зарегистрирован. Однако в апреле–мае он наблюдался в двух диапазонах – 134–200 и 301–400 м – при уже полном отсутствии глубже 400 м (табл. 3).

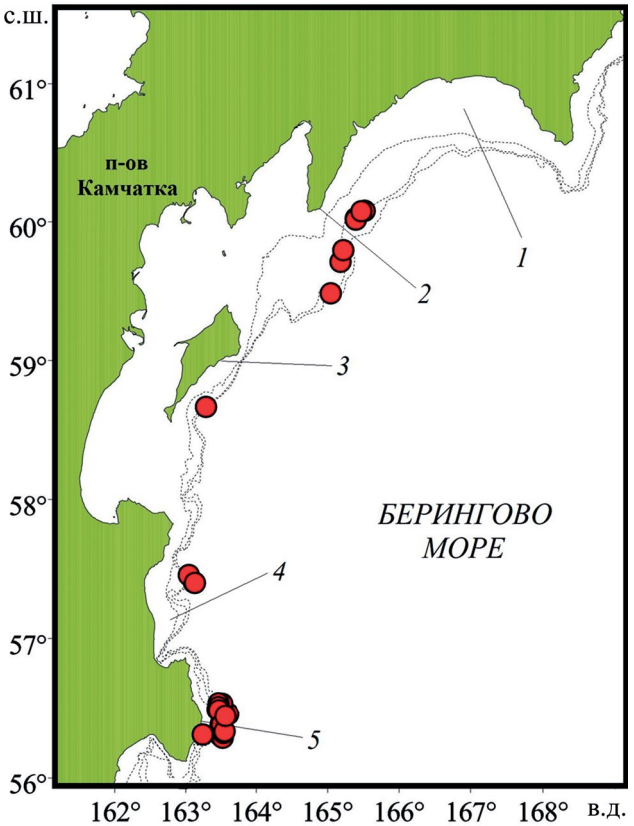


Рис. 2. Места поимок (●) зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг.: 1 – Олюторский залив, 2 – м. Говена, 3 – о. Карагинский, 4 – зал. Озёрный, 5 – м. Африка.

Температура придонного слоя воды в местах поимок зайцеголового терпуга варьировала от 0.5 до 3.8°C. Наиболее часто (71.4%) этот вид отмечали при 1.0–2.0°C (рис. 3). В этом же интервале отловлено и большее число рыб с пиком (44.6%) в диапазоне 1.5–2.0°C.

В уловах зайцеголовый терпуг был представлен особями TL 27–59 см. Однако зимой и весной доминирующие размерные группы оказались различны. В феврале–марте преобладали

Таблица 2. Динамика уловов и частота встречаемости зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг.

Месяц	Улов на 1 ч траления*		ЧВ, %	N/N_R
	экз.	кг		
II	15–324/190	18.9–424.6/223.2	13.0	23/3
III	4–281/87	3.4–286.8/72.9	27.6	123/34
IV	1–266/65	0.8–263.8/73.1	21.6	51/11
V	33–48/41	44.4–69.9/53.1	27.3	11/3

Примечание. *До черты – пределы варьирования, после – среднее значение. Здесь и в табл. 3: ЧВ – частота встречаемости.

Таблица 3. Батиметрическое распределение зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг.

Глубины, м	Зима (февраль–март)					Весна (апрель–май)				
	Улов*		ЧВ, %	N/N_R	W , г	Улов*		ЧВ, %	N/N_R	W , г
	экз.	кг				экз.	кг			
< 150				6/		101	107.5	23.5	17/4	1095
150–200	58	42.0	18.9	37/7	711	30	33.6	31.8	22/7	1171
201–250	83	79.8	40.7	27/11	914				8/	
251–300	133	101.2	25.0	24/6	1009				4/	
301–350	111	113.6	24.1	29/7	1120	55	72.5	25.0	4/1	1318
351–400	117	107.1	38.5	13/5	896	85	113.1	50.0	4/2	1342
> 400	40	38.3	10.0	10/1	958				3/	

Примечание. *Средние значения на 1 ч траления, W – средняя масса рыб.

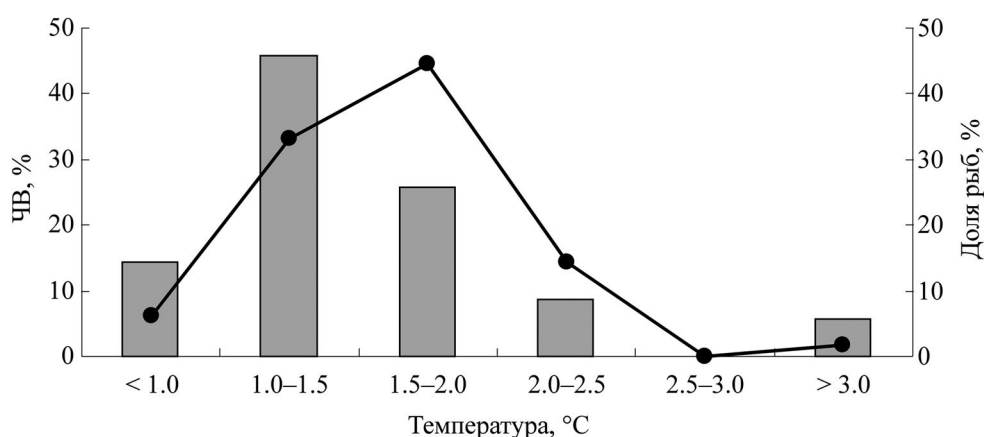


Рис. 3. Частота встречаемости (■) и доля (—●—) зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в траловых уловах в зависимости от температуры придонного слоя воды в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг.

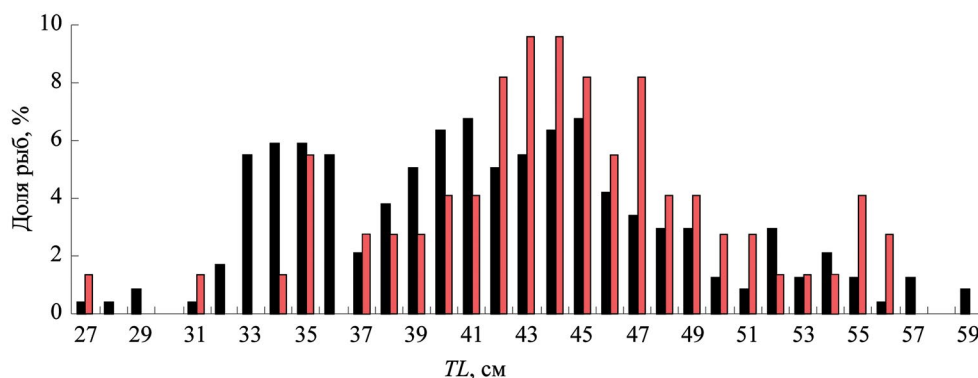


Рис. 4. Размерный состав зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в траловых уловах в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг.: (■) – февраль–март ($M = 41.8$ см, $n = 237$ экз.), (■) – апрель–май ($M = 44.2$ см, $n = 73$ экз.). Здесь и на рис. 5: TL – абсолютная длина тела.

рыбы TL 33–36 (22.8%) и 39–45 см (41.7%), в апреле–мае – 42–47 см (49.3%) (рис. 4). Характерно, что с увеличением глубины возрастало количество более крупных особей. Если в нижней части шельфа (134–200 м) доминировал зай-

цеголовый терпуг TL 30–45 см, то в верхней батии (301–400 м) – 36–55 см (табл. 4).

Зависимость массы тела (W , г) зайцевого терпуга от его длины (TL , см) аппроксимируется следующей степенной функцией:

Таблица 4. Распределение особей зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* разных размерных групп по глубинам в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг., %

Глубины, м	Размерная группа, см							<i>M</i>	<i>n</i>
	< 30	30–35	36–40	41–45	46–50	51–55	> 55		
134–200	0.8	28.1	19.0	29.8	14.0	6.6	1.7	40.9	121
201–300	2.3	9.2	22.3	30.8	22.3	10.0	3.1	43.4	130
301–400	1.7	10.2	18.6	42.4	11.9	11.8	3.4	43.1	59

Примечание. *M* – средняя абсолютная длина рыб, см.

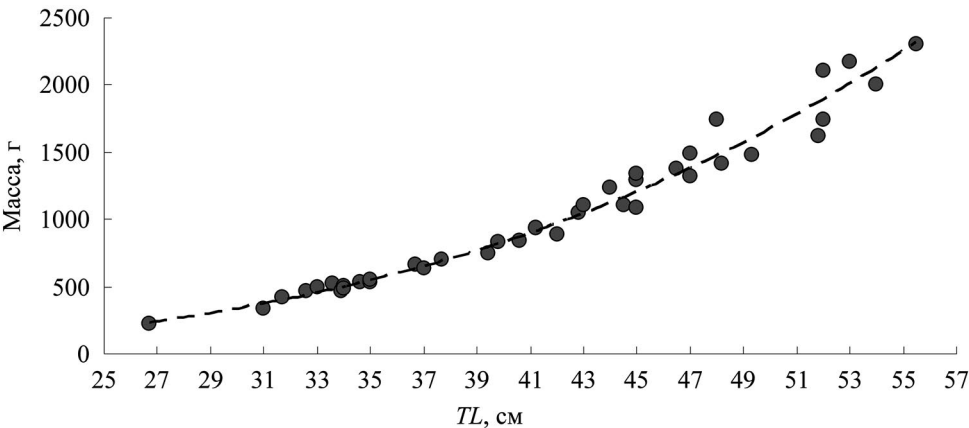


Рис. 5. Зависимость массы (*W*) от длины (*TL*) тела зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* юго-западной части Берингова моря: $W = 0.0083 TL^{3.1224}$, $R^2 = 0.985$, $n = 40$ экз.

$W = 0.0083 TL^{3.1224}$, $R^2 = 0.985$. Линия регрессии хорошо совпадает с эмпирическими данными (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

В западной части Берингова моря зайцевого терпуг считается многочисленным видом (Шейко, Фёдоров, 2000; Балыкин, Токранов, 2010). Однако в районе наших исследований максимальные его уловы на единицу времени были невелики – 324 экз/ч траления или 424.6 кг/ч траления (табл. 2). Исходя из этих величин и частоты встречаемости по годам, которая не превышала 32%, зайцевого терпуга можно считать хоть и обычным компонентом донной ихтиофауны, но не достигающим высокого (как в тихоокеанских водах) обилия видом. Для сравнения: у северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки его уловы могут составлять > 1.0–2.5 т/ч траления. При этом существенные объёмы прилова зайцевого терпуга характерны именно в зимние месяцы с последующим уменьшением в весенне-летний период, что связано с постепенной миграцией особей в верхнюю часть шельфа для нереста (Золотов, 1985; Орлов, Золотов, 2010).

Схожую картину сезонных изменений величины уловов мы отметили и для юго-западной части Берингова моря, где этот средний показатель на 1 ч траления с февраля по май сократился более чем в четыре раза (табл. 2).

Ранее установлено (Золотов, 1985, 1993), что распределение зайцевого терпуга в пределах ареала имеет мозаичный характер – вид концентрируется на участках со сложным рельефом дна и скально-каменистым грунтом, а также наличием локальных циркуляций вод. При этом места с относительно плотными его скоплениями чередуются с обширными пространствами, где он вовсе отсутствует. Несмотря на то что в ходе мониторинговых работ в феврале–мае не были полностью обследованы нижняя часть шельфа и прилегающие районы материкового склона (рис. 1), можно предполагать, что в юго-западной части Берингова моря для зайцевого терпуга продолжает сохраняться прерывистый тип распределения. В подтверждение этому служит почти полное его отсутствие в Олюторском заливе, где он отмечен в уловах лишь четырёх тралений (на траверзе м. Говена) из 90 (рис. 2). Кроме того, по материалам более ранних донных траловых съёмок (Борец, 1985; Гаврилов, Глебов,

2002; Золотов и др., 2013), в юго-западной части Берингова моря зайцеголовый терпуг также был очень редок и представлен единичными экземплярами, а его доля по массе составляла < 1.0%.

Зайцеголовый терпуг является эврибатным видом и в течение жизненного цикла обитает в широком батиметрическом диапазоне, совершая чётко выраженные сезонные вертикальные миграции. У Курильских о-вов и юго-восточного побережья Камчатки встречается от глубин 20–40 см (приливо-отливная зона) до 665 м, хотя поимки глубже 550–600 м довольно редки (Кляшторин, 1962; Золотов, 1985; Орлов, Золотов, 2010; Berger, Core, 2020). В тихоокеанских водах в зимне-весенний период наиболее многочислен в диапазоне 300–500 м (Золотов, 1985; Орлов, Золотов, 2010). По нашим данным, в юго-западной части Берингова моря нижняя граница вертикального распределения зайцеголового терпуга не превышает 500 м. При этом зимой основная часть особей концентрируется в интервале 201–400 м, а весной наблюдается постепенное смещение некоторой части рыб на глубины < 200 м (табл. 3).

Известно (Золотов, Токранов, 1989, 1991), что летом во время нереста в верхней сублиторали на неровных участках дна в пределах пояса подводной растительности зайцеголовый терпуг образует сезонное сообщество со сходными по экологии белобрюхим *Hemilepidotus jordani* и пёстрым *H. gilberti* получешуйниками, а также северным однопёрым терпугом. Анализ траловых уловов показал, что в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период эти виды также обитают совместно, причём одновременное их присутствие зафиксировано от нижней части шельфа до прилегающих районов материкового склона (табл. 5). Тем не менее зайцеголовый терпуг среди них не был доминирующим, лишь изредка его доля по массе могла

превышать таковую пёстрого получешуйника на глубинах 200–400 м. Таким образом, можно предполагать, что все четыре вида являются составной частью донного ихтиоценоза и занимают один биотоп не только в определённый период года, а в течение всего их жизненного цикла.

По сведениям Золотова (1985), зайцеголовый терпуг может обитать в очень широком интервале температур придонных вод: от –1.4 до 13.0°C. При этом у тихоокеанского побережья Камчатки и Северных Курил с января по апрель термические условия обитания не всегда постоянны. В этом районе температура придонного слоя варьирует от –0.9 до 2.3°C. Тем не менее основная часть особей зимой избегает отрицательных значений этого параметра и локализуется в пределах тёплой промежуточной водной массы, температура которой может достигать 3.0–3.5°C. Именно для этого интервала были характерны высокие уловы зайцеголового терпуга у северных Курильских о-вов в 1990-е гг. (Орлов, Золотов, 2010). В районе наших исследований в феврале–мае этот вид зарегистрирован при меньших значениях температуры воды (рис. 3). Примечательно, что большая часть рыб поймана на участках дна, где диапазон варьирования параметра не превышал 1°C. Наши результаты по батиметрическому распределению и термическим условиям могут свидетельствовать о том, что в юго-западной части Берингова моря зайцеголовому терпугу в зимне-весенний период также свойственно обитание в тёплом промежуточном слое. Характерно, что эта водная масса представлена тихоокеанскими водами (уже в трансформированном виде), поступающими в Берингово море через глубоководные проливы Алеутских о-вов, а глубина их залегания варьирует от 150–250 до 700–1000 м (Арсеньев, 1967; Давыдов, Липецкий, 1970; Ohtani, 1973; Лучин и др., 1999; Хен, 2010).

Таблица 5. Доля в уловах по массе зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* и близких по экологии видов в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2008, 2011 и 2018–2021 гг., %

Глубины, м	Вид (N_R)			
	<i>H. lagocephalus</i> (53)	<i>Pleurogrammus monopterygius</i> (48)	<i>Hemilepidotus gilberti</i> (47)	<i>H. jordani</i> (51)
< 200	<0.1–5.9/1.2	<0.1–94.1/34.9	0.4–9.0/2.4	0.5–11.9/3.1
200–300	<0.1–6.4/0.9	0.1–92.9/56.7	0.2–4.8/1.8	0.5–36.4/7.1
301–400	<0.1–5.2/1.2	0.2–85.8/45.1	0.1–2.1/0.9	0.2–4.8/1.9
> 400	0.6	71.7		0.5

Примечание. До черты — пределы варьирования, после — среднее значение.

Среди представителей рода *Hexagrammos* исследуемый вид является одним из наиболее крупных и может достигать TL 61 см (Mecklenburg et al., 2002; Фадеев, 2005). По этому показателю он незначительно уступает только десятилинейному терпугу *H. decagrammus*, максимальная длина которого составляет 63 см (Cope, Berger, 2020; Love et al., 2021). В траловых уловах у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских о-вов отмечен зайцеголовый терпуг TL 23–58 см, а основу формировали особи TL 36–49 см (Золотов, 1993; Орлов, Золотов, 2010). В юго-западной части Берингова моря в период наших исследований доминировали рыбы близких размерных групп – 39–47 см. Только в феврале–марте зафиксирован существенный прилов зайцеголового терпуга меньшей длины (33–36 см) (рис. 4). Описанный характер сезонных изменений размерного состава указывает на совместную зимовку части молоди и половозрелых особей, что было отмечено (Орлов, Золотов, 2010) и для тихоокеанских вод. Это подтверждается и значениями средней массы зайцеголового терпуга по глубинам, где таковая в феврале–марте в диапазонах 150–250 и 351–498 м составила < 1000 г (табл. 3). Тем не менее большая часть мелких рыб всё же распределена в нижней части шельфа (до 200 м). Здесь их средняя длина была 40.9 см, в то время как глубже 200 м – > 43.0 см (табл. 4). Таким образом, исследуемому виду не присущи изменения размерного состава географически.

По данным Орлова и Золотова (2010), для зайцеголового терпуга, обитающего в тихоокеанских водах у Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки, аллометрическая зависимость массы тела от длины без разделения по полу имеет вид: $W = 0.0088 TL^{3.1209}$ ($R^2 = 0.9018$). Несмотря на то что она получена на основании большего (чем в нашем исследовании) числа взвешенных и промеренных рыб (765 экз.), формула, которую мы вывели для 40 особей из юго-западной части Берингова моря, оказалась с ней сходна (рис. 5). Учитывая весьма близкие в обоих случаях значения степенного коэффициента (b), можно предполагать, что рост зайцеголового терпуга в пределах смежных районов носит аналогичный характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арсеньев В.С. 1967. Течения и водные массы Берингова моря. М.: Наука, 135 с.
Балыкин П.А., Токранов А.М. 2010. Ихтиофауна и рыболовство северо-западной части Берингова моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 17. С. 48–65.

Борец Л.А. 1985. Состав и современное состояние сообщества донных рыб Карагинского залива // Изв. ТИНРО. Т. 110. С. 20–28.

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

Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.

Гаврилов Г.М., Глебов И.И. 2002. Состав донного ихтиоцены в западной части Берингова моря в ноябре 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 1027–1037.

Гомелюк В.Е. 2000. Сравнительный анализ повседневного поведения и образа жизни трёх видов терпугов рода *Hexagrammos* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 79–90.

Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 111–182.

Давыдов И.В., Липецкий Ф.Ф. 1970. К гидрологии Карагинского и Олюторско-Наваринского рыбопромысловых районов Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 178–193.

Железняк М.Ю. 2023. Литоральная ихтиофауна острова Матуа (Курильские острова) // Зоол. журн. Т. 102. № 6. С. 675–680.

<https://doi.org/10.31857/S0044513423060144>

Золотов О.Г. 1985. О распределении зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas) в Курило-Камчатских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 25. № 4. С. 603–609.

Золотов О.Г. 1993. Некоторые черты экологии зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas) в прибрежных водах Камчатки и северных Курильских островов // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КОТИНРО. С. 190–201.

Золотов О.Г. 2010. Терпуговые рыбы (Hexagrammidae) прикамчатских вод: распределение и некоторые черты биологии // Матер. XI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 92–95.

Золотов О.Г. 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 24. С. 30–67.

Золотов О.Г., Токранов А.М. 1989. Экологические особенности репродуктивного периода терпугов (Hexagrammidae) и получешуйников (Cottidae) в тихоокеанских водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 3. С. 430–438.

Золотов О.Г., Токранов А.М. 1991. Особенности питания терпугов (Hexagrammidae) и получешуйников (Cottidae) в период нереста в верхней сублиторали восточной Камчатки // Там же. Т. 31. № 1. С. 130–137.

- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Спирин И.Ю. 2013. Состав и современное состояние сообщества демерсальных рыб Карагинского и Олюторского заливов // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 85–103.
- Кляшторин Л.Б. 1962. Наблюдения над терпугами Курильских островов // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 104–109.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. и др. 1997. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука, 168 с.
- Лучин В.А., Меновицков В.А., Лаврентьев В.М., Хен Г.В. 1999. Гидрология вод // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 10. Берингово море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеиздат. С. 77–153.
- Матюшин В.М. 1982. К ихтиофауне литорали Восточной Камчатки // Биология моря. № 4. С. 60–62.
- Орлов А.М., Золотов О.Г. 2010. Распределение и некоторые черты биологии зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 216–230.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пинчук В.И. 1976а. Ихтиофауна литорали Курильских островов // Биология моря. № 2. С. 49–55.
- Пинчук В.И. 1976б. Ихтиофауна литорали Командорских островов // Там же. № 5. С. 28–37.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3–100.
- Токранов А.М. 1990. К познанию морской ихтиофауны Кроноцкого заповедника // Вопр. географии Камчатки. Вып. 10. С. 173–178.
- Токранов А.М. 2020. Ихтиофауна литорали прикамчатских вод и сопредельной северо-западной части Берингова моря // Вестн. КамчатГТУ. Вып. 53. С. 66–80. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-53-66-80>
- Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2018. Ихтиофауна литорали Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 422–427. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040161>
- Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2020. Рыбы // Флора и фауна острова Матуа (средние Курильские острова): атлас-определитель. Т. 1. Море. Череповец: Интрон. С. 316–335.
- Токранов А.М., Полутов В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. № 9. С. 1363–1373.
- Токранов А.М., Шейко Б.А. 2009. К познанию ихтиофауны прибрежных вод острова Старичков // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. С. 250–262.
- Токранов А.М., Шейко Б.А. 2015. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исследования вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 36. С. 48–54. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.36.48-54>
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 365 с.
- Хен Г.В. 2010. Гидрометеорологическая характеристика западной части Берингова моря // Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 14–36.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Berger A.M., Cope J.M. 2020. *Hexagrammos lagocephalus*. The IUCN Red List of threatened species. e. T158882544A158883843. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T158882544A158883843.en>
- Cope J.M., Berger A.M. 2020. *Hexagrammos decagrammus*. The IUCN Red List of threatened species. e. T158882453A158883838. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T158882453A158883838.en>
- Love M.S., Bizzarro J.J., Cornthwaite A.M. et al. 2021. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico // Zootaxa. V. 5053. № 1. 285 p. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Ohtani K. 1973. Oceanographic structure in the Bering Sea // Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ. V. 21. № 1. P. 65–106.
- Orlov A.M. 1999. Trophic relationships of commercial fishes in the Pacific waters off southeastern Kamchatka and the northern Kuril Islands // Ecosystem approaches for fisheries management. Univ. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-99-01. P. 231–263. <https://doi.org/10.4027/eafm.1999.20>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc, 1037 p.

**FIRST DATA ON THE DISTRIBUTION, SOME FEATURES OF ECOLOGY
AND SIZE COMPOSITION OF ROCK GREENLING *HEXAGRAMMOS
LAGOCEPHALUS* (HEXAGRAMMIDAE) IN THE SOUTHWESTERN
BERING SEA DURING THE WINTER-SPRING PERIOD**

Yu. K. Kurbanov^{1, 2, *}, D. A. Terentiev¹

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

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

**E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru*

Based on the materials collected during the monitoring of bottom trawl fishery, the data on the distribution, thermal habitat conditions and size composition of the rock greenling *Hexagrammos lagocephalus* in the southwestern Bering Sea in the winter-spring period are presented for the first time. The main sites of catches of this species are located in areas with a complex bottom relief, mainly at protruding capes at depths of 134–498 m at a near-bottom layer of water temperature of 0.5–3.8°C. High frequency of occurrence and catches in February–March were recorded in the range from 201–400 m, while in April–May, a gradual migration of some fish to the shelf was observed. It was found that rock greenling is not characterized by spatial changes in the size composition, and the catches are mainly formed by medium-sized individuals with a total length of 39–47 cm. The results of the analysis of the length–weight relationship of fish in the southwestern Bering Sea in comparison with that in the Pacific waters off Kamchatka and the northern Kuril Islands may indicate a similar growth pattern of rock greenling in adjacent waters.

Keywords: rock greenling *Hexagrammos lagocephalus*, occurrence, distribution, ecology, size composition, southwestern Bering Sea.

УДК 597.552.51.574.32

КАРЛИКОВАЯ МАЛЬМА *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) ИЗ ГОРНЫХ ОЗЁР СУБНИВАЛЬНОГО ПОЯСА КАМЧАТКИ

© 2024 г. Е. В. Есин^{1, *}, Д. А. Медведев¹, Н. Б. Коростелев¹, Г. Н. Маркевич¹

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

*E-mail: evgesin@gmail.com

Поступила в редакцию 06.09.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 23.11.2023 г.

Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) демонстрируют спектр вариантов гетерохроний онтогенеза, приводящий к появлению контрастных внутривидовых фенотипов. Мы исследовали жилые изолированные популяции гольца-мальмы *Salvelinus malma* из холодноводных озёр субнивальной зоны Камчатки и обнаружили ранее не описанный для вида тренд пedomорфоза. Специализация связана с торможением соматического роста в сравнении с широко распространённой на Камчатке проходной и озёрно-речной мальмой из открытых водных систем. Молодь из изолированных озёр отличается сравнительно высокой жирностью мышечной ткани. При этом темпы полового созревания и морфологической дифференциации остаются близки к таковым у мигрантной мальмы, пedomорфоз в строении черепа проявляется незначительно, число сериальных элементов не снижается. Мальма из изолированных горных озёр к восьми-девяти годам не вырастает крупнее 20 см, средний возраст в её нерестовых группировках составляет 6.2 года (мигрантная мальма в среднем живёт столько же и вырастает в 1.6–2.0 раза крупнее). Карликовость возникает за малое число поколений, поскольку фенотипически сходные варианты обнаружены в популяциях возрастом как более 12 000, так и менее 400 лет.

Ключевые слова: жилая популяция, изолят, гетерохрония, пedomорфоз, гольцы.

DOI: 10.31857/S0042875224030064 **EDN:** FNPJEG

Одним из ключевых механизмов эволюции онтогенеза и адаптаций фенотипа животных рассматривают гетерохронии, под которыми понимают изменения темпа и продолжительности процесса развития организма или его частей относительно предкового варианта. Классификация гетерохронных процессов изначально была выполнена на таксонах высокого ранга по палеонтологической летописи (McKinney, McNamara, 1991; Hall, 1998; Gould, 2002; Шишкин, 2016), однако все варианты гетерохроний также отчётливо проявляются в новейших эволюционных радиациях на видовом и внутривидовом уровнях, в частности у костистых рыб (De Beer, 1958; Глубоковский, 1995; Smith, 2001; Шкиль и др., 2015; Voskoboinikova et al., 2020).

Широкий спектр вариантов гетерохроний мы обнаружили у гольца-мальмы *Salvelinus malma* на Камчатке. В микроэволюции мальмы описаны случаи диссоциированных гетерохроний (в понимании Райлли с соавт.: Reilly et al., 1997), когда у узко специализированных симпатрических форм наблюдаются некомпенсированные или

разнонаправленные тенденции изменения признаков отдельных структур: ускоренная дифференциация одних модулей черепа и торможение развития других (Markevich et al., 2023), ускоренный соматический рост на фоне торможения смены отдельных стадий развития (Esin et al., 2021) и тому подобное. Также для изолированных мономорфных популяций мальмы известны примеры сдвигов развития, когда до момента полового созревания происходит изменение общих темпов соматического роста и морфологической дифференциации относительно популяций мигрантной (проходной и озёрно-речной) мальмы, обитающей и нерестящейся ниже по течению в большинстве сообщающихся с морем экосистем Камчатки. Ранее мы описали два варианта пedomорфоза, приводящие к переходу ювенильных черт во взрослое состояние. В одном случае происходят торможение роста, анатомическая редукция и миниатюризация на фоне ускоренного полового созревания в химически загрязнённых водотоках вулканических территорий (Esin et al., 2020); в другом — в чистых горных ручьях

наблюдаются опережающий морфологическую дифференциацию быстрый рост и раннее созревание (Есин, 2015). Второй вариант также широко распространён в качестве одного из каналов развития самцов (так называемых “precocious male parts” — по: Koseki, 2004) из потомства проходной мальмы (Савваитова, 1989).

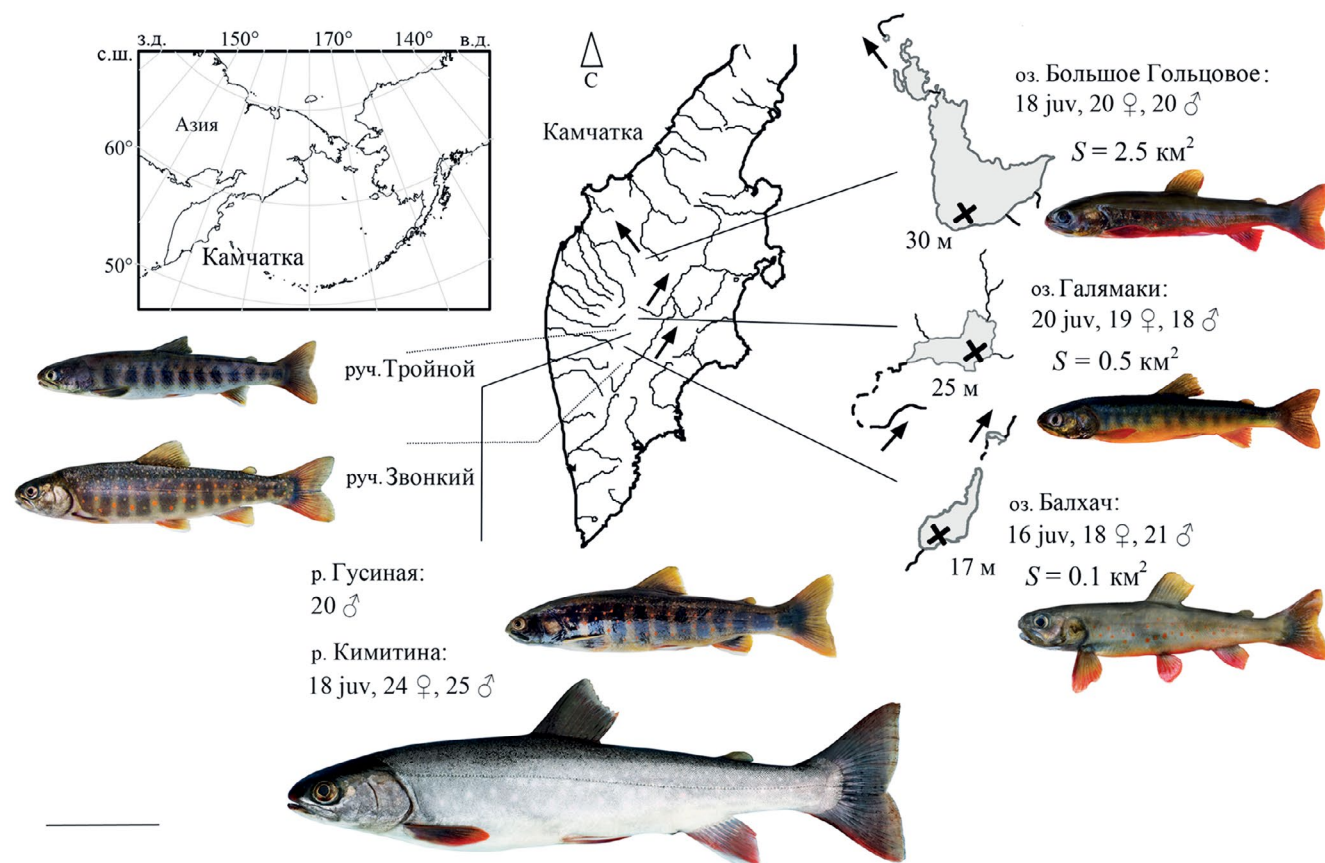
Недавно мы обнаружили ещё один вариант пedomорфоза мальмы — очень мелких озёрных рыб с растянутым жизненным циклом, по экстерьеру, некоторым краниологическим признакам и меристической формуле слабо отличимых от мигрантных речных рыб. Цель работы — сообщить об этом варианте развития мальмы и рассмотреть возможные причины такой специализации в сравнении с пedomорфозами особей изолированных ручьевых популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в глубоких изолированных озёрах субнивального высотного пояса Центральной Камчатки в августе 2019 г. Такие водоёмы расположены вблизи снеговой линии,

закрыты льдом и снегом не менее девяти месяцев ежегодно и, по-видимому, чаще функционируют по мономиктическому типу (эпилимнион заглубляется к концу августа лишь на 5–7 м, температура воды в литоральной зоне $\leq 10^{\circ}\text{C}$). Прозрачность по диску Секки не падает ниже 7–9 м. Биомасса зообентоса и зоопланктона в августе, судя по нашим однократным сборам, не превышает соответственно 8.0 г/м^2 и 0.2 г/м^3 (для сборов использовали дночерпатель ДАК-250 и сеть Джеди). Такие показатели кормовой базы рыб являются низкими для лососёвых нерестовых озёр региона (Куренков, 2005).

Во всех случаях придонные слои и толщу вод облавливали жаберными сетями ячеей 17–22 мм. Среди множества безрыбных водоёмов было обнаружено три озера, населённые мальмой, других видов рыб в озёрах нет (рисунок). Озеро Большое Гольцовое ($56^{\circ}27'46.81''$ с.ш. $157^{\circ}57'39.56''$ в.д., 845 м над уровнем моря, бассейн р. Тихая) — крупнейшее из обловленных; поверхностный сток перекрыт лавами доголоценового извержения (Певзнер, 2015). Озеро Галямаки ($55^{\circ}41'21.21''$ с.ш. $158^{\circ}45'44.54''$ в.д.,



Места сбора материала на Камчатке и число использованных в анализе особей *Salvelinus malma*: (juv) — старшая молодь; (♀), (♂) — половозрелые соответственно самки и самцы; (×) — максимальная глубина, (†) — направление стока озера. Рядом с названиями водных объектов расположены фотографии обитающих в них рыб (масштаб: 5 см).

бассейн р. Козыревка) расположено на высоте 880 м над уровнем моря; рыбы из приёмной реки не имеют доступа в озеро из-за протяжённой системы крутопадающих порогов на эффузивном склоне, сформированном раннеголоценовым извержением (Певзнер, 2015). Озеро Балхач (55°13'26.16" с.ш. 158°15'49.84" в.д., 660 м над уровнем моря, бассейн р. Кимитина) представляет собой затопленный оползневый цирк возрастом 2–4 века, отчленённый от реки валом горной породы высотой > 10 м.

Дополнительно в р. Кимитина сачками отловили крупную мигрантную мальму, а в притоке этой реки, р. Гусиная, в зоне нереста мигрантной мальмы отловили половозрелых оседлых самцов.

Весь улов разделили на молодь и взрослых рыб (гонадосоматический индекс > 5%, стадия зрелости гонад III+ (Мурза, Христофоров, 1991)). Число использованных в анализе рыб указано на рисунке. У всех взрослых особей определили длину по Смитту (*FL*), качественно по группам жертв оценили содержимое желудков, а также измерили массу тела без полостных органов для расчёта упитанности по Кларк. Для самцов с гонадами IV стадии зрелости рассчитали гонадосоматический индекс, у зрелых самок по числу ооцитов диаметром > 1.5 мм определили абсолютную плодовитость. Возраст рыб оценили по тёмным зонам роста на шлифах сагитт (Grainger, 1953).

Для определения общего содержания липидов в мышечной ткани (в % сухой массы) использовали старшую молодь и рыб ранних стадий созревания *FL* > 9 см (гонады II – ранней III стадий зрелости). Выбор такой группировки из состава популяций с разными миграционными и репродуктивными стратегиями позволил избежать сравнения особей, находящихся на разных стадиях быстрого роста гонад и инверсии водно-солевого обмена. Липиды из мышц (масса 0.4 г) экстрагировали по Фолчу (Folch et al., 1957), концентрацию определяли фотометрически на StatFax 303 Plus (Awareness Tech., США), используя готовый комплект реагентов (Spinreact, Испания) в соответствии с протоколом производителя. У этих же особей, предварительно окрасив их ализарином (Chem, Россия), определили общее число позвонков, число тычинок на первой левой жаберной дуге, зубов на язычной кости и суммарное число фонтанелей на хондрокрании. По пять самок без нерестовых изменений дополнительно использовали для анализа качествен-

ных признаков строения черепа по методике Глубоковского (1995).

Полученные данные сравнивали со значениями признаков, ранее полученными для изолированных популяций пedomорфной мальмы из химически загрязнённого вулканического руч. Тройной (бассейн р. Ича) и чистого руч. Звонкий (бассейн р. Кирганик) (Есин, 2015). Статистическую значимость различий между выборками определяли дисперсионным тестом Тьюки и непараметрическим тестом Краскела–Уоллиса в программе StatSoft v.10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Три обследованных горных озера населены однотипными популяциями мелкой мальмы, плотность обитания очень низкая (экспертно < 0.01 экз/м²). Пищевой специализации не выявлено: рыбы потребляли личинок амфибиотических насекомых (в среднем > 70% пищевого комка), имаго насекомых, а также моллюсков (кроме оз. Балхач), единично заглатывали планктонных ракообразных; каннибализма не отмечено. В августе в каждом из озёр присутствовали особи с гонадами IV–IV+ стадий зрелости. В связи с отсутствием подходящих притоков размножение, очевидно, проходит осенью непосредственно в котловине. В нересте 2019 г. принимали участие не более трети взрослых рыб (остальные взрослые особи имели гонады III+ стадии зрелости). Соотношение полов повсеместно было близко к 1 : 1. Зрелые озёрные самцы в сравнении с изолированными ручьевыми популяциями отличались высоким гонадосоматическим индексом. Плодовитость самок была в три раза ниже, чем у мигрантной мальмы из р. Кимитина (тест Краскела–Уоллиса: $H_{6;104} = 5.69$, $p < 0.001$), при этом она была сопоставима с плодовитостью изолированных рыб из руч. Звонкий ($p = 0.052$) и выше, чем у рыб из руч. Тройной ($p = 0.033$) (табл. 1).

Самки озёрных популяций, как и в остальных анализируемых выборках, в среднем были незначительно крупнее и старше самцов (табл. 1). Размер взрослых рыб из трёх озёр был сходен (тест Тьюки: $F_{6;243} = 8.31$, $p = 0.105$), при этом озёрные рыбы были достоверно мельче мальмы из р. Кимитина ($p = 0.009$), близки по размеру к рыбам из руч. Звонкий ($p = 0.236$) и крупнее рыб из руч. Тройной ($p = 0.031$). По упитанности среди всех анализируемых популяций выделялись только рыбы из руч. Тройной ($F_{6;243} = 3.78$, $p = 0.014$). Молодые озёрные рыбы отличались

высокой жирностью мышечной ткани, которая была достоверно выше, чем в других популяциях ($F_{5;109} = 11.03, p \leq 0.010$), и особенно выше, чем у рыб из руч. Тройной ($p = 0.001$).

Возраст взрослых озёрных рыб (среднее взвешенное значение 6.2 года) был близок к такому у производителей мигрантной мальмы из р. Кимитина ($H_{6;206} = 3.47, p = 0.603$) (табл. 1). Средний и максимальный возраст озёрных рыб был выше, чем у оседлых самцов из р. Гусиная ($p = 0.025$), и значительно выше, чем у пedomорфной ручьевой мальмы ($p < 0.001$). Самки мальмы из трёх озёр субнивального пояса впервые принимали участие в размножении в возрасте пяти лет, в то время как в р. Кимитина – в шесть лет, а в руч. Тройной – в возрасте трёх лет. В отличие от пedomорфной мальмы из руч. Тройной рыбы из озёр Большое Гольцовое, Галямаки и Балхач формировали выраженный брачный наряд.

Гольцы из трёх озёр статистически не различались между собой по числу позвонков ($H_{5;101} = 4.94, p \geq 0.290$), жаберных тычинок ($H_{5;99} = 3.65, p \geq 0.369$), зубов на язычной кости ($H_{5;99} = 36.53, p \geq 0.184$) и фонтанелей на дорсальной поверхности хондрокrania ($H_{5;98} = 9.79, p \geq 0.730$) (табл. 2). При этом по первым двум параметрам озёрные гольцы не отличались от мальмы из р. Кимитина ($p \geq 0.273$) и руч. Звонкий ($p \geq 0.536$), но характеризовались достоверно бóльшим числом элементов по сравнению с мальмой из руч. Тройной (соответственно $p = 0.020$ и 0.028). Зубов на языке и фонтанелей на хондрокрации у озёрных рыб было меньше, чем у мигрантной мальмы из р. Кимитина (соответственно $p = 0.012$ и 0.038), и больше, чем у гольцов из ручьёв Звонкий ($p = 0.016$ и 0.044) и Тройной ($p = 0.001$ и 0.018).

Этмоидный отдел хондрокrania взрослых самок из трёх озёр составлял в длину 43–52% полной длины черепа, у мальмы из р. Кимитина – 45–53%, у гольцов из руч. Звонкий – 39–45%, из руч. Тройной – 38–42%. У всех самок из трёх озёр и р. Кимитина также наблюдались налегания крыловидноушной кости на клиновидноушную и верхнезатылочной кости на фонтанели; у рыб из руч. Звонкий наблюдались примыкания, у особей из руч. Тройной между костями (костью и фонтанелями) имелись хрящевые перемычки. Специфической особенностью всех озёрных популяций было развитие орбитальных выростов этмоидного отдела черепа, отсутствующих в других изолированных популяциях.

ОБСУЖДЕНИЕ

В малокормных горных озёрах Камчатки, возникших в результате изоляции верхних звеньев водной сети после окончания ледникового периода, обнаружены однотипные популяции тугорослой мальмы. Оседлые ручьевые популяции в окрестностях мест работ не обитают. Таким образом, возникновение популяций, вероятно, связано с изоляцией потомства проходных рыб в зоне нереста в верховьях русловой сети. Повторное вселение рыб в озёра представляется маловероятным из-за рельефа местности.

Специализация озёрной мальмы связана с торможением соматического роста с раннего постнатального возраста и смещением обмена в сторону накопления мышечного жира до начала созревания половых продуктов. При этом темпы смены периодов развития и особенности морфологической дифференциации остаются близки к типичным для ранее довольно подробно исследованной по всему полуострову мигрантной мальмы из открытых водных систем (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002). Половое созревание озёрных рыб начинается в 4–5 лет (у мигрантной мальмы в 5–6 лет), предельный возраст в трёх озёрах составляет 8–9 лет (9–10 лет у исследованной мигрантной мальмы).

По классификации Лапина и Юровицкого (1959), для озёрных рыб характерны медленный рост и замедленное созревание. Для популяций рыб, обитающих в условиях недостатка пищи и хронического стресса (загрязнение местообитаний, слишком низкие освещённость и температура), известно компенсаторное торможение анаболизма, в том числе роста мышечной и хрящевой тканей (Guderley, 2004; Чурова и др., 2010). Энергетические резервы при этом расходуются более экономно, позволяя организму накопить достаточно запасов для развития половых продуктов (Озернюк, 2000).

Так же, как и в химически загрязнённых вулканических ручьях, адаптация мальмы озёр субнивального пояса обусловлена выживанием в неблагоприятных условиях. При этом механизм адаптации, очевидно, иной. В сравнении с мальмой из вулканических ручьёв в холодноводных горных озёрах у рыб до начала активной фазы полового созревания повышена жирность мышечной ткани, а у зрелых рыб выше упитанность, относительная масса гонад и плодовитость. Рыбы не тратят энергетические резервы на противодействие окислительному стрессу,

Таблица 1. Биологические характеристики взрослых особей *Salvelinus malma* из разных водоёмов Камчатки

Параметр	Горное озеро			Река		Горный ручей	
	Большое Гольцовое*	Гаямаки*	Балхац*	Кимитина	Гусиная	Звонкий*	Тройной*
Длина по Смитту, см	13.5 (10–17) 13.7 (11–19)	15.5 (12–19) 15.6 (13–20)	16.7 (11–20) 16.9 (13–22)	24.2 (14–33) 26.9 (20–34)	15.3 (10–21) –	14.9 (12–17) 15.7 (12–18)	11.8 (11–13) 12.2 (12–15)
Максимальный гонадосоматический индекс самцов, %	34	37	35	29	33	33	27
Плодовитость, шт.	нет данных	202 (100–240)	217 (130–260)	695 (285–1300)	–	260 (195–350)	158 (95–245)
Коэффициент упитанности по Кларк	0.86 (0.7–1.1) 0.90 (0.8–1.1)	0.87 (0.8–1.0) 0.89 (0.8–1.1)	нет данных	0.91 (0.8–1.1) 0.94 (0.8–1.1)	0.87 (0.8–1.0) –	0.88 (0.7–1.1) 0.90 (0.8–1.0)	0.79 (0.5–1.0) 0.78 (0.6–1.0)
Жирность мышц (старшая молодь), %	нет данных	20.6 (18–24)	19.2 (13–23)	14.8 (12–19)	13.5 (10–18)**	14.0 (11–17)	10.3 (6–12)
Возраст, лет	5.3 (4–8) 5.6 (4–8)	6.4 (4–9) 6.5 (4–9)	5.8 (4–8) 6.6 (4–9)	5.9 (4–9) 6.6 (5–10)	4.3 (3–6) –	3.8 (3–7) 4.1 (4–8)	3.2 (3–4) 3.6 (3–5)

Примечание. Приведены средние значения и (в скобках) пределы варьирования: над чертой – для самцов, под чертой – для самок; “–” – отсутствие самок в выборке, **самцы с гонадами III стадии зрелости. Здесь и в табл. 2. *водные объекты, недоступные для мигрантного фенотипа.

Таблица 2. Меристические признаки *Salvelinus malma* из разных водоёмов Камчатки

Признак	Горное озеро			Р. Кимитина	Горный ручей	
	Большое Гольцовое*	Гаямаки*	Балхац*		Звонкий*	Тройной*
Число:						
– позвонков	66.6 ± 0.33 63–69	66.0 ± 0.44 62–68	65.9 ± 0.39 63–68	66.5 ± 0.42 62–68	67.0 ± 0.35 62–69	63.4 ± 0.28 62–67
– жаберных тычинок	23.0 ± 0.20 22–24	22.7 ± 0.37 21–25	22.8 ± 0.18 22–24	22.9 ± 0.35 19–27	22.9 ± 0.29 20–26	22.1 ± 0.16 18–24
– зубов на языке	11.2 ± 0.37 10–13	10.8 ± 0.43 9–12	10.5 ± 0.33 9–12	12.7 ± 0.36 9–14	9.1 ± 0.28 8–10	7.0 ± 0.16 6–8
– фонтанелей на хондрокрании	5.5 ± 0.20 5–6	5.2 ± 0.15 4–6	5.2 ± 0.15 4–6	5.9 ± 0.12 5–7	5.0 ± 0.19 4–6	3.7 ± 0.21 3–5

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

как в вулканических ручьях (Esin et al., 2023), при этом живут почти в два раза дольше; в их фенотипе эффекты ювенилизации проявляются значительно слабее, чем у гольцов из вулканических ручьёв. По-видимому, ключевой фактор отбора в популяциях из холодноводных горных озёр — это торможение анаболических процессов в соматических тканях до начала полового созревания (и размножения).

При сравнении меристических признаков и строения черепа рыб из разных популяций все анализируемые тенденции пedomорфоза проявлялись строго скоординировано. С учётом снижения числа сериальных элементов, уменьшения относительных размеров этмоидного отдела хондрокrania и площади покровных костей его краниального отдела исследованные популяции выстроились в следующий ряд по выраженности пedomорфоза: мигрантная мальма (р. Кимитина) → озёрная мальма (оз. Большое Гольцовое — оз. Галямаки и оз. Балхач) → ручьевая мальма (руч. Звонкий) → мальма из загрязнённого вулканического ручья (руч. Тройной). Наличие орбитальных выростов на хрящевом черепе озёрных рыб можно трактовать как частный пераморфоз.

Примечательно, что обнаруженные варианты пedomорфоза мальмы на Камчатке в общих чертах соответствуют трём морфоклинам, описанным ранее для позвоночных (McNamara, 1986). Сочетание гетерохроний, при котором имеют место ускорение соматического роста, преждевременное половое созревание и торможение темпов морфологической дифференциации, как у мальмы из руч. Звонкий, несёт черты неотении позвоночных (Alberch et al., 1979). Такое явление наблюдается в благоприятных условиях — в истоках рек, богатых кормом. Сходные неотенические популяции мы обнаружили в нескольких ручьях на Камчатке (Есин, 2015). Торможение соматического роста, предельно раннее половое созревание и максимально выраженная морфологическая редукция в онтогенезе мальмы в условиях химического загрязнения местообитаний в руч. Тройной имеет черты прогенеза. Замедление соматического роста при сохранении темпов морфологической дифференциации и полового созревания, как у мальмы из озёр Большое Гольцовое, Галямаки и Балхач, — это карликовость (в понимании МакНамары и Смит: McNamara, 1986; Smith, 2001). В русскоязычной литературе карликами традиционно называют рано созревающих и быстро растущих оседлых самцов, как в р. Гусиная, но

с точки зрения классификации гетерохроний такой вариант развития более соответствует неотении, как и у мальмы из руч. Звонкий. В онтогенезе крупной мигрантной мальмы в сравнении с перечисленными пedomорфозами прослеживается гиперморфоз — быстрый рост, высокие темпы морфологической дифференциации и замедленное созревание.

Как и в случае специализации в вулканических ручьях (Esin et al., 2020), описываемое эволюционное направление может реализоваться за малое число поколений. Так, размерно-возрастная структура, морфологические особенности и физиологические показатели рыб идентичны в озёрах Большое Гольцовое (время изоляции > 12 000 лет) и Балхач (оползень возраста < 400 лет). Поскольку данное направление также мало зависит от размеров экосистемы (озёра площадью от 0.1 до 2.5 км²) и зарегистрировано для водоёмов географически удалённых бассейнов, можно предполагать существование в геноме мальмы наследуемых молекулярно-генетических каскадов, которые приводят к образованию подобного фенотипа и запускаются в онтогенезе в случае изоляции в соответствующих экосистемах. Далее этот канал развития эффективно фиксируется в ходе значительных демографических событий, неизбежно происходящих в неоптимальных экологических условиях. Ранее подобный эволюционный сценарий был предложен для пedomорфных ручьевых популяций *S. curilus* (Пичугин и др., 2006).

Карликовость широко распространена у позвоночных животных (McKinney McNamara, 1991; Piras et al., 2011), карликовые формы гольцов также встречаются в составе симпатрических комплексов (Gordeeva et al., 2015). В качестве причин карликовости позвоночных рассматривают торможение клеточных сигналов во время роста и развития за счёт структурных изменений мембранных рецепторов тирозинкиназы (Boegheim et al., 2017) либо рецепторов трийодтиронина (Bartha et al., 1994; Kaneshige, 2001). Последний сценарий представляется интересным и требующим проверки в свете исследований роли тиреоидной оси в гетерохрониях и формировании девиантных фенотипов у гольцов (Esin et al., 2023).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы работы выражают благодарность за помощь в сборе материалов Г.В. Журавлёву и В.В. Бурому (Природный парк “Вулканы Камчатки”).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда, проект № 23-24-00230.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Есин Е.В. 2015. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 180–195.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020083>
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 178 с.
- Лапин Ю.Е., Юровицкий Ю.Г. 1959. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб // Журн. общ. биологии. Т. 20. № 6. С. 439–446.
- 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.
- Озернюк Н.Д. 2000. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 259 с.
- Певзнер М.М. 2015. Голоценовый вулканизм Среднего хребта Камчатки. М.: ГЕОС, 252 с.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 224–239.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н., Шатуновский М.И. 2010. Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи *Parasalmo mykiss* Walb. // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 289–299.
- Шишкин М.А. 2016. Эволюция онтогенеза и природа гетерохроний // Палеонтол. журн. № 2. С. 11–25.
<https://doi.org/10.7868/S0031031X16020082>
- Шкиль Ф.Н., Лазебный О.Е., Капитанова Д.В. и др. 2015. Онтогенетические механизмы взрывной морфологической дивергенции пучка видов крупных африканских усачей р. *Labeobarbus* (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана, Эфиопия // Онтогенез. Т. 46. № 5. С. 346–359.
<https://doi.org/10.7868/S0475145015050080>
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. V. 5. № 3. P. 296–317.
<https://doi.org/10.1017/S0094837300006588>
- Bartha T., Dewil E., Rudas P. et al. 1994. Kinetic parameters of plasma thyroid hormone and thyroid hormone receptors in a dwarf and control line of chicken // Gen. Comp. Endocrinol. V. 96. № 1. P. 140–148.
<https://doi.org/10.1006/gcen.1994.1166>
- Boegheim I.J.M., Leegwater P.A.J., van Lith H.A., Back W. 2017. Current insights into the molecular genetic basis of dwarfism in livestock // Vet. J. V. 224. P. 64–75.
<https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2017.05.014>
- De Beer G.R. 1958. Embryos and ancestors. Oxford: Clarendon Press, 197 p.
- Esin E.V., Markevich G.N., Shkil F.N. 2020. Rapid miniaturization of *Salvelinus* fish as an adaptation to the volcanic impact // Hydrobiologia. V. 847. № 13. P. 2947–2962.
<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04296-w>
- Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O. et al. 2021. Ambient temperature as a factor contributing to the developmental divergence in sympatric salmonids // PLoS One. V. 16. № 10. Article e0258536.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258536>
- Esin E.V., Shulgina E.V., Shkil F.N. 2023. Rapid hyperthyroidism-induced adaptation of salmonid fish in response to environmental pollution // J. Evol. Biol. V. 36. № 10. P. 1471–1483.
<https://doi.org/10.1111/JEB.14220>
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusev V.P. 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 1. P. 96–115.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014>
- Gould S.J. 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge: Belknap Press, 1433 p.
<https://doi.org/10.2307/j.ctvjf433>
- Grainger E.H. 1953. On the age, growth, migration, reproductive potential and feeding habitats of the Arctic char (*Salvelinus alpinus*) of Frobisher bay, Baffin Island // J. Fish. Res. Board Can. V. 10. № 6. P. 326–370.
<https://doi.org/10.1139/f53-023>
- Guderley H. 2004. Metabolic responses to low temperature in fish muscle // Biol. Rev. V. 79. № 2. P. 409–427.
<https://doi.org/10.1017/S1464793103006328>
- Hall B.K. 1998. Evolutionary developmental biology. Dordrecht: Springer, 491 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-011-3961-8>

- Kaneshige M., Suzuki H., Kaneshige K. et al.* 2001. A targeted dominant negative mutation of the thyroid hormone $\alpha 1$ receptor causes increased mortality, infertility, and dwarfism in mice // PNAS. V. 98. № 26. P. 15095–15100. <https://doi.org/10.1073/pnas.261565798>
- Koseki Y.* 2004. Reproductive characteristics of precocious male parr in salmonids: Morphology, physiology, and behavior // Eur. J. For. Res. V. 7. № 2. P. 87–108.
- Markevich G.N., Paylova N.S., Kapitanova D.V., Esin E.V.* 2023. Bone calcification rate as a factor of craniofacial transformations in salmonid fish: insights from an experiment with hormonal treatment of calcium metabolism // Evol. Dev. V. 25. № 4–5. P. 274–288. <https://doi.org/10.1111/ede.12453>
- McKinney M.L., McNamara K.J.* 1991. Heterochrony. The evolution of ontogeny. N.Y.: Springer, 437 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0773-1>
- McNamara K.J.* 1986. The role of heterochrony in the evolution of Cambrian trilobites // Biol. Rev. V. 61. № 2. P. 121–156. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00464.x>
- Piras P., Salvi D., Ferrara G. et al.* 2011. The role of post-natal ontogeny in the evolution of phenotypic diversity in *Podarcis* lizards // J. Evol. Biol. V. 24. № 12. P. 2705–2720. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02396.x>
- Reilly S.M., Wiley E.O., Meinhardt D.J.* 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena // Biol. J. Linn. Soc. V. 60. № 1. P. 119–143. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01487.x>
- Smith K.K.* 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences // Ibid. V. 73. № 2. P. 169–186. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01355.x>
- Voskoboinikova O.S., Kudryavtseva O.Y., Orlov A.M. et al.* 2020. Relationships and evolution of lumpsuckers of the family Cyclopteridae (Cottoidei) // J. Ichthyol. V. 60. № 2. P. 154–181. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020204>

DWARF DOLLY VARDEN *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) FROM MOUNTAIN LAKES OF THE KAMCHATKA SUBNIVAL BELT

E. V. Esin¹, *, D. A. Medvedev¹, N. B. Korostelev¹, and G. N. Markevich¹

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

*E-mail: evgesin@gmail.com

Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) exhibit diverse patterns of heterochrony throughout their ontogeny, resulting in contrasting intraspecific phenotypic variation. This study focuses on isolated populations of Dolly Varden charr, *Salvelinus malma*, inhabiting cold-water lakes within the subnival belt on the Kamchatka Peninsula. Our study reveals a previously undescribed trend towards paedomorphosis in these populations. Specialization is associated with inhibition of somatic growth compared to the widely distributed migratory (anadromous and river-lake) Dolly Varden from open water systems. Juvenile charrs from landlocked lakes differ in relatively high muscle fat content. Rates of sexual maturation and morphological differentiation remain similar to those of migratory populations. Paedomorphic trends in skull structure are insignificant and the numbers of meristic serial elements do not decrease. Charrs from landlocked mountain lakes grow to a maximum length of 20 cm reaching an age of eight to nine years, while the median age of spawners is 6.2 years. Migratory charrs have the same lifespan, but spawners are 1.6–2.0 times larger. Dwarfism tends to evolve over a small number of generations, as similar phenotypes have been described in populations from the lakes originated more than 12,000 and 400 years ago.

Keywords: sedentary population, isolation, heterochrony, paedomorphosis, charr.

УДК 597.586.2(265.53)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ *LYCODES BRUNNEOFASCIATUS* (ZOARCIDAE) В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ОХОТСКОГО МОРЯ ОСЕНЬЮ 2012 И ЛЕТОМ 2016 ГГ.

© 2024 г. А. А. Баланов¹, Ю. К. Курбанов^{2, 3, *}

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

²Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

³Камчатский государственный технический университет – КамчатГТУ,
Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 05.12.2023 г.

Представлены первые сведения о распределении, условиях обитания, размерном составе и питании *Lycodes brunneofasciatus* (Zoarcidae) в прикамчатских водах Охотского моря. Высокие значения плотности распределения вида зарегистрированы на восточном склоне впадины ТИНРО и севернее Первого Курильского пролива. Глубина поимок ликода варьировала от 120 до 436 м, наибольшие показатели его относительного обилия характерны для 200–300 и 401–436 м. В исследованном районе *L. brunneofasciatus* преимущественно является обитателем охотоморской промежуточной водной массы, в пределах которой встречается при температуре воды у дна 0–1.8°C. В уловах этот вид представлен особями абсолютной длиной 32–72 см. В пище ликода по массе преобладают Bivalvia, Amphipoda, Gastropoda и Polychaeta.

Ключевые слова: *Lycodes brunneofasciatus*, Zoarcidae, распределение, размерный состав, питание, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875224030079 EDN: FNOPEM

Lycodes brunneofasciatus – один из типичных представителей бельдюговых рыб (Zoarcidae), населяющих Северо-Западную Пацифику. Его ареал простирается вдоль океанского побережья Камчатки и Курило-Японской островной дуги (до о-ва Хоккайдо), включая акваторию Охотского моря (Андряшев, 1955; Ueno, 1971; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014).

От других ликодов *L. brunneofasciatus* отличается вентральной боковой линией, отсутствием чешуи на затылке и может быть легко идентифицирован в полевых условиях по характерной окраске. У этого вида нижняя часть головы, брюхо, основание и передняя часть анального плавника белые или светло-серые. Верх головы и спины зелёно-коричневый. На спинном плавнике и спине семь–девять характерных широких (шире глаза) светлых полос (Суворов, 1935; Ан-

дрияшев, 1955; Toyoshima, 1985). Совокупность этих признаков позволяет безошибочно идентифицировать данный вид.

В ходе многолетних исследований установлено (Токранов, Орлов, 2002; Орлов, 2010; Savin et al., 2019), что *L. brunneofasciatus*, наравне с *L. albolineatus*, по численности и биомассе является доминирующим видом среди представителей семейства бельдюговых в верхней батии тихоокеанских вод у северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки. В этой же акватории были проведены и ориентированные исследования его распределения и биологии (Токранов, Орлов, 2002; Токранов, 2020). Однако сведения о *L. brunneofasciatus* Охотского моря довольно отрывочны и фрагментарны. В литературе в основном имеется информация о его встречаемости в уловах и обилии (Шунтов, 1965; Дудник, Долганов, 1992; Борец, 1997; Савин

и др., 2011). Цель нашей работы — исследовать распределение, условия обитания и рассмотреть некоторые аспекты биологии *L. brunneofasciatus* в прикамчатских водах Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на материалах, собранных в ходе двух донных траловых съёмок на шельфе и в верхней части материкового склона прикамчатских вод Охотского моря на научно-исследовательском судне “ТИНРО” в сентябре–октябре 2012 г. (136 тралений) и в июне–июле 2016 г. (239 тралений) (рис. 1). В указанные сроки были обследованы глубины 13–970 м. В анализ не включены результаты обловов в диапазоне 13–50 м, так как *L. brunneofasciatus* не встречается в сублиторали (Борец, 1997). Орудием лова служил 27.1-метровый донный трал, оснащённый мягким грунтопом с горизонтальным раскрытием 15–16 м. Продолжительность тралений варьировала от 0.25 до 1.00 (в среднем 0.50) ч. Средняя скорость судна во время работ соста-

вила 3 узла. Всего проанализировано 286 уловов тралений, из которых *L. brunneofasciatus* в 2012 г. встречался в шести, в 2016 г. — в девяти.

Частоту встречаемости (%) определяли как соотношение числа результативных тралений (в уловах которых обнаружен исследуемый вид) к их общему числу. Плотность распределения (экз/км² и кг/км²) рассчитывали методом площадей (Аксютин, 1968) с некоторыми дополнениями (Волвенко, 1998, 1999) по формуле: $P = m / (1.852 \times a \times v \times t \times k \times 0.001)$, где P — плотность распределения, экз/км² или кг/км²; m — улов, экз. или кг; v — скорость траления, узлы; t — время траления, ч; a — горизонтальное раскрытие трала, м; k — коэффициент уловистости; 1.852 — коэффициент перевода в километры выраженной в морских милях длины; 0.001 — коэффициент перевода метров в километры. Затем этот показатель осредняли по батиметрическим и термическим диапазонам. При вычислении использовали коэффициент уловистости 0.5 (Борец, 1997).

Пространственное распределение уловов строили в программе ArcView GIS 3.3. Среднюю массу рыб по участкам траловых работ и термическим диапазонам рассчитывали как отношение суммарной массы особей к их общему числу, отмеченному в уловах. Для анализа размерного состава измеряли абсолютную длину рыб (TL) — от кончика рыла до конца лучей хвостового плавника с точностью до 1 мм. Всего промерено 37 экз. *L. brunneofasciatus*. Зависимость массы тела от длины ($n = 27$ экз., 2016 г.) выражали степенной функцией: $W = aTL^b$, где W — масса, г; TL — длина, см; a — константа, b — степенной коэффициент (Винберг, 1971).

В 2016 г. 23 пойманные особи *L. brunneofasciatus* были подвергнуты биологическому анализу. У рыб фиксировали следующие параметры: TL , массу тела (общую и без внутренностей с точностью до 1 г) и гонад (до 0.1 г), пол, стадию зрелости, размер икринок (до 0.1 мм) и содержимое желудков. Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) вычисляли как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей, умноженное на 100.

Обработку отобранных для изучения питания проб (зафиксированных в 4%-ном формалине) проводили в лабораторных условиях в соответствии с “Методическим пособием ...” (1974). Каждый желудок исследовали индивидуально. Компоненты пищи идентифицировали до максимально возможного таксона, слегка обсушивали и взвешивали с точностью до 0.01 г.

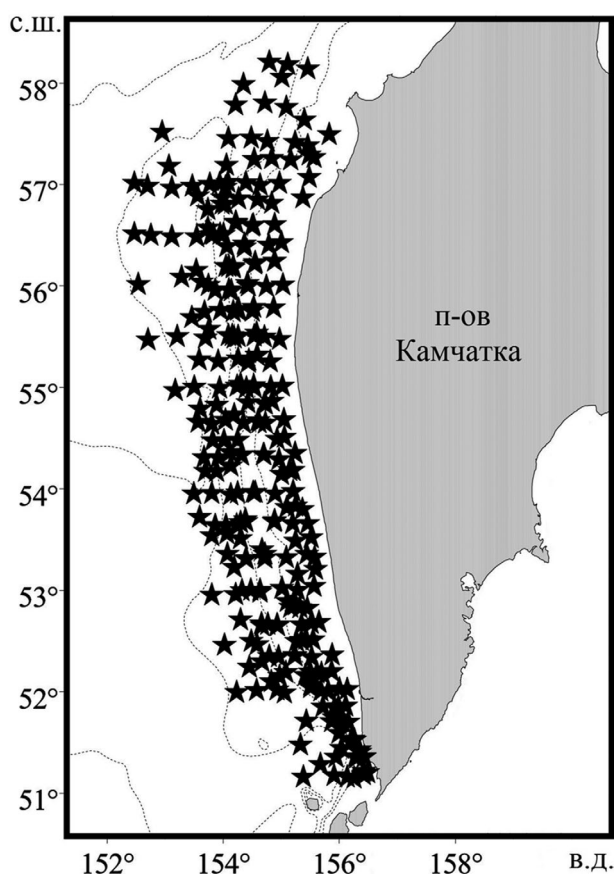


Рис. 1. Схема траловых станций (★) в прикамчатских водах Охотского моря в 2012 и 2016 гг. (глубины 50–970 м). Здесь и на рис. 2: (---) — изобаты.

Для каждого вида-жертвы рассчитывали частоту встречаемости (% всех исследованных желудков) и долю в общем количестве жертв и в их общей сырой массе (%). Накормленность рыб выражали через индексы наполнения желудка (‰), которые вычисляли как отношение массы пищи к общей массе рыбы, умноженное на 10 000.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Встречаемость *L. brunneofasciatus* в общем числе тралений в прикамчатских водах Охотского моря была очень низкой и составила соответственно 4.4 и 6.0% в 2012 и 2016 гг. Распределение уловов этого вида в рассматриваемые периоды оказалось довольно сходным и имело неравномерный, прерывистый характер. По одному тралению с уловом *L. brunneofasciatus* отмечено в юго-западной части исследованного района, севернее Первого Курильского пролива. Однако значения плотности вида здесь в 2012 и 2016 гг. оказались различны: 922 экз/км² (1891.4 кг/км²) против 44 экз/км² (94.1 кг/км²). Наиболее обычным (до 16.0%) ликод был на восточном склоне впадины ТИНРО, где его относительное обилие достигало 624 экз/км² (498.7 кг/км²). В 2016 г.

особей *L. brunneofasciatus* регистрировали ещё и на траверзе м. Южный, между 57° и 58° с.ш., плотность вида здесь не превышала 270 экз/км² (491.4 кг/км²). Тем не менее на значительной площади района исследований (53°00'–55°30' с.ш., 152°00'–153°50' в.д.) ликод в уловах отсутствовал (рис. 2).

В прикамчатских водах Охотского моря *L. brunneofasciatus* отмечен на глубинах 120–436 м. Высокая частота встречаемости зарегистрирована в интервале 200–400 м, а значительные величины средней плотности распределения получены для диапазонов 200–300 и 401–436 м и составили соответственно 392 (547.6) и 216 экз/км² (488.6 кг/км²). Здесь же отмечены и максимальные значения уловов на усилие. На глубинах 301–400 м, по сравнению с участками дна, расположенными глубже 400 м, при схожих величинах по численности (экз/км²) зафиксировано снижение относительного обилия по биомассе (кг/км²) более чем в два раза (табл. 1).

Температура придонных вод, в которых был собран *L. brunneofasciatus*, варьировала в пределах 0–1.8°C. Наиболее часто (73%) данный вид встречался при слабоположительных её значе-

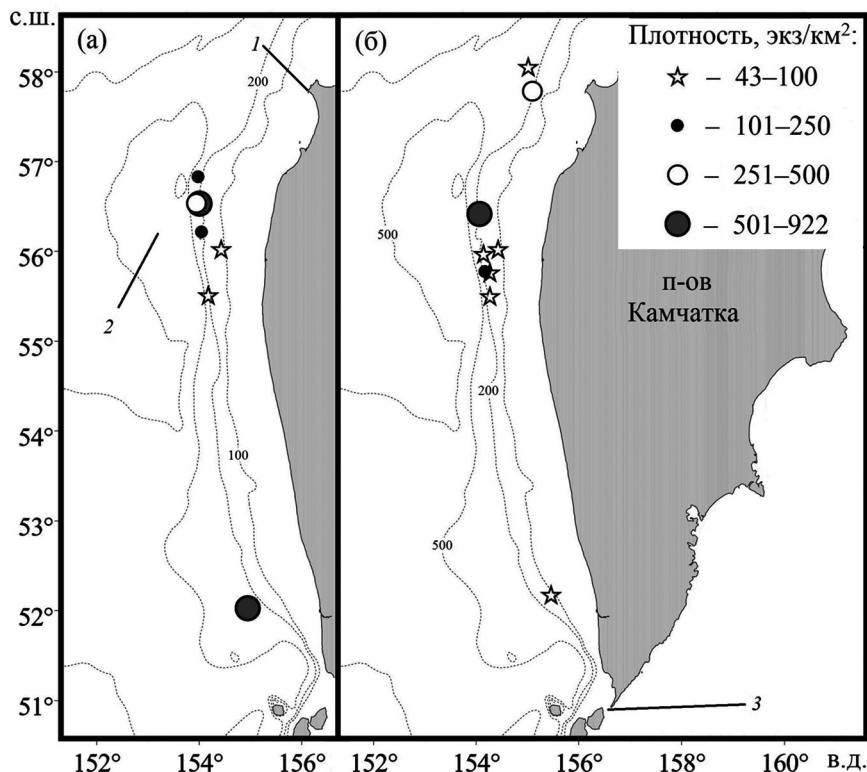


Рис. 2. Пространственное распределение *Lycodes brunneofasciatus* в прикамчатских водах Охотского моря в 2012 (а) и 2016 (б) гг.: 1 – м. Южный, 2 – впадина ТИНРО, 3 – Первый Курильский пролив.

Таблица 1. Батиметрическое распределение *Lycodes brunneofasciatus* в прикамчатских водах Охотского моря

Глубины, м	ЧВ, %	Средний улов за 1 ч траления		Средняя плотность		N/N_R	n_o
		экз.	кг	экз/км ²	кг/км ²		
< 200	2.7	3	5.9	60	92.8	149/4	5
200–300	15.8	16	31.0	392	547.6	38/6	46
301–400	15.4	9	9.5	217	190.2	26/4	17
401–436	1.4	9	20.3	216	488.6	73/1	3

Примечание. ЧВ – частота встречаемости, N – общее число тралений. Здесь и в табл. 2, 4: n_o – общее число пойманных особей. Здесь и в табл. 4: N_R – число тралений, в уловах которых отмечен *Lycodes brunneofasciatus*.

Таблица 2. Средние плотность распределения и масса *Lycodes brunneofasciatus* в зависимости от придонной температуры в прикамчатских водах Охотского моря

Температура, °C	Плотность		Масса, г	n_o	N_T
	экз/км ²	кг/км ²			
< 0.5	49	64.9	1315 (940–1690)	2	2
0.5–1.0	208	200.7	958 (350–2160)	38	9
1.1–1.5	261	359.5	1287 (760–2260)	15	3
> 1.5	922	1891.4	2053	16	1

Примечание. В скобках указаны пределы варьирования показателя; N_T – число тралений (в которых обнаружен *Lycodes brunneofasciatus*) с измерением температуры придонного слоя воды.

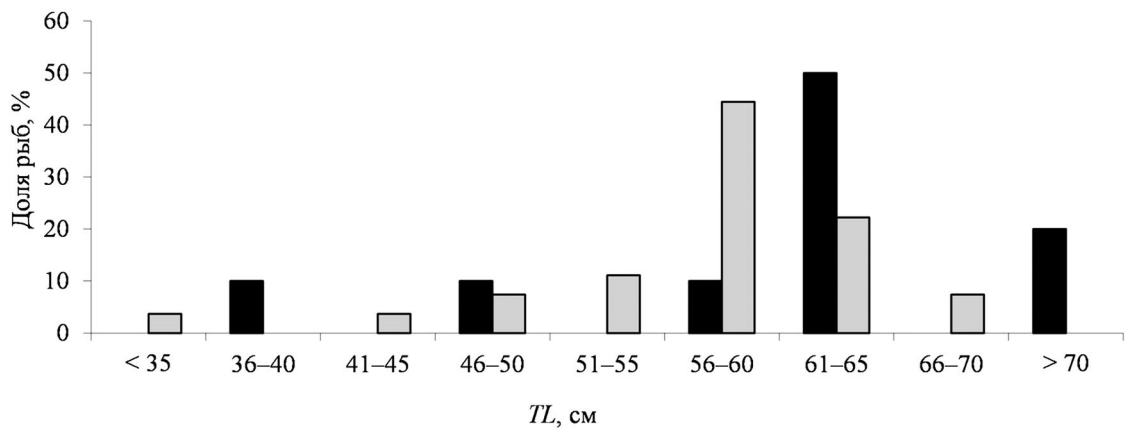


Рис. 3. Размерный состав (абсолютная длина – TL) *Lycodes brunneofasciatus* в траловых уловах в прикамчатских водах Охотского моря: (■) – 2012 г. ($M = 59.6 \pm 3.13$ см, $n = 10$ экз.); (■) – 2016 г. ($M = 57.1 \pm 1.49$ см, $n = 27$ экз.).

ниях 0–1.0°C. Максимальные величины плотности получены по итогам одного траления при температуре придонных вод 1.8°C на глубине 430 м (922 экз/км² и 1891.4 кг/км²). В диапазоне 0.5–1.5°C (12 тралений) относительное обилие *L. brunneofasciatus* также оказалось значительным и по мере повышения температуры изменялось от 208 (200.7) до 261 экз/км² (359.5 кг/км²). При значениях > 1.5°C пойманы только крупные

рыбы, средняя масса которых составила 2053 г (табл. 2).

L. brunneofasciatus был представлен особями TL 32–72 см. В 2012 и в 2016 гг. доминировала одна и та же размерная группа – 56–65 см, доля которой составила соответственно 64.6 и 66.7% (рис. 3). При этом размерно-весовой состав вида в уловах различался в зависимости от широтно-го диапазона траловых работ и глубин обитания рыб: на восточном и северо-восточном склонах

впадины ТИНРО на глубинах 200–400 м встречены ликоиды $TL \leq 50$ см и массой < 1000 г, в то время как южнее 55° – 56° с.ш. обнаружены только особи TL 61–72 см (табл. 3, 4).

До настоящего времени в литературе какая-либо информация об аллометрической зависимости массы тела *L. brunneofasciatus* от его длины отсутствовала. По нашим данным, для особей TL 31.7–69.0 см, массой 150–2160 г, обитающих в прикамчатских водах Охотского моря, она имеет следующий вид: $W = 0.0006 TL^{3.5881}$ ($R^2 = 0.9784$) (рис. 4). Отметим, что значение степенного коэффициента (b) данного уравнения значительно выше 3, это указывает на увеличение темпов наращивания массы тела по мере роста рыбы.

В июне–июле 2016 г. в нижней части шельфа и в верхних горизонтах материкового склона

Западной Камчатки соотношение самок и самцов *L. brunneofasciatus* составило соответственно 0.6 : 1.0. Особи разного пола по размерному составу не различались (доминирующая группа среди вскрытых рыб – 50–65 см). Наиболее крупный экземпляр (69 см) оказался самкой (рис. 5). Гонады почти у всех рыб были незрелыми, небольшими. ГСИ большинства самцов и самок крайне низок и составлял соответственно 0.04–0.08 (в среднем 0.06) и 0.2–0.9 (0.6)%. Диаметр икринок 1.0–1.5 мм. У двух особей размерной группы 61–65 см (самец и самка) гонады оказались более крупными (ГСИ соответственно 0.3 и 5.7%). Диаметр икринок составил 4 мм. Оба наиболее зрелых экземпляра пойманы на траверзе м. Южный (57° – 58° с.ш.) на глубине 305 м.

Таблица 3. Размерный состав *Lycodes brunneofasciatus* из различных широт и глубин прикамчатских вод Охотского моря в 2012 и 2016 гг., %

Район тралений, с.ш.	Размерная группа (TL), см									M , см	n
	< 35	35–40	41–45	46–50	51–55	56–60	61–65	66–70	> 70		
57° – 58° в т.ч. на глубинах, м: 301–400	14.3 14.3					28.6 28.6	57.1 57.1			57.6 57.6	7 7
56° – 57° в т.ч. на глубинах, м: < 200 200–300 401–436		5.9 7.7	5.9 7.7	11.7 15.4	11.8 7.7 100	41.2 53.8	11.8 66.7	5.9 7.7	5.8 33.3	55.8 54.0 53.8 65.0	17 1 13 3
55° – 56° в т.ч. на глубинах, м: < 200 200–300 301–400				12.5 100	12.5 25.0	50.0 33.3 75.0	25.0 66.7			57.6 60.7 57.3 50.0	8 3 4 1
52° – 53° в т.ч. на глубинах, м: < 200 200–300							60.0 75.0	20.0 100	20.0 25.0	65.2 69.0 64.3	5 1 4

Примечание. M – среднее значение. Здесь и в табл. 4: n – число изученных особей, экз. Здесь и в табл. 5: TL – абсолютная длина тела.

Таблица 4. Масса особей *Lycodes brunneofasciatus* из различных широт прикамчатских вод Охотского моря в 2012 и 2016 гг.

Район тралений, с.ш.	Масса, г*	n/n_o	N_R
57° – 58°	150–2090/1509	7/7	2
56° – 57°	445–1895/892	12/39	6
55° – 56°	760–1690/1356	8/8	5
52° – 53°	2160/2059	1/17	2

Примечание. *До черты – пределы варьирования показателя, после – среднее значение.

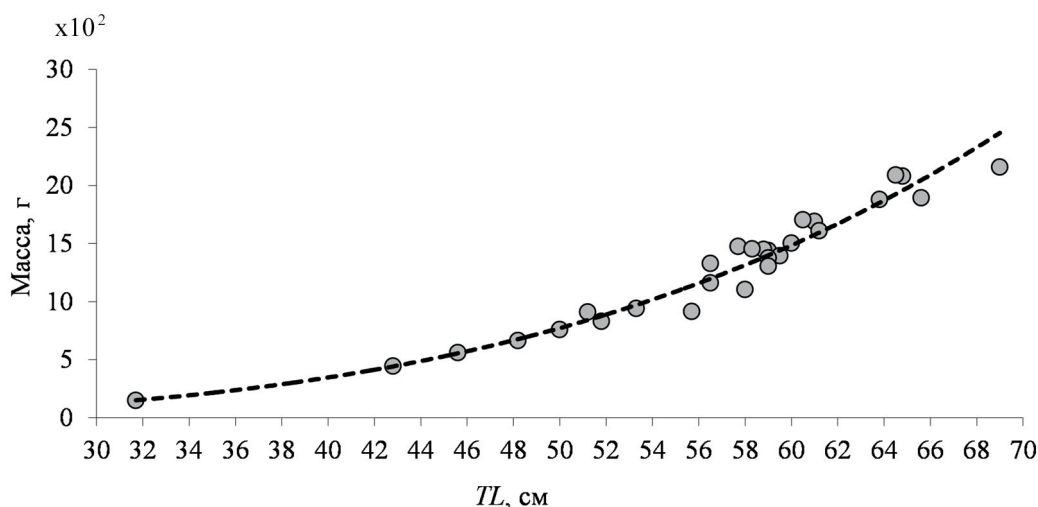


Рис. 4. Зависимость длина—масса тела для *Lycodes brunneofasciatus* прикамчатских вод Охотского моря: $W = 0.0006 TL^{3.5881}$, $R^2 = 0.9784$, $n = 27$ экз.

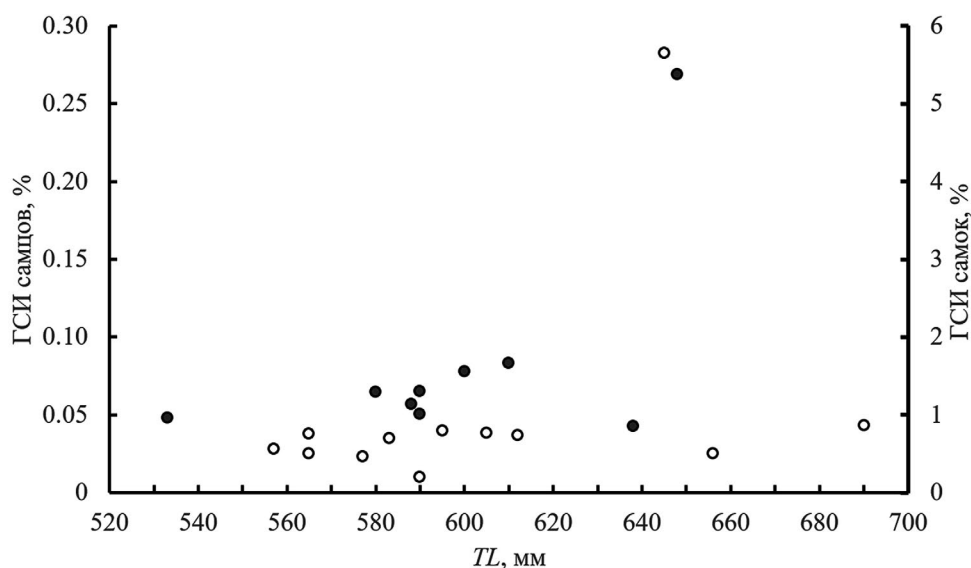


Рис. 5. Распределение гонадосоматического индекса (ГСИ) в зависимости от абсолютной длины (TL) особей *Lycodes brunneofasciatus* прикамчатских вод Охотского моря в июне—июле 2016 г.: (●) — самцы, (○) — самки.

В желудках *L. brunneofasciatus* обнаружены идентифицированные до 31 таксона низкого ранга (вид, род, семейство) бентосные организмы, которые можно сгруппировать в 10 крупных таксонов (класс, тип) (табл. 5). В пище преобладали некрупные объекты длиной 10–40 мм, хотя размеры самых крупных из них — эхиуры (*Echiura*) *Nellobia* cf. *eusoma*, немертин (*Nemertea*) и полихеты *Nephtys caeca* — составили 80–90 мм. Наибольшая частота встречаемости (> 10% общего числа исследованных желудков) была характерна для трёх родов амфипод (*Amphipoda*): *Hippomedon pacificus*, *Westwoodilla*

spp., *Pacifoculodes zernovi*; трёх видов двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*): *Yoldia amygdalea* (? = *hyperborea*), *Y. myalis*, *Ennucula tenuis* и офиуры *Ophiura quadrispina*. Из них по числу потреблённых экземпляров доминировал *H. pacificus*. Ещё семь видов амфипод: *Byblis erythrops*, *Eyakia subuncigera*, *Grandifoxus robustus*, *Maera loveni*, *Onisimus barentsi*, *Pardalisca* sp. и *Quasimelita quadrispinosa* обнаружены в желудках *L. brunneofasciatus*, но были редкими и не играли значительной роли в его питании.

По биомассе в пище *L. brunneofasciatus* преобладали представители трёх групп бентоса с

Таблица 5. Состав пищи и основные показатели питания *Lycodes brunneofasciatus* в прикамчатских водах Охотского моря в июне–июле 2016 г.

Таксон и другие показатели	Параметр				
	1	2	3	4	5
Nemertea	90	8.7	0.4	0.5	1.0
Annelida					
Polychaeta					
<i>Nephtys caeca</i> (Fabricius, 1780)	90	4.3	0.2	1.3	2.5
<i>N. paradoxa</i> Malm, 1874	50	8.7	0.4	1.4	2.7
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	40	4.3	0.2	0.1	0.1
<i>Travisia</i> sp.	14	4.3	0.2	+	+
<i>Scoletoma</i> sp.	45	8.7	0.4	0.6	1.1
<i>Glycinde</i> sp.	15	4.3	0.2	0.1	0.3
Polynoidae	20	13.0	0.6	0.2	0.5
Terebellidae	15	8.7	0.4	0.1	0.1
Echiura					
<i>Nellobia</i> cf. <i>eusoma</i> Fisher, 1946	80	4.3	0.2	48.7	
Ostracoda	6	4.3	0.2	+	+
Malacostraca					
Euphausiacea					
<i>Euphausia pacifica</i> Hansen, 1911	14–16	4.3	0.8	0.1	0.2
Amphipoda					
<i>Hippomedon pacificus</i> Gurjanova, 1962	10–26	34.8	49.5	8.1	16.3
<i>Westwoodilla</i> spp.	8–12	21.7	11.2	0.6	1.1
<i>Arctolembos arcticus</i> (Hansen, 1887)	38	4.3	0.2	0.3	0.6
<i>Anonyx compactus</i> Gurjanova, 1962	8–12	13.0	1.0	0.3	0.5
<i>Pacifoculodes zernovi</i> (Gurjanova, 1938)	8–12	21.7	4.2	0.2	0.4
<i>Ampelisca furcigera</i> Bulyčeva, 1936	8–12	4.3	0.2	+	+
Amphipoda (семь видов)*	8–12	4.3–8.6	2.6	+	0.1
Isopoda					
<i>Tecticeps alascensis</i> Richardson, 1897	12–15	4.3	2.6	1.2	2.3
<i>Rocinela belliceps</i> (Stimpson, 1864)	12–16	8.7	0.2	+	0.2
Mollusca					
Bivalvia					
<i>Yoldia amygdalea</i> (Valenciennes, 1846)	7–38	43.5	9.2	23.4	45.1
<i>Y. myalis</i> (Couthouy, 1838)	15–34	13.0	0.8	3.0	5.8
<i>Ennucula tenuis</i> (Montagu, 1808)	11	13.0	0.2	0.3	0.6
Veneridae gen. spp.	6	4.3	0.2	+	+
<i>Macoma</i> cf. <i>moesta</i> (Deshayes, 1855)	9–12	13.0	0.6	0.1	0.2
Gastropoda	куски	8.7	0.4	6.1	11.9
Echinodermata					
<i>Ophiura quadrispina</i> Clark, 1911	6–10	39.1	12.7	3.3	6.4
Число желудков/тралений			23/9		
Доля пустых желудков, %			30.4		
TL, см**			59.3 (51.2–69.0)		
Масса, г**			1457 (830–2160)		
Индекс наполнения желудка, ‰**			48.8 (0–417.0)		

Примечание. 1 – размеры жертв, мм; 2 – частота встречаемости в желудках, %; 3 – доля в общем числе жертв, %; 4 – доля в общей сырой массе жертв, %; 5 – то же, но без Echiura, %; “+” – <0.1. *Пояснение по этим видам см. в тексте. **Среднее значение и (в скобках) пределы варьирования показателя.

одним доминантным видом: эхиура *N. cf. eusoma* (почти половина массы всех потреблённых жертв), двустворчатый моллюск *Y. amygdalea* и амфипода *H. pacificus*. Однако стоит отметить, что *N. cf. eusoma* (1 экз.) обнаружена только в одном желудке. Если рассматривать состав пищи, не учитывая эхиуру, то порядок доминирования будет другой: двустворчатые моллюски (51.7%), амфиподы (19.0%), гастроподы (Gastropoda) (11.9%) и полихеты (Polychaeta) (7.3%) (табл. 5).

Зависимости изменения питания *L. brunneofasciatus* при увеличении размеров рыб обнаружено не было. Среди исследованных в 2016 г. особей этого вида *TL* 53–69 см более выражены региональные особенности (рис. 6). И если подавляющее доминирование *N. cf. eusoma* в юго-западной части обследованной акватории возможно случайно (см. выше), то различие составов пищи на восточном склоне впадины ТИНРО и траверзе м. Южный (57°–58° с.ш.) было значительным. В первом районе в желудках преобладали *Y. amygdalea* (отмечена только здесь) и гастроподы, тогда как во втором – амфипода *H. pacificus*, другой вид йолдий – *Y. myalis* (зарегистрирована только в этой акватории) и *O. quadrispina*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Первое описание *L. brunneofasciatus* (Суворов, 1935) было основано на материале именно из прикамчатских вод Охотского моря (53°35' с.ш., 154°22' в.д., *TL* 490 мм, глубина 250 м). В дальней-

шем особей исследуемого вида отмечали в верхней батии северной (район о-ва Ионы) и восточной частей этого водоёма (Шунтов, 1965; Balushkin et al., 2011). Кроме того, без приведения данных о точном месте обнаружения *L. brunneofasciatus* указан для вод у Западной Камчатки в ряде работ (Борец, 1997; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Однако до настоящего времени никто не приводил подробных сведений о его распределении, биологии и условиях обитания в этой акватории.

В прикамчатских водах Охотского моря *L. brunneofasciatus* является довольно редким видом – встречаемость в среднем по всему району наших исследований не превышала 6%. У тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки этот показатель был существенно выше и составил > 26% (Орлов, 1998).

Распределение *L. brunneofasciatus* в прикамчатских водах Охотского моря обнаруживает явную неоднородность по широтным районам. В верхней батии и нижних отделах шельфа восточной и северо-восточной частей впадины ТИНРО (севернее 54° с.ш.) уловы этого вида были стабильны, встречаемость достигала 16% (табл. 1). В юго-западной части исследованного района (несмотря на высокую плотность на отдельных участках) *L. brunneofasciatus* встречался редко (не более чем в одном улове за съёмку, состоящую из 56 в 2012 г. и 73 в 2016 г. тралений южнее 54° с.ш.) (рис. 2). Похожая картина его

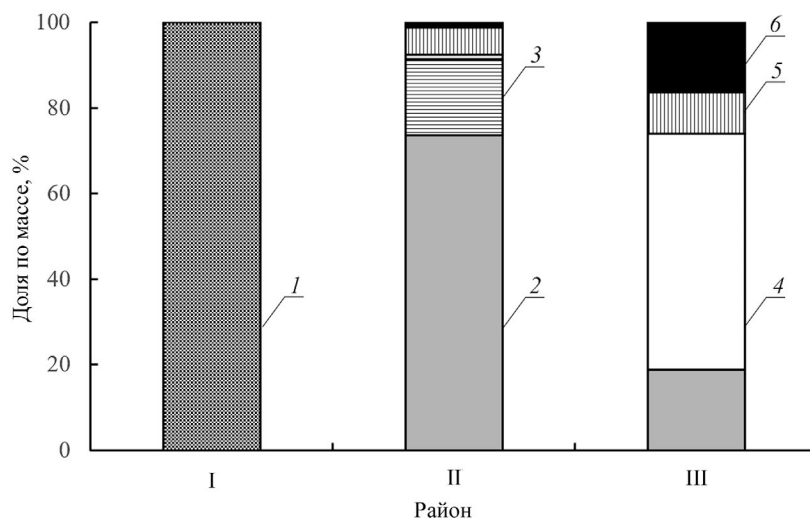


Рис. 6. Доля по массе основных групп кормовых организмов в желудках *Lycodes brunneofasciatus* из различных районов прикамчатских вод Охотского моря: I – юго-западная часть, 1 экз. *TL* 69 см, глубина 138 м, одно траление; II – восточный склон впадины ТИНРО, 16 экз. *TL* 51–66 см, 120–204 м, шесть тралений; III – на траверзе м. Южный (57°–58° с.ш.), 6 экз. *TL* 57–65 см, 305–355 м, два траления; 1 – Echiura, 2 – Bivalvia, 3 – Gastropoda, 4 – Amphipoda, 5 – Polychaeta, 6 – Echinodermata.

распределения на шельфе данной акватории (глубины < 200 м) показана и ранее. Савин с соавторами (2011) биомассу *L. brunneofasciatus* севернее 54° с.ш. оценили в 0.036 тыс. т, тогда как для участков южнее 54° с.ш. не указали (стоит знак “+”). Следовательно, в восточной и северо-восточной частях впадины ТИНРО *L. brunneofasciatus* является хоть и обычным, но малочисленным видом.

Известные вертикальные пределы обитания *L. brunneofasciatus* составляют 20–830 м (Toyoshima, 1985; Борец, 1997; Орлов, 1998; Фёдоров, 2000; Токранов, Орлов, 2002; Парин и др., 2014). Стоит отметить, что разные авторы приводят различные данные о батиметрическом распределении этого вида. Если рассматривать публикации, основанные на сведениях о музейных экземплярах *L. brunneofasciatus*, в которых приведены точные глубины обнаружения каждого из них, то обнаруживаются следующие результаты: Тойошима (Toyoshima, 1985) – 88–490 м, Балушкин с соавторами (Balushkin et al., 2011) – 119–430 м. Часть данных по этим же рыбам была опубликована в других работах (Андряшев, 1955; Шунтов, 1965). При этом, проанализировав коллекционные записи, мы установили, что 76.5% тралений, в уловах которых отмечен исследуемый вид, были выполнены в интервале 200–400 м (Toyoshima, 1985; Balushkin et al., 2011).

Кроме того, имеются данные о батиметрическом распределении *L. brunneofasciatus*, основанные на результатах научных съёмок. Савин (2014) приводит для этого вида глубины 225–352 м, а Дудник и Долганов (1992) – 300 и 302 м при обследованных диапазонах соответственно 100–1400 и 300–2000 м. В ходе работ на шельфе Кроноцкого залива (0–200 м) он обнаружен в интервале 100–200 м (Токранов, Полутов, 1984). Известно, что один молодой экземпляр данного вида был пойман на склоне юго-восточного побережья о-ва Хоккайдо на глубине 646 м (Mecklenburg et al., 2002; Stevenson, Orr, 2006). В ходе наших исследований *L. brunneofasciatus* встречен в диапазоне 120–436 м. Стоит отметить, что наиболее высокие значения как по частоте встречаемости, так и по количественным показателям он имел в интервале 200–400 м (табл. 1).

В некоторых работах (Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014) в качестве минимальной глубины обитания *L. brunneofasciatus* указаны 20–25 м. Эти сведения основаны на поимке одного ликода (инвентарный № 36175 в фондовой коллекции Зоологического института (ЗИН) РАН) в Юж-

но-Курильском проливе (Balushkin et al., 2011). По личному сообщению Б.А. Шейко (ЗИН РАН) от 29 марта 2023 г. этот экземпляр *L. brunneofasciatus* действительно является молодой особью TL 396 мм, и записи на оригинальной этикетке соответствуют опубликованным: “Южно-Курильский пролив, глубина 20–25 м, донный трал”. Представляется, что в данном случае эти сведения ошибочны, поскольку при выполнении научной съёмки в этой акватории исследуемый вид встречался в диапазоне 225–352 м (Савин, 2014). Для особи ЗИН 36175 не указаны координаты обнаружения, и это явно случайные сборы из промысловых уловов. В других районах в сублиторальной зоне (мельче 50 м) *L. brunneofasciatus* не был отмечен, и поэтому информация об обитании в интервале 20–25 м требует подтверждения. Следовательно, верхней границей его вертикального распределения следует считать 88 м, указанные Тойошимой (Toyoshima, 1985).

Нижние пределы обитания исследуемого вида – 800–830 м (Борец, 1997; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Токранов, Орлов, 2002; Парин и др., 2014) – также вызывают сомнения, поскольку наибольшие значения глубин, с которых выловлены ваучерные (коллекционные) экземпляры, редко превышают 500 м. Впервые предел вертикального распределения *L. brunneofasciatus* в 800 м был указан в монографии Борца (1997). В дальнейшем её дублировали в своих работах другие авторы. Сведения о глубине 830 м появились в 2002 г. для тихоокеанских вод у северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки (Токранов, Орлов, 2002). Заметим, что Борец (1997) не указал точный источник своих данных. Публикация Токранова и Орлова (2002) основана на обработке результатов промысловых тралений, длительность которых составляла до 10 ч, следовательно, установить истинную глубину поимки невозможно. Поэтому, на наш взгляд, для подтверждения нижнего предела обитания *L. brunneofasciatus* требуются более точные данные. Учитывая вышеизложенное, на настоящий момент максимальной глубиной обнаружения этого вида следует считать 646 м, приведённые в работе Стивенсона и Орра (Stevenson, Orr, 2006).

Таким образом, *L. brunneofasciatus* является верхнебатиальным представителем своего семейства, а достоверный вертикальный диапазон его обитания составляет 88–646 м. При этом основная часть особей концентрируется в нижних отделах шельфа и верхней части материкового склона на глубинах 200–400 м.

L. brunneofasciatus можно охарактеризовать как stenotherмный вид. По сведениям Токранова и Орлова (2002), в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки большинство особей в мае–августе было отмечено при температуре воды у дна 0–3.0°C, а в сентябре–октябре – 2.0–3.6°C. На шельфе (100–200 м) Кроноцкого залива *L. brunneofasciatus* отмечен в интервале 0–2.0°C (Токранов, Полутков, 1984). В прикамчатских водах Охотского моря этот вид встречается при 0–1.8°C (табл. 2). Вероятно, в исследованном нами районе *L. brunneofasciatus* обитает в пределах охотоморской промежуточной водной массы (0.5–1.5°C), глубина залегания которой, по сведениям Морошкина (1966), варьирует от 100–150 до 400–700 м, что соответствует его батиметрическому распределению (табл. 1). Заметим, что голотип вида в водах у Западной Камчатки был также пойман в пределах указанных температур – при 1.0°C (Суворов, 1935).

L. brunneofasciatus относится к группе крупных представителей рода *Lycodes*, его максимальные длина и масса составляют 79 см и 3.3 кг (Андряшев, 1955; Токранов, Орлов, 2002). Наши данные показывают (рис. 3), что этот вид в Охотском море достигает несколько меньших размеров (72 см). Однако преобладающая размерная группа (56–65 см) близка к таковой (46–60 см) в тихоокеанских водах (Токранов, Орлов, 2002).

У *L. brunneofasciatus* отмечено увеличение темпа роста массы тела с увеличением размера особи (рис. 4). Для крупных видов рода *Lycodes*, обитающих в северо-западной части Тихого океана, данная черта биологии была зафиксирована и ранее. Например, для *L. concolor* степенной показатель варьирует от 3.2747 до 3.6100, а для *L. soldatovi* – от 3.273 до 3.559 (Orlov, Binohlan, 2009; Антоненко и др., 2012; Орлов, Токранов, 2012; Бадаев, 2018).

Биология размножения *L. brunneofasciatus* неизвестна; в настоящей работе приведены первые сведения о состоянии его гонад в определённый период (июнь–июль 2016 г.) (рис. 5). Исходя из невысокого ГСИ, можно предположить, что у данного вида осенний или осенне-зимний нерест. Нечто подобное было обнаружено у *L. raridens* (Баланов и др., 2006) и *L. soldatovi* (Бадаев, Баланов, 2006). Вероятно, в районе восточных и северных склонов впадины ТИНРО протекает полный цикл развития *L. brunneofasciatus*, так как, по нашим данным, здесь обнаружены

особи всех размеров, включая молодь и созревающих рыб (табл. 3, 4). При этом *L. brunneofasciatus* TL < 35 см приурочен к глубинам > 300 м. Примечательно, что во впадине ТИНРО также были зафиксированы молодь и среднеразмерные особи других представителей рода *Lycodes*, таких как *L. pectoralis* и *L. soldatovi* (Баланов и др., 2004; Бадаев, Баланов, 2006; Курбанов, 2023).

По типу питания *L. brunneofasciatus* относится к бентофагам с довольно широким спектром потребляемых жертв. Основными компонентами пищи являются амфиподы, полихеты и двусторчатые моллюски. Доля рыб и нектобентоса незначительна (Токранов, Орлов, 2002; наши данные). По основным особенностям питания данный вид сходен с *L. raridens* из Берингова (Mito et al., 1999; Lang et al., 2003; Баланов и др., 2006) и Охотского (Табунков, Чернышева, 1985¹) морей.

Питание *L. brunneofasciatus* подробно изучено для тихоокеанских вод (Токранов, Орлов, 2002). Основные группы его жертв в этой акватории и у охотоморского побережья Камчатки идентичны, хотя вклад каждой из них различается. По сведениям вышеупомянутых авторов, в водах у северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки в желудках *L. brunneofasciatus* преобладают амфиподы (59.0% по биомассе), тогда как, по нашим данным, у Западной Камчатки (без учёта единственной эхиуры) – двусторчатые моллюски (51.7%), амфиподы (19.0%), гастроподы (11.9%) и полихеты (7.3%) (табл. 5). В нашем распоряжении был довольно скромный материал (всего 23 желудка), тем не менее удалось установить, что состав пищи *L. brunneofasciatus* довольно сильно различается между близкими участками и, возможно, по глубинам (рис. 6). Для изучения особенностей питания этого вида в Охотском море требуются дальнейшие исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников ННЦМБ ДВО РАН за идентификацию кормовых объектов *L. brunneofasciatus*: Н.Л. Демченко (амфиподы), К.А. Лутаенко (двусторчатые моллюски), М.В. Малютину (изоподы), А.В. Чернышева (немертины), И.Л. Алакыну (полихеты), А.С. Майорову (эхиуры).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения Российской академии наук (тема № 1021062912508-7) и Всерос-

¹ Указан как *L. panthera* Schmidt.

сийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин А.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Андрюшин А.П. 1955. Новые и редкие виды рыб семейства бельдюговых (Pisces: Zoarcidae) с юго-восточного побережья Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 21. С. 393–400.
- Антоненко Д.В., Баланов А.А., Глебов И.И., Ямщиков В.В. 2012. Распределение и некоторые черты биологии представителей рода *Lycodes* в западной части Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 525–537.
- Бадаев О.З. 2018. Биология и промысловое использование ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН, 24 с.
- Бадаев О.З., Баланов А.А. 2006. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) из северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 122–135.
- Баланов А.А., Бадаев О.З., Напазаков В.В., Чуцукало В.И. 2006. Распределение и некоторые черты биологии редкозубого ликода *Lycodes raridens* (Zoarcidae) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 211–218.
- Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А. 2004. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биология моря. Т. 30. № 4. С. 279–288.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.
- Волвенко И.В. 1998. Проблемы оценки обилия рыб по данным траловой съемки // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.
- Волвенко И.В. 1999. Некоторые алгоритмы обработки данных по обилию и размерно-весовому составу уловов // Там же. Т. 126. С. 177–195.
- Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 83–98.
- Курбанов Ю.К. 2023. Распределение малоголового ликода *Lycodes pectoralis* (Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета // Там же. Т. 63. № 1. С. 31–38.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223010095>
- Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 68 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2012. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов трех малоизученных видов бельдюговых рыб (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. науки Казахстана. № 2. С. 47–72.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Савин А.Б. 2014. Батиметрические группировки демерсальных рыб на склоне и внешнем крае шельфа с океанской стороны южных Курильских островов в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 177. С. 167–181.
- Савин А.Б., Ильинский Е.И., Асеева Н.Л. 2011. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Там же. Т. 166. С. 149–165.
- Суворов Е.К. 1935. Новый род и два новых вида сем. Zoarcidae из Охотского моря // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук. Сер. 7. № 3. С. 435–440.
- Табунков В.Д., Чернышева Э.Р. 1985. Питание промысловых рыб в заливе Терпения // Изв. ТИНРО. Т. 110. С. 98–104.
- Токранов А.М. 2020. Размерно-половая структура некоторых видов бельдюговых рыб (Zoarcidae) прикамчатских вод // Докл. XIX–XX Междунар. науч. конференций “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 73–76.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А.М., Полутков В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. № 9. С. 1363–1373.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских о-вов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–40.

- Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holosephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П. 1965. Вертикальная зональность в распределении рыб в верхней батии Охотского моря // Зоол. журн. Т. 44. № 11. С. 1678–1689.
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 60. 120 p.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (bony fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100031>
- Lang G.M., Derrah C.W., Livingston P.A. 2003. Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the eastern Bering Sea from 1993 through 1996 // AFSC Process. Rept. 2003–2004. Seattle: NOAA et al., 351 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Mito K., Nishimura A., Yanagimoto T. 1999. Ecology of groundfishes in the Eastern Bering Sea, with emphasis on food habits // Dynamics of the Bering Sea. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. P. 537–580.
- Orlov A.M., Binochlan C. 2009. Length–weight relationship 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>
- Savin A.B., Balanov A.A., Panchenko V.V. 2019. The current structure of the ichthyocenosis on the continental shelf's outer edge and upper slope of the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // J. Ichthyol. V. 59. № 4. P. 499–515.
<https://doi.org/10.1134/S0032945219040143>
- Stevenson D.E., Orr J.W. 2006. A new species of *Lycodes* (Perciformes: Zoarcidae) from Aleutian Islands // Copeia. № 1. P. 77–82.
[https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2006\)006\[0077:ANS OLP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2006)006[0077:ANS OLP]2.0.CO;2)
- Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.
- Ueno T. 1971. List of marine fishes from the waters of Hokkaido and adjacent regions // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 13. P. 61–102.

DISTRIBUTION AND SOME ASPECTS OF BIOLOGY OF *LYCODES BRUNNEOFASCIATUS* (ZOARCIDAE) IN THE SEA OF OKHOTSK WATERS OFF KAMCHATKA IN AUTUMN 2012 AND SUMMER 2016

A. A. Balanov¹ and Yu. K. Kurbanov^{2, 3, *}

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

²Kamchatka Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

³Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

*E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru

The first data on the distribution, habitat conditions, size composition and feeding of *Lycodes brunneofasciatus* (Zoarcidae) in the Sea of Okhotsk waters off the coast of Kamchatka are presented. High values of the distribution density of the species were recorded on the eastern slope of the TINRO depression and in the area north of the First Kuril Strait. The depth of catches of tawnystripe eelpout varied from 120 to 436 m, its highest relative abundance is typical for 200–300 and 401–436 m. In the study area, *L. brunneofasciatus* is predominantly an inhabitant of the Okhotsk intermediate water mass where it is found at a water temperature at the bottom of 0–1.8°C. This species is represented in catches by individuals with a total length of 32–72 cm. Bivalvia, Amphipoda, Gastropoda and Polychaeta prevailed in the diet of tawnystripe eelpout. In addition, Echiura was found in the stomach of one of the studied specimens with a length of 69 cm.

Keywords: *Lycodes brunneofasciatus*, Zoarcidae, distribution, size composition, diet, Sea of Okhotsk.

УДК 597.555.5.574.36/622

ПИТАНИЕ МИНТАЯ *GADUS CHALCOGRAMMUS* (GADIDAE) В ЭПИПЕЛАГИАЛИ БЕРИНГОВА МОРЕ

© 2024 г. К. М. Горбатенко¹, И. В. Мельников¹, А. Ю. Шейбак^{2, *}

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

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: sheibak@vniro.ru

Поступила в редакцию 23.06.2023 г.

После доработки 15.08.2023 г.

Принята к публикации 30.08.2023 г.

Биомасса минтая *Gadus chalcogrammus* в западной части Берингова моря с 1982–1990 по 2006–2010 гг. сократилась почти на порядок – с 7.2 до 0.7 млн т, а в последнее десятилетие (2011–2020) повысилась до среднемноголетнего значения (4.0 млн т). В восточной части моря её изменения носили волнообразный характер с наибольшим значением в 1982–1990 и наименьшим – в 2006–2010 гг. Спектр питания минтая разнообразен и включал 16 таксономических групп гидробионтов. Основу среднегодовой потреблённой минтаем массы пищи в Беринговом море в 1982–2020 гг. составлял зоопланктон (74.1%). В различные периоды исследований годовое потребление корма варьировало от 91.1 до 373.0 (в среднем 239.3) млн т/год. Значительные флуктуации в объёме потребляемой пищи в основном связаны с динамикой биомассы вида.

Ключевые слова: минтай *Gadus chalcogrammus*, динамика биомассы, зоопланктон, питание, выедание, суточный рацион, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875224030088 EDN: FNJONZ

Одним из важных промысловых районов Дальнего Востока является Берингово море. В его водах ежегодно проводят мониторинг состояния запасов многих промысловых видов рыб, среди которых самым многочисленным является минтай *Gadus chalcogrammus*.

В различные периоды наблюдений уровень количественных и качественных показателей нектонного сообщества в Беринговом море значительно варьировал (Шунтов, Темных, 2008), это во многом было обусловлено изменениями запасов минтая как в восточной, так и в западной частях моря. Современный уровень общей биомассы минтая во всём Беринговом море несколько превышает среднемноголетние значения (Степаненко, Грицай, 2016; Датский и др., 2021). Сосредоточенность значительной части запасов этого вида в эпипелагиали моря позволяет проводить весьма надёжные исследования его ресурсов тралово-акустическим методом, параллельно выполняя фоновые исследования (гидрологические, планктонологические и трофологические).

Кормовая база минтая в Беринговом море включает различные группы организмов планктона, нектона и бентоса, среди которых значительную долю (65.9%) составляет крупный зоопланктон – копеподы (Copepoda) и эвфаузииды (Euphausiacea) (Горбатенко, 2021б; Найдено и др., 2022).

Цель работы – рассмотреть и определить сезонные изменения состава пищевых компонентов и величины суточных рационов минтая различных размерных групп, оценить выедание видом кормовых объектов в годовом цикле в Беринговом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по планктону и питанию минтая собран при выполнении траловых съёмок на судах Базы исследовательского флота ВНИРО в Беринговом море в 1982–2020 гг. (рис. 1). Планктон отлавливали в слое 0–200 м (0 – дно при глубине < 200 м) большой сетью Джеди (площадь входного отверстия 0.1 м², сито с ячейей

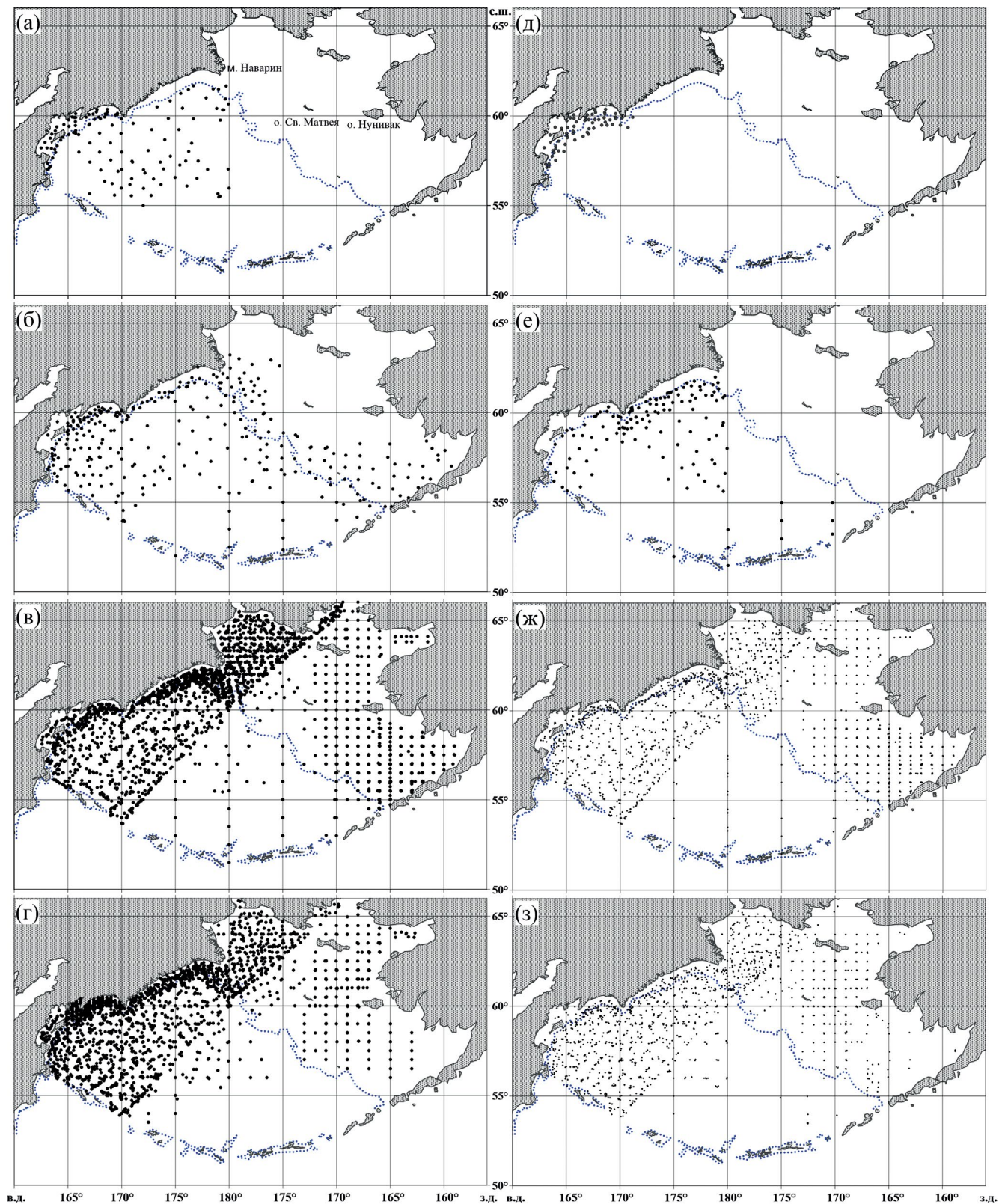


Рис. 1. Карта-схема расположения станций (•) сбора материала по планктону (а–г) и питанию минтая *Gadus chalcogrammus* (д–з) в разные сезоны 1982–2020 гг.: а, д – зима; б, е – весна; в, ж – осень; г, з – зима; (---) – изобата 200 м. Число станций: а – 121, б – 313, в – 2953, г – 2341, д – 228, е – 133, ж – 2133, з – 1709.

0.168 мм) и обрабатывали по единой принятой в ТИНРО методике, с введением поправок на недолов (Волков, 2008а). Скорость подъёма сети составляла 0.7–1.0 м/с. Пробу зоопланктона для удобства обработки разделяли на размерные фракции просеиванием через два сита: № 7 с ячейей 1.2 мм и № 14 с ячейей 0.5 мм. В итоге получали три фракции: мелкую (длина животных 0.6–1.2 мм), среднюю (1.3–3.2 мм) и крупную (3.3–3.5 мм). Для исключения влияния недолова на результаты вводили поправочные коэффициенты: для организмов мелкой фракции – 1.5, средней – 2.0. Для планктона крупной фракции применяли следующие поправочные коэффициенты: для эвфаузиид, мизид (*Mysida*) и щетинко-челюстных (*Chaetognatha*) длиной < 10 мм – 2.0, 10–20 мм – 5.0, > 20 мм – 10.0; для гипериид (*Hyperiididae*) длиной < 5 мм – 1.5, 5–10 – 3.0, > 10 мм – 5.0; для копепод длиной < 5 мм – 2.0, ≥ 5 мм – 3.0; для полихет (*Polychaeta*), мелких медуз (*Cnidaria*), крылоногих моллюсков (*Pteropoda*) и других малоподвижных животных – 1.0.

Биомассу зоопланктона рассчитывали по стандартным сырым массам (Волков, 1986; Горбатенко, 2007, 2019) или номограммам Численко (1968). При анализе планктонных сообществ биомассы трёх фракций суммировали и рассматривали отдельно по сезонам (Волков, 2008б): зима (декабрь–март), весна (апрель – 15 июня), лето (16 июня – 15 сентября) и осень (16 сентября – ноябрь).

Обзор методов расчёта продукции разных видов зоопланктона показал, что все они основаны на данных по соматическому и генеративному росту особей, составляющих популяцию (Заика, 1972; Сушняя, 1975; Винберг, 1979; Иванова, 1985). Для расчёта удельной суточной продукции зоопланктона использовали данные по возрастному составу, биомассе и плотности его представителей. Вычисление продукции зоопланктона осуществляли традиционным способом по уравнению Бойсен-Йенсена (Boysen-Jensen, 1919): $Pt = B_2 - B_1 + B_e$, где B_1 и B_2 – биомасса вида соответственно в начале (t_1) и в конце (t_2) периода наблюдения (t): $t = t_2 - t_1$; B_e – убыль за счёт выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. Расчёт B_e проводили по формуле: $B_e = N_1 - N_2 \times 0.5(B_1/N_1 + B_2/N_2)$, где N_1 и N_2 – соответственно начальная и конечная численность за определённый период.

Следует подчеркнуть, что метод, использованный для расчётов продукции, имеет ряд ограничений (применим в основном для оценки

продукции моноциклических видов с длительным периодом жизни и коротким периодом размножения, требует отбора проб в одном и том же месте через равные промежутки времени, мало подходит для объединённого массива данных для нескольких видов; не учитывает температуру, скорость роста копепод, дыхание, питание и т.д.), поэтому даёт лишь очень приближённую оценку продукции. При слабой изученности продуктивности конкретных видов гидробионтов Берингова моря расчёты продукции можно проводить только групповым методом. Такой подход был применён в 1980–1990-е гг. при сравнительной оценке продуктивности биоты больших районов дальневосточных морей (Дулепова, 2002).

Общая продукция сообщества зоопланктона складывается из суммы продукций нехищного (фито-, эврифагов) и хищного зоопланктона за вычетом пищи, ассимилированной хищниками (Заика, 1983; Иванова, 1985).

Пробы для изучения питания минтая отбирали из каждого результативного траления – по 20–25 экз. каждой размерной группы (длина по Смитту – FL). Желудки обрабатывали сразу же после вскрытия рыб без предварительной фиксации формалином, это позволяло определить долю недавно заглоченной пищи. Степень наполнения желудков оценивали по 5-балльной шкале, содержимое желудков взвешивали. По возможности определяли массу каждого пищевого компонента, степень переваренности по четырём стадиям, значимость массовых видов (% общей массы пищи, общие и частные индексы наполнения желудков) (Чучукало, Волков, 1986; Чучукало, 1996).

Значения биомассы минтая в западной части Берингова моря за 1982–2009 гг. взяты из монографии Шунтова с соавт. (2012), за 2010–2020 гг. рассчитаны по данным траловых съёмок ТИНРО. Расчёт проводили площадным методом с применением коэффициентов уловистости: 0.1 для особей $FL < 17$ см и 0.4 для особей $FL \geq 17$ см (Атлас ..., 2003). Значения биомассы минтая в восточной части Берингова моря за 1982–2020 гг. взяты из отчётов по оценке состояния его запасов, проводимой Национальным управлением океанических и атмосферных исследований США (Iannelli et al., 2018, 2021).

За весь период исследований собрано и обработано 5728 проб планктона и 31141 желудок минтая.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биомасса минтая в западной части Берингова моря с 1982–1990 по 2006–2010 гг. снизилась почти на порядок – с 7.2 до 0.7 млн т, в последнее десятилетие (2011–2020) повысилась до среднелетнего значения – 4.0 млн т (табл. 1). В восточной части моря изменения биомассы носили волнообразный характер с наименьшим значением во второй половине 2000-х (5.4 млн т) и наибольшим – в 1980-х гг. (17.9 млн т).

Состав пищи минтая разных размерных групп во все сезоны включал 16 таксономических групп гидробионтов (табл. 2). Среди доминирующих групп зоопланктона в пищевом спектре разного-размерного минтая идентифицировали шесть видов копепоид, четыре вида эвфаузиид, три вида гипериид и один вид щетинкочелюстных. Среди нектона в пище обнаружено девять видов рыб и один вид кальмаров (Decapodiformes). Бентос в питании минтая был представлен шестью таксономическими группами, среди которых преобладали декаподы (три вида).

Летом основу пищи ранней молоди (сеголеток) минтая *FL* < 10 см составляли эвфаузииды (длиной до 20 мм) и крупные копепоиды (2.0–9.0 мм). Дополняли спектр гиперииды, мелкие копепоиды, крылоногие моллюски, щетинкочелюстные и другие представители зоопланктона, всего ~ 20 видов. Летом сеголетки минтая были максимально накормлены: индексы наполнения желудков составляли 204.4‰, суточный рацион – 8.2% массы тела (табл. 2). В другие сезоны активность питания сеголеток также была высокой. Так, осенью суточный рацион составлял 6.2, а зимой – 7.5% массы тела. Основу пищи

ранней молоди минтая составлял планктон – 99.6–99.8%.

У более крупных особей молоди минтая *FL* 10–18 см (годовики и двухгодовики) основу питания также составлял зоопланктон, доля которого изменялась от 85.6 (осень) до 100.0% (весна) (табл. 2). В спектр питания наряду с планктоном входили молодь рыб и кальмаров, а также бентосные беспозвоночные – декаподы, мизиды, в меньшей степени полихеты. В течение года интенсивность питания рыб была относительно высокой и изменялась от 4.2 (зима) до 8.1% (весна).

У ещё более крупной молоди и впервые созревающего минтая *FL* 19–40 см в возрасте от 2 до 6 лет отмечен средний уровень накормленности, суточный рацион в различные сезоны изменялся от 3.2 (зима) до 6.0% (весна) (табл. 2). В пищевом спектре преобладал зоопланктон, составлявший весной, летом и осенью от 72.7 до 90.1%. Исключением являлся зимний период, когда за счёт снижения биомассы зоопланктонов основу пищи минтая составлял нектон – 67.3%, в состав которого в большей степени входили молодь минтая и сельди *Clupea pallasii*, мойва *Mallotus villosus*, серебрянка *Leuroglossus schmidtii* и частично мелкие кальмары. Весенне-летний период характеризовался высокой интенсивностью питания, суточный рацион составлял 6.0 (весной) и 5.7% (летом). При этом накормленность летом была несколько выше, чем весной, – 142.5 против 140.1‰.

Спектр питания крупноразмерного минтая (*FL* 41–60 см) довольно широк, в желудках отмечены кормовые объекты 14 таксономиче-

Таблица 1. Средние значения плотности скоплений и биомассы минтая *Gadus chalcogrammus* в эпипелагиали Берингова моря в 1982–2020 гг.

Годы	Площадь, тыс. км ²					
	западная часть* (716.7)		восточная часть** (1351.9)		всё море (2068.6)	
	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>
1982–1990	10.0	7.2	13.3	17.9	12.1	25.1
1991–1995	3.8	2.7	5.7	7.7	5.0	10.4
1996–2005	3.0	2.1	7.8	10.6	6.1	12.7
2006–2010	1.0	0.7	2.5	5.4	2.0	6.1
2011–2020	5.6	4.0	9.9	13.4	8.4	17.4
1982–2020	5.4	3.9	9.4	12.7	8.0	16.6

Примечание. *D* – плотность, т/км²; *B* – биомасса, млн т. Источники информации: *1982–2009 гг. – по: Шунтов и др., 2012; 2010–2020 гг. – наши расчёты по данным траловых съёмов ТИНРО; **ежегодные американские данные, приведённые за 1982–2020 гг. (Ianelli et al., 2018, 2021).

ских групп, среди которых доминировали рыбы (19.4–85.8%), копеподы (0.3–33.9%) и эвфаузииды (7.1–28.5%) (табл. 2). Доля планктона в пище половозрелых рыб имела наименьшее значение (9.1%) только в зимний период, весной и летом достигая максимальных значений — соответственно 63.2 и 65.1%. Осенью основу спектра питания этой размерной группы почти в равной степени составляли планктон (42.8%) и нектон (47.4%).

Сверхкрупный минтай $FL > 60$ см в возрасте от 9 лет и старше встречался в основном на шельфе Берингова моря. В спектр питания летом входило 13 таксономических групп организмов. В остальные сезоны число таксономических групп варьировало от 6 до 12. Накормленность рыб по сезонам сильно изменялась — от 77.8 до 110.1‰ при суточном рационе от 1.4 до 2.4%. Из всех размерных групп эти показатели у сверхкрупного минтая были наименьшими (табл. 2).

Образ жизни старшевозрастного минтая схож с таковым трески *Gadus macrocephalus*, которая обитает в придонных горизонтах (Шунтов и др., 1993). Соответственно основу пищи у него составляли нектонные организмы, доля которых в пищевом комке летом достигала 44.0%, зимой — 89.8%, второстепенной пищей были планктон и бентос (табл. 2).

По приведённым данным биомассы минтая (табл. 1), среднесуточных рационов и состава

пищи его различных размерных групп (табл. 2) мы провели расчёты выедания видом кормовых объектов в разные сезоны и в течение года в Беринговом море. В зимний период в верхней эпипелагиали моря минтай выедал в среднем за год 18.9 млн т пищи, основным компонентом которой являлся нектон — 14.4 млн т (рис. 2). Несмотря на низкое количество планктона, его потребление разноразмерными особями минтая относительно других групп гидробионтов за зимний сезон составило значительную долю — порядка 18.5%, или 3.5 млн т. Оставшееся количество потреблённых кормовых объектов пришлось на бентос — 1.1 млн т (5.8%).

В весенний сезон, являющийся началом вегетативного периода для планктона, а для минтая — началом посленерестового нагула, пятикратно возросло количество потреблённой пищи — 93.0 млн т (рис. 2). Доминирующей группой гидробионтов в питании были новые генерации планктона — 78.6 млн т (84.5%), среди которого значительно выделялись копеподы (65.0%), являющиеся основным источником восстановления понесённых энергетических затрат в период нереста, и эвфаузииды (18.5%). В составе пищи крупноразмерного минтая нектон продолжал занимать значительную долю, что отразилось на общем его потреблении весной, когда выедалось до 9.4 млн т (10.1%) различных видов рыб и кальмаров (табл. 2). Доля бентосной

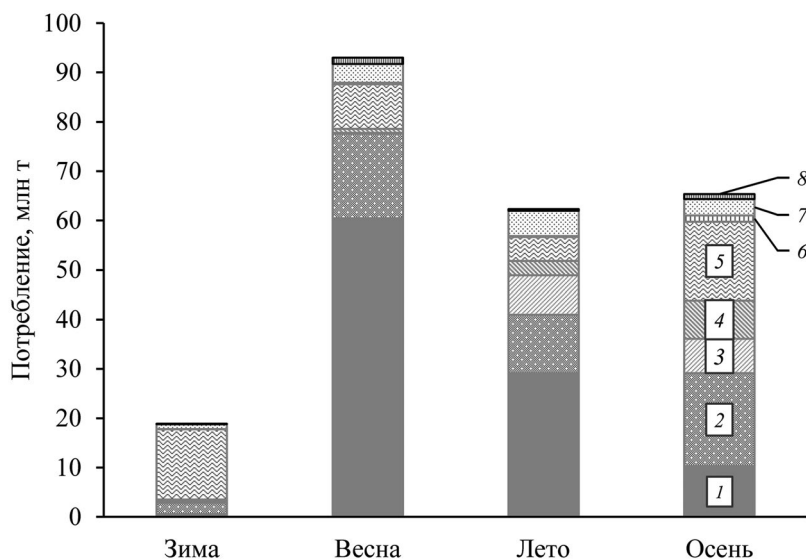


Рис. 2. Потребление минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в разные сезоны (средние значения за 1982–2020 гг.): 1 — Copepoda, 2 — Euphausiacea, 3 — Hyperiididae, 4 — прочий планктон, 5 — Pisces, 6 — Decapodiformes, 7 — Decapoda, 8 — прочий бентос.

составляющей продолжала оставаться незначительной — 5.1 млн т (5.5%).

В летний период общее количество потреблённой пищи минтаем в Беринговом море снижалось в полтора раза — до 62.3 млн т (рис. 2). Среди основных компонентов питания продолжал преобладать планктон, на долю которого приходилось 51.8 млн т (83.1%) при неизменном доминировании копепод (46.7%) и эвфаузиид (19.0%). Однако следует отметить значительное увеличение, по сравнению с зимним и весенним периодами, потребления гипериид, составившее 7.9 млн т (12.7%), и снижение до минимального уровня за весь год потребления нектона до 5.0 млн т (8.0%). Роль бентоса в питании разноразмерного минтая осталась на уровне весеннего сезона — 5.5 млн т (8.8%).

Осенью активность питания минтая вновь несколько возрасла, что выразилось в увеличении общего количества потреблённой за сезон пищи до 65.4 млн т (рис. 2). Однако относительно летнего сезона рост был незначительным (3.1 млн т) и произошёл он в большей степени за счёт гидробионтов, входящих в группу нектона. Выедание минтаем рыб осенью, в сравнении с предыдущими сезонами, находилось на максимальном уровне — 16.0 млн т. В то же время он значительно меньше питался планктоном, выедание которого в конце вегетационного периода (весна, лето и осень) составило наименьший объём — 43.8 млн т. В сравнении с зимой и весной потребление гипериид оставалось довольно высоким — 7.0 млн т, но относительно летнего сезона оно снизилось на 0.9 млн т.

В 1982–2020 гг. среднемноголетнее потребление минтаем всех кормовых объектов в Беринговом море составило 239.7 млн т/год (рис. 3). В годовом рационе среди зоопланктона преобладали копеподы — 100.5 млн т (41.9%), эвфау-

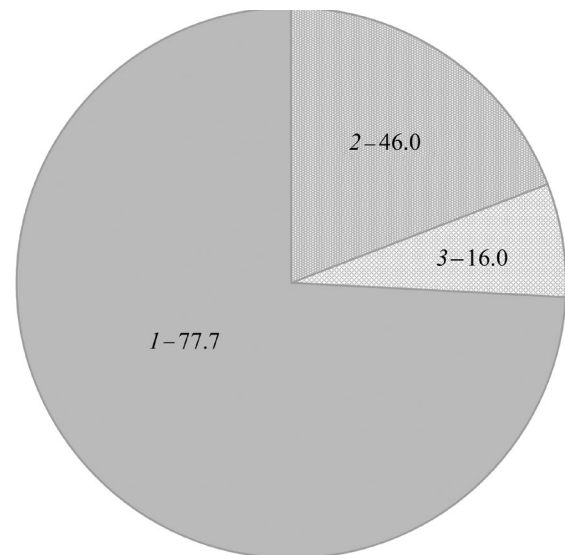


Рис. 3. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 1982–2020 гг.: 1 – планктон (74.1%): Copepoda (41.9%), Euphausiacea (20.9%), прочие (11.3%); 2 – нектон (19.2%): Pisces (18.4%), Decapodiformes (0.8%); 3 – бентос (6.7%): Decapoda (5.5%), прочие (1.2%).

зииды — 50.1 млн т (20.9%) и гиперииды — 15.4 (6.4%); среди нектона и бентоса — рыбы и креветки — 44.2 млн т (18.4%) и 13.1 млн т (5.5%) соответственно.

В результате сопоставления усреднённых данных за весь период исследований по валовому запасу и продукции зоопланктона и его доминирующих групп с потреблением пищевых компонентов разноразмерным минтаем выявлено, что на обеспечение его годового рациона уходило всего 18.1% валового запаса и 7.8% продукции зоопланктона (табл. 3). Наибольший пресс со стороны минтая был на эвфаузиид и гипериид, выедание которых составило соответственно

Таблица 3. Среднегодовая доля выедания минтаем *Gadus chalcogrammus* валового запаса (*B*), продукции (*P*) зоопланктона (основные таксономические группы) и среднегодовые значения этих показателей в эпипелагиали Берингова моря в 1982–2020 гг.

Группа	Доля, %								<i>B</i> , млн т	<i>P</i> , млн т
	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>		
	1982–1990	2006–2010	2011–2020	1982–2020	1982–1990	2006–2010	2011–2020	1982–2020		
	1982–1990	2006–2010	2011–2020	1982–2020	1982–1990	2006–2010	2011–2020	1982–2020		
Euphausiacea	75.7	33.8	36.8	16.4	51.5	23.0	47.2	23.6	108.4	243.1
Copepoda	29.4	12.7	4.6	2.0	20.2	8.7	18.6	7.3	516.0	1197.6
Amphipoda	64.4	21.0	27.9	9.1	56.6	18.4	54.8	16.9	38.0	116.5
Chaetognatha	1.8	1.2	0.6	0.1	1.7	1.1	1.4	0.8	308.7	463.1
Весь зоопланктон	27.4	13.0	7.9	3.6	19.7	9.3	18.1	7.8	1009.2	2135.3

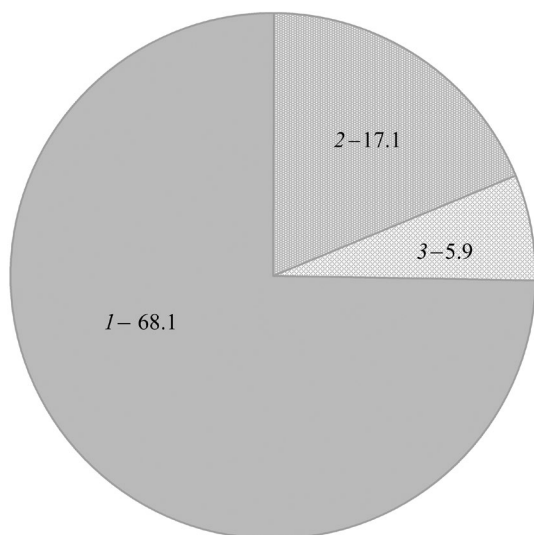


Рис. 4. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 2006–2010 гг.: 1 – планктон (74.8%): Euphausiacea (38.3%), Copepoda (23.0%), прочие (13.5%); 2 – нектон (18.7%): Pisces (18.0%), Decapodiformes (0.7%); 3 – бентос (6.5%): Decapoda (5.3%), прочие (1.2%).

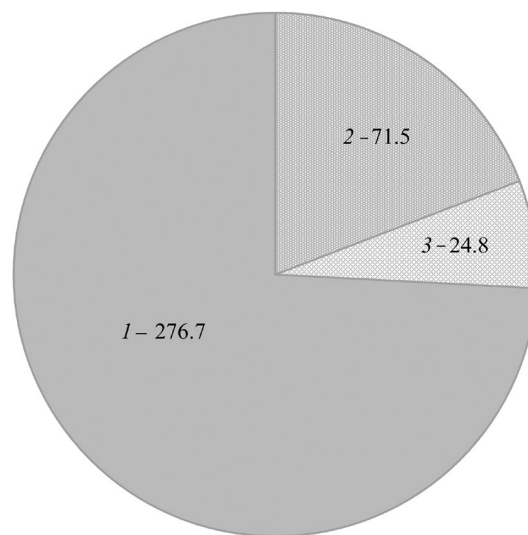


Рис. 5. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 1982–1990 гг.: 1 – планктон (74.1%): Copepoda (40.7%), Euphausiacea (22.0%), прочие (11.4%); 2 – нектон (19.2%): Pisces (18.4%), Decapodiformes (0.8%); 3 – бентос (6.7%): Decapoda (5.5%), прочие (1.2%).

47.2 и 54.8% их общего запаса и 23.6 и 16.9% их продукции.

В заключение следует отметить, что в 2006–2010 гг., когда в Беринговом море наблюдали минимальные запасы минтая – 6.1 млн т (табл. 1), в год он потреблял всего 91.1 млн т кормовых объектов, среди них наибольшее количество приходилось на планктон – 68.1 млн т (рис. 4). На обеспечение годового рациона минтая в этот период уходило всего 7.9% валового запаса и 3.6% продукции зоопланктона (табл. 3).

В свою очередь, при максимальных биомассах минтая, которые отмечали в 1980-х гг., разноразмерный минтай потреблял в четыре раза больше корма – 372.9 млн т/год (табл. 1, рис. 5). Аналогично ситуации периода минимального запаса минтая, наибольшую долю в рационе составляли организмы планктонной группы – 276.7 млн т/год. Для обеспечения годового рациона минтая общей биомассой 25.1 млн т в этот период необходимо было в 3.5 раза большее количество зоопланктона, составлявшее 27.4% валового запаса и 13.0% продукции (табл. 3).

В 2011–2020 гг., когда общий запас минтая в Беринговом море был близок к среднемноголетнему значению за весь период исследований – 17.4 млн т (табл. 1), на обеспечение годового рациона вида уходило 19.7% валового запаса и 9.3% продукции зооплан-

ктона (табл. 3). Наибольший пресс со стороны минтая, как и в предыдущие периоды исследований, приходился на гиперид и эвфаузиид. Среднемноголетнее потребление всех кормовых объектов составило 258.8 млн т/год (рис. 6), среди которых в годовом рационе минтая преобладал зоопланктон – 190.8 млн т. В течение года разноразмерный минтай также потреблял 51.1 млн т нектона и 17.0 млн т бентоса.

ОБСУЖДЕНИЕ

Крупномасштабные траловые съёмки в пелагиали Берингова моря, наиболее реально отражающие состояние нектонных сообществ на глубинах 0–200 м, проводили только в 1980-е гг. В настоящее время в летне-осенний период исследования нектона в этом море основаны на результатах “лососёвых” съёмок, т.е. тралениями охвачена только верхняя эпипелагиаль (0–50 м). Дефицит информации по эпипелагиали и особенно по мезопелагиали в последние годы создал трудности в проведении анализа межгодовой динамики нектонных сообществ в этих двух зонах. Шунтов с соавт. (2012), понимая проблематичность оценок биомасс нектона в эпи- и мезопелагиали, сопоставили статистические данные в различных районах Берингова моря, учитывая также дневные и ночные уловы отдельных видов нектона. Поэтому, несмотря на

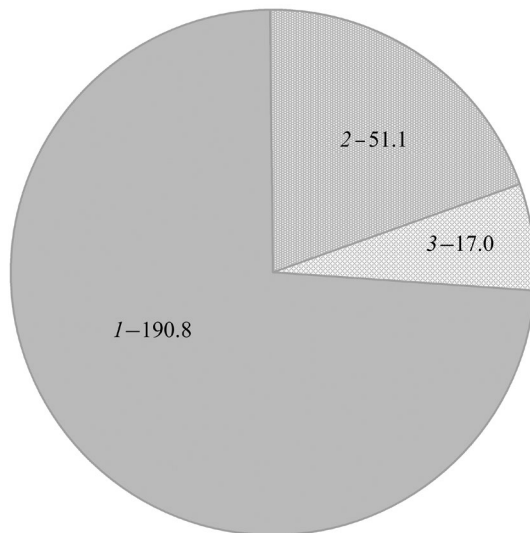


Рис. 6. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 2011–2020 гг.: 1 – планктон (73.7%): *Cooperoda* (41.4%), *Euphausiacea* (20.7%), прочие (11.6%); 2 – нектон (19.7%): *Pisces* (17.5%), *Decapodiformes* (2.2%); 3 – бентос (6.6%): *Decapoda* (5.1%), прочие (1.5%).

ограниченность данных и некоторые индивидуальные экспертные оценки, сведения по биомассам видов нектона, представленные в указанной книге, на наш взгляд, являются наиболее полными и полученными с соблюдением стандартных методов анализа. Следует отметить, что питание рыб в Беринговом море было ранее рассмотрено в монографиях сотрудников ТИНРО (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2011), где проанализирована практически вся информация по питанию, составам рационов и трофическим отношениям наиболее массовых обитателей пелагиали и бентали Берингова моря. Согласно этим исследованиям большинству нектонных видов свойственна пластичность, и практически все группы и виды организмов зоопланктона в той или иной степени служат для них кормовыми объектами.

В динамике численности многих промысловых объектов важнейшее значение имеет объём их потребления хищниками на разных стадиях жизненного цикла. К примеру, большое количество планктонных личинок промысловых видов крабов потребляют лососи в период предандромных миграций, а также медузы и щетинкочелюстные, что особенно заметно в годы с высокой численностью личинок (Чучукало, 2006; Горбатенко, 2018). Масштабы выедания минтаем собственной молоди в дальневосточных морях превосходят величину промыслового изъятия

вида (Шунтов, 1985; Вах, Laevastu, 1990; Шунтов и др., 1993; Глубоков и др., 2000; Горбатенко и др., 2012; Bold et al., 2012). Интенсивность каннибализма резко увеличивается в годы высокой численности минтая (Соколовский, Глебова, 1985а, 1985б; Laevastu et al., 1996) и с пониженными концентрациями кормового планктона (Горбатенко, Лаженцев, 2002). При ухудшении кормовой базы минтай начинает потреблять щетинкочелюстных, ойкоплевр (*Oikopleura*) и мелкий нектон, включая собственную молодь.

В дальневосточных морях выживаемость личинок минтая определяется не только величиной их кормовой базы, но и развитием в пелагиали желетелого планктона (медуз, гребневи́ков (*Stenophora*), сифонофор (*Siphonophorae*)) и щетинкочелюстных. Падение численности минтая с конца 1980-х гг. в Беринговом море некоторые авторы непосредственно связывают с возрастанием в планктоне доли хищников (щетинкочелюстных и желетелого планктона) (Arai, 1997; Mills, 1995; Brodeur et al., 1999; Schabetsberger et al., 2000).

Для определения трофической роли минтая в пелагическом сообществе Берингова моря необходимо знать его количественные характеристики и их межгодовую динамику. Расчётные биомассы минтая по всему Берингову морю в различные периоды исследований представлены в табл. 1. Как известно, основное его количество сосредоточено в восточной части моря (Шунтов и др., 1993; Шунтов, 2016; Датский и др., 2022). Однако, в отличие от западной части моря, комплексные съёмки на российских научных судах в восточной его части в рассматриваемый период проводили нерегулярно, поэтому информация по биомассе этого вида в различные временные промежутки по восточной части Берингова моря взята из американских литературных источников (Ianelli et al., 2018, 2021).

По всей акватории Берингова моря минимальные и максимальные значения биомассы минтая наблюдали в схожие периоды, характерные для его западной и восточной частей. Так, минимальные значения биомассы отмечены в 2006–2010, а максимальный уровень – в 1980-х гг. В 2010-х гг. уровень общей биомассы минтая во всём Беринговом море несколько превышал среднемноголетние значения (табл. 1).

Питанию минтая в российских водах Берингова моря посвящено большое количество работ. Все трофологические исследования были сведены в монографиях Шунтова с соавт. (1993) и

Чучукало (2006). Использование nekтоном кормовой базы является одним из важнейших показателей, который служит для оценки экологической ёмкости водоёмов.

Питание минтая, как и других видов рыб, изменяется в процессе всего жизненного цикла. При переходе личинок на экзогенное питание, которые в этот момент имеют длину 3.5–5.5 мм, пищей им служат почти исключительно науплии копепоид длиной 0.1–0.3 мм, кроме них в небольшом количестве могут использоваться микродоросли и яйца копепоид (Горбатенко и др., 2004). По мере роста особей спектр потребляемых пищевых организмов расширяется, увеличиваются их размеры, сокращается доля планктонных организмов, в основном эвфаузиид и копепоид, и возрастает роль nekтона и бентоса, что характерно для всех сезонов (Горбатенко, 1987; Горбатенко и др., 2008, 2013; Горбатенко, Савин, 2012). Сверхкрупный минтай старше 8 лет ведёт придонный образ жизни, питается зообентосом, придонными беспозвоночными и рыбами (Шунтов, 1988; Волков и др., 1990; Горбатенко и др., 2008).

Для более полного представления о характере питания половозрелого минтая необходимо учесть ряд факторов. С одной стороны, интенсивность питания определяется состоянием кормовой базы, с другой — характер питания зависит от физиологического состояния.

Многолетние данные (начиная с 1982 г.) по питанию минтая позволили определить в различные сезоны состав пищи и накормленность по его размерно-возрастным группам (табл. 2). Также мы рассчитали среднемноголетние суточные рационы разноразмерного минтая в Беринговом море по сезонам. Для всех сезонов характерно уменьшение величины рациона минтая с увеличением размера последнего, а также снижение интенсивности питания от лета к зиме и увеличение от зимы к лету.

Крупноразмерный минтай (FL 41–60 см) в возрасте от 6 лет и старше составлял основу нерестового запаса и встречался на большей части исследованной акватории. Если интенсивность питания особей $FL \leq 40$ см в основном зависела от состояния кормовой базы, то у половозрелого минтая также и от физиологического состояния рыб, т.е. особенностей обменных процессов в период годового цикла (завершение нагула, половое созревание и подготовка к очередному нерестовому сезону). Зависимость от физиологического состояния особенно вы-

ражена весной, когда минтай формирует нерестовые скопления. Низкая интенсивность питания половозрелого минтая в этот сезон связана с тем, что особи находятся в преднерестовом и нерестовом состояниях, в это время питание осуществляется в поддерживающем режиме (Горбатенко, Лаженцев, 2002; Волков и др., 2003).

Ранее было показано (Горбатенко, Лаженцев, 2002), что средняя величина суточного рациона половозрелого минтая в весенний период в большей степени зависит от доли в популяции нерестовых (практически не питающихся) и посленерестовых (активно откармливающихся) особей. Однако исследования, проведённые позже в Охотском море (Горбатенко, 2018), указывали на минимальную накормленность половозрелого минтая весной также и в годы минимального количества кормового планктона. Следовательно, накормленность преднерестового минтая зависит также от доступности пищи, так как при снижении перед нерестом активности передвижения потребность в корме он не теряет.

Необходимо отметить, что в отдельных районах осреднённые по пробам и районам индексы наполнения желудков превышали 1000‰. Однако это имело место только на локальных участках, которые отличались наиболее высокой биомассой кормового зоопланктона. В то же время при постепенном удалении нагульного минтая от прибрежных районов питание становилось менее интенсивным (Волков и др., 1990). Ещё одним фактором снижения потребления пищи в нагульный период является степень накопления запасов жира: чем выше гепатосоматический индекс, т.е. содержание жира в печени у минтая, тем ниже интенсивность его питания (Швыдкий и др., 1994; Горбатенко, 2018).

В двух крупных дальневосточных морях выявлено различное соотношение среднегодовой суммарной биомассы и годовой продукции зоопланктона. Так, для Берингова моря характерна высокая среднегодовая биомасса, а для Охотского — высокая годовая продукция (Волков, 2008б; Горбатенко, 2021а). По данным Горбатенко (2021а), в Беринговом море доля по биомассе (в среднем за год) копепоид составляет 55.1, щетинкочелюстных — 26.3, эвфаузиид — 10.8, медуз — 3.2, гипериид — 2.9% при среднегодовой валовой биомассе 245.1 млн т сырого вещества. Как показали наши исследования, вы-

едание минтаем доминирующих видов сетного зоопланктона в эпипелагиали Берингова моря в значительной степени зависит от величины запаса минтая. В то же время сезонное потребление пищи неравномерно, увеличивается в весенний период и постепенно снижается к зиме. Весной, летом и осенью в пищевом рационе преобладает планктон, а зимой — нектон. Доминирование в рационе минтая в зимний период нектона связано с ухудшением кормовой базы в эпипелагиали в зимний период.

ВЫВОДЫ

1. В 1982–2020 гг. биомасса минтая в западной части Берингова моря снизилась почти на порядок — с 7.2 (1982–1990) до 0.7 млн т (2006–2010), затем за последнее десятилетие повысилась до уровня среднемноголетнего значения (4.0 млн т). В восточной части моря изменения биомассы носили волнообразный характер, её наименьшее значение (5.4 млн т) отмечено во второй половине 2000-х, наибольшее (17.9 млн т) — в 1980-х гг.

2. Спектр питания разноразмерного минтая включает 16 таксономических групп гидробионтов. Минтай $FL < 10$ и $FL 10–18$ см в питании отдавал предпочтение планктону, доля которого в пищевом комке в различные сезоны составляла 85.6–100%. Более крупный минтай ($FL 19–40$ и $41–60$ см) в весенний и летний периоды активно питался зоопланктоном (63.2–90.1%), в зимний сезон переходя на нектон (47.4–67.3%). Крупноразмерный минтай ($FL > 60$ см), обитающий преимущественно в придонных слоях, питался нектоном (44.0–89.8%) и бентосом (7.7–39.7%).

3. В целом основу годового рациона разноразмерного минтая в Беринговом море в 1982–2020 гг. составлял зоопланктон — в среднем 74.1%. Доля нектона составила 19.2, бентоса — 6.7%. Величина суточного рациона разноразмерного минтая зимой составляла 3.0, весной — 4.0, летом — 5.6, осенью — 3.8, в среднем за год — 4.1% массы тела.

4. В 1982–2020 гг. среднемноголетнее потребление всех кормовых объектов минтаем в Беринговом море составило 239.3 млн т/год. В течение года разноразмерный минтай потреблял 100.5 млн т (41.9%) копепод, 50.1 млн т (20.9%) эвфаузиид, третьими по потреблению были рыбы — 44.2 млн т (18.4%). На обеспечение годового рациона минтая уходило 18.1% валового запаса зоопланктона и 7.8% его продукции.

Наиболее сильный пресс был на эвфаузиид и гипериид: минтай в год выедал соответственно 47.2 и 54.8% их валового запаса и 23.6 и 16.9% их продукции.

5. В различные периоды исследований годовое потребление минтаем корма варьирует от 91.1 (2006–2010) до 373.0 млн т (1982–1990). Значительные флуктуации потребления пищи в основном были связаны с динамикой биомассы минтая. На обеспечение годового рациона минтая при минимальных значениях его биомассы (2006–2010) уходит всего 7.9% годового валового запаса и 3.6% годовой продукции зоопланктона. В период максимальных биомасс минтая (1982–1990) он выедал 27.4% валового запаса и 13.0% продукции зоопланктона. В период среднего уровня своей биомассы (2011–2020) минтай потреблял 19.7% валового запаса и 9.3% продукции зоопланктона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность всем сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе материалов по гидробиологии, структуре запасов и питанию минтая в Беринговом море.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас количественного распределения нектона в Охотском море. 2003. М.: Нац. рыб. ресурсы, 1031 с.
- Винберг Г.Г. 1979. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 273 с.
- Волков А.Ф. 1986. Состояние кормовой базы основных промысловых объектов Охотского моря в осенний период // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 122–133.
- Волков А.Ф. 2008а. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. Т. 154. С. 405–416.
- Волков А.Ф. 2008б. Среднемноголетние характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Там же. Т. 152. С. 253–270.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. 1990. Стратегия питания минтая // Там же. Т. 111. С. 94–102.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю. 2003. Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Там же. Т. 133. С. 169–235.
- Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 2000. О каннибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопр. рыболовства. Т. 1. Вып. 4. С. 91–97.

- Горбатенко К.М. 1987. Суточная ритмика питания охотоморского минтая в осенний период // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 189–202.
- Горбатенко К.М. 2007. Размерно-весовые характеристики планктона Охотского моря в весенне-летний и летне-осенний периоды // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 276–281.
- Горбатенко К.М. 2018. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 48 с.
- Горбатенко К.М. 2019. Размерно-весовые характеристики зоопланктона Берингова моря в летний и осенний периоды // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 253–271.
- Горбатенко К.М. 2021а. Биомасса и продукция сетевого зоопланктона Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 201. Вып. 1. С. 191–205.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-191-205>
- Горбатенко К.М. 2021б. Состав и структура планктонных сообществ Берингова моря // Там же. Т. 201. Вып. 1. С. 158–176.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-158-176>
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е. 2002. Питание минтая и пищевая обеспеченность нектона в северной части Охотского моря // Там же. Т. 130. С. 408–421.
- Горбатенко К.М., Савин А.Б. 2012. Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Там же. Т. 171. С. 40–61.
- Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю., Шершенков С.Ю. 2004. Особенности питания разноразмерных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе // Биология моря. Т. 30. № 2. С. 131–137.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. 2008. Бенто-пелагические трофические связи в ихтиоценозе шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 284–295.
- Горбатенко К.М., Надточий В.А., Кияшко С.И. 2012. Трофический статус макробентоса шельфа Западной Камчатки по данным анализа стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) // Там же. Т. 171. С. 168–174.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. 2013. Трофические отношения и бенто-пелагические связи на западнокамчатском шельфе Охотского моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // Там же. Т. 175. С. 3–25.
- Датский А.В., Кулик В.В., Датская С.А. 2021. Динамика обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана и влияющие на неё факторы // Тр. ВНИРО. Т. 186. № 4. С. 31–77.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-186-31-77>
- Датский А.В., Шейбак А.Ю., Антонов Н.П. 2022. Минтай Берингова моря: особенности распределения и биологии, запасы, промысел // Там же. Т. 189. С. 73–94.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-73-94>
- Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 274 с.
- Заика В.Е. 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 148 с.
- Заика В.Е. 1983. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, 206 с.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 220 с.
- Найденко С.В., Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. 2022. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного нектона // Изв. ТИНРО. Т. 202. № 1. С. 3–33.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-3-33>
- Соколовский А.С., Глебова С.Ю. 1985а. Долгопериодные флуктуации численности минтая в Беринговом море // Там же. Т. 110. С. 38–42.
- Соколовский А.С., Глебова С.Ю. 1985б. Структура популяции и продуктивность восточноберингоморского минтая // Там же. Т. 110. С. 29–37.
- Степаненко М.А., Грицай Е.В. 2016. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря // Там же. Т. 185. С. 16–30.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-16-30>
- Сущенко Л.М. 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 205 с.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 106 с.
- Чучукало В.И. 1996. К методике расчётов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 289–305.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Чучукало В.И., Волков А.Ф. 1986. Руководство по изучению питания рыб. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н., Горбатенко К.М. 1994. Динамика упитанности минтая в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. Т. 116. С. 178–192.
- Шунтов В.П. 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Шунтов В.П. 1988. Численность и распределение морских птиц в восточной части дальневосточной экономической зоны СССР в осенний период // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 10. С. 1538–1547.

- Шунтов В.П. 2016. Биология дальневосточных морей России. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 604 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы ее обуславливающие. 1. Ретроспективный анализ и обзор представлений о закономерностях в динамике популяций и сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 155. С. 3–32.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 426 с.
- Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В., Кулик В.В. 2012. Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1982–2009 гг. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 479 с.
- Arai M.N. 1997. A functional biology of Scyphozoa. Dordrecht: Springer, 316 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-009-1497-1>
- Bax N.J., Laevastu T. 1990. Biomass potential of large marine ecosystems: a system approach // Large marine ecosystems pattern process and yield. Washington: Am. Assoc. Adv. Sci. P. 188–205.
- Bold J.L., Buckley T.W., Rooper C.N., Aydin K. 2012. Factors influencing cannibalism and abundance of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) on the eastern Bering Sea shelf, 1982–2006 // Fish. Bull. V. 110. № 3. P. 293–306.
- Boysen-Jensen P. 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909–1917 // Rep. Danish Biol. Stn. V. 26. P. 1–44.
- Brodeur R.D., Mills C.E., Overland J.E. et al. 1999. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change // Fish. Oceanogr. V. 8. № 4. P. 296–306.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1999.00115.x>
- Ianelli J., Kotwicki S., Honkalehto T. et al. 2018. Chapter 1. Assessment of the walleye pollock stock in the Eastern Bering Sea. Seattle: NOAA et al., 155 p. (<https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/REFM/docs/2018/BSAI/2018EB-Spollock.pdf>. Version 06/2023).
- Ianelli J., Fissel B., Stienessen S. et al. 2021. Chapter 1. Assessment of the walleye pollock stock in the Eastern Bering Sea. Seattle: NOAA et al., 171 p. (https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/Plan_Team/2021/EBSPollock.pdf. Version 06/2023).
- Laevastu T., Alverson D.L., Marusco R.J. 1996. Exploitable marine ecosystems: their behavior and management. Oxford: Fishing News Books, 321 p.
- Mills C.E. 1995. Medusae, siphonophores and ctenophores as planctivorous predators in chaining global ecosystems // ICES J. Mar. Sci. № 52. № 3–4. P. 575–581.
[https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80072-7](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80072-7)
- Schabetsberger R., Brodeur R.D., Ciannelli L. et al. 2000. Diel vertical migration and interaction of zooplankton and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) at a frontal region near the Pribilof Islands, Bering Sea // Ibid. V. 57. № 4. P. 1283–1295.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0814>

FEEDING OF WALLEYE POLLOCK *GADUS CHALCOGRAMMUS* (GADIDAE) IN THE EPIPELAGIC ZONE OF THE BERING SEA

K. M. Gorbatenko¹, I. V. Melnikov¹, and A. Yu. Sheibak², *

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

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

*E-mail: sheibak@vniro.ru

From 1982–1990 to 2006–2010 in the western part of the Bering Sea biomass of the walleye pollock *Gadus chalcogrammus* decreased by almost an order of magnitude, from 7.2 to 0.7 million tons. However, in the last decade (2011–2020) its biomass increased to the long-term average value (4.0 million tons). In the eastern part of the sea, the pollock biomass dynamics was of the wave-like nature with the highest value in 1982–1990 and the lowest, in 2006–2010. The food spectrum of the walleye pollock is wide and includes 16 taxonomic groups of aquatic organisms. The main part of average annual food mass consumed by pollock in the Bering Sea in 1982–2020 consisted of zooplankton (74.1%). During different study periods, annual feed consumption varied from 91.1 to 373.0 (average 239.3) million tons per year. Significant fluctuations in the volume of food consumed are mainly associated with the dynamics of the species' biomass.

Keywords: walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, biomass dynamics, zooplankton, nutrition, consumption, daily diet, Bering Sea.

УДК 597.421.591.524.13.591.173.57.084.1

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ИНТАКТНОГО И ЗРИТЕЛЬНО ДЕПРИВИРОВАННОГО СЕНЕГАЛЬСКОГО МНОГОПЁРА *POLYPTERUS SENEGALUS* (CLADISTIA) ПРИ РАЗНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ВОДЫ

© 2024 г. А. О. Касумян¹, В. В. Зданович^{1, *}, В. В. Сатаева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2023 г.

После доработки 11.09.2023 г.

Принята к публикации 12.09.2023 г.

Впервые оценена двигательная активность интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* при разной температуре воды (20, 25, 30 и 34°C). С использованием метода “открытое поле” показано, что у интактных рыб с ростом температуры двигательная активность повышается (наиболее быстро в интервале 20–25°C) и достигает максимума при температуре 30°C, которая может быть близкой к температурному оптимуму (или соответствовать ему) для сенегальского многопёра. У зрительно депривированных рыб двигательная активность максимальна при 20°C и с повышением температуры монотонно снижается, все показатели двигательной активности (частота пересечений тест-линий; время, затраченное на пересечение тест-линии; проплываемое рыбой расстояние, скорость плавания) у зрительно депривированных рыб варьируют слабее, чем у интактных. Обнаруженные различия в поведении интактных и зрительно депривированных рыб указывают на наличие функциональной взаимосвязи между зрением и двигательной активностью у эволюционно древних Cladistia.

Ключевые слова: сенегальский многопёр *Polypterus senegalus*, Cladistia, температура воды, двигательная активность, зрительная депривация.

DOI: 10.31857/S0042875224030097 **EDN:** FNNMMH

Изменение двигательной активности в ответ на меняющиеся внешние условия является важнейшей адаптацией, обеспечивающей успешное существование рыб и других эктотермных гидробионтов в природной среде (Holyoak et al., 2008; Cooke et al., 2022). К абиотическим факторам, оказывающим наиболее сильное воздействие на пространственные перемещения и многие другие показатели поведения рыб, относится температура воды. Изменения температуры влияют на поведение рыб в потоке и скорость их плавания, инициируют или прерывают миграции, модулируют внутривидовые контакты, изменяют распределение рыб в водоёмах и двигательные реакции на различные стимулы (Reynolds, 1977; Beamish, 1978; Павлов, 1979; Goniea et al., 2006; Childs et al., 2008; Edeline et al., 2009; Welsch, Liller, 2013; Касумян, Павлов, 2018; Andrzejczek et al., 2019; Neuer et al., 2021).

В природной обстановке влияние меняющейся температуры воды на рыб обычно совмещено

с воздействием многих факторов и сигналов — освещённости, солёности, pH и мутности воды, течений, запахов, звуков, наличия опасности или пищи и др. Одновременно с перемещениями и распределением рыб влиянию температуры воды подвержены различные функции, имеющие непосредственное отношение к плаванию и ориентации (Linløkken et al., 2010; Forsythe et al., 2012; Schlaff et al., 2014; Nakayama et al., 2018; Cooke et al., 2022; García-Vega et al., 2023). Показано, в частности, что рыбы, находящиеся в воде с разной температурой, различаются не только по плавательной способности, но и по способности к зрительной ориентации — по параметрам оптомоторной реакции, а также по таким характеристикам зрительной рецепции, как критическая частота мельканий зрительных ориентиров и пороговая освещённость, достаточная для проявления оптомоторной реакции (Павлов, 1979). Зрение является ведущей сенсорной системой при пространственной ориентации

рыб в условиях естественных водоёмов (Smith, 1985; Reese, 1989; Braithwaite, 1998; Mazeroll, Montgomery, 1998; New et al., 2001; Odling-Smee, Braithwaite, 2003; Standen et al., 2004).

Изучению влияния температуры воды на двигательную активность рыб посвящено большое число работ. Однако полученные сведения касаются преимущественно рыб, населяющих водоёмы бореальной зоны, где естественные изменения температуры воды, например сезонные, могут быть значительными. Данных по рыбам тропической зоны, особенно пресноводным, известно меньше. Среди исследованных видов доминируют представители костистых рыб (Teleostei) — эволюционно наиболее продвинутой группы в классе лучепёрых (Actinopterygii). Менее исследованы более древние хрящевые ганоиды (Chondrostei). Многопёры (Cladistia), представляющие базальную группу в классе Actinopterygii, не изучены вовсе. Несмотря на то что многопёры, сохранившие многие примитивные признаки, привлекают внимание многих биологов в связи с проблемами происхождения и филогении древних групп позвоночных, поведение и другие стороны жизни этих тропических пресноводных рыб остаются слабо исследованными.

Цель настоящей работы — изучить влияние температуры воды и зрительной депривации на двигательную активность сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенегальских многопёров приобрели в зоомагазине “Аквариф” (Москва). После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких месяцев содержали в аквариумах объёмом 100 л (по 5 экз. на аквариум), температуру воды поддерживали терморегулируемыми нагревателями AquaEL EH-25W (AquaEL, Польша) в пределах 23–25°C. Грунт в аквариумах отсутствовал, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Для аэрации использовали микрокомпрессоры. Рыб кормили ежедневно до насыщения живыми или свежемороженными личинками хирономид (Chironomidae). Частичную замену воды в аквариумах проводили еженедельно.

Для экспериментов использовали 10 рыб абсолютной длиной тела (TL) 7.5–9.0 см, массой 5.2–6.9 г. У пяти из них предварительно удалили хрусталики, что приводило к потере рыбами предметного зрения (частичная зрительная де-

привация). Перед энуклеацией для обездвиживания и уменьшения стрессового воздействия рыб подвергали холодовой анестезии — переносили в охлаждённую воду (0°C) до потери ими равновесия. Хрусталик удаляли через узкий крестообразный надрез роговицы. Смертность в послеоперационный период отсутствовала, пищевая поисковая активность полностью восстанавливалась через 4–6 нед. Опыты на зрительно депривированных рыбах проводили через 3 мес. после энуклеации.

Двигательную активность оценивали при рассеянном дневном свете у одиночных рыб методом “открытое поле” в экспериментальном аквариуме (размеры дна 48 × 36 см, уровень воды 15 см). Дно аквариума расчерчивали тест-линиями на квадраты со стороной 12 см (всего 12 квадратов). Боковые стенки аквариума закрывали серой ширмой для исключения внешнего воздействия на поведение рыб. За 1 сут перед опытом рыб прекращали кормить. Случайно отобранную особь переносили в экспериментальный аквариум с температурой воды 24°C, которую далее терморегулируемыми нагревателями изменяли и поддерживали на требуемом уровне — 20, 25, 30 или 34°C. Регистрацию двигательной активности начинали через 24 ч акклимации рыбы. Каждый опыт (регистрация) продолжался 30 мин, в течение которых визуально подсчитывали число пересечений рыбой тест-линий. В течение дня проводили пять–шесть опытов с интервалами в 1 ч. После их окончания рыбу реакклимировали к температуре 24°C и возвращали в прежний аквариум. Повторно для опытов рыб использовали не менее чем через 2–3 нед.

Всего выполнено 85 и 60 опытов соответственно с интактными и зрительно депривированными рыбами. Для количественной оценки двигательной активности принимали, что каждое пересечение рыбой тест-линии соответствует 0.12 м пройденного пути. Рассчитывали расстояние, пройденное за 1 ч; среднее время, затрачиваемое на пересечение одной тест-линии; скорость плавания рыб, а также величину температурного коэффициента (Q_{10}) как меру температурной чувствительности параметров двигательной активности по формуле: $Q_{10} = (K_2/K_1)^{10/(t_2-t_1)}$, где K_2 и K_1 — значения двигательной активности при температуре t_2 и t_1 (Pesc et al., 2006). Статистический анализ проводили с применением непараметрического U -критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У интактных рыб двигательная активность усиливается с повышением температуры в диапазоне 20–30°C. Наиболее резкий рост двигательной активности происходит при повышении температуры от 20 до 25°C – число пересечений тест-линий становится больше в 4.1 раза (рисунок). Столь же сильно изменяются и все расчётные показатели двигательной активности – время, затрачиваемое на пересечение одной тест-линии, скорость плавания и проплываемое рыбой расстояние. Статистические различия по всем четырём показателям высоко достоверны ($p < 0.001$). Q_{10} двигательной активности для этого интервала имеет максимальное значение – 16.7. Различия двигательной активности при температуре 25 и 30°C аналогичны, но менее выражены – примерно в 1.2 раза ($p < 0.05$ для всех показателей) (табл. 1). Q_{10} двигательной активности для этого диапазона равен 1.4, для 20–30°C – 4.8. При температуре воды 34°C двигательная активность становится ниже в 1.4 раза относительно 30°C, Q_{10} снижается до 0.4.

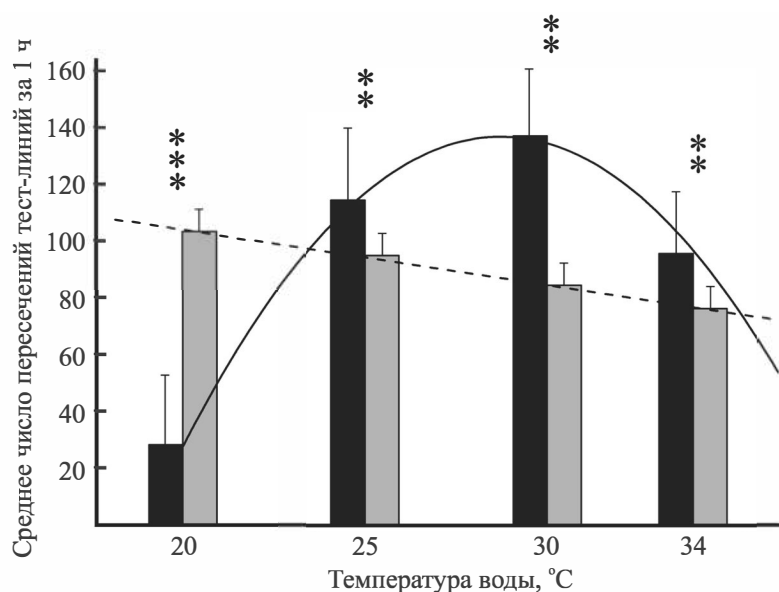
У зрительно депривированных рыб зависимость двигательной активности от температуры иная. Частота пересечений тест-линий, совершаемых зрительно депривированными рыбами при использованных значениях температуры воды, различается слабо – не более чем в 1.4 раза. Наиболее высокая частота пересечений тест-линий наблюдается при температуре 20°C,

что превышает соответствующий показатель у интактных рыб почти в 4 раза ($p < 0.001$). По мере увеличения температуры воды двигательная активность депривированных рыб медленно и равномерно снижается, и при температуре 25, 30 и 34°C частота пересечений тест-линий ниже, чем у интактных особей, соответственно в 1.2, 1.6 и 1.3 раза ($p < 0.01$) (рисунок). При повышении температуры воды у депривированных особей также последовательно и равномерно изменяются величины значений всех расчётных показателей двигательной активности – уменьшаются скорость плавания и проплываемое рыбой расстояние, возрастает время, затраченное на пересечение тест-линии ($p < 0.01$). Слабее, чем у интактных рыб, выражено также и варьирование всех показателей (табл. 2). Q_{10} двигательной активности для диапазонов 20–25, 25–30, 30–34 и 20–34°C одинаков и равен 0.8.

Интактные и зрительно депривированные рыбы перемещаются в аквариуме преимущественно по дну и лишь изредка поднимаются в толщу воды или к её поверхности. Такие подъёмы наблюдаются чаще при высоких значениях температуры воды. Плавание рыб может прерываться разными по длительности остановками на дне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Интактные рыбы. Сенегальский многопёр распространён почти по всей экваториальной Африке от Гамбии и Сенегала на западе до бас-



Зависимость двигательной активности интактного (■) и зрительно депривированного (■) сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды: (Т) – ошибка средней; (—), (---) – полиномиальные линии трендов. Различия в числе пересечений тест-линий интактными и зрительно депривированными рыбами по U-критерию Манна–Уитни достоверны при p : ** < 0.01 , *** < 0.001 .

Таблица 1. Показатели ($M \pm m$) двигательной активности интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды

Температура воды, °C	Расстояние, проплываемое рыбой за 1 ч, м	Время, затраченное на пересечение тест-линии, с	Скорость плавания, м/мин	Число опытов
Интактные рыбы				
20	3.4 ± 0.7	129.0 ± 37.1	0.06 ± 0.01	17
25	13.7 ± 2.4	31.5 ± 11.2	0.23 ± 0.04	18
30	16.4 ± 1.1	26.3 ± 2.1	0.27 ± 0.02	25
34	11.4 ± 0.5	37.7 ± 1.4	0.19 ± 0.01	25
Зрительно депривированные рыбы				
20	$12.4 \pm 0.7^{***}$	$34.9 \pm 2.1^{***}$	$0.21 \pm 0.01^{***}$	15
25	$11.4 \pm 0.6^*$	$38.0 \pm 2.0^{**}$	$0.19 \pm 0.01^{**}$	15
30	$10.1 \pm 0.2^{**}$	$42.7 \pm 1.0^{**}$	$0.17 \pm 0.00^{**}$	15
34	$9.1 \pm 0.2^{**}$	$47.4 \pm 0.9^{**}$	$0.15 \pm 0.00^{**}$	15

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка. Отличия от соответствующего показателя у интактных рыб по U -критерию Манна–Уитни достоверны при p : * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.001 .

Таблица 2. Коэффициент вариации числа пересечений тест-линии интактным и зрительно депривированным сенегальским многопёром *Polypterus senegalus* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды, %

Температура воды, °C	Рыбы	
	интактные	зрительно депривированные
20	77.0	21.3
25	72.9	19.9
30	34.7	9.6
34	20.7	7.9

сейна р. Нил на востоке (Moritz, Britz, 2019). В реках и стоячих водоёмах в районах обитания вида (Верхняя Вольта) температура воды варьирует в течение года от 22 до 30°C, температура меняется и в течение суток (Pekkola, 1919; Arnoult, 1964). Сенегальский многопёр держится у дна в прибрежных участках, заросших водной растительностью и изобилующих другими укрытиями, в середине дня предпочитает подниматься вверх в хорошо прогретый слой воды и задерживаться здесь у кромки водных зарослей (Froese, Pauly, 2023). Эта особенность указывает на важную роль температурного фактора в поведении сенегальского многопёра. Результаты наших исследований подтверждают, что температура воды является важным внешним раздражителем для этого вида рыб. Впервые показано, что повышение температуры воды приводит к значительному усилению двигательной активности сенегальского многопёра. Подвижность интактных рыб возрастает особенно быстро в диапазоне температур 20–25°C, когда наблюдается наиболее высокое значение температурного коэффициента ($Q_{10} = 16.7$). С дальнейшим ро-

стом температуры двигательная активность продолжает повышаться, но медленнее ($Q_{10} = 1.4$), этот процесс завершается при температуре воды 30°C, когда показатели двигательной активности достигают максимальных значений – рыбы демонстрируют наиболее быстрое плавание. При более высокой температуре (34°C) двигательная активность снижается ($Q_{10} = 0.4$). Полученные значения двигательной активности сенегальского многопёра при разной температуре воды хорошо аппроксимируются параболической зависимостью (рисунок).

Сходная по характеру зависимость двигательной активности от температуры воды выявлена и для других видов рыб. У молоди плотвы *Rutilus rutilus* с повышением температуры воды от 7°C скорость плавания и длина пройденного пути возрастают в 2.2 раза, достигая максимальных значений при 25°C, но при более высокой температуре (28 и 31°C) эти показатели ниже (Смирнов, Смирнова, 2020). В других опытах с плотвой скорость плавания рыб в диапазоне температур от 4 до 20°C также закономерно возрастала (Linløkken et al., 2010). У молоди гуппи

Poecilia reticulata скорость плавания повышается при росте температуры от 17 до 29°C в 1.5 раза, но снижается при дальнейшем повышении температуры до 32°C (Kent, Ojanguren, 2015). Скорость плавания молоди стерляди *Acipenser ruthenus* при повышении температуры воды от 5 до 15°C становится выше в 1.7 раза и несколько снижается при её дальнейшем повышении до 25°C (Mandal et al., 2016). Положительная связь между плавательной способностью и температурой воды выявлена и у других рыб (Alsop et al., 1999; Jain, Farrell, 2003; Lee et al., 2003; Claireaux et al., 2006; Pang et al., 2011). Полагают, что повышение плавательных способностей рыб с ростом температуры может быть обусловлено снижением вязкости воды (Lutek, Standen, 2021).

Согласно имеющимся данным, температура воды, при которой двигательная активность рыб достигает максимума, соответствует температурному оптимуму жизнедеятельности вида – температурному оптимуму роста у молоди стерляди или максимальной плавательной способности молоди плотвы (Mandal et al., 2016; Смирнов, Смирнова, 2020). Поскольку сенегальский многопёр наиболее подвижен и проявляет максимальную скорость плавания при температуре 30°C, можно предположить, что это значение температуры близко или соответствует температурному оптимуму этого вида рыб. Косвенно справедливость предположения подтверждают сведения о том, что успешная инкубация икры сенегальского многопёра проходит при температуре воды 28°C (Arnoult, 1964; Bartsch et al., 1997). Однако для строгого обоснования значения температурного оптимума необходимы дополнительные исследования.

Метод “открытое поле” не позволяет получать точные значения скорости плавания, однако даёт возможность для сравнительных оценок этого параметра у рыб разных видов. Поскольку абсолютные значения скорости плавания зависят от размеров рыб, мы для такого анализа использовали показатель TL/c , который у интактного сенегальского многопёра при температуре 30°C равен 0.055. Это существенно ниже, чем у других рыб, скорость плавания которых также определена методом “открытое поле” – 1.3–1.9 TL/c у плотвы при 16–25°C, 2.1–2.2 у молоди гуппи при 23–26°C, 1.3–1.6 у молоди стерляди при 24°C и разном суточном рационе, 0.5–2.0 у нескольких видов черноморских рыб при температуре 20°C (Белокопытин, 1993; Зданович, Пушкар, 2004; Kent,

Ojanguren, 2015; Смирнов, Смирнова, 2020). Однако по результатам другого исследования скорость плавания сенегальского многопёра TL 12.8 см при 25–26°C оказалась значительно выше, чем в нашей работе – 0.837 TL/c , это может быть обусловлено использованием иного метода регистрации плавания (Hainer et al., 2023).

Депривированные рыбы. Влияние температуры воды на двигательную активность сенегальского многопёра существенным образом меняется после потери рыбами предметного зрения в результате энуклеации. В отличие от интактных зрительно депривированные особи наиболее подвижны при 20°C, т.е. при самой низкой температуре воды из использованных. С повышением температуры двигательная активность не усиливается, а монотонно снижается ($Q_{10} = 0.8$) и достигает наименьших значений при 34°C. По сравнению с интактными скорость плавания депривированных рыб характеризуется низкой вариабельностью (табл. 2), это может быть обусловлено отсутствием или ограниченным объёмом поступающей зрительной информации. Возможности зрительной рецепции у интактных многопёров слабые и соответствуют преимущественно сумеречно-ночному образу жизни этих рыб и низкой прозрачности воды в местах обитания, а также особенностям их пищевого поведения (Pfeiffer, 1968; Znotinas, Standen, 2019; Sataeva, Kasumyan, 2022). Тем не менее выявленные нами различия в двигательной активности интактных и зрительно депривированных рыб указывают на то, что зрение имеет, по-видимому, весьма важное значение в поведении многопёров. На это может указывать также, например, сложный нерестовый ритуал, характерный для сенегальского многопёра (Bartsch et al., 1997; Britz, Bartsch, 1998). Зрение может быть важным для многопёра при ориентации в пространстве, в частности при совершаемых этими рыбами в дневные часы подъёмах в верхние хорошо прогретые и более освещённые слои воды (Pekkola, 1919; Arnoult, 1964).

Зрительно депривированных рыб мы использовали для опытов спустя 3 мес. после энуклеации. Согласно существующим данным, этого времени достаточно для частичного замещения потерянных функций за счёт компенсаторного развития сенсорных систем, оставшихся неповреждёнными. Показано, что хроническая билатеральная аносмия вызывает гипертрофированное развитие вкусовой рецепции у рыб,

обладающих наружными вкусовыми почками. Спустя 1.5–2.0 мес. после полной потери обоняния у аносмированных рыб частично восстанавливаются способности реагировать на пищевые запахи и успешно находить их источник (Девигина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). Вызывает ли энуклеация у многопёра развитие подобных процессов викарирования в других сенсорных системах, остаётся неизвестным. Различия в двигательной активности, обнаруженные нами у интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра, убедительно свидетельствуют о наличии у рыб этого вида и скорее всего у остальных *Cladistia* сложных взаимоотношений и связей между зрением и другими сенсорными системами и мозговыми функциями, имеющими отношение к контролю и регуляции двигательных реакций и перемещений рыб в пространстве. Результаты недавнего исследования, выполненного на интактных и сенсорно депривированных особях сенегальского многопёра (Hainer et al., 2023), показывают, что раздельное или совместное блокирование работы зрения и боковой линии нарушает параметры локомоции этих рыб. Авторы предполагают, что обратная связь, обеспечиваемая этими, а возможно, и другими сенсорными системами, необходима рыбам для поддержания оптимального режима плавания в меняющихся внешних условиях. Вывод о важности получения разнообразной сенсорной информации о плавании для эффективной локомоции рыб ранее был получен с помощью математических моделей (Lutek, Standen, 2021).

Аналогичные результаты ранее были получены и для *Teleostei*. Тетрагоноптерус *Psalidodon anisitsi* (= *Hemigrammus caudovittatus*) (Characidae) после зрительной депривации, совмещённой с аносмией, перемещался в термоградиентном поле в более широком диапазоне температур, чем интактные рыбы, — соответственно 23–31 и 22–26°C (Зданович, 2017). При этом сенсорно депривированные особи, в отличие от интактных, могли подолгу задерживаться в любых зонах термоградиентного поля. Сенсорно депривированные и интактные рыбы достоверно различались по средней предпочитаемой температуре — соответственно 25.7 и 22.9°C. Различалась и подвижность этих рыб — расстояние, проплываемое интактными особями тетрагоноптеруса в условиях термоградиентного поля, было в 2.6 раза больше, чем у сенсорно депривированных. Это хорошо соотносится с результатами настоящего исследо-

вания — расстояние, проплываемое за 1 ч при температурах воды, предположительно близких к избираемым (25 и 30°C), у интактного сенегальского многопёра в 1.2–1.6 больше, чем у сенсорно депривированного (табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлено, что температура воды является важным абиотическим фактором, влияющим на двигательную активность сенегальского многопёра и скорее всего всех остальных современных *Cladistia* (14 видов), несмотря на то что эти рыбы населяют тропические пресноводные водоёмы, в которых изменения температуры выражены в значительно меньшей степени, чем в водоёмах умеренной зоны. Зависимость двигательной активности от температуры воды у сенегальского многопёра и исследованных *Teleostei* сходна и носит куполообразный характер с экстремумом в точке, соответствующей, по-видимому, значению температурного оптимума для изученных видов рыб. Хроническая зрительная депривация (лишение рыб предметного зрения) изменяет влияние температуры воды на двигательную активность сенегальского многопёра. Это указывает на то, что функциональная взаимосвязь между зрительной рецепцией и двигательной активностью является свойством, присущим не только эволюционно продвинутым *Teleostei*, но и более древним *Cladistia*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Е.А. Марусову (МГУ), выполнившему энуклеацию рыб и высказавшему ценные замечания по тексту статьи, и А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в содержании рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена в рамках научных проектов государственного задания МГУ № 121032300100-5 и 121032300102-9 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белокопытин Ю.С. 1993. Энергетический обмен и двигательная активность морских рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 55 с.
- Девигина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие хемосенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 327–395.

- Зданович В.В. 2017. Поведение и двигательная активность интактного и сенсорно депривированного тетрагоноптеруса *Hemigramus caudovittatus* в термоградиентном поле // Тез. докл. VI Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 57.
- Зданович В.В., Пушкарёв В.Я. 2004. Влияние потребления пищи на интенсивность дыхания и двигательную активность молоди стерляди *Acipenser ruthenus* // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 567–569.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Там же. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 273 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2020. Влияние температуры на двигательную активность и плавательную способность молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 219–228. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020228>
- Alsop D.H., Kieffer J.D., Wood C.M. 1999. The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 72. № 4. P. 474–483. <https://doi.org/10.1086/316686>
- Andrzejaczek S., Gleiss A.C., Pattiaratchi C.B., Meekan M.G. 2019. Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 29. № 2. P. 335–354. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09555-1>
- Arnoult J. 1964. Comportement et reproduction en captivité de *Polypterus senegalus* Cuvier // *Acta Zool.* V. 46. № 3. P. 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1964.tb00719.x>
- Bartsch P., Gemballa S., Piotrowski T. 1997. The embryonic and larval development of *Polypterus senegalus* Cuvier, 1829: its staging with reference to external and skeletal features, behaviour and locomotory habits // *Ibid.* V. 78. № 4. P. 309–328. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1997.tb01014.x>
- Beamish F.W.H. 1978. Swimming capacity // *Fish Physiol.* V. 7. P. 101–187. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60164-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60164-8)
- Braithwaite V.A. 1998. Spatial memory, landmark use and orientation in fish // *Spatial representations in animals*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 86–102.
- Britz R., Bartsch P. 1998. On the reproduction and early development of *Erpetichthys calabaricus*, *Polypterus senegalus*, and *Polypterus ornatipinnis* (Actinopterygii: Polypteridae) // *Ichthyol. Explor. Freshw.* V. 9. № 4. P. 325–334.
- Childs A.-R., Cowley P.D., Næsje T.F. et al. 2008. Do environmental factors influence the movement of estuarine fish? A case study using acoustic telemetry // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 78. № 1. P. 227–236. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.12.003>
- Claireaux G., Couturier C., Groison A.-L. 2006. Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) // *J. Exp. Biol.* V. 209. P. 3420–3428. <https://doi.org/10.1242/jeb.02346>
- Cooke S.J., Bergman J.N., Twardek W.M. et al. 2022. The movement ecology of fishes // *J. Fish Biol.* V. 101. № 4. P. 756–779. <https://doi.org/10.1111/jfb.15153>
- Edeline E., Dufour S., Elie P. 2009. Proximate and ultimate control of eel continental dispersal // *Spawning migration of the European eel*. Dordrecht: Springer. P. 433–461. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9095-0_18
- Forsythe P.S., Scribner K.T., Crossman J.A. et al. 2012. Environmental and lunar cues are predictive of the timing of river entry and spawning-site arrival in lake sturgeon *Acipenser fulvescens* // *J. Fish Biol.* V. 81. № 1. P. 35–53. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03308.x>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2023).
- García-Vega A., Ruiz-Legazpi J., Fuentes-Pérez J.F. et al. 2023. Effect of thermo-velocity barriers on fish: influence of water temperature, flow velocity and body size on the volitional swimming capacity of northern straight-mouth nase (*Pseudochondrostoma duriense*) // *J. Fish Biol.* V. 102. № 3. P. 689–706. <https://doi.org/10.1111/jfb.15310>
- Gonia T.M., Keefer M.L., Bjornn T.C. et al. 2006. Behavioral thermoregulation and slowed migration by adult fall chinook salmon in response to high Columbia River water temperatures // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 135. № 2. P. 408–419. <https://doi.org/10.1577/T04-113.1>
- Hainer J., Lutek K., Maki H., Standen E.M. 2023. Sensorimotor control of swimming *Polypterus senegalus* is preserved during sensory deprivation conditions across altered environments // *J. Exp. Biol.* V. 226. № 9. Article jeb245192. <https://doi.org/10.1242/jeb.245192>
- Heuer R.M., Stieglitz J.D., Pasparakis C. et al. 2021. The effects of temperature acclimation on swimming performance in the pelagic mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) // *Front. Mar. Sci.* V. 8. Article 654276. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.654276>
- Holyoak M., Casagrandi R., Nathan R. et al. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology // *PNAS.* V. 105. № 49. P. 19060–19065. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800483105>
- Jain K.E., Farrell A.P. 2003. Influence of seasonal temperature on the repeat swimming performance of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // *J. Exp. Biol.* V. 206. № 20. P. 3569–3579. <https://doi.org/10.1242/jeb.00588>

- Kent M., Ojanguren A.F. 2015. The effect of water temperature on routine swimming behaviour of new born guppies (*Poecilia reticulata*) // Biol. Open. V. 4. № 4. P. 547–552.
<https://doi.org/10.1242/bio.20149829>
- Lee C.G., Farrell A.P., Lotto A. et al. 2003. The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks // J. Exp. Biol. V. 206. № 18. P. 3239–3251.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00547>
- Linløkken A.N., Bergman E., Greenberg L. 2010. Effect of temperature and roach *Rutilus rutilus* group size on swimming speed and prey capture rate of perch *Perca fluviatilis* and *R. rutilus* // J. Fish Biol. V. 76. № 4. P. 900–912.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02545.x>
- Lutek K., Standen E.M. 2021. Increasing viscosity helps explain locomotor control in swimming *Polypterus senegalus* // Integr. Org. Biol. V. 3. № 1. Article obab024.
<https://doi.org/10.1093/iob/obab024>
- Mandal P., Cai L., Tu Z. et al. 2016. Effects of acute temperature change on the metabolism and swimming ability of juvenile sterlet sturgeon (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) // J. Appl. Ichthyol. V. 32. № 2. P. 267–271.
<https://doi.org/10.1111/jai.13033>
- Mazeroll A.I., Montgomery W.L. 1998. Daily migrations of a coral reef fish in the Red Sea (Gulf of Aqaba, Israel): initiation and orientation // Copeia. V. 1998. № 4. P. 893–905.
<https://doi.org/10.2307/1447336>
- Moritz T., Britz R. 2019. Revision of the extant Polypteridae (Actinopterygii: Cladistia) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 29. № 2. P. 97–192.
<https://doi.org/10.23788/IEF-1094>
- Nakayama D., Doering-Arjes P., Linzmaier S. et al. 2018. Fine-scale movement ecology of a freshwater top predator, Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), in response to the abiotic environment over the course of a year // Ecol. Freshw. Fish. V. 27. № 3. P. 798–812.
<https://doi.org/10.1111/eff.12393>
- New J.G., Fewkes L.A., Khan A.N. 2001. Strike feeding behavior in the muskellunge, *Esox masquinongy*: contributions of the lateral line and visual sensory systems // J. Exp. Biol. V. 204. № 6. P. 1207–1221.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.6.1207>
- Odling-Smee L., Braithwaite V. 2003. The influence of habitat stability on landmark use during spatial learning in three-spine stickleback // Anim. Behav. V. 65. № 4. P. 701–707.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2082>
- Pang X., Cao Z.-D., Fu S.-J. 2011. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*) // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 159. № 3. P. 253–260.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.03.013>
- Peck M.A., Buckley L.J., Bengtson D.A. 2006. Effects of temperature and body size on the swimming speed of larval and juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): implications for individual-based modelling // Environ. Biol. Fish. V. 75. № 4. P. 419–429.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-0031-3>
- Pekkola W. 1919. Notes on the habits, breeding and food of some White Nile fish // Sudan Notes Rec. V. 2. № 2. P. 112–121.
<https://www.jstor.org/stable/41715836>
- Pfeiffer W. 1968. Retina und Retinomotorik der Dipnoi und Brachiopterygii // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. V. 89. № 1. P. 62–72.
<https://doi.org/10.1007/BF00332652>
- Reese E.S. 1989. Orientation behaviour of butterflyfishes (family Chaetodontidae) on coral reefs: spatial learning of route specific landmarks and cognitive maps // Environ. Biol. Fish. V. 25. № 1–3. P. 79–86.
<https://doi.org/10.1007/BF00002202>
- Reynolds W.W. 1977. Temperature as a proximate factor in orientation behavior // J. Fish. Res. Board Can. V. 34. № 5. P. 734–739.
<https://doi.org/10.1139/f77-114>
- Sataeva V.V., Kasumyan A.O. 2022. Orosensory preferences and feeding behavior of Cladistia: a comparison of gray bichir *Polypterus senegalus* and saddle bichir *P. endlicherii* (Polypteridae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1501–1520.
<https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>
- Schlaff A.M., Heupel M.R., Simpfendorfer C.A. 2014. Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 4. P. 1089–1103.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9364-8>
- Smith R.J.F. 1985. The control of fish migration. Heidelberg: Springer-Verlag, 243 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-82348-0>
- Standen E.M., Hinch S.G., Rand P.S. 2004. Influence of river speed on path selection by migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 6. P. 905–912.
<https://doi.org/10.1139/f04-035>
- Welsch S.A., Liller H.L. 2013. Environmental correlates of upstream migration of yellow-phase American eels in the Potomac River drainage // Trans. Am. Fish. Soc. V. 142. № 2. P. 483–491.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.754788>
- Znotinas K.R., Standen E.M. 2019. Aerial and aquatic visual acuity of the grey bichir *Polypterus senegalus*, as estimated by optokinetic response // J. Fish Biol. V. 95. № 1. P. 263–273.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13724>

LOCOMOTOR ACTIVITY OF THE INTACT AND VISUALLY DEPRIVED SENEGAL BICHIR *POLYPTERUS SENEGALUS* (CLADISTIA) AT DIFFERENT WATER TEMPERATURES

A. O. Kasumyan¹, V. V. Zdanovich^{1, *}, and V. V. Sataeva¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

For the first time, the locomotor activity of the intact and visually deprived Senegal bichir *Polypterus senegalus* was assessed at different water temperatures (20, 25, 30 and 34°C). Using the open field method, it was shown that in intact fish, with increasing temperature, locomotor activity increases (most rapidly in the range of 20–25°C) and reaches a maximum at a temperature of 30°C, which can be close to the temperature optimum (or correspond to it) for the Senegal bichir. In visually deprived fish, locomotor activity is maximum at 20°C and decreases monotonically with increasing temperature; all indicators of locomotor activity (frequency of crossing test lines; time spent for the test line crossing; distance covered by the fish, swimming speed) vary in visually deprived fish weaker than in intact ones. The discovered differences in the behavior of intact and visually deprived fish indicate the presence of a functional relationship between vision and locomotor activity in evolutionarily ancient Cladistia.

Keywords: Senegal bichir *Polypterus senegalus*, Cladistia, water temperature, locomotor activity, visual deprivation.

УДК 597.541.575.113.12

ПРОБЛЕМЫ ДНК-ШТРИХКОДИРОВАНИЯ ПУЗАНКОВЫХ СЕЛЬДЕЙ РОДА *ALOSA* (ALOSIDAE) ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

© 2024 г. С. Ю. Орлова^{1, 2}, О. Р. Емельянова^{1, 3}, Н. А. Небесихина⁴,
Н. И. Рабазанов^{5, 6}, А. М. Орлов^{2, 5, 6, 7, 8, *}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

³Московский государственный университет, Москва, Россия

⁴Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – АЗНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

⁵Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

⁶Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального
исследовательского центра РАН – ПИБР ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

⁷Томский государственный университет, Томск, Россия

⁸Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: orlov.am@ocean.ru

Поступила в редакцию 21.07.2023 г.

После доработки 24.08.2023 г.

Принята к публикации 28.08.2023 г.

Многочисленные исследования показывают, что видовая идентификация представителей рода *Alosa* с применением различных генетических маркеров зачастую проблематична и требуется поиск более специфических биомаркеров. Впервые проведён анализ полиморфизма фрагмента гена *COI* митохондриальной ДНК двух представителей указанного рода (*A. tanaica*, *A. kessleri*), дополненный новыми данными по *A. immaculata*, из вод Понто-Каспийского бассейна в сравнительном аспекте с другими представителями сельдевидных (*Clupeoidea*) родов *Alosa*, *Clupea*, *Clupeonella*, *Sprattus* и *Sardinops*. Главным результатом стало заключение, что внутри рода *Alosa* идентифицировать виды с помощью использованного маркера не представляется возможным. С одной стороны, образцы, отобранные от морфологически различающихся особей и идентифицированные как разные виды, имеют одинаковые гаплотипы. С другой – образцы, относящиеся к разным видам, различаются между собой на незначительное число нуклеотидных замен и не формируют самостоятельных клад на филограмме и гаплотипической сети. Это свидетельствует об отсутствии между исследованными образцами сельдей рода *Alosa* генетической дифференциации на отдельные виды и группы видов при использовании ДНК-штрихкодирования на основе гена *COI*. Причины подобного феномена могут быть следующие: 1) некорректная идентификация видов в уловах, поскольку пузанковые сельди (*Alosidae*) обладают высокой морфологической пластичностью и у многих видов основные внешние морфологические признаки зачастую перекрываются; 2) недавнее по меркам биологической эволюции время видообразования пузанковых сельдей рода *Alosa*; 3) различная доля межвидовых гибридов, которая в разных популяциях одного и того же вида может значительно варьировать.

Ключевые слова: *Alosidae*, генетическая дифференциация, гаплотип, межвидовая гибридизация, ген *COI* митохондриальной ДНК, Азовское море, Чёрное море, Каспийское море.

DOI: 10.31857/S0042875224030101 **EDN:** FNFKWN

Шеды, или пузанковые сельди (*Alosidae*), в составе отряда сельдеобразных (*Clupeiformes*) являются довольно древними представителями костистых рыб, известными по палеонтологическим находкам от 74 млн лет назад (меловой период) до интервала между нижним

четвертичным периодом и нижним эоценом (Gaudant, 1991; Taverne, 2004). В настоящее время семейство представлено четырьмя родами и 32–34 видами (Fricke et al., 2023; Froese, Pauly, 2023). Максимальным видовым богатством в семействе характеризуется род *Alosa*, который

насчитывает 15–24 видов морских, анадромных и пресноводных сельдей с нативными ареалами в водах Северной Америки, Северо-Восточной Атлантики, Средиземного моря, а также в Понто-Каспийском бассейне (Whitehead, 1985; Chiesa et al., 2014; Nelson et al., 2016; Fricke et al., 2023; Froese, Pauly, 2023). В водах России встречаются от 11 до 14 видов рода *Alosa* (Богуцкая, Насека, 2004; Dyldin et al., 2022), а наибольшее видовое разнообразие этого рода характерно для Понто-Каспийского бассейна (Faria et al., 2012), в котором, по данным разных авторов, насчитывается 7–17 видов и подвидов (Богуцкая, Насека, 2004; Esmaeili et al., 2014; Lavoué et al., 2014; Зубкова, Разинков, 2022; Dyldin et al., 2022; Froese, Pauly, 2023).

Шеды являются стайными пелагическими рыбами, имеющими в различных районах Северного полушария важное промысловое значение (McBride, 2014; Giantsis et al., 2015; Кукуев, Орлов, 2018; Vernygora et al., 2018). Продукция из них высоко ценится на рынках, на которых пузанковых сельдей реализуют в замороженном и солёном виде, также их используют для производства консервов, пресервов и рыбной муки (Giantsis et al., 2015; Coad, 2017). Особую значимость имеют пузанковые сельди в Каспийском море (Jafari et al., 2014, 2019), где их промысел ведут уже более столетия (Малкин, Андрианова, 2008), а максимальный исторический вылов в начале XX в. превышал 350 тыс. т (Зубкова, Разинков, 2022). Тем не менее в настоящее время каспийские сельди являются одним из недоиспользуемых ресурсов рыболовства, общий допустимый улов которых в последние годы реализуется только на 8–9% (Зубкова, Разинков, 2022). Вместе с тем популяции некоторых видов шедов подвержены серьёзному негативному антропогенному воздействию в результате перелова, зарегулирования стока рек, загрязнения и разрушения местообитаний (Jafari et al., 2014; Taillebois et al., 2020), что привело к значительному сокращению их численности и стало причиной внесения отдельных видов в Красный список МСОП (Международный союз охраны природы – IUCN) как уязвимых (Dobrovolev et al., 2012; Dyldin et al., 2022).

Несмотря на промысловую значимость пузанковых сельдей и длительный период изучения, их таксономия остаётся до сих пор слабо разработанной, а филогенетические связи неясными, что препятствует разработке адекватных мер по их охране и требует проведения таксономической ревизии (Faria et al., 2004; Li, Ortí, 2007;

Esmaeili et al., 2014; Lavoué et al., 2014; Vernygora et al., 2018).

В последние годы в мире широкое распространение в работах по систематике получил так называемый метод интегративной таксономии (Dayrat, 2005; Schlick-Steiner et al., 2010; Pante et al., 2015), основанный на использовании традиционного морфологического анализа и молекулярно-генетических подходов. Между тем систематика шедов, традиционно основанная на использовании морфологических признаков (число тычинок на первой жаберной дуге и пропорции тела), плохо применима на практике (Mezhzherin et al., 2009; Dobrovolev et al., 2012; Vernygora et al., 2018), что обусловлено широкой экологической пластичностью и высокой скоростью морфологической эволюции представителей рассматриваемой группы (Гаджикурбанов и др., 2012; Сулейманов, 2017). Зачастую всё это приводит к неверной идентификации видов и препятствует принятию адекватных решений по их охране и управлению запасами (Faria et al., 2004; Mezhzherin et al., 2009; Dobrovolev et al., 2012; Esmaeili et al., 2014; Lavoué et al., 2014; Vernygora et al., 2018).

Молекулярно-генетических исследований, направленных на изучение таксономического положения, анализа популяционной структуры и филогенетических связей представителей рода *Alosa* с использованием различных маркеров (аллозимы, микросателлиты, митохондриальные гены) на сегодняшний день проведено немало. Большая их часть выполнена в отношении европейских видов – преимущественно *A. alosa* и *A. fallax* (Boisneau et al., 1992; Alexandrino et al., 2006; Faria et al., 2011, 2012; Chiesa et al., 2014; Giantsis et al., 2015; Sabatino et al., 2022). В меньшей степени генетически изучены североамериканские виды (Julian, Bartron, 2007; Bowen et al., 2008; Mickle et al., 2015; Wang et al., 2017; Plough et al., 2018; Ogburn et al., 2023). Не остались в стороне от генетических исследований и виды пузанковых сельдей Понто-Каспийского бассейна. Однако до сих пор материалы ограничены локальными сборами отдельных видов из вод Азербайджана (Сулейманов, 2017), Болгарии (Dobrovolev et al., 2012), Ирана (Bani et al., 2019; Jafari et al., 2019), Румынии, Турции (Faria et al., 2006; Turan et al., 2010, 2015) и Украины (Mezhzherin et al., 2009; Vernygora et al., 2018). Молекулярно-генетический анализ *A. tanaica* и *A. kessleri* из вод Понто-Каспийского бассейна до настоящего времени не выполняли.

В то же время результаты многочисленных исследований показывают, что видовая идентифи-

кация представителей рода *Alosa* с применением различных генетических маркеров зачастую проблематична из-за отсутствия соответствия между морфологическими признаками изучаемых особей и данными генетического анализа (Boisneau et al., 1992; Mezhzherin et al., 2009; Dobrovolsky et al., 2012; Vernygora et al., 2018), что требует поиска более специфических и высокомолекулярных биомаркеров (Сулейманов, 2017).

Наше сообщение посвящено результатам сравнительного анализа полиморфизма первой субъединицы гена цитохромоксидазы (*COI*) митохондриальной ДНК (мтДНК) у четырёх видов пузанковых сельдей Понто-Каспийского бассейна (*A. braschnikowi*, *A. immaculata*, *A. kessleri*, *A. tanaica*), тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, европейского шпрота *Sprattus sprattus* и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* с целью выявления пригодности этого маркера для генетической идентификации видов рода *Alosa* в бассейнах Азовского, Чёрного и Каспийского морей и поиска альтернативных генетических маркеров для надёжного разделения видов рассматриваемой группы. В связи с увеличением в последние годы объёма контрафактной и фальсифицированной рыбной продукции (Торопова и др., 2019) поиск надёжных генетических маркеров приобретает особую актуальность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выборки понто-каспийских пузанковых сельдей в 2021 г. собраны в реках (Сулак и Дон) и в Таганрогском заливе Азовского моря в процессе проведения научных исследований АзНИИРХ (сетями) и любительского удебного лова в мае–июне — в период, на который приходится нерест сельдей в Каспийском море и Азово-Черноморском бассейне (Казанова, Халдинова, 1940; Васильева, 2007; Васильева, Лужняк, 2013; Зубкова, Разинков, 2022).

Для видовой идентификации понто-каспийских пузанковых сельдей в полевых и лабораторных условиях использовали наиболее авторитетные источники, содержащие таксономические описания и определительные ключи (Световидов, 1952; Whitehead, 1985; Васильева, 2007; Богущкая и др., 2013; Васильева, Лужняк, 2013). Основными морфологическими признаками для различения видов служили наличие зубов на челюстях и сошнике, относительные размеры рыла и глаза, форма тела, число жаберных тычинок на первой жаберной дуге и их длина относительно жаберных лепестков. Видовую идентификацию выловленных экземпляров осуществляли непо-

средственно авторы или их квалифицированные коллеги. Образцы тканей (фрагменты грудных плавников) фиксировали в 96%-ном этаноле. Информация по материалу, на котором основано исследование, представлена в табл. 1.

Выделение и очистку ДНК проводили с использованием набора для выделения ДНК Wizard SV 96 Genomic DNA Purification System (Promega, США) в соответствии с протоколом производителя. Для амплификации фрагмента гена *COI* использовали праймеры FishF2_tF TG TAAACGACGGCCAGTCTGACTAATCATAAA GATATCGGCAC, FishR2_tR CAGGAAACAGC-TATGACACTTCAGGGTGACCGAAGAAT-CAGAA. Реакцию амплификации проводили по следующей программе: 3 мин денатурации ДНК при 95°C; 35 циклов (по 30 с) денатурации матрицы ДНК при 95°C; 30 с отжига праймеров при 52°C и элонгация синтеза 30 с при 72°C. Затем окончательная элонгация 10 мин при 72°C. После полимеразной цепной реакции (ПЦР) полученный продукт в объёме 3 мкл очищали от примесей осаждением этанолом (Silva et al., 2001). Реакцию секвенирования проводили с использованием праймера FishF2_tF и набора реагентов BigDye v.1 (Applied Biosystems, США). Для реакции секвенирования брали 0.4 пмоль очищенного продукта ПЦР и 3.2 пмоль праймера. После реакции секвенирования полученный продукт объёмом 0.5 мкл растворяли в 15 мкл формамида (Silva et al., 2001) и денатурировали 5 мин при 95°C. Секвенирование образцов ДНК пузанковых сельдей проводили на приборе ABI Prism 3130xl по протоколу производителя (Applied Biosystems, США).

Полученные последовательности гена *COI* обрабатывали с применением пакета программ Geneious 8.1.8 (Drummond et al., 2011). Нуклеотидные последовательности образцов пузанковых сельдей были переведены в необходимый формат для построения гаплотипической сети в программе PopArt (Leigh, Bryant, 2015). Расчёт доли гаплотипов для каждого вида сельдей рода *Alosa* проводили в программе Excel 2010. Также в программе Geneious 8.1.8 построено филогенетическое дерево (модель Tamura-Nei) методом присоединения соседей (NJ — neighbor-joining method) (Saitou, Nei, 1987). Для построения дерева были взяты 30 экз. рыб — от каждого вида по несколько образцов. В качестве аутгруппы использовали нуклеотидную последовательность гена *COI* дальневосточной сардины-иваси *Sardinops melanosticta* (= *melanostictus*) (JF952843.1) (Bowen et al., 2008) из международной базы

Таблица 1. Сведения по выборкам образцов сельевидных (Clupeoidea), использованных в работе

Вид	Выборка		Число образцов	Дата сбора	Место сбора	Номер в базе генетических данных**
	№	название*				
<i>Alosa braschnikowi</i>	Основная группа					
	1	AB_GB	3	—	Иран	GBMND65829-21, GBMND65830-21, GBMND65831-21
	2	AI_Azov	25	16–25.06.2021 г.	Азовское море, Таганрогский залив	OR189296–OR189320
	3	AI_GB	3	05–06.2016 г.	Азовское море	MG490172, MG490175, MG490176
	4	AK_Sul	6	31.05–02.06.2021 г.	Центральный Каспий, устье р. Сулак	OR189216–OR189221
	5	AK_Zalom	3	08.05.2021 г.	г. Астрахань, рыбный рынок	OR189363–OR189365
	6	AT_Don	7	06.2021 г.	р. Дон, Ростовская обл.	OR189366–OR189372
<i>A. tanaica</i>	7	AT_Azov	26	16–25.06.2021 г.	Азовское море, Таганрогский залив	OR189321–OR189346
<i>Clupea pallasii</i>	Сестринская группа					
	8	CP_Ain	38	2010 г.	оз. Айнское, Сахалин	OR189222–OR189259
	9	CP_Vil	9	2016 г.	оз. Вилой, Сахалин	OR189354–OR189362
	10	CP_Jap	18	28.03.2017 г.	Южные Курилы	OR189260–OR189277
	11	CP_Ber	18	2018 г.	Берингово море, Анадырский залив	OR189278–OR189295
	12	CP_GB	3	—	—	AP009134, JQ354054.1, JF693633.1
<i>Clupeonella cultriventris</i>	13	CC_Azov	7	16–25.06.2021 г.	Азовское море	OR189347–OR189353
	14	CC_GB	3	2003–2014 гг.	Средиземное, Азовское и Чёрное моря	KJ552938, EEFF116-06, EEFF092-06
<i>Sprattus sprattus</i>	15	SS_GB	3	2016–2021 гг.	Норвегия, Турция	MW075163.1, JQ624003.1, MN122923
<i>Sardinops melanosticta</i>	Аутгруппа					
		SM_GB	1	25.07.2016 г.	Япония	JF952843.1

Примечание. *"GB" в названии выборки маркирует образцы, взятые из баз генетических данных для сравнительного анализа; ** двухзначный буквенный код означает принадлежность к базе генетических данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), четырёхзначный – к базе генетических данных BOLD Systems (<https://www.boldsystems.org/>); "–" – нет данных.

данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Статистическую оценку дерева провели методом бутстреп-анализа с генерацией случайных чисел (975364) и числом репликаций 1000 (Картавцев, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты получены на основании анализа полиморфизма гена мтДНК *COI* длиной 588 пар нуклеотидов (п.н.) 172 особей различных видов семейств Alosidae, Clupeidae и Ehiravidae (все последовательности, даже из баз данных, были обрезаны до одинакового числа п.н.). Всего в процессе исследования выявлено 49 гаплотипов: 15 гаплотипов тихоокеанской сельди, 3 гаплотипа европейского шпрота, 9 гаплотипов черноморско-каспийской тюльки и 22 гаплотипа видов сельдей рода *Alosa*. На основе последовательностей гена *COI* построена сеть гаплотипов (рис. 1).

Тихоокеанская сельдь, европейский шпрот и черноморско-каспийская тюлька хорошо различимы между собой и дифференцированы от представителей рода *Alosa*. На исследованном участке абсолютное число нуклеотидных замен между тихоокеанской сельдью и видами рода *Alosa* составляет 79, между тихоокеанской сельдью и европейским шпротом — 44, между европейским шпротом и черноморско-каспийской тюлькой — 88. Однако внутри рода *Alosa* идентифицировать виды с помощью выбранного маркера не представляется возможным. С одной стороны, образцы, отобранные от морфологически различающихся особей и идентифицированные как разные виды, имеют одинаковые гаплотипы. С другой стороны, образцы, относящиеся к разным видам, различаются между собой на незначительное число нуклеотидных замен. При этом образ-

цы, принадлежащие к разным видам, значительно перемешаны между собой (рис. 1). Например, гаплотипы *A. tanaica* (AT_Don) распределены по гаплотипической сети хаотично. То же можно сказать и про *A. immaculata* (AI_Azov), у которой максимальное число нуклеотидных замен между образцами равно 8, при этом максимальное число мутаций между всеми видами сельдей рода *Alosa* составляет 7. Для убедительной демонстрации написанного выше массовые гаплотипы, которые встречаются у разных видов исследованных сельдей рода *Alosa*, представлены в табл. 2.

Обнаружено, что один и тот же гаплотип *H4* встречается у всех четырёх видов рода *Alosa*. Гаплотип *H2* встречается у *A. immaculata* и *A. tanaica*, а гаплотип *H5* — у *A. immaculata* и *A. kessleri*. Эти данные свидетельствуют об отсутствии генетической дифференциации исследованных видов сельдей рода *Alosa* на отдельные виды и группы видов при использовании ДНК-штрихкодирования с использованием нуклеотидных последовательностей гена *COI*. На основании анализа нуклеотидных последовательностей 30 образцов разных видов сельдевидных построено филогенетическое дерево с бутстреп-поддержкой (рис. 2), которое не позволило выявить межвидовую дифференциацию у исследованных сельдей рода *Alosa*. В одну группу со 100%-ной бутстреп-поддержкой попали все исследуемые виды сельдей.

ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе проведения предшествующих молекулярно-генетических исследований пузанковых сельдей рода *Alosa* были применены различные генетические маркеры, в том числе энзимы и аллозимы (Boisneau et al., 1992; Alexandrino

Таблица 2. Встречаемость общих гаплотипов гена *COI* у исследованных видов сельдей рода *Alosa*

Гаплотип	Вид	Число образцов	Доля особей, %
<i>H1</i>	<i>A. tanaica</i>	5	100.0
<i>H2</i>	<i>A. immaculata</i>	9	64.3
	<i>A. tanaica</i>	5	35.7
<i>H3</i>	<i>A. immaculata</i>	9	42.9
	<i>A. tanaica</i>	12	57.1
<i>H4</i>	<i>A. braschnikowi</i>	3	23.1
	<i>A. immaculata</i>	2	15.4
	<i>A. kessleri</i>	6	46.2
	<i>A. tanaica</i>	2	15.4
<i>H5</i>	<i>A. immaculata</i>	2	66.7
	<i>A. kessleri</i>	1	33.3

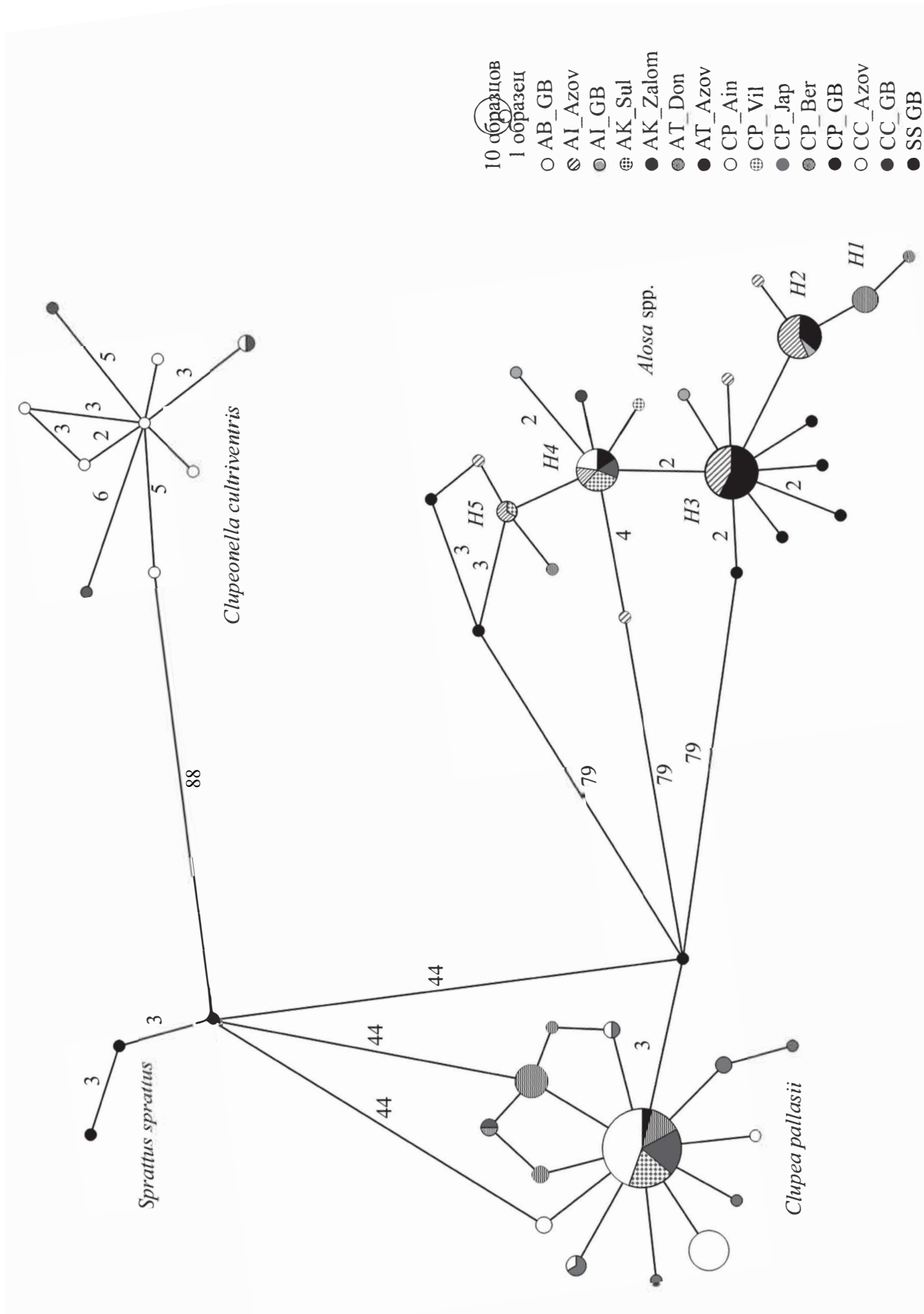


Рис. 1. Сеть гаплотипов, основанная на полиморфизме гена COI в исследованных образцах сельдевидных (Clupeoidea): H1–H5 – общие гаплотипы у видов рода *Alosa*; у соединяющих гаплотипы линий указано число нуклеотидных замен (если не указано, это число равно 1). Здесь и на рис. 2: характеристики выборок см. в табл. 1.

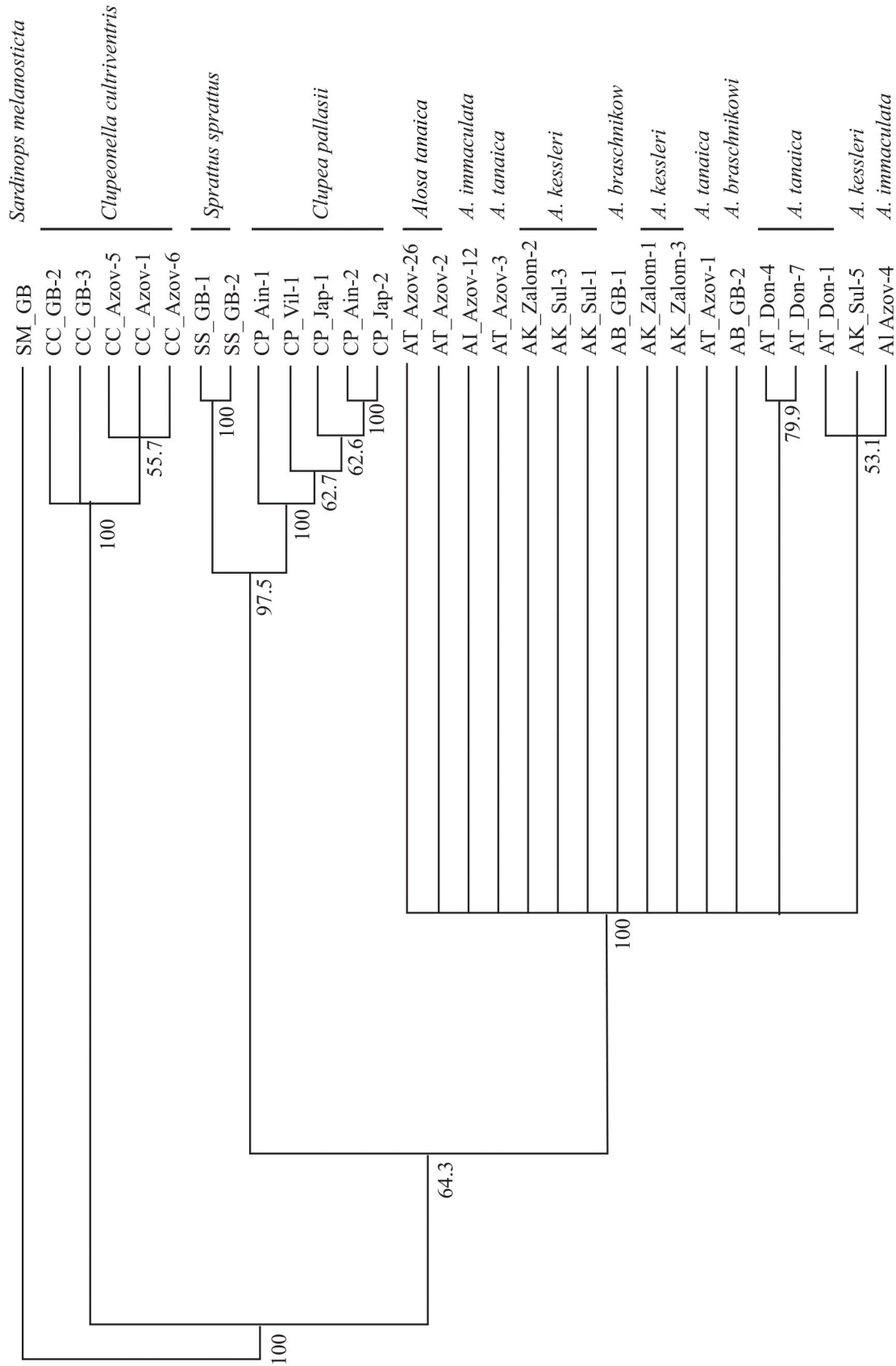


Рис. 2. Филогенетическое дерево исследованных сельдевидных (Clupeoidea) с бутстреп-поддержкой, построенное на основании нуклеотидных последовательностей гена *COI*: в узлах указано значение поддержки, %; после названия выборки приведён порядковый номер образца.

et al., 2006; Mezhzherin et al., 2009; Dobrovolev et al., 2012), микросателлиты (Boisneau et al., 1992; Julian, Bartron, 2007; Mickle et al., 2015; Jafari et al., 2019; Sabatino et al., 2022), гены митохондриальных ДНК и РНК (*COI*, *Cyt b*, *ND*, *NADH*, *6S*, *12S*, *16S*, *D-loop*) (Alexandrino et al., 2006; Li, Ortí, 2007; Bowen et al., 2008; Turan et al., 2010, 2015; Faria et al., 2011, 2012; Chiesa et al., 2014; Giantsis et al., 2015; Plough et al., 2018; Vernygora et al., 2018; Bani et al., 2019; Ogburn et al., 2023), ядерные гены (*RAG1* и *RAG2*) (Li, Ortí, 2007), случайно амплифицируемая полиморфная ДНК — RAPD (Сулейманов, 2017) и одиночные нуклеотидные полиморфизмы — SNP (Faria et al., 2011; Vernygora et al., 2018). Результаты этих исследований продемонстрировали различную эффективность генетических маркеров для видовой идентификации представителей рода *Alosa*. В отношении дискриминации наиболее изученных европейских *A. alosa* и *A. fallax* с помощью молекулярно-генетических подходов хорошо зарекомендовали себя такие митохондриальные маркеры, как *Cyt b* и *ND1* (Faria et al., 2011, 2012; Chiesa et al., 2014), но неэффективными для разделения этих видов оказались аллозимы (Boisneau et al., 1992). Однако сочетание *Cyt b* с аллозимами позволило Александрино с соавторами (Alexandrino et al., 2006) добиться надёжной дискриминации указанных видов.

Разнообразные генетические маркеры были успешно опробованы для различения североамериканских видов. Так, *A. pseudoharengus* и *A. aestivalis* хорошо различаются с помощью *COI* (Plough et al., 2018; Ogburn et al., 2023) и при использовании полного митогенома (Lavoué et al., 2007). В то же время с помощью мтДНК-маркеров *ND1* и *Cyt b* удалось дискриминировать *A. alabamiae*, *A. sapidissima*, *A. alosa*, *A. fallax*, *A. immaculata*, *A. mediocris* и *A. chrysochloris*, но попытка разделить *A. pseudoharengus* и *A. aestivalis* оказалась неудачной (Bowen et al., 2008). Ли и Орти (Li, Ortí, 2007) успешно дискриминировали *A. sapidissima*, *A. chrysochloris*, *A. pseudoharengus* и *A. aestivalis* с помощью генов *12S* и *16S* митохондриальной РНК и ядерных маркеров *RAG1* и *RAG2*.

Более сложная ситуация наблюдается в отношении понто-каспийских видов рода *Alosa*. С помощью 19 энзимных локусов не удалось выявить принципиальных различий между *A. caspia*, *A. maeotica* и *A. immaculata* (Mezhzherin et al., 2009). Невысокую разрешающую способность продемонстрировали в отношении *A. immaculata* и *A. caspia* аллозимные маркеры (Dobrovolev et al., 2012). Успешно дискриминировать *A. fallax nilotica*, *A. caspia*, *A. maeotica*, *A. immacu-*

lata и *A. tanaica* удалось турецким учёным (Turan et al., 2015) с использованием целого комплекса митохондриальных маркеров — *NADH3/4*, *NADH5/6*, *Cyt b*, *COX*, *D-loop* и *16SrRNA*. В то же время при помощи митохондриальных маркеров *COI* и *Cyt b*, а также тонких методов генетического анализа (SNP) не удалось разделить в выборках из Азовского моря *A. caspia* и *A. immaculata* (Vernygora et al., 2018). Возможная причина этого может быть связана с методически некорректным сбором образцов для генетического анализа (не нерестовые группировки в двух близких географических нагульных локальностях в Азовском море).

Различная эффективность одних и тех же генетических маркеров для дифференциации представителей сельдей рода *Alosa*, по нашему мнению, может быть обусловлена следующими причинами:

1. Некорректная идентификация видов в уловах, поскольку пузанковые сельди обладают высокой морфологической пластичностью и у многих видов основные внешние морфологические признаки (пропорции тела и число тычинок на первой жаберной дуге) зачастую перекрываются (Световидов, 1952; Whitehead, 1985; Васильева, 2007; Богуцкая и др., 2013; Васильева, Лужняк, 2013; Сулейманов, 2017).

2. Недавнее по меркам биологической эволюции время видообразования пузанковых сельдей рода *Alosa* (Borodin, 1927; Bowen et al., 2008; Dobrovolev et al., 2012; Chiesa et al., 2014; Vernygora et al., 2018).

3. Различная доля межвидовых гибридов, которая в разных популяциях одного и того же вида может значительно варьировать (Boisneau et al., 1992; Faria et al., 2004, 2011, 2012; Alexandrino et al., 2006; Jolly et al., 2011; Sotelo et al., 2014; Taillebois et al., 2020; Antognazza et al., 2022).

Ранее было показано, что разделение отдельных видов сельдей Понто-Каспийского бассейна с применением генетических маркеров затруднено из-за явного генетического сходства некоторых видов, что послужило основанием для мнения о конспецифичности *A. immaculata*, *A. caspia* и *A. maeotica*, которые являются лишь разными экологическими формами одного вида (Mezhzherin et al., 2009; Vernygora et al., 2018). Одна из возможных причин слабой генетической дифференциации пузанковых сельдей Понто-Каспийского бассейна связана с их эволюционной историей. Многие авторы сходятся во мнении, что формирование этих видов было обусловлено обособлением Каспийского и Азо-

во-Черноморского бассейнов, которое произошло в межледниковый период в плейстоцене (Borodin, 1927; Vernygora et al., 2018). На этот же период приходится формирование анадромных и пресноводных популяций *A. fallax* в водах Италии (Chiesa et al., 2014), а также североамериканских видов *Alosa* (Bowen et al., 2008). Хорошо известно, что ДНК-штрихкодирование, основанное на применении митохондриальных маркеров (*COI*, *Cyt b* и других), зачастую оказывается неэффективным по отношению к молодым, недавно дивергировавшим видам (Шнеер, 2009; Гордеева, Шаховской, 2017; Орлова и др., 2018; Chernova et al., 2019; Картавцев, Редин, 2019). Поскольку пузанковых сельдей с уверенностью можно отнести к молодым видам, низкая эффективность генов мтДНК для их видовой генетической идентификации представляется вполне логичной.

Наш опыт популяционно-генетических исследований морской и озёрной форм тихоокеанской сельди (Orlova et al., 2021; Nedoluzhko et al., 2022) показал, что митохондриальные маркеры не всегда могут дифференцировать генетические различия у сельдей. После секвенирования образцов морской и озёрной форм тихоокеанской сельди, поиска дифференцирующих SNP мы нашли те маркеры, которые однозначно позволяют дифференцировать не только формы, но и отдельные популяции. Поэтому мы предлагаем решать поставленную в статье проблему при помощи ядерных маркеров. Методом секвенирования нового поколения (ddRAD) (Maroso et al., 2018) в ядерном геноме можно обнаружить однонуклеотидные замены, способные дифференцировать виды сельдей рода *Alosa*, экологические формы (если таковые имеются) и популяции внутри вида.

Другой возможной причиной, затрудняющей видовую идентификацию и понимание филогенетических связей пузанковых сельдей на основе генетического анализа с использованием митохондриальных маркеров, является наличие характерной для симпатрически распространённых видов рода *Alosa* межвидовой гибридации. Это явление свойственно молодым, недавно дивергировавшим видам (Шнеер, 2009; Картавцев, Редин, 2019), к которым относятся и многие представители рода *Alosa*. В наибольшей степени такой феномен характерен для европейских видов *A. alosa* и *A. fallax*, в разных популяциях которых степень гибридации может значительно варьировать (Boisneau et al., 1992; Faria et al., 2004, 2011, 2012; Alexandrino et al., 2006; Jolly et al., 2011; Sotelo et al., 2014; Taillebois et al., 2020; An-

tognazza et al., 2022). Отмечены случаи гибридации и между североамериканскими видами шэдов (Hubert et al., 2008; McBride et al., 2014). Сведения о наличии межвидовой гибридации между пузанковыми сельдями Понто-Каспийского бассейна до сих пор отсутствуют.

Поскольку с помощью митохондриальных маркеров невозможно обнаружить наличие межвидовой гибридации, решение проблемы требует применения ядерных маркеров. В качестве начального шага на этом пути предполагается найти ядерные маркеры, чётко дифференцирующие виды пузанковых сельдей (полногеномное генотипирование или полногеномное секвенирование), и уже дальше по выбранным маркерам анализировать возможные гибриды.

Усиление межвидовой гибридации между европейскими представителями рода *Alosa* в современный период связывают с нарушением их местообитаний, преимущественно в результате зарегулирования стока рек (Jolly et al., 2011; Antognazza et al., 2022). Крупные реки Понто-Каспийского бассейна (Волга, Дон, Днепр и другие) в течение первой половины XX столетия подверглись крупномасштабному гидростроительству с зарегулированием почти на всём протяжении основных стоков и превращением в цепочку водохранилищ (Слынько и др., 2010б), что привело практически к потере речных нерестилищ анадромных видов пузанковых сельдей. Результаты недавних исследований (Казачков, 2004; Пятикопова, 2018) показывают, что *A. caspia* и *A. saposchnikowii* постепенно отказались от использования речных нерестилищ, а нерест *A. kessleri* после зарегулирования стока р. Волга проходит только на незарегулированном её участке, где сохранилось основное русло. Таким образом, после зарегулирования стока рек Понто-Каспийского бассейна здесь сложились условия, способствующие межвидовой гибридации пузанковых сельдей за счёт использования одних и тех же участков в качестве нерестилищ. Межвидовая гибридация вкупе с негативным антропогенным воздействием (зарегулирование стока рек, разрушение местообитаний, загрязнение, браконьерство и др.) для популяций сельдей Понто-Каспийского бассейна представляют серьёзную опасность и могут привести к дальнейшему снижению их численности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку традиционное ДНК-штрихкодирование для видовой идентификации сельдей рода *Alosa* Понто-Каспийского бассейна с ис-

пользованием гена *COI* (и других митохондриальных маркеров) невозможно, предлагается применять в дальнейшем для этих целей единичные нуклеотидные замены (SNP), используя для их поиска полногеномное генотипирование или метод ddRAD.

В процессе проведения исследований выявлено несколько заслуживающих пристального внимания белых пятен, на ликвидацию и решение которых следует направить усилия в ближайшем будущем по нескольким направлениям.

Первое направление связано с крайне слабой изученностью таксономического положения и филогенетических связей килек рода *Clupeonella*, в котором настоящее время насчитывается семь валидных видов (Fricke et al., 2023; Froese, Pauly, 2023), подавляющее большинство которых (*C. abraui*, *C. caspia*, *C. cultriventris*, *C. engrauliformis*, *C. grimmi*, *C. tscharchalensis*) распространены в Понто-Каспийском бассейне, а *C. muhlisi* — в турецком оз. Улубат бассейна Мраморного моря. Между тем до сих пор большинство немногочисленных генетических исследований килек ограничивались анализом внутривидовой организации отдельных видов (Laloei et al., 2009; Слынько и др., 2010а; Norouzi et al., 2012), а изучение их родственных связей выполнено только на выборках *C. cultriventris*, *C. engrauliformis* и *C. grimmi* из Южного Каспия (Laloei et al., 2005). При этом в банках генетических данных — NCBI и BOLD Systems (<https://www.boldsystems.org/>) — представлены нуклеотидные последовательности только одного из семи видов — *C. cultriventris*.

Другим белым пятном (направлением) остаётся таксономическое положение и внутривидовая структура широко распространённой в водах Европы, Средиземного моря и Понто-Каспийского бассейна южноевропейской атерины *Atherina boyeri*. До сих пор генетические исследования этого вида были сосредоточены на анализе популяционной структуры и базировались на сборах преимущественно из Средиземного моря (Klossa-Kilia et al., 2002; Astolfi et al., 2005; Milana et al., 2008, 2012; Boudinar et al., 2016). Внутривидовая организация атерины в пределах Понто-Каспийского бассейна остаётся неисследованной, а в банках генетических данных (NCBI, BOLD Systems) представлены нуклеотидные последовательности этого вида только из вод Европы и Средиземного моря и полностью отсутствуют из Понто-Каспийского бассейна.

Наконец, учитывая общую эволюционную историю понто-каспийских сельдей, килек и атерины, результаты сравнительного генетического

анализа могли бы предоставить новые и весьма интересные данные для реконструкции микро- и макроэволюционных процессов, происходивших в прошлом в популяциях пелагических рыб (включая пузанковых сельдей), населяющих ныне акваторию Понто-Каспийского бассейна.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность Д.С. Курносову (Тихоокеанский филиал ВНИРО — ТИНРО) и В.А. Якухину (ООО “МИС”) за помощь в сборе материалов по тихоокеанской сельди и *A. tanaisca*, а также А.А. Сергееву (ВНИРО) за помощь в проведении видовой идентификации и биологического анализа *A. tanaisca*. Мы искренне благодарны двум анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи и высказанные ценные критические замечания, которые позволили значительно улучшить качество работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Подготовка работы выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 22-24-01036 “Генетические особенности эволюционных процессов при образовании экологических форм сельди *Clupea pallasii* и близких к ней биологических видов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 543 с.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 272 с.
- Гаджикурбанов Т.Т., Зурхаева У.Д., Устарбекова Д.А. и др. 2012. Морфологическая характеристика сельдей в западной части Среднего Каспия // Изв. ДГПУ. Естественные и точные науки. № 3. С. 49–54.
- Гордеева Н.В., Шаховской И.Б. 2017. Применение ДНК-баркодинга для идентификации видов и филогенетических исследований летучих рыб (Echocoetidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 212–221. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020126>
- Зубкова Т.С., Разинков В.П. 2022. Морские мигрирующие сельди Каспийского моря // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 2. С. 51–62. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-2-51-62>
- Казанова И.И., Халдинова Н.А. 1940. Места и условия нереста каспийских сельдей в дельте Волги (по рас-

- пределению их икры и личинок) // Тр. ВНИРО. Т. 14. С. 77–108.
- Казачков Г.В. 2004. О развитии отечественной таксономии сельдей рода *Alosa* (Pisces, Clupeiformes, Clupeidae), известных в XIX веке под названием “бешенка” (по литературным источникам) // Поволж. экол. журн. Т. 3. С. 277–284.
- Картавец Ю.Ф. 2008. Молекулярная эволюция и популяционная генетика. Владивосток: Изд-во ДГУ, 562 с.
- Картавец Ю.Ф., Редин А.Д. 2019. Оценки генетической интрогрессии, ретикуляции генных деревьев, дивергенции таксонов и состоятельности ДНК-штрихкодирования по молекулярным маркерам генов // Успехи соврем. биологии. Т. 139. № 1. С. 3–24.
<https://doi.org/10.1134/S004213241901006X>
- Кукуев Е.И., Орлов А.М. 2018. Новый подвид финты – балтийская финта *Alosa fallax balticus* (Clupeidae) // Биология внутр. вод. Т. 4. С. 28–37.
<https://doi.org/10.1134/S0320965218040113>
- Малкин Е.М., Андрианова С.Б. 2008. Биология и особенности формирования численности большеглазого пузанка *Alosa saposhnikovii* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 485–493.
- Орлова С.Ю., Орлов А.М., Байталоук А.А. и др. 2018. Разнообразие гена *COI* митохондриальной ДНК у представителей рода *Antimora* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) // Докл. РАН. Т. 482. № 6. С. 722–727.
<https://doi.org/10.31857/S086956520002949-6>
- Пятикопова О.В. 2018. Покатная миграция личинок и молоди сельди-черноспинки в незарегулированной части реки Волги (2016–2017 гг.) // Вестн. НГАУ. № 2. С. 72–80.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые (Clupeidae). Т. 2. Вып. 1. М.; Л.: Наука, 331 с.
- Слынько Ю.В., Карабанов Д.П., Столбунова В.В. 2010а. Генетический анализ внутривидовой структуры черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) // Докл. РАН. Т. 433. № 2. С. 283–285.
- Слынько Ю.В., Дзебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. 2010б. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 3. № 4. С. 74–89.
- Сулейманов С.Ш. 2017. Популяционно-генетический анализ бражниковских сельдей *Alosa braschnikowi* (Borodin, 1904) Каспийского моря // Adv. Biol. Earth Sci. V. 2. № 1. P. 103–111.
- Торопова Н.В., Мехдиев Э.Т., Лебедев И.А. 2019. Актуальные проблемы потребления продовольствия: потребление фальсифицированной и контрафактной продукции // Экономика: вчера, сегодня, завтра. Т. 9. № 10А. С. 630–638.
<https://doi.org/10.34670/AR.2020.91.10.071>
- Шнеер В.С. 2009. ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 4. С. 296–315.
- Alexandrino P., Faria R., Linhares D. et al. 2006. Interspecific differentiation and intraspecific substructure in two closely related clupeids with extensive hybridization, *Alosa alosa* and *Alosa fallax* // J. Fish Biol. V. 69. № sb. P. 242–259.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01289.x>
- Antognazza C.M., Sabatino S.J., Britton R.J. et al. 2022. Hybridization and genetic population structure of *Alosa* population in the United Kingdom // Ibid. V. 101. № 2. P. 408–413.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14917>
- Astolfi L., Dupanloup I., Rossi R. et al. 2005. Mitochondrial variability of sand smelt *Atherina boyeri* populations from north Mediterranean coastal lagoons // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 297. P. 233–243.
<https://doi.org/10.3354/meps297233>
- Bani A., Khataminejad S., Vaziri H.R., Haseli M. 2019. The taxonomy of *Alosa caspia* (Clupeidae: Alosinae), using molecular and morphometric specifications, in the South Caspian Sea // Eur. Zool. J. V. 86. № 1. P. 156–172.
<https://doi.org/10.1080/24750263.2018.1559366>
- Boisneau P., Mennesson-Boisneau C., Guyomard R. 1992. Electrophoretic identity between allis shad, *Alosa alosa* (L.), and twaite shad, *A. fallax* (Lacepede) // J. Fish Biol. V. 40. № 5. P. 731–738.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02620.x>
- Borodin N.A. 1927. Changes of environment as cause of the origin of varieties or subspecies // Am. Nat. V. 61. № 674. P. 266–271.
<https://doi.org/10.1086/280149>
- Boudinar A.S., Chaoui L., Quignard J.P. et al. 2016. Otolith shape analysis and mitochondrial DNA markers distinguish three sand smelt species in the *Atherina boyeri* species complex in western Mediterranean // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 182. Pt. A. P. 202–210.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.09.019>
- Bowen B.R., Kreiser B.R., Mickle P.F. et al. 2008. Phylogenetic relationships among North American *Alosa* species (Clupeidae) // J. Fish Biol. V. 72. № 5. P. 1188–1201.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01785.x>
- Chernova N.V., Voskoboinikova O.S., Kudryavtseva O.Y. et al. 2019. Taxonomic status of the Okhotsk lump sucker *Eumicrotremus ochotonensis* (Cylopteridae, Cottoidei) with redescription of *E. derjugini* // J. Ichthyol. V. 59. № 3. P. 289–306.
<https://doi.org/10.1134/S0032945219030032>
- Chiesa S., Lucentini L., Piccinini A. et al. 2014. First molecular characterization of twaite shad *Alosa fallax* (Lacepede, 1803) from Italian populations based on Cytochrome *b* gene sequencing // Ital. J. Freshw. Ichthyol. V. 1. № 1. P. 9–18.
- Coad B.W. 2017. Review of the herrings of Iran (Family Clupeidae) // Int. J. Aquat. Biol. V. 5. № 3. P. 128–192.
<https://doi.org/10.22034/ijab.v5i3.282>
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy // Biol. J. Linn. Soc. V. 85. № 3. P. 407–417.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- Dobrovolov I., Ivanova P., Georgiev Z. et al. 2012. Allozyme variation and genetic identification of shad species (Pisces:

- Clupeidae, genus *Alosa*) along Bulgarian Black Sea coast // Acta Zool. Bulg. V. 64. № 2. P. 175–183.
- Drummond A.J., Ashton B., Buxton S. et al. 2011. Geneious v5.4 (<http://www.geneious.com>. Version 06/2023).
- Dyldin Y.V., Orlov A.M., Hanel L. et al. 2022. Ichthyofauna of the fresh and brackish waters of Russia and adjacent areas: annotated list with taxonomic comments. 1. Families Petromyzontidae–Pristigasteridae // J. Ichthyol. V. 62. № 3. P. 385–414. <https://doi.org/10.1134/S0032945222030031>
- Esmaili H.R., Coad B.W., Mehraban H.R. et al. 2014. An updated checklist of fishes of the Caspian Sea basin of Iran with a note on their zoogeography // Iran. J. Ichthyol. V. 1. № 3. P. 152–184. <https://doi.org/10.22034/iji.v1i3.18>
- Faria R., Wallner B., Weiss S., Alexandrino P. 2004. Isolation and characterization of eight dinucleotide microsatellite loci from two closely related clupeid species (*Alosa alosa* and *A. fallax*) // Mol. Ecol. Notes. V. 4. № 4. P. 586–588. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00745.x>
- Faria R., Weiss S., Alexandrino P. 2006. A molecular phylogenetic perspective on the evolutionary history of *Alosa* spp. (Clupeidae) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 40. № 1. P. 298–304. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.008>
- Faria R., Pinheiro A., Gabaldón T. et al. 2011. Molecular tools for species discrimination and detection of hybridization between two closely related Clupeid fishes *Alosa alosa* and *A. fallax* // J. Appl. Ichthyol. V. 27. № s3. P. 16–20. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01846.x>
- Faria R., Weiss S., Alexandrino P. 2012. Comparative phylogeography and demographic history of European shads (*Alosa alosa* and *A. fallax*) inferred from mitochondrial DNA // BMC Evol. Biol. V. 12. Article 194. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-194>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Fong J.D. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: Genera/Species by Family/Subfamily (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. Version 06/2023).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2023).
- Gaudant J. 1991. Paleontology and history of clupeoid fishes // The freshwater fishes of Europe. Wiesbaden: Aula Verlag. P. 32–44.
- Giantsis I.A., Kechagia S., Apostolidis A.P. 2015. Evaluating the genetic status of the IUCN vulnerable endemic Macedonian shad (*Alosa macedonica*, Vinciguerra, 1921) from Lake Volvi // J. Appl. Ichthyol. V. 31. № 1. P. 184–187. <https://doi.org/10.1111/jai.12494>
- Hubert N., Hanner R., Holm E. et al. 2008. Identifying Canadian freshwater fishes through DNA barcodes // PLoS One. V. 3. № 6. Article e2490. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002490>
- Jafari O., Shabany A., Miandare H.K. 2014. A study of genetic population of *Alosa braschnicowi* (Borodin, 1904) in Sari and Mahmodabad coasts in the Caspian Sea, using microsatellite loci // Int. J. Aquat. Biol. V. 2. № 1. P. 20–26. <https://doi.org/10.22034/ijab.v2i1.19>
- Jafari O., Fernandes J.M.O., Hedayati A. et al. 2019. Microsatellite analysis of five populations of *Alosa braschnicowi* (Borodin, 1904) across the southern coast of the Caspian Sea // Front. Genet. V. 10. Article 760. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00760>
- Jolly M.T., Maitland P.S., Genner M.J. 2011. Genetic monitoring of two decades of hybridization between allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*) // Conserv. Genet. V. 12. № 4. P. 1087–1100. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0211-3>
- Julian S.E., Bartron M.L. 2007. Microsatellite DNA markers for American shad (*Alosa sapidissima*) and cross-species amplification within the family Clupeidae // Mol. Ecol. Notes. V. 7. № 5. P. 805–807. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01710.x>
- Klossa-Kilia E., Prassa M., Papasotiropoulos et al. 2002. Mitochondrial DNA diversity in *Atherina boyeri* populations as determined by RFLP analysis of three mtDNA segments // Heredity. V. 89. № 5. P. 363–370. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800144>
- Laloei F., Fazli H., Nayerani M. et al. 2005. Genetic variation of Clupeonidae (*Clupeonella cultriventris*, *C. engrauliformis* and *C. grimmii*) in southern part of Caspian Sea as revealed by RFLP Analysis. Tehran: Fish. Res. Inst. Iran, 58 p.
- Laloei F., Eimanifar A., Rezvani S. 2009. Genetic variation of *Clupeonella engrauliformis* populations inferred from RFLP analysis of mitochondrial DNA *D-loop* region on the Southern coast of the Caspian Sea, Iran // Asian Fish. Sci. V. 22. № 3. P. 929–941. <https://doi.org/10.33997/j.afs.2009.22.3.006>
- Lavoué S., Miya M., Saitoh K. et al. 2007. Phylogenetic relationships among anchovies, sardines, herrings and their relatives (Clupeiformes), inferred from whole mitogenome sequences // Mol. Phylogenet. Evol. V. 43. № 3. P. 1096–1105. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.09.018>
- Lavoué S., Konstantinidis P., Chen W.-J. 2014. Progress in Clupeiform systematics // Biology and ecology of sardines and anchovies. Boca Raton: CRC Press. P. 3–42. <https://doi.org/10.1201/b16682-6>
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction // Methods. Ecol. Evol. V. 6. № 9. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Li C., Ortí G. 2007. Molecular phylogeny of Clupeiformes (Actinopterygii) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequences // Mol. Phylogenet. Evol. V. 44. № 1. P. 386–398. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.030>
- Maroso F., Hillen J.E.J., Pardo B.G. et al. 2018. Performance and precision of double digestion RAD (ddRAD) genotyping in large multiplexed datasets of marine fish species // Mar. Genom. V. 39. P. 64–72. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2018.02.002>
- McBride M.C., Willis T.V., Bradford R.G., Bentzen P. 2014. Genetic diversity and structure of two hybridizing anadromous fishes (*Alosa pseudoharengus*, *Alosa aestivalis*) across the northern portion of their ranges // Conserv. Genet. V. 15. № 6. P. 1281–1298. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0617-9>

- Mezhzherin S.V., Fedorenko L.V., Verlatyi D.B. 2009. Differentiation and allozyme variability of shads genus *Alosa* (Clupeiformes, Alosiinae) from Azov-Black Sea basin // Cytol. Genet. V. 43. № 2. P. 118–122. <https://doi.org/10.3103/S0095452709020078>
- Mickle P.F., Franks J.S., Kreiser B.R. et al. 2015. First molecular verification of a marine-collected specimen of *Alosa alabamae* (Teleostei: Clupeidae) // Southeast. Nat. V. 14. № 3. P. 596–601. <https://doi.org/10.1656/058.014.0315>
- Milana V., Sola L., Congiu L., Rossi A.R. 2008. Mitochondrial DNA in *Atherina* (Teleostei, Atheriniformes): differential distribution of an intergenic spacer in lagoon and marine forms of *Atherina boyeri* // J. Fish Biol. V. 73. № 5. P. 1216–1227. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01994.x>
- Milana V., Franchini P., Sola L. et al. 2012. Genetic structure in lagoons: the effects of habitat discontinuity and low dispersal ability on populations of *Atherina boyeri* // Mar. Biol. V. 159. № 2. P. 399–411. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1817-1>
- Nedoluzhko A., Orlova S.Yu., Kurnosov D.S. et al. 2022. Genomic signatures of freshwater adaptation in Pacific herring (*Clupea pallasii*) // Genes. V. 13. № 10. Article 1856. <https://doi.org/10.3390/genes13101856>
- Nelson J.S., Grande T., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Norouzi M., Nazemi A., Pourkazemi M. 2012. Population genetic study on common kilka (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840) in the Southwest Caspian Sea (Gilan Province, Iran) using microsatellite markers // Afr. J. Biotechnol. V. 11. № 98. P. 16405–16411.
- Ogburn M.B., Plough L.V., Bangley C.W. et al. 2023. Environmental DNA reveals anadromous river herring habitat use and recolonization after restoration of aquatic connectivity // Environ. DNA. V. 5. № 1. P. 25–37. <https://doi.org/10.1002/edn3.348>
- Orlova S.Y., Rastorguev S., Bagno T. et al. 2021. Genetic structure of marine and lake forms of Pacific herring *Clupea pallasii* // PeerJ. V. 9. Article e12444. <https://doi.org/10.7717/peerj.12444>
- Pante E., Schoelinc C., Puillandre N. 2015. From integrative taxonomy to species description: one step beyond // Syst. Biol. V. 64. № 1. P. 152–160. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu083>
- Plough L.V., Ogburn M.B., Fitzgerald C.L. et al. 2018. Environmental DNA analysis of river herring in Chesapeake Bay: a powerful tool for monitoring threatened keystone species // PLoS One. V. 13. № 11. Article e0205578. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205578>
- Sabatino S.J., Faria R., Alexandrino P.B. 2022. Genetic structure, diversity, and connectivity in anadromous and freshwater *Alosa alosa* and *A. fallax* // Mar. Biol. V. 169. № 1. Article 2. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03970-4>
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. V. 4. № 4. P. 406–425. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B. et al. 2010. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity // Annu. Rev. Entomol. V. 55. № 1. P. 421–438. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432>
- Silva W.A., Costa M.C.R., Valente V. et al. 2001. PCR template preparation for capillary DNA sequencing // BioTechniques. V. 30. № 3. P. 537–542. <https://doi.org/10.2144/01303st05>
- Sotelo G., Andree K.B., López M.A. et al. 2014. The puzzling demographic history and genetic differentiation of the twaite shad (*Alosa fallax*) in the Ebro River // Conserv. Genet. V. 15. № 5. P. 1037–1052. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0597-9>
- Taillebois L., Sabatino S., Manicki A. et al. 2020. Variable outcomes of hybridization between declining *Alosa alosa* and *Alosa fallax* // Evol. Appl. V. 13. № 4. P. 636–651. <https://doi.org/10.1111/eva.12889>
- Taverne L. 2004. Les poissons créacés de Nardò. 18°. *Pugliaclopea nolardi* gen. et sp. nov. (Teleostei, Clupeiformes, Clupeidae) // Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Verona. V. 28. P. 17–28.
- Turan C., Erguden D., Turan F. 2010. Phylogenetic relationship among the Black Sea *Alosa* species from mtDNA ND5/6 sequences // Rapp. Comm. Int. Mer Médit. V. 39. P. 687.
- Turan C., Ergüden D., Gürlek M. et al. 2015. Molecular systematic analysis of shad species (*Alosa* spp.) from Turkish marine waters using mtDNA genes // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 15. № 1. P. 149–155. http://doi.org/10.4194/1303-2712-v15_1_16
- Vernygora O.V., Davis C.S., Murray A.M., Sperling F.A.H. 2018. Delimitation of *Alosa* species (Teleostei: Clupeiformes) from the Sea of Azov: integrating morphological and molecular approaches // J. Fish Biol. V. 93. № 6. P. 1216–1228. <https://doi.org/10.1111/jfb.13847>
- Wang J., Yu Z., Wang X. et al. 2017. The next-generation sequencing reveals the complete mitochondrial genome of *Alosa sapidissima* (Perciformes: Clupeidae) with phylogenetic consideration // Mitochondrial DNA B: Resour. V. 2. № 1. P. 304–306. <https://doi.org/10.1080/23802359.2017.1331322>
- Whitehead P.J.P. 1985. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings. Pt. 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae // FAO Fish. Synop. № 125. V. 7. 303 p.

THE PROBLEMS OF DNA-BARCODING THE SHADS OF GENUS *ALOSA* (ALOSIDAE) OF THE PONTO-CASPIAN BASIN

S. Yu. Orlova^{1, 2}, O. R. Emelyanova^{1, 3}, N. A. Nebesikhina⁴, N. I. Rabazanov^{5, 6},
and A. M. Orlov^{5, 6, 7, 8, 9, *}

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

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

³Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

⁴Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Rostov-on-Don, Russia

⁵Dagestan State University, Makhachkala, Republic of Dagestan, Russia

⁶Caspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Republic of Dagestan, Russia

⁷Tomsk State University, Tomsk, Russia

⁸Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: orlov.am@ocean.ru

Numerous studies show that species identification of representatives of the genus *Alosa* using various genetic markers is often difficult and the search for more specific biomarkers is required. For the first time we analyzed polymorphism of *COI* gene fragment of mitochondrial DNA of two representatives of this genus (*A. tanaica* and *A. kessleri*), supplemented with new data on *A. immaculata*, from the waters of the Ponto-Caspian basin in comparative aspect with other representatives of the herring (Clupeoidea) genera *Alosa*, *Clupea*, *Clupeonella*, *Sprattus*, and *Sardinops*. The main result was the conclusion that within the genus *Alosa*, it is not possible to identify species using the marker used. On the one hand, specimens collected from morphologically distinct individuals and identified as different species have the same haplotypes. On the other hand, samples belonging to different species differ from each other by an insignificant number of nucleotide substitutions and do not form independent clades on the phylogram and haplotype network. This indicates the absence of genetic differentiation between the studied samples of herrings of genus *Alosa* into separate species and species groups when using DNA barcoding based on the *COI* gene. The reasons for such a phenomenon may be the following: 1) incorrect identification of species in catches, since shads (Alosidae) have high morphological flexibility and in many species, the main external morphological characters often overlap; 2) recent time of speciation by the standards of biological evolution for shads of genus *Alosa*; 3) difference in proportion of interspecific hybrids, which can vary significantly between populations of the same species.

Keywords: Alosidae, genetic differentiation, haplotype, interspecific hybridization, mitochondrial DNA *COI* gene, Azov Sea, Black Sea, Caspian Sea.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ВЗРОСЛОЙ ОСОБИ БОПСА *BOOPS BOOPS* (SPARIDAE) У КАВКАЗСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2024 г. Г. Е. Гуськов¹, *

¹Южный научный центр РАН – ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, Россия

*E-mail: gleb_guskov@mail.ru

Поступила в редакцию 06.06.2023 г.

После доработки 30.10.2023 г.

Принята к публикации 01.11.2023 г.

Впервые у северо-восточного побережья Чёрного моря обнаружена взрослая особь бопса *Boops boops*. Самец стандартной длиной 310 мм и массой 250 г выловлен в Имеретинском порту г. Сочи в декабре 2022 г. На основе анализа сведений литературы об упоминании вида у российских берегов Чёрного моря выдвинуты предположения о причинах присутствия ранее обнаруженных икры и личинок бопса в пробах ихтиопланктона у берегов Крыма и Кавказа.

Ключевые слова: бопс, иммигрант, ихтиопланктон, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875224030115 **EDN:** FNEQBM

По последним данным (Гуськов и др., 2023), у берегов Кавказа обитает 120 видов и подвидов рыб, исключая пресноводные виды, которые иногда выходят из рек в воды Чёрного моря. С начала 2000-х гг. здесь зарегистрировано 11 новых видов.

Одним из представителей средиземноморской ихтиофауны в Чёрном море является бопс *Boops boops* (Linnaeus, 1758) семейства Sparidae. Этот вид распространён у берегов восточной части Атлантического океана от Анголы до Норвегии, в западной части океана встречается в Карибском море и Мексиканском заливе. Обитает также в Средиземном, Эгейском и Мраморном морях, по некоторым данным, иногда отмечается возле скалистых берегов Чёрного моря, кроме участков у его северо-западного побережья (Световидов, 1964; Васильева, 2007; Болтачев, Карпова, 2017).

Есть сообщения о находках икры, личинок и в редких случаях взрослых особей бопса у берегов Крыма (таблица), в частности в Севастопольской бухте и в районе Карадага; вид регистрировали и в открытом море (Болтачев, Карпова, 2017).

Однако при детальном изучении доступной научной литературы не найдено прямых свидетельств присутствия молоди и взрослых особей

бопса в районе северо-восточной части Чёрного моря. Немногочисленные источники сообщают о присутствии икры и личинок бопса у кавказских берегов, нередко эти сведения противоречивы. Так, Световидов (1964) отмечает присутствие икры и личинок вида в бухте Новороссийска, опираясь на исследования Новороссийской биологической станции 1930 и 1938 гг., однако эти данные автор пометил знаком вопроса. Несмотря на отсутствие молоди и взрослых особей бопса у северо-восточных берегов Чёрного моря, автор отмечал этот вид как обитающий у побережья Кавказа. Впоследствии это утверждение высказывали и другие авторы (Емтыль, Иваненко, 2002; Васильева, 2007). В 2000–2005 гг. при исследовании акватории Новороссийской бухты в пробах ихтиопланктона икра бопса не обнаружена (Болгова, Студиград, 2010).

В 2006–2010 гг. на основании результатов работ по видовой идентификации ихтиопланктона Новороссийской бухты бопс включён в табличные данные, но помечен знаком вопроса (Селифонова, 2012). В 2016 г. при исследовании прибрежной зоны п-ова Абрау Краснодарского края в пробах ихтиопланктона идентифицировали икру бопса (Карпова и др., 2017). Авторы отмечают, что встречался только бопс самых ранних

Сведения о проведённых у берегов Крыма исследованиях по выявлению видового состава икры и личинок рыб

Годы	Район	Присутствие икры <i>Boops boops</i>	Источники информации	Примечание
1957–1967	Р-н г. Севастополь	+	Дехник, 1973	
1986–1988	То же	—	Климова, 2010	
1988–1992	Шельф Крымского п-ова	—	Климова и др., 2014	
1990–1994	Р-н г. Севастополь	—	Климова, 2010	
1998–2001	То же	—	То же	
2002–2008	»	+	»	
2003–2004	»	+	Салехова и др., 2007	Отмечены взрослые особи (со слов очевидца)
2010	Шельф Крымского п-ова	—	Климова и др., 2014	
2013	От Керченского пролива до Каркинитского залива	—	Климова и др., 2019а	Май, сентябрь
2013	Р-н г. Севастополь	+	Климова и др., 2019б	Сентябрь
2010–2014	От п. (бывш.) Учкеевка до бух. Круглая	—	Климова, Подрезова, 2017	
2020	У Карадага и р-н г. Севастополь	+	Подрезова и др., 2021	Июнь–сентябрь
2020	У Крымского п-ова и берегов Кавказа	+	Надолинский и др., 2021; Климова и др., 2022	Сентябрь–октябрь (район не уточняется)

стадий онтогенеза, однако личинок, молоди и взрослых особей обнаружено не было. В работе также отмечено, что бопс — известный, но весьма редкий вид для Северо-Кавказского региона, однако в первоисточниках, на которые даны ссылки — Пчелина (1936, 1940), бопс не упомянут, страницы первоисточника 1940 г. указаны не верно. Другой автор из приведённых ссылок, В.П. Надолинский¹, уточнял, что речь шла только об икре этого вида.

Не отмечен бопс при исследовании ихтиопланктона в северо-восточной части Чёрного моря в 2000–2005 и 2006–2017 гг. (Надолинский В., Надолинский Р., 2018); не обнаружен он в 2017–2018 гг. у черноморского побережья Таманского п-ова и у побережья г. Туапсе (Студиград, 2020), а также в 2019–2020 гг. в Новороссийской бухте (Плотников и др., 2021).

В настоящей работе представлены сведения о первой подтверждённой поимке бопса у кавказского побережья Чёрного моря.

¹ Надолинский В.П. 2004. Структура и оценка запасов водных биоресурсов в северо-восточной части Чёрного моря: Дис. канд. биол. наук. Краснодар: КубГАУ, 171 с.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В Имеретинском порту (Большой Сочи) в координатах 43°24'47.4" с.ш. 39°55'48.1" в.д. 10.12.2022 г. на крючковую снасть в 20:40 на глубине 9.5 м рыболов-любитель добыл бопса. В качестве приманки использована свежесобранная креветка. По сведениям рыбака, он почувствовал ощутимый удар, описывая пойманную добычу как сильную рыбу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Осмотр пойманного экземпляра, его измерение, взвешивание и вскрытие автор настоящей статьи проводил на месте отлова в тёмное время суток при освещении туристическим фонарём. Спина фиолетово-голубоватая, бока серебристые с мелкой чешуёй. Ниже тёмной боковой линии три фиолетово-золотистых продольных полосы. Туловище невысокое, продолговатое, несколько сжатое с боков. Рот небольшой. Большие глаза, диаметр которых больше длины рыла. В спинном плавнике 13 колючих и 14 мягких лучей, в анальном — 3 колючих и 14 мягких; груд-

ные плавники короткие, не доходят до анального отверстия; хвостовой плавник с глубокой выемкой (Приложение 1). Экземпляр оказался крупным самцом стандартной длиной (*SL*) 310 мм, массой 250 г. Желудок особи был пуст. Помимо фотографии имеются видеок cadры данной поимки. Внешний вид особи соответствует описанию бопса, известному из литературных источников (Световидов, 1964; Емтыль, Иваненко, 2002; Васильева, 2007).

ОБСУЖДЕНИЕ

Бопс — морской, прибрежный всеядный вид, который в светлое время суток держится на глубине, ночью поднимается к поверхности. По сведениям литературы (Васильева, 2007; Болтачев, Карпова, 2017), длина особей (тип длины авторы не указывают) обычно составляет 15–20 см, редко встречаются экземпляры длиной 60 см. В Чёрном море самый крупный выловленный экземпляр *SL* 230 мм ранее был добыт у берегов Крыма в районе м. Херсонес (Севастополь); его общая длина составляла 280 мм, масса — 241 г (Болтачев, Карпова, 2017). В то же время не найдено подтверждённых данных о полноценном размножении бопса у берегов Кавказа и Крыма. При отмеченном присутствии икры вида в пробах ихтиопланктона достоверных случаев обнаружения молоди и взрослых экземпляров у берегов Кавказа не известно. При этом икра морского карася *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) внешне похожа на икру бопса, но икринки первого несколько крупнее (Дехник, 1973). Это могло в некоторых случаях приводить к ошибкам при идентификации видовой принадлежности икры рыб.

Следует отметить, что указанные в литературе случаи обнаружения икры бопса у берегов Крыма и Кавказа не обнаруживают хронологического постоянства или устойчивой периодичности. Вероятно, это случайные находки без какой-либо закономерности. При этом они совпадают с местами массового движения и стоянки судов, которые могут сбрасывать балластные воды, набранные в Средиземном, Эгейском или Мраморном морях. Можно предположить, что на появление икры бопса (и последующее её обнаружение) у п-ова Абрау и у района Карадагского заповедника могут оказывать влияние течения Чёрного моря. Источником икры и личинок рыб в Карадагском заповеднике, вероятно, могут быть балластные воды, сбрасывае-

мые с судов, стоящих на проход в Керченский пролив, а в районе Абрау — с судов, ждущих разрешения на вход в Цемесскую бухту. Сброс балласта может объяснить в будущем находки в пробах воды ДНК рыб, не свойственных ихтиофауне Чёрного моря.

Отсутствие молоди бопса за длительный период наблюдений позволяет предположить, что если вид и размножается в Чёрном море, то его икра не оплодотворяется или в дальнейшем не развивается. Изучение причин этого феномена представляет несомненный интерес для будущих исследований.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S0042875224030115.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность и глубокую признательность рыболову-любителю А.В. Оганесову за предоставленный материал.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Публикация подготовлена в рамках государственного задания Южного научного центра РАН № 00-24-09 (номер регистрации 122020100328-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болгова Л.В., Студиград Н.П. 2010. Ихтиопланктон акватории Новороссийской бухты в период 2000–2005 гг. // Изв. вузов. Сев.-Кавказ. регион. Естеств. науки. № 2. С. 73–77.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2017. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 376 с.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Гуськов Г.Е., Бухмин Д.А., Гуськова О.С. 2023. Ихтиофауна Чёрного моря у кавказского побережья // Наука юга России. Т. 19. № 3. С. 73–90. <https://doi.org/10.7868/S25000640230310>
- Дехник Т.В. 1973. Ихтиопланктон Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 235 с.
- Емтыль М.Х., Иваненко А.М. 2002. Рыбы юго-запада России. Краснодар: Изд-во КубГУ, 342 с.
- Карпова Е.П., Болтачев А.Р., Статкевич С.В., Губанов В.В. 2017. Таксономическое богатство рыб и десятиногих ракообразных прибрежной зоны полуострова Абрау (Северный Кавказ, Чёрное море) // Мор. биол. журн. Т. 2. № 1. С. 29–42. <https://www.doi.org/10.21072/mbj.2017.02.1.04>

Климова Т.Н. 2010. Ихтиопланктон в прибрежной акватории юго-западного Крыма в 2002–2008 гг. // Мор. екол. журн. Т. 9. № 1. С. 39–52.

Климова Т.Н., Подрезова П.С. 2017. Видовое разнообразие ихтиопланктона в различных по степени антропогенной нагрузки районах прибрежной акватории Севастополя // Тр. V Балтийск. морск. форума Всерос. науч. конф. “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 183–187.

Климова Т.Н., Вдодович И.В., Загородняя Ю.А. и др. 2014. Ихтиопланктон в планктонном сообществе шельфовой зоны Крымского полуострова (Чёрное море) в июле 2010 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 426–438. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030060>

Климова Т.Н., Вдодович И.В., Загородняя Ю.А. и др. 2019а. Ихтиопланктон и трофические отношения в планктонных сообществах побережья Юго-Западного Крыма (Чёрное море) в летний сезон 2013 г. // Мор. биол. журн. Т. 4. № 2. С. 23–33. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.03>

Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В. и др. 2019б. Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний сезон 2013 г. // Там же. Т. 4. № 1. С. 63–80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>

Климова Т.Н., Субботин А.А., Вдодович И.В., Подрезова П.С. 2022. Ихтиопланктон Чёрного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа в сентябре–октябре 2020 г. // Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием “Актуальные проблемы планктонологии”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 103–107.

Надолинский В.П., Надолинский Р.В. 2018. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Чёрного морей за период 2006–2017 гг. под воздействием природных

и антропогенных факторов // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 51–66.

Надолинский В.П., Патюк В.В., Ефанов А.Д. 2021. Ихтиопланктон территориального моря и исключительной экономической зоны России в Чёрном море // Там же. Т. 4. № 4. С. 44–53. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2021_4_4_44

Плотников Г.К., Пескова Т.Ю., Болгова Л.В. 2021. Ихтиопланктон Новороссийской бухты // Академику Л.С. Бергу – 145 лет: сб. науч. статей. Бендеры: Есо-TIRAS. С. 429–432.

Подрезова П.С., Петрова Т.Н., Мальцев В.И. 2021. Видовое разнообразие летнего ихтиопланктона прибрежных акваторий Крымского полуострова // Вестн. КГМТУ. Биол. науки. № 4. С. 59–80. https://doi.org/10.47404/2619-0605_2021_4_59

Пчелина З.М. 1936. Некоторые данные о личинках и мальках рыб Новороссийской бухты // Тр. Новорос. биол. станции. Т. 2. № 1. С. 27–35.

Пчелина З.М. 1940. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты // Там же. Т. 2. № 3. С. 45–80.

Салехова Л.П., Гордина А.Д., Климова Т.Н. 2007. Ихтиофауна прибрежных вод юго-западного Крыма в 2003–2004 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 173–187.

Световидов А.Н. 1964. Рыбы Чёрного моря. М.: Наука, 554 с.

Селифонова Ж.П. 2012. Ихтиопланктон прибрежных вод северо-восточного шельфа Чёрного моря и Керченского пролива // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 423–431.

Студиград Н.П. 2020. Ихтиопланктон портов и открытого побережья Туапсе и Тамани (2017–2018 гг.) // Эксплуатация мор. транспорта. № 2 (95). С. 112–118. <https://doi.org/10.34046/aumsuomt95/19>

THE FIRST DETECTION OF AN ADULT *BOOPS BOOPS* (SPARIDAE) OFF THE CAUCASIAN COAST OF THE BLACK SEA

G. E. Guskov^{1, *}

¹*Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia*

^{*}*E-mail: gleb_guskov@mail.ru*

For the first time, an adult bogue *Boops boops* has been found off the northeastern coast of the Black Sea. A male with a standard length of 310 mm and a weight of 250 g was been caught in Sochi Imeretinsky Port in December 2022. Based on literature data on the presence of the species off the Russian coast of the Black Sea, we suggest the reasons for the presence of previously discovered bogue eggs and larvae in ichthyoplankton samples off the Crimea and the Caucasus coasts.

Keywords: bogue, immigrant, ichthyoplankton, Black Sea.

НЕКРОЛОГ

**ПАМЯТИ ВИКТОРА ПАВЛОВИЧА ВАСИЛЬЕВА
(23.10.1943–13.01.2024)**



13 января 2024 г. после тяжёлой болезни ушёл из жизни Виктор Павлович Васильев — выдающийся учёный, оставивший заметный след в изучении эволюции рыб.

Свою жизнь в науке Виктор Павлович начал с учёбы на математическом факультете Иркутского государственного университета в 1961 г., однако вынужден был прервать обучение в связи с военным призывом и службой на пограничных кораблях Тихоокеанского флота. В 1966 г. он поступил на Биолого-почвенный факультет МГУ, где прошёл полный курс обучения на кафедре ихтиологии. Ещё студентом Витя Васильев заинтересовался проблемой эволюционных процессов у рыб, выбрав её в качестве основной для своей будущей научной деятельности. Его учёба в аспирантуре кафедры проходила под руководством замечательных отечественных ихтиологов — члена-корреспондента АН СССР Г.В. Никольского и доктора биологических наук К.А. Савваитовой. Предметом диссертационного исследования были лососёвые рыбы, а методом — хромосомный анализ, самый современный в то время генетический инструмент. В 1975 г. Виктор Павлович успешно защитил

кандидатскую диссертацию на тему “Хромосомные наборы некоторых лососёвых рыб Камчатки в связи с их систематическим положением (на примере рода *Salvelinus* и рода *Salmo*)”.

С 1974 по 1977 г. он работал в Институте биологии южных морей АН УССР, изучая хромосомы черноморских рыб. Результаты его работы легли в основу подготовки первой в мире сводки по кариологии рыб.

После недолгого (1977 и 1978 гг.) пребывания в штате кафедры ихтиологии МГУ Виктор Павлович в 1979 г. становится сотрудником Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (в настоящее время Институт проблем экологии и эволюции РАН), в котором проработал до последних дней своей жизни. В 1985 г. он защитил докторскую диссертацию “Сравнительная кариология рыб (эволюционный и таксономический аспекты)” одновременно с выходом в свет фундаментальной монографии “Эволюционная кариология рыб”, охватывающей все важнейшие аспекты проблемы эволюции кариотипов рыб, включая изменчивость кариотипов, полиплоидию, роль кариотипов в изоляции, стасипатрическое (хромосомное) видообразование и др. В монографии приведён список хромосомных чисел около 1400 видов рыбообразных и рыб, рассмотрены теория и практика применения кариологических методов в филогении и систематике рыб. Книга принесла автору мировое признание среди специалистов в области ихтиологии, генетики и эволюции позвоночных животных, и даже спустя уже почти 40 лет она широко цитируется в мировой литературе.

Виктор Павлович Васильев — автор многочисленных, нашедших широкое признание работ, посвящённых проблемам хромосомного полиморфизма, изолирующим механизмам, эволюционным аспектам естественной гибридизации, триплоидии искусственных гибридов неблизкородственных видов, филогении и таксономии в разных группах рыб, происхождению полиплоидных групп у осетровых и лососёвых рыб.

Особое место занимает огромный вклад Виктора Павловича в развитие теории сетчатой эволюции позвоночных. В начале 1980-х гг. он впервые обнаружил клонально-бисексуальный, диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб рода *Cobitis* и провёл его всестороннее изучение, доказав реальность естественных процессов, которые ведут к образованию клональных форм и новых диплоидных и полиплоидных видов, имеющих гибридное происхождение, а также тетраплоидов с восстановленной бисексуальностью. Он установил, что открытое сетчатое видообразование является важнейшим эволюционным событием, которое осуществляется по единой универсальной схеме в филогенетически далёких друг от друга группах животных: у рыб, амфибий и рептилий. Эти работы послужили толчком к интенсивному изучению сетчатой эволюции у позвоночных коллективами учёных Европы, Азии, Северной и Южной Америк. Исследования, выполненные под руководством В.П. Васильева, нашли практическое применение в селекции рыб, в частности при разработке методов контроля за размножением осетровых для получения заведомо стерильного потомства у поставляемых на экспорт особей.

Виктор Павлович был исключительно скромным, доброжелательным человеком, большим

тружеником, учёным, обладавшим глубокими знаниями общебиологических проблем. Он живо интересовался различными сторонами научной жизни страны, радуясь её достижениям и переживая неудачи. Пропагандируя достижения в области изучения эволюции рыб, широко делился своими знаниями с молодыми специалистами, способствуя их профессиональному росту. Под его руководством подготовлены и защищены шесть кандидатских диссертаций.

Будучи руководителем многочисленных научных проектов РАН, участником федеральных целевых программ, он много сделал для развития ихтиологических исследований в нашей стране. Большой вклад Виктор Павлович внёс в поддержание и обогащение музейной коллекции рыб Зоологического музея МГУ, пополнив её материалами, собранными в многочисленных экспедициях на водоёмах Azerbaijan, Грузии, Украины, Дальнего Востока, Вьетнама.

Труды Виктора Павловича ещё долго будут востребованы, а память о нём сохранится у всех, кому довелось знать этого учёного.

Редколлегия и редсовет журнала «Вопросы ихтиологии» искренне соболезнуют родным и близким В.П. Васильева.

Е.А. Криксунов, член-корреспондент РАН