



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 5, 2024

Видовой состав, численность и пищевые взаимоотношения молоди рыб
Вороговского многоостровья (река Енисей)

Н. О. Яблоков, М. В. Ерёмина, Н. И. Кислицина, Е. В. Дербинева 523

Особенности раннего онтогенеза карликовых форм арктического гольца
Salvelinus alpinus complex (Salmonidae) из озёр Токко и Большое Леприндо
(Забайкалье) в экспериментальных условиях. 2. Реципрокные гибриды

М. Ю. Пичугин, Н. Б. Коростелев, С. С. Алексеев 537

Состояние гонад производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, северной
мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма реки Утхолок в свете проблемы
межвидовой гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae)

К. В. Кузицин, Н. Г. Емельянова, М. А. Груздева 562

Особенности формирования стад кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae)
на заводах Юго-Западного Сахалина, выявленные при использовании
методики отолитного маркирования

А. А. Ворожцова, М. С. Мякишев, М. А. Жаворонкова, О. В. Зеленников 578

Региональные комплексы нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae)
восточного побережья Камчатки и Чукотки: разграничение, генетическое
разнообразие, происхождение, адаптивные и демографические процессы

А. М. Хрусталева 592

Региональная и межгодовая изменчивость темпоральных характеристик
покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae)
в реках Сахалино-Курильского региона

А. М. Каев, Л. В. Ромасенко, В. Г. Самарский, П. С. Сухонос, И. С. Бобров 610

Присутствуют ли атлантические виды рода *Trachinotus* (Carangidae), *T. falcatus* и *T. ovatus*, в азиатской марикультуре?

А. М. Шадрин, А. В. Семенова, Нгуен Тхи Хай Тхань

626

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О поимке тихоокеанского саргана *Strongylura anastomella* (Belonidae) в заливе Анива (Охотское море) и сведения о поимках вида на других прибрежных участках острова Сахалин

Ю. Н. Полтев, А. П. Прохоров

638

Первичное расселение и некоторые морфологические характеристики мигрирующих личинок сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* (Cottidae) реки Малая Хузи (Сахалин)

Е. А. Кириллова, П. И. Кирилов

642

УДК 597.5(282.256.35)

ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ ВОРОГОВСКОГО МНОГООСТРОВЬЯ (РЕКА ЕНИСЕЙ)

© 2024 г. Н. О. Яблоков^{1, *}, М. В. Ерёмкина¹, Н. И. Кислицина¹, Е. В. Дербинева¹

¹Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – НИИЭРВ, Красноярск, Россия

*E-mail: noyablokov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.10.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 25.12.2023 г.

Представлены сведения о видовом составе, численности, особенностях питания и пищевых взаимоотношений молоди рыб Вороговского многоостровья (р. Енисей). Зарегистрировано 13 видов рыб, относящихся к четырём отрядам: лососеобразных (Salmoniformes), щукообразных (Esociformes), окунеобразных (Perciformes) и карпообразных (Cypriniformes). По численности и биомассе в уловах преобладала молодь карпообразных (елец *Leuciscus leuciscus*, пескарь *Gobio gobio*) и окунеобразных (окунь речной *Perca fluviatilis*). В пище молоди большей части видов преобладают организмы зообентоса. Молодь всех видов рыб характеризовалась высокими значениями упитанности и индексов наполнения желудочно-кишечных трактов, что свидетельствует об обеспеченности рыб исследованной акватории кормовыми ресурсами.

Ключевые слова: молодь рыб, видовой состав, питание, индекс пищевого сходства, Вороговское многоостровье, Енисей.

DOI: 10.31857/S0042875224050013 **EDN:** QZDONF

Река Енисей – одна из самых протяжённых и полноводных рек мира, представляющая собой естественную границу между Западной и Восточной Сибирью. Со второй половины XX века бассейн р. Енисей подвержен влиянию крупномасштабного гидростроительства, что обусловило перестройку термического и гидрологического режимов в русле реки (Куклин, 1999; Космаков и др., 2011). Наряду с действием комплекса антропогенных факторов (разработка россыпных месторождений, техногенное загрязнение вод, нерациональный рыбный промысел, случайная и преднамеренная интродукция чужеродных видов и другое) интенсивное гидростроительство послужило причиной качественных и количественных изменений в структуре ихтиоценов р. Енисей (Куклин, 1999; Гадинов, Долгих, 2008).

В условиях преобразований, происходящих в ихтиоценох р. Енисей, изучение районов (участков) реки, играющих ключевую роль в жизненном цикле рыб (нерестилища, зимовальные ямы, места нагула), имеет большое значение для сохранения биологического разнообразия и ра-

ционального управления промысловыми запасами водных биологических ресурсов. В системе р. Енисей одним из таких районов является Вороговское многоостровье (Подлесный, 1958; Белов, Заделёнов, 2011; Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

Вороговское многоостровье – участок общей площадью 302.7 км², расположенный на 1600–1660 км от устья реки, является местом обитания и воспроизводства свыше 25 видов рыб, что определяет его высокую значимость для поддержания рыбных запасов р. Енисей (Белов, Заделёнов, 2011; Космаков и др., 2011). Акватория реки в пределах этого многоостровья представляет значительный интерес, учитывая наличие традиционных мест нереста, нагула и зимовки сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 и стерляди *A. ruthenus* Linnaeus, 1758 (Заделёнов, 2007). Кроме того, в Вороговской системе островов расположены нерестилища полупроходных сиговых (Coregoninae): нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773), омуля арктического *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776)

и муксуна *C. muksun* (Pallas, 1814)), а также тайменя *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и речного сига *C. lavaretus fluviatilis* Issatschenko, 1925 – видов с особым природоохранным статусом (Белов, Заделёнов, 2011). Обилие в районе исследований проток и заводей, характеризующихся низкими скоростями течения, значительной площадью мелководий и большим разнообразием грунтов, способствует отложению взвешенных наносов, в том числе органических веществ (Грезе, 1957). Это обеспечивает благоприятные условия для развития сообществ бентосных организмов – основных объектов питания молоди большинства видов рыб, населяющих бассейн р. Енисей (Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

Необходимо отметить, что в открытой печати имеются только общие сведения о наличии нерестилищ и мест нагула рыб в районе Вороговских островов. Вместе с тем детальное представление о строении и функционировании этого уникального участка реки позволит уточнить его значение для естественного воспроизводства рыб в р. Енисей.

Цель нашей работы – оценить видовой состав молоди рыб в районе Вороговского многоостровья р. Енисей, проанализировать их пищевые взаимоотношения. Проведённые исследования – первая попытка изучить современное состояние водных биоресурсов системы Вороговских островов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

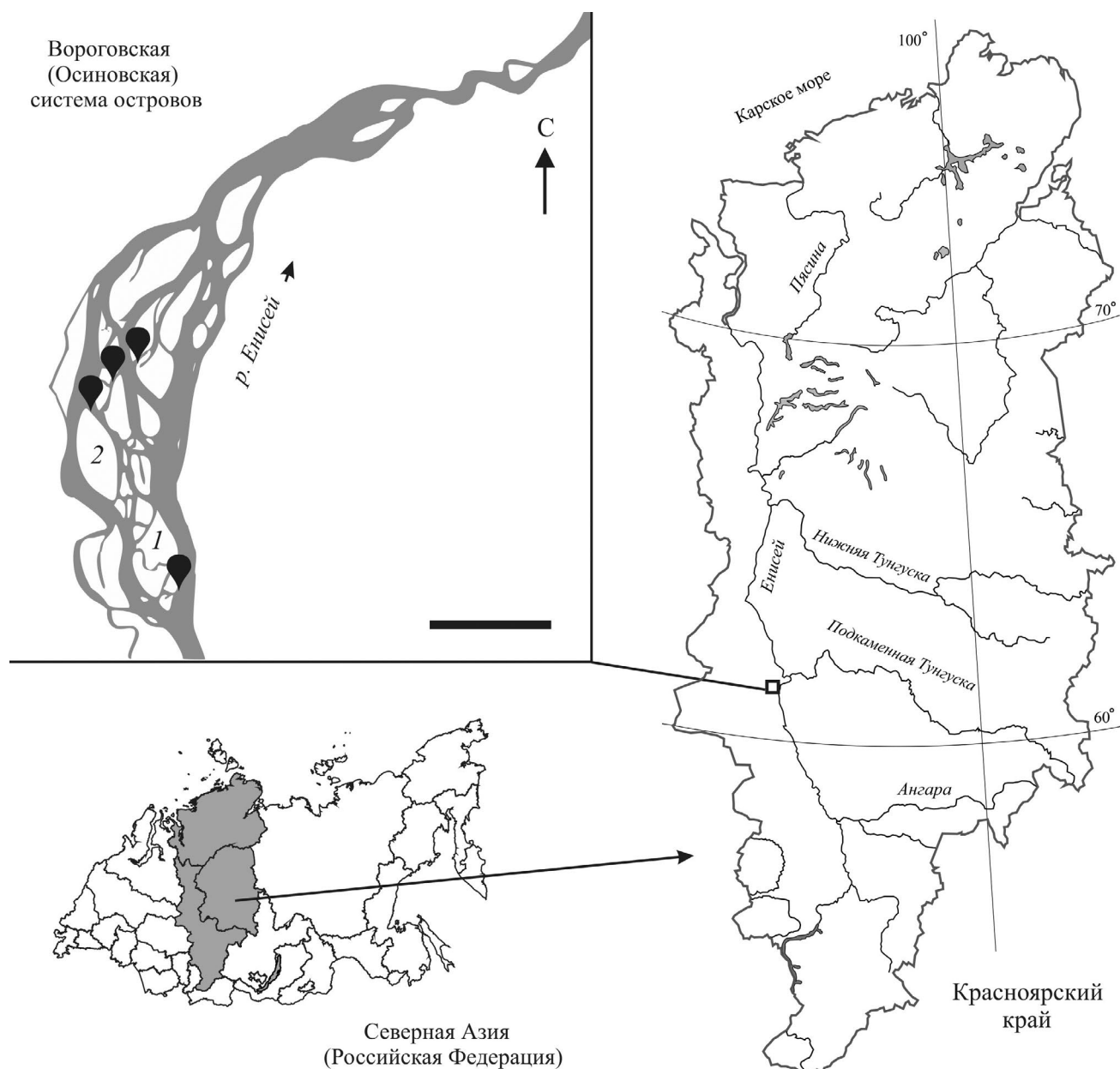
Молодь рыб отлавливали в районе островов Нижний Амбетов и Нижний Выгов (рисунок) 15.08.2020 г. с 13:00 до 16:00 мальковым неводом (длина 12 м, высота 1.5 м) с шагом ячеи 5 мм. Интегральная проба включала уловы четырёх притоков, охватывающих основные биотопы Вороговской системы островов (по одному в каждом биотопе): мелководный залив (курья), заросший высшей водной растительностью (61°15'53.52" с.ш., 89°32'34.78" в.д.); прибрежные зоны: у ухвостья острова (61°14'12.17" с.ш., 89°28'11.67" в.д.), в протоке (61°15'09.77" с.ш., 89°30'23.45" в.д.) и в русловой части р. Енисей (61°07'03.59" с.ш., 89°35'34.30" в.д.). Грунты на первых трёх участках песчаные с включениями детрита, на участке основного русла – галечно-песчаные. Глубины не превышали 2 м. Площадь обловов на каждом участке составляла ~0.25 га.

Численность и биомассу молоди рыб из уловов пересчитывали на единицу площади (га) в

соответствии с общепринятыми методиками (Сечин, 1990). Коэффициент уловистости малькового невода в расчётах не учитывали в связи с невозможностью его натурального определения по стандартной методике (выпуск меченых рыб в зону облова).

Пробы молоди рыб фиксировали на месте 9%-ным раствором формальдегида для последующего определения видового состава. Камеральную обработку ихтиологических проб и видовую идентификацию молоди рыб выполняли, руководствуясь пособиями Правдина (1966) и Петлиной и Романова (2004). Общую длину тела рыб измеряли с точностью до 1 мм, массу – с точностью до 0.01 г. Общий объём выборки молоди рыб составил 2112 экз. Видовые названия рыб приведены в соответствии с “Атласом пресноводных рыб России” (2003а, 2003б).

Исследование питания проводили в соответствии с “Руководством по изучению питания рыб ...” (1961). Всего проанализировано содержимое 223 желудочно-кишечных трактов (ЖКТ). Разделение содержимого ЖКТ по отделам пищеварительного тракта не проводили. Определяли общую массу пищевого комка, а также массу его отдельных компонентов. Качественный состав объектов питания выявляли под бинокулярным микроскопом МБС-10. Животные компоненты и одноклеточные водоросли перифитона определяли до вида или до таксона более высокого ранга с использованием определителей (Мануйлова, 1964; Левадная, 1986; Определитель ..., 1977, 1995, 1999, 2001). Современные наименования таксонов приведены согласно базе данных Национального центра биотехнологической информации, США (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Вычисляли частоту встречаемости (в %) кормовых объектов и общий индекс наполнения ЖКТ (в ‰). Значения компонентов в пище оценивали долями по массе (в %). Для выявления основного компонента питания применяли индекс относительной значимости (*IR*), который интегрирует встречаемость компонента и его долю в массе пищевого комка (Попова, Решетников, 2011). Для оценки сходства состава пищи молоди рыб рассчитывали индекс пищевого сходства (Шорыгин, 1952) и объём пищевой конкуренции (сумма индексов пищевого сходства для каждого вида). При расчёте индексов учитывали только наполненные ЖКТ (доля пустых не превышала 8% для каждого вида).



Район проведения контрольных обловов (●) в августе 2020 г.: 1 – о. Нижний Амбетов, 2 – о. Нижний Выгов, (→) – направление течения. Масштаб: 12 км.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав, численность и размерно-возрастная характеристика рыб

Видовой состав уловов был представлен 13 видами рыб, относящимся к четырём отрядам: лососеобразных (Salmoniformes), щукообразных (Esociformes), окунеобразных (Perciformes) и карпообразных (Cypriniformes). Наибольшим видовым разнообразием и относительной численностью характеризовался отряд карпообразных. Среди его представителей основу уловов составляли елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) (38.3%)

и пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) (37.2%). В меньшей степени был представлен обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) – 3.2%. Доли в уловах леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) были почти равны и составляли соответственно 1.4 и 1.3%. Плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 встречались единично, их суммарная численность не превышала 0.3%. Относительная численность окунеобразных составляла 16.7%, из них 16.2% приходилось на речного окуня *Perca fluviatilis*

Linnaeus, 1758; 0.5% — на ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Отряд лососеобразные был представлен тремя видами рыб: хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776), сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) и тугун *C. tugun* (Pallas, 1814). Суммарная численность молоди лососеобразных в уловах составила 1.7%. Щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 была представлена единственной особью. Информация о численности в уловах рыб отдельных видов представлена в табл. 1.

По биомассе в уловах также преобладали карпообразные, суммарно составившие ~60% общей массы. Доминантом по данному показателю выступал елец (37.9%), субдоминантом — пескарь (~16.0%). Относительная биомасса плотвы в уловах составляла 2.5, щиповки — 0.05%. Значения биомассы прочих представителей карпообразных составляли ~1% (табл. 1). Окунеобразные в сумме составили 22.2% массы уловов, из них ~21.9% приходились на окуня, оставшаяся доля — на ерша. Суммарная доля лососеобразных рыб составила ~16.9%, при этом наибольшими

значениями характеризовался сиг, наименьшими — тугун. Доля щуки в уловах не превысила 1.3%. В пересчёте уловов на единицу площади средние значения относительной численности и биомассы молоди рыб составили соответственно 21.1 тыс. экз/га и 13.1 кг/га.

Стоит отметить, что все представленные в уловах виды рыб являлись жилыми. Молодь полупроходных видов, традиционные места нерестилищ которых располагаются в районе Вороговской системы островов (омуль, нельма, муксун, осётр сибирский), в уловах отсутствовала.

Молодь рыб была представлена в уловах неполовозрелыми особями в возрасте от 0+ до 2+. Язь, щиповка, щука, тугун и ёрш были только одной возрастной группы. Возраст единственной особи щуки составил 1+, она превосходила все прочие виды рыб как по длине, так и по массе. Среди рыб, представленных в уловах двумя и более возрастными группами, молодь лососеобразных (сиг, хариус) превосходила всех исследованных представителей других видов рыб как по длине, так и по массе. В первый год жизни длина тела молоди сига и хариуса в два и более раз была выше таковой сеголеток карпообразных и окунеобразных, масса тела — более чем в 10 раз. Молодь окунеобразных и карпообразных в возрасте 0+ характеризовалась близкими значениями длины (30–40 мм), за исключением гольяна, линейные размеры которого не превышали 25 мм. На втором году жизни темпы роста карпообразных рыб расходятся на две группы: первая включает быстрорастущие виды — леща и плотву, вторая — ельца, пескаря и гольяна. Близкие к ельцу и пескарю значения прироста по длине и массе на втором году жизни имела также молодь окунеобразных. Длина и масса тела, а также коэффициенты упитанности молоди рыб Вороговской системы островов представлены в табл. 2.

Питание молоди рыб

Хариус сибирский. В пищевом комке хариуса основными компонентами являлись организмы зообентоса — личинки амфибиотических насекомых и амфиподы (Amphipoda). В пище хариуса в возрасте 0+ и 1+ по массе доминировали подёнки (Ephemeroptera) (табл. 3) с преобладанием типичного реолитофила *Rhithrogena* sp. Также среди подёнок встречались *Seratella ignita*, *Ephemerella mucronata* и личинки из семейства Baetidae. Субдоминантом по массе и доминантом по частоте встречаемости были личинки ру-

Таблица 1. Численность и биомасса молоди рыб в уловах малькового невода в районе Вороговского многоостровья р. Енисей 15.08.2020 г.

Отряд, вид	Численность		Биомасса	
	экз.	%	г	%
Лососеобразные:	36	1.70	220.88	16.86
хариус сибирский	12	0.57	64.46	4.92
сиг	17	0.80	130.07	9.93
тугун	7	0.33	26.35	2.01
Щукообразные:	1	0.05	16.80	1.28
щука	1	0.05	16.80	1.28
Окунеобразные:	352	16.67	291.40	22.24
окунь речной	341	16.15	286.55	21.87
ёрш	11	0.52	4.85	0.37
Карпообразные:	1723	81.58	781.34	59.62
елец	808	38.26	497.29	37.94
плотва	5	0.24	32.48	2.48
лещ	29	1.37	14.29	1.09
язь	28	1.32	15.28	1.17
гольян	67	3.17	12.55	0.96
пескарь	785	37.17	209.02	15.95
щиповка сибирская	1	0.05	0.43	0.03

Таблица 2. Размерно-возрастная характеристика молоди рыб из уловов малькового невода в районе Вороговского многоостровья р. Енисей 15.08.2020 г.

Вид	Возраст, лет	Общая длина, мм	Масса, г	Упитанность по		Число рыб, экз.
				Фульгону	Кларк	
Хариус сибирский	0+	84.8 ± 4.0 60–99	4.79 ± 0.59 1.48–7.22	6.35 ± 0.58 2.96–8.60	5.46 ± 0.48 2.60–7.51	11
	1+	110	11.80	12.50	11.11	1
Сиг	0+	77.0 ± 3.5 52–92	3.97 ± 0.48 1.23–6.24	5.87 ± 0.49 2.79–8.00	4.87 ± 0.48 2.29–7.08	11
	1+	116.7 ± 4.4 102–132	14.38 ± 1.81 8.10–19.61	14.14 ± 1.32 9.41–17.35	12.16 ± 1.24 8.02–15.25	6
Тугун	1+	78.0 ± 3.3 69–95	3.76 ± 0.53 2.55–6.72	5.56 ± 0.49 4.25–8.19	4.83 ± 0.45 3.61–7.10	7
Щука	1+	152	16.80	12.73	12.20	1
Окунь речной	0+	37.8 ± 0.2 30–44	0.53 ± 0.01 0.30–0.79	1.65 ± 0.02 1.14–2.32	1.29 ± 0.01 0.80–1.91	248
	1+	49.9 ± 0.7 41–76	1.22 ± 0.07 0.48–4.97	2.74 ± 0.10 1.50–7.77	2.26 ± 0.09 0.97–6.48	87
	2+	95.6 ± 2.1 91–104	8.04 ± 0.68 6.61–11.03	10.00 ± 0.61 8.70–12.68	8.65 ± 0.53 7.57–11.11	6
Ёрш	0+	34.7 ± 1.8 27–44	0.44 ± 0.06 0.22–0.81	1.46 ± 0.12 0.91–2.25	1.17 ± 0.11 0.74–1.73	11
Елец	0+	36.5 ± 0.2 22–50	0.39 ± 0.01 0.07–0.88	1.25 ± 0.01 0.37–2.82	1.01 ± 0.07 0.32–1.74	716
	1+	61.3 ± 1.1 31–81	1.86 ± 0.08 0.79–3.66	3.50 ± 0.11 1.88–5.75	3.33 ± 0.20 2.04–4.47	83
	2+	91.1 ± 1.9 80–102	5.96 ± 0.40 3.89–7.68	7.72 ± 0.43 5.56–9.97	5.88 ± 0.66 4.63–6.87	9
Плотва	0+	38.0 ± 3.0 35–41	0.50 ± 0.11 0.38–0.61	1.60 ± 0.24 1.36–1.85	1.23 ± 0.23 1.00–1.46	2
	1+	96.0 ± 4.0 92–100	7.88 ± 1.23 6.64–9.11	11.60 ± 1.23 10.38–12.83	9.69 ± 1.21 8.48–10.90	2
	2+	118.0	15.7	16.4	14.11	1
Лещ	0+	33.1 ± 0.6 26–38	0.27 ± 0.01 0.15–0.40	1.01 ± 0.03 0.68–1.38	0.86 ± 0.03 0.43–1.10	28
	1+	91.0	6.70	9.65	7.75	1
Язь	0+	39.1 ± 0.8 30–48	0.55 ± 0.03 0.30–0.97	1.62 ± 0.06 1.07–2.37	1.29 ± 0.06 0.82–1.97	28
Гольян обыкновенный	0+	22.5 ± 0.4 18–32	0.11 ± 0.01 0.04–0.28	0.54 ± 0.02 0.27–1.04	0.45 ± 0.02 0.20–0.81	57
	1+	40.8 ± 1.8 31–49	0.64 ± 0.07 0.28–0.91	1.81 ± 0.15 1.00–2.33	1.52 ± 0.12 0.82–1.92	10
Пескарь	0+	31.6 ± 0.2 18–47	0.26 ± 0.01 0.05–0.77	1.00 ± 0.07 0.29–2.03	0.94 ± 0.01 0.19–1.71	780
	1+	54.6 ± 3.1 48–63	1.36 ± 0.22 0.81–2.03	2.93 ± 0.21 2.51–3.90	2.90 ± 0.34 2.03–3.25	5
Щиповка сибирская	н/о	47	0.40	1.05	0.93	1

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя. Здесь и в табл. 3: “н/о” – возраст не определяли.

Таблица 3. Характеристика питания молоди рыб Вороговского многоостровья р. Енисей

Вид	Возраст, лет	Число проб	Компонент пищевого комка														ИН			
			Oligochaeta		Chironomidae		Trichoptera		Ephemeroptera		Amphipoda		Img.		Z/p					Ph/p
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Хариус сибирский	0+	11				70.0	1.7	80.0	30.4	70.0	44.3	10.0	3.4	50.0	18.9			30.0	1.3	174.2 ± 22.2
	1+	1						100	4.9	100	91.3	100	1.8					100	2.0	189.8
	0+	11				100	72.9			27.3	8.7					81.8	12.7	36.4	5.7	142.7 ± 18.7
	1+	6				100	47.8	50.0	33.2	83.3	9.2	33.3	2.3			33.3	1.4	66.7	6.1	132.4 ± 39.8
	1+	7				100	42.4	57.1	3.3	14.3	1.6	14.3	0.1	100	50.2	42.9	2.2	14.3	0.2	161.9 ± 21.6
Окунь речной	0+	12				75.0	80.8											8.3	0.4	145.4 ± 29.1
	1+	12				100	72.3			8.3	3.1	25.0	15.3			50.0	18.8	16.7	7.5	76.8 ± 12.2
	2+	6				66.7	61.2					33.3	38.8							34.1 ± 7.2
	0+	11				100	76.2			9.1	1.8	27.3	9.2			36.4	10.4	9.1	2.4	144.8 ± 28.8
Елец	0+	22				31.8	22.4					22.7	24.1	31.8	34.9	18.2	18.6			109.5 ± 25.3
	1+	11				36.4	7.7					27.3	14.9	72.7	76.8			9.1	0.6	68.2 ± 18.7
	2+	2										33.3	40.0	66.7	60.0					26.8 ± 20.4
	0+	2								100	35.2	50.0	38.3	50.0	26.5					469.6 ± 22.2
	1+	2												100		100	100	100*	34.2*	98.8 ± 54.9
	2+	1												100	14.5	100	51.3			74.3
Плотва	0+	28														78.6	86.9	14.3	10.3	82.2 ± 5.7
	1+	1				7.1	2.8									100	100			37.5
Язь	0+	28				39.3	20.2					7.1	1.1	39.3	19.5			67.9	54.3	123.0 ± 9.1
	0+	10				60.0	20.2	40.0	13.0							90.0	53.0			316.1 ± 52.1
Голянь обыкновенный	1+	9				77.8	62.8	11.1	2.5					44.4	34.7					94.5 ± 18.6
	0+	27				59.3	20.2					22.2	5.1	7.4	4.8	88.9	69.3	3.7	0.3	145.9 ± 13.8
Пескарь	1+	2				100	19.5					50.0	47.2			50.9	33.3			58.1 ± 13.8
Щиповка сибирская	н/о	1				100	52.9									100	47.1			47.0

Примечание. F – частота встречаемости, %; P – доля компонента по массе, %; ИН – индекс наполнения желудочно-кишечного тракта (среднее значение и его ошибка), %ос. Здесь и в табл. 4: Img. – имаго Insecta и пауки (Araneae), Z/p – зоопланктонные организмы (Cladocera и Copepoda), Ph/p – организмы фитоперифитона (Bacillariophyceae); прочие – Nematoda, Ostracoda, личинки Diptera и Plesoptera; Nematophora, Mollusca, Tricladida, семена растений и * растительные остатки.

чейников (Trichoptera), представленные одним видом, *Ceratopsyche newae*. Доминирование реофильных личинок подёнок и ручейников в пище говорит о преимущественном питании хариуса на биотопах с галечным грунтом и высокими скоростями течения. У 70% особей возраста 0+ в желудках встречались личинки хирономид (Chironomidae) (*Microtendipes* gr. *pedellus*, *Tvetenia* gr. *discoloripes*, *Cladotanytarsus* gr. *mancus*), которые из-за небольшого размера и численности не вносили большой вклад в массу комка. Наибольшими *IR* для рыб в возрасте 0+ характеризова-

лись личинки подёнок и ручейников (36.4%), у двухлеток — личинки подёнок (табл. 4).

Сиг. Спектр питания молоди сига представлен организмами зообентоса (личинки подёнок, ручейников, веснянок (Plecoptera) и двукрылых (Diptera); амфиподы и моллюски (Mollusca)) и зоопланктона. Доминантным компонентом пищевого комка у сеголеток и двухлеток сига были личинки хирономид (табл. 3, 4) с доминированием пелофильных личинок рода *Chironomus*, численность которых достигала 180 экз. в одном ЖКТ. При этом отмечалось большое видовое богатство хирономид — в пище сига обнаруже-

Таблица 4. Индекс относительной значимости (*IR*) пищевых компонентов молоди рыб Вороговского много-островья р. Енисей, %

Вид	Возраст, лет	Oligochaeta	Chironomidae	Trichoptera	Ephemeroptera	Amphipoda	Img.	Z/p	Ph/p	Прочие
Лососеобразные										
Хариус сибирский	0+		1.8	36.4	46.5	0.5	14.2			0.6
	1+		1.8	5.0	93.1					2.1
Сиг	0+		83.1		2.7			11.9		2.4
	1+		61.8	21.4	10.0	1.0		0.6		5.2
Тугун	1+		44.3	1.9	0.2	<0.1	52.5	1.0		0.1
Окунеобразные										
Ёрш	0+		91.9		0.2	3.0		4.6		0.3
Окунь речной	0+		86.5					13.4		0.1
	1+		92.9		0.3	4.9		0.2		1.6
	2+		76.0			24.0				
Карпообразные										
Елец	0+		26.3			20.2	41.0	12.5		
	1+		4.5			6.5	89.0			<0.1
	2+					25.0	75.0			
Плотва	0+				52.1	28.4	19.6			
	1+							100		
	2+						14.5	51.3		34.2
Лещ	0+		0.3					97.6		2.1
	1+							100		
Язь	0+	0.1	14.8			0.2	14.4		68.9	1.7
Гольян обыкновенный	0+	7.8	17.1	1.1				74.0		
	1+		75.6	0.4			23.9			
Пескарь	0+	<0.1	16.0			1.5	0.5	82.0		<0.1
	1+		32.6			39.5		27.9		

Примечание. Число проб соответствует указанному в табл. 3, полужирным шрифтом выделены индексы доминирующих компонентов питания.

но 22 их вида. У некоторых особей в пищевом комке в большом количестве присутствовали реофильные личинки мошек из семейства Simuliidae. Высокое разнообразие хирономид с доминированием пелофилов, а также присутствие литореофилов в пище могут указывать на питание сига в различных биотопах. У сига возрастом 0+ в ЖКТ присутствовали также представители зоопланктона, среди которых доминировал вид *Alona affinis*, реже встречались *Eurycercus lamellatus* и копепоиды.

Тугун. Основную массу пищевого комка молодого тугуна составляли воздушные и наземные насекомые и личинки хирономид, которые встречались в ЖКТ всех исследованных рыб (табл. 3). Значения *IR* указанных групп организмов были близки (52.5% для имаго насекомых и 44.3% для личинок хирономид) (табл. 4). Во время массового вылета амфибиотических насекомых тугун питался преимущественно воздушными насекомыми.

Окунь речной. В ЖКТ окуней разного возраста обнаружено восемь компонентов животного происхождения (табл. 3, 4). У особей всех трёх представленных возрастных групп в пищевом комке доминировали хирономиды: *Chironomus* sp., *Lipiniella arenicola*, *Orthocladius* sp., *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Psectrocladius fabricius*, *Paracladopelma camptolabis*, *Dicrotendipes tritonus*, *Tanytarsus* sp. У сеголеток также значительную долю комка по массе занимали *E. lamellatus* из отряда Cladocera, а у окуней в возрасте 1+ и 2+ — амфиподы. Стоит отметить, что доля хирономид и кладоцер в пищевом комке снижалась с увеличением возраста рыб, тогда как доля амфипод, наоборот, увеличивалась. Средние индексы наполнения ЖКТ у окуня значительно различались по возрастам. У сеголеток индекс составлял 145.4 ± 29.1 , у двухлеток — 76.8 ± 12.2 , у трёхлеток — $34.1 \pm 7.2\%$. В желудке одного экземпляра окуня в возрасте 0+ обнаружена цестода *Proteocephalus percae* — специфичный паразит окуня, первым промежуточным хозяином которого являются циклопы (Cyclopoida) (Определитель ..., 1987).

Ёрш. Спектр питания сеголеток ерша состоял из организмов зообентоса и зоопланктона. Основную долю пищевых комков по массе занимали хирономиды. Представители зоопланктона составляли 10.4% (табл. 3). У 72.7% исследованных особей в ЖКТ зарегистрированы хирономиды *Chironomus* sp. Также обнаружены следующие представители этого семейства дву-

крылых: *Monodiamesa bathyphila*, *M. gr. pedellus*, *O. thienemanni* и *Harnischia fuscimana*. *IR* личинок хирономид составил 91.9% (табл. 4).

Язь. Спектр питания сеголеток язя включал как животную (воздушные насекомые, личинки хирономид, олигохеты (Oligochaeta), планарии (Tricladida), амфиподы) так и растительную (фитоперифитон, семена растений) пищу. Основной вклад в массу комка вносил фитоперифитон с преобладанием диатомовых водорослей (Bacillariophyceae) (табл. 3, 4), среди которых доминировали *Diatoma elongata*, *Melosira varians*, единично встречались также *Cymbella* sp. и *Didymosphenia geminata*. Данные виды диатомовых являются частыми представителями фитоперифитона быстротекущих рек (Беляева, 2011), поэтому можно полагать, что молодь язя питается преимущественно на каменистых биотопах с быстрым течением. У одной особи внутри кишечника отмечена паразитическая нематода *Rhabdochona denudata*, промежуточными хозяевами которой являются личинки подёнок родов *Heptagenia* и *Ephemerella* и ручейников семейства Hydropsychidae, что свидетельствует о том, что язь может питаться и этими донными беспозвоночными (Определитель ..., 1987).

Лещ. Основу пищевого комка сеголеток леща составляли представители зоопланктона с доминированием кладоцер *A. affinis*. Также встречались остракоды (Ostracoda), хирономиды и нематоды (Nematoda). Пищевой комок единственного экземпляра возраста 1+ на 100% состоял из организмов зоопланктона — кладоцер *A. affinis*. *IR* зоопланктонных организмов в пищевом комке составил 97.6% у особей в возрасте 0+ и 100% — у двухлетки.

Елец. Анализ содержания кишечника проведён у особей ельца трёх возрастов: 0+, 1+ и 2+ (табл. 3, 4). Основную долю пищевого комка всех особей занимали воздушные насекомые, которые доминировали и по частоте встречаемости. Значимую долю в массе пищевого комка у сеголеток составляли амфиподы, хирономиды и кладоцеры *A. affinis*, у двухлеток — амфиподы и хирономиды, у рыб трёхлетнего возраста — только амфиподы. Индексы наполнения кишечника у ельца различались по возрастам; наибольшее значение зарегистрировано у сеголеток: 109.5 ± 25.3 , у двухлеток — 68.2 ± 18.7 , у трёхлеток — $26.8 \pm 20.4\%$.

Гольян обыкновенный. В пищевом комке гольяна в возрасте 1+ преобладали личинки хирономид с

доминированием *Cricotopus* gr. *sylvestris* и воздушные насекомые, у сеголеток — ветвистоусые рачки (*Cladocera*), которые представлены видами *Pleuroxus* sp., *Macrothrix* sp. и *Alona* sp. (табл. 3, 4). По типу предпочитаемых биотопов обнаруженные *C. gr. sylvestris* преимущественно эпифиты. Зоопланктон представлен преимущественно лимнофилами, обитателями придонных слоёв и зарослей макрофитов (Мануйлова, 1964), это указывает на предпочтение обыкновенным гольяном слабопроточных биотопов для питания. В кишечнике у одной особи гольяна возраста 1+ обнаружена паразитическая нематода *Philometra* sp., промежуточные хозяева которой — циклопы.

Плотва. Основную массу пищевого комка молоди плотвы составляли организмы зоопланктона и донные беспозвоночные, небольшой вклад вносили также воздушные насекомые и растительные остатки (табл. 3, 4). Питание плотвы в возрасте 0+ отличается от такового у рыб возрастов 1+ и 2+. У более крупных особей основу пищевого комка составляли организмы зоопланктона, которые встречались у всех исследованных экземпляров, также встречались воздушные насекомые и растительные остатки. Основу пищевого комка сеголеток составляли донные беспозвоночные — литореофильные подёнки семейства Neptageniidae и амфиподы. Такие возрастные пищевые различия могут свидетельствовать о смене биотопов для питания по мере роста рыб. Мелкие особи питаются преимущественно на каменистых биотопах с течением, более крупные предпочитают малопроточные участки с зарослями макрофитов. Индекс наполнения кишечника снижался с ростом рыб. Так, у сеголеток он в среднем составил 470 ± 22 , у двухлеток — 99 ± 55 , у единственной выловленной трёхлетней особи — 74‰.

Пескарь. Основу пищевого комка пескаря в возрасте 0+ составляли ветвистоусые ракообразные с доминированием придонных лимнофилов *Alona* sp. и *Macrothrix* sp. У двухлеток помимо зоопланктона большой вклад в массу комка вносили амфиподы *Gmelinoides fasciatus*. Также у пескаря обоих возрастов значительную долю в пище занимали личинки хирономид, из которых чаще всего встречались *Tanytarsus* sp. и *Chironomus* sp. Индекс наполнения кишечника у сеголеток — 146 ± 14 , у двухлеток — 58 ± 14 ‰.

Щиповка сибирская. Пищевой комок единственного выловленного экземпляра щиповки по массе почти поровну поделён между хирономидами *M. bathyphila* и организмами зоопланктона с доминированием кладоцер *A. affinis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вороговское многоостровье — крупнейший пойменный комплекс в среднем течении р. Енисей, представляющий собой обширную сеть островов, осерёдков и песчаных кос, связанных мелководными протоками. Площадь акватории р. Енисей в районе Вороговского многоостровья составляет 167.7 км², из них 93.2 км² приходится на площадь проток (Космаков и др., 2011). Ширина речной долины в районе расположения крупных островов (Верхний и Нижний Амбетов, Интыгин, Ховей и другие) составляет ~ 10 км. Максимальные глубины р. Енисей в русловой части достигают 7 м, в протоках обычно не превышают 2 м. Скорость течения в русле реки в среднем составляет ~1.5 м/с, в протоках не превышает 0.9 м/с. Донные отложения представлены галечными (преимущественно в прибрежных зонах правобережной части русла), галечно-песчаными, песчаными и заиленными грунтами. Большое разнообразие грунтов, а также обилие мелководных участков с низкими скоростями течения обеспечивают благоприятные условия для нереста рыб, а также развития их кормовых объектов (прежде всего организмов зообентоса) (Грезе, 1957; Заделёнов, 2015).

Согласно литературным источникам, ихтиофауна р. Енисей в районе Вороговского многоостровья включает до 30 видов рыб (Подлесный 1958; Куклин, 1999; Вышегородцев, Заделёнов, 2013; Пресноводные рыбы ..., 2016). В результате наших контрольных обловов, проведённых в августе 2020 г., обнаружена молодь только 13 представителей ихтиофауны. Видовой состав молоди рыб в р. Енисей в районе Вороговского многоостровья по численности и биомассе характеризовался преобладанием карпообразных и окунеобразных. Встречаемость представителей прочих отрядов была либо редкой, либо единичной. Подобная структура ихтиоценоза является типичной для прибрежно-слабопроточных участков нижнего и среднего Енисея (Подлесный, 1958; Андрианова и др., 2019).

Все виды рыб, представленные в уловах, являлись жилыми. Молодь полупроходных рыб, традиционные места нерестилищ которых расположены в районе Вороговского многоостровья (омуль, нельма, муксун, осётр сибирский), не обнаружена. Данный факт, очевидно, связан с тем, что основная масса молоди омуля и муксуна пассивно сносится течением воды сразу после вылупления (Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Часть вылупившихся личинок осетра и нельмы

также скатывается с мест нереста в низовья Енисея. В районах нерестилищ остаётся немногочисленная молодь жилых форм указанных видов рыб (Пресноводные рыбы ..., 2016). В настоящее время енисейские популяции осетра, нельмы и муксуна находятся в напряжённом состоянии (Заделёнов, 2015; Заделёнов, Дербинева, 2020). Численность нерестовых стад рыб этих видов крайне невысока, в связи с этим вероятность обнаружения их молоди в уловах также низка.

В отношении жилых видов рыб, молодь которых не была отмечена в уловах, необходимо подчеркнуть, что нерестилища и места нагула молоди ленка *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), тайменя, сибирского гольца *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) и подкаменщиков (виды родов *Cottus* и *Paracottus*) в бассейне р. Енисей сосредоточены преимущественно в придаточной системе реки (Заделёнов, 2007; Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Для енисейских популяций чира *C. nasus* (Pallas, 1814) и пеляди *C. peled* (Gmelin, 1789) Вороговское многоостровье является южной границей распространения, места их обитания приурочены к озёрам бассейна, в русловой части реки встречи указанных видов рыб единичны (Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Места нагула стерляди и налима *Lota lota* (Linnaeus, 1758) располагаются преимущественно в мелководных зонах русловой части реки с высокими скоростями течения (Заделёнов, 2007), поэтому сбор материала мальковым неводом здесь крайне затруднителен.

Принимая во внимание сроки нереста, стоит отметить, что основная масса молоди, обнаруженной в уловах, принадлежит к весенне-летне-нерестующим видам рыб. К ним относятся все обнаруженные представители карпообразных и окунеобразных, а также хариус. Большинство из них нерестится в р. Енисей с конца мая по середину июня. Стоит отметить, что пескарь, щиповка и ёрш относятся к порционно-нерестующим рыбам, способным вымётывать отдельные порции икры до начала августа (Пресноводные рыбы ..., 2016). Осенненерестующие рыбы представлены двумя видами — сигом и тугуном, нерестящимися в конце сентября—октябре (Подлесный, 1958). Массовое вылупление сиговых в р. Енисей приходится на конец апреля—начало мая, весенне-летне-нерестующих видов рыб — на середину июня—начало июля (Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

По типу предпочитаемого нерестового субстрата молодь, зарегистрированная в аквато-

рии р. Енисей в пределах Вороговской системы островов, принадлежала к литофильным, псаммо-литофильным, фитофильным и индифферентным к нерестовому субстрату видам рыб. Основу уловов (по численности) составляла молодь псаммо-литофильных (пескарь, елец) и индифферентных к нерестовому субстрату видов рыб (окунь). В то же время отдельные представители псаммо-литофильной группы видов — сиг, тугун, щиповка — были немногочисленны. Малочисленной в уловах была и молодь типичных литофильных видов — хариуса и голяна. Стоит отметить, что молодь типичных фитофильных видов рыб (плотва, щука, язь, лещ) также была немногочисленной.

Наиболее значимыми элементами взаимоотношений рыб с другими организмами являются питание и защита от хищников, которые особенно важны в раннем возрасте, когда потребности в пище высоки, а защитные средства развиты слабо (Михеев и др., 2010). Ввиду этого одним из основных факторов, влияющих на состав и распределение молоди рыб в многовидовых сообществах, является пищевая конкуренция. Уровень последней у рыб обусловлен степенью сходства спектров питания, интенсивностью потребления пищи, а также распределением, обилием и доступностью кормовых ресурсов (Шо-рыгин, 1952).

Главным условием стабильного и длительно-го сосуществования отдельных видов рыб является их экологическая дифференциация в пищевых предпочтениях, во времени и пространстве (Стрельникова и др., 2019). Одним из главных примеров является трофическая дифференциация, при которой разные виды в силу специфических приспособлений используют в пищу определённые кормовые организмы (Герасимов, 2012). Анализ пищевых комков молоди рыб Вороговского многоостровья позволил выделить три группы видов. Так, молодь хариуса, сига, тугуна, ерша, окуня и ельца по характеру питания является типичными бентофагами. Молодь язья потребляет преимущественно растительную пищу, леща — организмы зоопланктона.

У голяна, пескаря и плотвы отмечена смена пищевого спектра по мере роста рыб: голян и пескарь меняют с возрастом рацион с зоопланктона на зообентос, у плотвы отмечается обратная картина — сеголетки являются бентофагами, а двух- и трёхлетки преимущественно планктофаги. Также отмечено, что в пищевых комках исследованных особей тугуна и ельца значитель-

ную долю занимают имаго воздушных насекомых. Смена пищевого спектра рыб по мере их роста, а также питание воздушным кормом являются примерами снижающей пищевую конкуренцию экологической дифференциации видов. Питание воздушным кормом является временным, носит сезонный характер и приурочено к массовому вылету амфибиотических насекомых.

Межвидовая пищевая конкуренция может снижаться за счёт биотопических предпочтений видов (дифференциация в пространстве), во многом связанных с пространственной дифференциацией кормовых организмов (Герасимов, 2012). Однако даже в условиях сильной межвидовой конкуренции конкурирующие виды могут сосуществовать в пределах одного биотопа (Svanbäck et al., 2008).

Среди изученных представителей ихтиофауны Вороговского многоостровья высокая степень сходства состава пищи отмечена между сигом и тугуном, сигом и ершом (табл. 5). Основной вклад в массу пищевого комка этих рыб вносили личинки хирономид. Сезонное питание тугуна воздушным кормом может снижать пищевую конкуренцию с сигом. Интенсивное потребление воздушных насекомых отмечено и для ельца, однако конкуренция за этот кормовой ресурс может нивелироваться за счёт различных биотопических предпочтений видов рыб: молодь ельца встречалась преимущественно на участках с илисто-песчаным дном в протоках между

островами, а молодь тугуна — в русловой части с галечно-песчаными грунтами.

Биотопическое предпочтение может снижать пищевую конкуренцию окуня и ерша, между которыми отмечено максимальное сходство состава пищи за счёт питания преимущественно личинками хирономид. Мы установили, что молодь ерша встречалась преимущественно в прибрежных зонах, примыкающих к руслу реки и характеризующихся значительной проточностью, а окуня — в протоках и курьях. Также высокое сходство спектров питания отмечено между плотвой, лещом и пескарём — в массу их пищевых комков основной вклад в целом вносили организмы зоопланктона. В случае с этими тремя видами конкуренция может снижаться за счёт смены рациона с возрастом у плотвы и пескаря.

Спектры питания молоди хариуса и язя специфичны и мало перекрываются со спектрами других исследованных видов, что подтверждают относительно низкие значения объёма пищевой конкуренции этих видов. У хариуса пищевой комок был в большей мере представлен подёнками и ручейниками, у язя более половины массы комка составил фитоперифитон.

Предпочтение хариусом сибирским питания макрозообентосом подтверждается многими авторами (Шадрин, 2006; Жукова, Безматерных, 2008; Зуев и др., 2017; Колесов, 2018). Однако преобладание в пищевом комке язя диатомовых водорослей-обрастателей, вероятно, имеет ло-

Таблица 5. Индекс пищевого сходства и объём пищевой конкуренции молоди рыб Вороговского многоостровья р. Енисей, %

Вид	Сиг	Тугун	Окунь	Ёрш	Елец	Плотва	Лещ	Язь	Гольян	Пескарь	Объём конкуренции
Хариус	28.1	23.9	8.1	8.9	20.1	33.1	3.8	20.0	24.3	9.8	180.1
Сиг		54.7	73.1	75.8	22.3	23.7	11.6	26.2	58.4	34.2	408.1
Тугун			48.3	48.7	60.3	20.2	7.8	42.6	62.8	27.5	396.8
Окунь				90.9	34.6	25.8	12.3	23.9	48.6	35.7	401.3
Ёрш					25.7	23.8	15.6	23.7	51.9	39.2	404.2
Елец						35.2	9.2	31.0	31.9	28.9	299.2
Плотва							57.1	19.5	52.8	63.3	354.5
Лещ								7.7	42.9	70.2	238.2
Язь									40.5	26.3	261.4
Гольян										57.6	471.7
Пескарь											392.7

кальный характер. По сведениям литературы, язь является преимущественно бентофагом (Попов и др., 2005; Долгин, 2009), питание в летний период происходит также за счёт потребления высшей водной растительности (макрофитов) (Юрьев и др., 2015). Перифитон может являться и случайным компонентом при питании донными беспозвоночными. Как отмечалось ранее, найденный кишечный паразит у язя свидетельствуют о его питании организмами зообентоса. В то же время у 46% особей пищевой комок почти полностью состоял из микроводорослей, а донные беспозвоночные отсутствовали.

Отмеченное перекрытие трофических ниш молоди рыб в р. Енисей в районе Вороговского многоостровья может обеспечиваться высокими количественными характеристиками кормовой базы. Как отмечалось ранее, данный район характеризуется благоприятными условиями для развития зообентосных организмов (низкие скорости течения, разнообразие грунтов). Средняя биомасса зообентоса в пределах Вороговского многоостровья в разные годы составляла от 2.8 до 8.4 г/м², при этом на середину июля—начало августа и третью декаду августа—начало сентября приходятся пики развития зообентосных организмов (Заделёнов, 2007; Ерёмина, 2023). Примечательно, что первый пик (прежде всего у хирономид) совпадает по времени с переходом молоди большинства бентосоядных рыб р. Енисей на внешнее питание (Заделёнов, 2007; Иванова, 2015), что создаёт благоприятные условия для их нагула.

В литературных источниках, посвящённых рыбохозяйственному изучению р. Енисей, Вороговское многоостровье традиционно рассматривают как нерестовый и нагульный участок енисейских популяций осетра сибирского и стерляди (Подлесный, 1958; Заделёнов, 2007; Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Основными объектами питания молоди этих видов являются личинки хирономид, ручейников, веснянок, подёнок и мошек, а также амфиподы и олигохеты. По мнению Заделёнова (2007), осетровые виды рыб, нагуливающиеся в р. Енисей, в летний период не испытывают конкуренции за кормовые ресурсы с молодь других рыб, за исключением налима и тугуна. Тот факт, что молодь стерляди и осетра на основных нагульных участках молоди карпообразных и окунеобразных мы не обнаружили, может служить косвенным подтверждением отсутствия пищевой конкуренции между представителями данных

таксономических групп в р. Енисей. Однако в связи с отсутствием в контрольных уловах молоди осетровых видов рыб и отсутствием собственных данных о питании осетра и стерляди в Вороговском многоостровье этот тезис в дальнейшем требует проверки.

Таким образом, полученные данные в целом свидетельствуют об отсутствии напряжённых пищевых отношений в ихтиоценозе р. Енисей в районе Вороговского многоостровья. Устойчивое сосуществование молоди рыб поддерживается их экологической дифференциацией, что подтверждают многие авторы для других видов и сообществ (Мычкова и др., 2019; Стрельникова и др., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обловов мальковым неводом в августе 2020 г. в р. Енисей в районе Вороговского многоостровья зарегистрирована молодь 13 видов рыб, относящихся к четырём отрядам — лососеобразных, щукообразных, окунеобразных и карпообразных. По численности и биомассе исследуемый участок реки характеризовался преобладанием молоди карпообразных (елец, пескарь) и окунеобразных (окунь речной).

Молодь большей части изученных видов (хариус, сиг, тугун, ёрш и елец) по типу питания является бентофагом. При этом между сигом, тугуном и ершом отмечена высокая степень сходства спектров питания — основной вклад в массу их пищевого комка вносили личинки хирономид. Помимо этого в пище тугуна и ельца значительную долю занимали воздушные насекомые. Молодь язя по характеру питания являлась фитофагом, леща — преимущественно зоопланктофагом. У голяна, пескаря и плотвы по мере роста рыб отмечена смена пищевого спектра: с зоопланктона на зообентос у голяна и пескаря, с зообентоса на зоопланктон у плотвы. Молодь всех видов рыб в целом характеризовалась высокими значениями упитанности и индексов наполнения ЖКТ, что свидетельствует об обеспеченности рыб исследуемой акватории кормовыми ресурсами.

Вороговское многоостровье считается основным местом расположения нерестилищ осетровых (осетра сибирского и стерляди) и полупроходных сиговых видов рыб (омуля, нельмы, муксуна), однако в наших уловах молодь этих видов не обнаружена. Данный факт, по всей видимости, связан с тем, что основная масса мо-

лоди полупроходных видов сносится с мест нереста течением воды сразу после вылупления. Аспекты сезонного и пространственного распределения молоди полупроходных видов рыб в акватории р. Енисей требуют дальнейшего комплексного изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанова А.В., Дербинева Е.В., Гадинов А.Н. и др. 2019. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. № 45. С. 142–163. <https://doi.org/10.17223/19988591/45/8>
- Атлас пресноводных рыб России. 2003а. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003б. Т. 2. М.: Наука, 253 с.
- Белов М.А., Заделёнов В.А. 2011. О возможности создания рыбохозяйственных заповедных зон в связи с сохранением нельмы на реке Енисей // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 7. С. 20–23.
- Беляева П.Г. 2011. Структура фитоперифитонных сообществ в речных экосистемах (обзор) // Изв. ПГПУ. № 25. С. 484–492.
- Вышегородцев А.А., Заделёнов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: Изд-во СФУ, 303 с.
- Гадинов А.Н., Долгих П.М. 2008. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестн. КрасГАУ. № 3. С. 169–174.
- Герасимов Ю.В. 2012. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 96–115.
- Грезе В.Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб Енисея и их использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 41. 236 с.
- Долгин В.Н. 2009. Пресноводные моллюски в питании рыб Сибири // Вестн. ТГПУ. № 6. С. 117–120.
- Ерёмина М.В. 2023. Таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса реки Енисея в районе Вороговского многоостровья // Rus. J. Ecosyst. Ecol. Т. 8. № 2. С. 32–41. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-3>
- Жукова О.Н., Безматерных Д.М. 2008. Зообентос водотоков бассейна верховьев Чарыша и его роль в питании рыб // Мир науки, культуры, образования. № 5. С. 35–39.
- Заделёнов В.А. 2007. Пищевая обеспеченность молоди осетровых рыб в р. Енисее в районе естественных нерестилищ // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 2. С. 24–30.
- Заделёнов В.А. 2015. Эффективные технологии сохранения редких видов рыб в водных объектах Центральной Сибири в современных условиях (на примере Красноярского края и Республики Хакасия): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: НГАУ, 34 с.
- Заделёнов В.А., Дербинева Е.В. 2020. Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) (Salmoniformes, Coregonidae) реки Енисей: структура популяции, промысел, воспроизводство // Вопр. рыболовства. Т. 21. № 2. С. 156–168.
- Зуев И.В., Шулепина С.П., Трофимова, Е.А., Зотина Т.А. 2017. Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей // Сиб. экол. журн. Т. 10. № 3. С. 287–297. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170306>
- Иванова Е.В. 2015. Биотехника искусственного воспроизводства хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в бассейне р. Енисей в условиях временного рыболовного комплекса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: НГАУ, 25 с.
- Колесов Н.А. 2018. Биология сибирского хариуса *Thymallus arcticus* бассейна реки Томь // Вестн. КемГУ. Сер. Биол., тех. науки и науки о Земле. № 1. С. 27–31. <https://doi.org/10.21603/2542-2448-2018-1-27-31>
- Космаков И.В., Петров В.М., Заделёнов В.А. 2011. Воздействие изменения ледового режима Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС на ихтиофауну реки // Геориск. № 1. С. 32–36.
- Куклин А.А. 1999. Ихтиофауна водоёмов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 478–485.
- Левадная Г.Д. 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 288 с.
- Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.: Наука, 328 с.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С. 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Мычкова А.В., Шибеев С.В., Шибеева М.Н., Саускан В.И. 2019. Кормовая база и питание молоди массовых видов рыб реки Неман // Изв. КГТУ. № 55. С. 88–102.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Л.: Наука, 583 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Наука, 628 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Т. 4. Двукрылые насекомые. СПб.: Наука, 997 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Т. 5. Высшие насекомые. СПб.: Наука, 836 с.

- Петлина А.П., Романов В.И. 2004. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 203 с.
- Подлесный А.В. 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 44. С. 97–178.
- Попов П.А., Воскобойников В.А., Щенев В.А. 2005. Рыбы озера Чаны // Сиб. экол. журн. Т. 12. № 2. С. 279–293.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пресноводные рыбы Средней Сибири. 2016. Норильск: Апекс, 200 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 244 с.
- Сечин Ю.Т. 1990. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоёмах. М.: Изд-во ВНИИПРХ, 50 с.
- Стрельникова А.П., Смирнов А.К., Шляпкин И.В., Стрельников А.С. 2019. Экологические аспекты организации многовидовых группировок личинок рыб в литорали Рыбинского водохранилища // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 51–60. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2019-3-51-60>
- Шадрин Е.Н. 2006. Эколого-трофическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) бассейна р. Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: КрасГАУ, 22 с.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые отношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.
- Юрьев А.Л., Юрьев И.И., Вокин А.И. и др. 2015. Ихтиофауна бассейна среднего течения реки Нижней Тунгуски: состав и современное состояние // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 14. С. 39–56.
- Svanbäck R., Eklöv P., Fransson R., Holmgren K. 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities // Oikos. V. 117. № 1. P. 114–124. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16267.x>

SPECIES COMPOSITION, ABUNDANCE AND TROPHIC RELATIONSHIPS OF JUVENILE FISH IN THE VOROGOVSKOE MNOGOOSTROVYE (YENISEI RIVER)

N. O. Yablokov¹, *, M. V. Eremina¹, N. I. Kislitsyna¹, and E. V. Derbineva¹

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

*E-mail: noyablokov@mail.ru

Information is presented on the species composition, abundance, feeding habits and trophic relationships of juvenile fish in the area of Vorogovskoe Mnogoostrovye (Yenisei River). Thirteen species of fish belonging to four orders: Salmoniformes, Esociformes, Perciformes and Cypriniformes have been recorded. Juveniles of Cypriniformes (common dace *Leuciscus leuciscus*, gudgeon *Gobio gobio*) and Perciformes (common perch *Perca fluviatilis*) dominated in catches in terms of abundance and biomass. Zoobenthos organisms predominate in the diet of juveniles of most species. Juveniles of all fish species were characterized by a high condition factor and indices of stomach fullness, which indicates that fish in the water area studied are provided with food resources.

Keywords: juvenile fish, species composition, feeding, food similarity index, Vorogovskoe Mnogoostrovye, Yenisei River.

УДК 597.553.2.591.5

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА КАРЛИКОВЫХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) ИЗ ОЗЁР ТОККО И БОЛЬШОЕ ЛЕПРИНДО (ЗАБАЙКАЛЬЕ) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ. 2. РЕЦИПРОКНЫЕ ГИБРИДЫ

© 2024 г. М. Ю. Пичугин^{1, 3, *}, Н. Б. Коростелев², С. С. Алексеев³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

³Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2023 г.

После доработки 05.01.2024 г.

Принята к публикации 09.01.2024 г.

У выращенных в лабораторных условиях личинок и мальков реципрокных гибридов двух карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо (Забайкалье) исследованы рост, особенности и аномалии закладки и развития элементов скелета, оценены пропорции тела и меристические признаки. Выявлены задержки формирования форменных элементов крови, аномалии морфо- и остеогенеза и повышенная смертность у эмбрионов в оболочке, свободных эмбрионов и предличинок. По стартовым особенностям предличинок, линейному росту, темпу остеогенеза, пропорциям тела, окраске гибридные особи развивались по матроклинному типу. Установлена гетерохрония закладки тел позвонков у предличинок гибрида самок оз. Токко и самцов глубоководной формы оз. Большое Леприндо, сместившейся на более ранний этап в обычной последовательности закладок и дифференцировок ряда костей черепа и лучей плавников, что указывает на наличие соответствующего регулятора в отцовском геноме. У реципрокного гибрида такой эффект не обнаружен, но выявлена акселерация закладки предорсалий по сравнению с чистой формой из оз. Большое Леприндо. Все летальные и некоторые снижающие жизнеспособность нелетальные аномалии реципрокных гибридов и ускоренное расходование желтка у гибрида самок оз. Большое Леприндо и самцов оз. Токко, приведшее к массовой смертности предличинок и слабому развитию скелета ранних личинок, рассматриваются в качестве элементов постзиготической репродуктивной изоляции чистых форм рода *Salvelinus* из рассматриваемых озёр. Эта изоляция представляется неполной, поскольку часть гибридных особей развивались нормально, хотя их фертильность остаётся неизвестной.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus* complex, реципрокные гибриды карликовых озёрных форм, развитие, остеогенез, гетерохрония, предличинка, личинка, малёк, аномалии скелета, репродуктивная изоляция.

DOI: 10.31857/S0042875224050022 EDN: QZBOCR

В ряду разнообразных онтогенезов, описанных у многочисленных форм высокополиморфного комплексного вида – арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex – особый интерес вызывают изменяющие ход эмбрионально-личиночного развития адаптации отдельных популяций к глубоководности, которая в семействе лососёвых (Salmonidae) свойственна только гольцам рода *Salvelinus*. Крайний вариант глубоководной специализации – обнаруженная в 2005 г. абис-

сальная форма карликового гольца *S. alpinus* из норвежского оз. Тинн (Tinnsjøen), обитающего в придонном слое на глубине 150–450 м (Søreide et al., 2006; Østbye et al., 2020).

В забайкальских озёрах Токко и Большое Леприндо обитают морфологически (Пичугин и др., 2023) и генетически (Alekseyev et al., 2009; Gordeeva et al., 2015; Jacobs et al., 2020) различающиеся карликовые формы арктического гольца, далее обозначаемые соответственно кТО и кБЛ

(рис. 1). Первая форма литоральная, вторая — глубоководная, живёт и размножается в гипolimнионе, на глубине 25–58 м. В сообщении 1 (Пичугин и др., 2023) мы описали эмбрионально-личиночное и мальковое развитие инкубированных и выращенных в лабораторных условиях особей этих форм. У кБЛ выявили связанные с глубоководной адаптацией гетерохронные перестройки остеогенеза с ретардацией закладки и окостенения предорсалий, замедлением дифференцировки парасфеноида и сейсмочувствительных каналов на *dentale*, *praepreoperculum* и *frontale* и с акселерацией развития позвоночника.

Параллельно с изучением чистых форм (кТО и кБЛ) исследовали их гибриды (от самок оз. Токко и самцов оз. Большое Леприндо — ТоБЛ, и от реципрокных — БЛТо), которых инкубировали и подращивали в сходных с чистыми формами условиях эксперимента. Анализ особенностей развития гибридов сильно дивергировавших форм арктического гольца важен для изучения как морфогенетических процессов при взаимодействии их геномов, так и процессов формообразования, а именно для определения уровня сформированности репродуктивных барьеров между этими формами. В последнем случае особый интерес представляют гибриды симпатрических форм (Kaprlova, 2014; Horta-

Lasueva et al., 2023), но их получение бывает затруднено разными сроками нереста последних. В этой связи удобным вариантом являются аллопатрические формы с совпадающим временем размножения. Хотя в природе их гибридизация невозможна, искусственное скрещивание позволяет получить гибриды и после изучения их развития выяснить степень постзиготической репродуктивной изоляции родительских форм, что может дать представление и о степени изоляции симпатрических форм со сходным уровнем морфологической и генетической дивергенции.

Цель работы — описать особенности роста и остеогенеза гибридов ТоБЛ и БЛТо в интервале онтогенеза от вылупления до малькового периода и провести сравнительный анализ между ними и с родительскими формами для оценки онтогенетических преобразований у гибридов сильно дивергировавших форм арктического гольца и степени постзиготической изоляции этих форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Текущих производителей отлавливали мелководнейшими жаберными сетями. Самцов из одного озера перевозили в изотермических ёмкостях с аэрацией на другое озеро, где получали



Рис. 1. Производители (зрелые самцы) карликовых озёрных форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр: а — Токко, б — Большое Леприндо.

гибридную икру сухим способом, осеменяя икру местных карликовых самок спермой привезённых карликовых самцов (ТоБЛ — с 02 по 10 августа 2016–2019 гг., БЛТо — 05–08.08.2019 г.). Оплодотворённую икру после набухания сначала выдерживали в озере или в аэрируемых ёмкостях в холодильнике, затем во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии МГУ (5 сут при $\sim 1^\circ\text{C}$), где при температуре $5\text{--}7^\circ\text{C}$ (2016, 2018–2019 гг.) и $6\text{--}8^\circ\text{C}$ (2017, 2020 гг.) проводили её дальнейшую инкубацию и подращивание молоди, как описано ранее (Алексеев и др., 2019, 2021; Пичугин и др., 2023).

Доля оплодотворённых икринок, определённая тотальным подсчётом живых икринок на стадии пигментации глаз, во всех партиях гибридов ТоБЛ и БЛТо была низкой и не превышала 50%.

Регистрировали продолжительность развития от оплодотворения до пигментации глаз, начала циркуляции красной крови и вылупления, а также от вылупления до заполнения воздухом плавательного пузыря и начала этапа смешанного питания. Кормили живыми планктонными рачками (*Artemia*, *Daphnia*, *Diaptomus*) и мелкими личинками хирономид (*Chironomidae*). Начало питания отмечали по активным попыткам схватывания подвижных объектов и появлению фекалий; появление воздуха в пузыре — по длительному пребыванию особей в толще воды. В сериях 2016 и 2017 гг. из-за малого числа полученных гибридных особей проводили только наблюдения за ростом и поведением гибридов ТоБЛ в первый год жизни. Пробы (по 2–3 экз.) начиная с 2018 г. отбирали с периодичностью 3–7 сут в начале подращивания и 20–25 сут с 4-го месяца подращивания. Через год после вылупления пробы брали с периодичностью в 2–3 мес. Исследовали всех погибших особей. Материалы сборов 2018 и 2019 гг. на фоне высокой изменчивости внутри выборок ТоБЛ объединили. Всего изучили степень развития скелета 198 экз. ТоБЛ и 136 экз. БЛТо.

Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников проводили по ранее описанной методике (Пичугин, 2009а), обозначения признаков и ранговые оценки их состояний (степени дифференцировки соответствующих структур) приведены в примечании к табл. 1. Число чешуй в боковой линии подсчитывали только у мальков с полным чешуйным покровом. Помимо костных структур

у особей длиной по Смитту (FL) > 27 мм подсчитывали число пилорических придатков.

Для сравнительного анализа и графического представления динамики развития молоди определяли средний суммарный показатель степени её дифференцировки по совокупности 30 остеологических признаков (Пичугин и др., 2023), приведённых в табл. 1.

У ТоБЛ ($n = 46$) и БЛТо ($n = 18$) оценивали 27 промеров тела (Alekseyev et al., 2002; Алексеев и др., 2014), которые измеряли под бинокулярной лупой с использованием окуляр-микрометра. Также определяли длину наибольшей жаберной тычинки, которую выражали в % длины головы (соответственно $n = 59$ и $n = 27$). Для сравнения использовали полученные ранее (Пичугин и др., 2023) данные по пластическим признакам лабораторной молоди кТо и кБЛ. Определяли значимость попарных различий между выборками по дискретным признакам (ранговые оценки, меристические признаки) по U -критерию Манна–Уитни, значимость попарных различий средних значений непрерывных признаков оценивали по t -критерию Стьюдента. Проводили анализ главных компонент (ГК) по преобразованным по уравнению аллометрической зависимости значений признака от FL логарифмам 26 промеров (Reist, 1985), при этом использовали стандартизованные данные, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равнялась корню квадратному из собственного значения. Преобразование признаков проводили к FL 50 мм с использованием аллометрических коэффициентов, вычисленных отдельно для ТоБЛ, БЛТо, кТо и кБЛ. Для оценки значимости различий между средними значениями ГК этих групп проводили однофакторный дисперсионный анализ с апостериорным тестом Тьюки. Вычисления выполняли в программе StatSoft STATISTICA, версия 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие гибридов самок карликового гольца оз. Токко и самцов карликового гольца оз. Большое Лепиндо

В 2016 г. от единственной текущей самки кТо получено 40 оплодотворённых икринок ТоБЛ, которых на 44–45-е сут доставили в лабораторию. Все эмбрионы уже имели пигмент в глазных яблоках (~ 205 градусо-дней). Восемь эмбрионов с микрофтальмией (с очень маленькими

Таблица 1. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического голца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы *S. alpinus* complex из оз. Большое Леприндо, выращенных в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)							
	56–60 (10)	81–99 (12)	117–129 (9)	145–148 (10)	197–203 (10)	260–290 (12)	338–349 (4)	528 (3)
FL , мм	$\frac{21.0-24.8}{22.6 \pm 0.4}$	$\frac{21.7-25.0}{23.2 \pm 0.3}$	$\frac{23.0-25.0}{23.7 \pm 0.2}$	$\frac{22.0-26.9}{24.7 \pm 0.5}$	$\frac{25.8-30.0}{27.3 \pm 0.5}$	$\frac{26.1-39.5}{31.9 \pm 1.3}$	$\frac{31.0-40.0}{35.8 \pm 1.9}$	$\frac{41.5-45.3}{43.0 \pm 2.0}$
P	12.0 (11–13)	12.1 (11–13)	12.3 (12–13)	12.4 (11–13)	12.4 (8–13)	12.8 (12–13)	13.0	12.3 (12–13)
D	13.9 (13–15)	13.9 (12–15)	14.0	14.6 (13–15)	14.9 (14–16)	15.0 (14–16)	15.3 (14–16)	15.0
A	11.8 (11–13)	12.0 (11–13)	12.2 (12–13)	12.1 (8–14)	12.4 (11–13)	12.9 (12–14)	13.0 (12–14)	13.0
V	7.7 (7–8)	7.5 (7–8)	8.1 (8–9)	7.9 (7–8)	8.3 (8–9)	8.5 (8–9)	8.5 (8–9)	8.7 (8–9)
Dn	2.0	2.0	2.3 (2–3)	2.6 (1–3)	2.8 (1–4)	4.0 (3–6)	5.3 (4–6)	6.7 (6–7)
Pn	1.0	1.0	1.0	1.5 (1–2)	1.8 (1–3)	2.5 (1–5)	4.0 (3–5)	5.0
An	1.8 (1–2)	1.8 (1–2)	2.1 (2–3)	2.2 (1–3)	2.5 (1–4)	3.8 (3–6)	5.0 (4–6)	6.3 (6–7)
Vn	1.1 (1–2)	1.1 (1–2)	1.7 (1–2)	1.9 (1–3)	2.2 (1–4)	3.8 (2–6)	5.4 (4–6)	6.0
$Cn1$	4.2 (4–5)	4.0	4.5 (4–5)	4.5 (2–5)	5.1 (4–6)	6.4 (5–9)	7.6 (7–9)	9.2 (8–10)
$Cn2$	3.7 (3–4)	3.7 (3–4)	4.0	3.9 (2–5)	4.2 (3–5)	5.8 (5–8)	6.5 (6–7)	8.3 (8–9)
$Cn3$	4.4 (4–5)	4.5 (4–5)	5.1 (5–6)	5.0 (2–6)	5.7 (4–7)	7.1 (5–10)	8.8 (7–10)	10.2 (9–11)
$sp.br.$	1.2 (0–4)	2.4 (0–6)	6.9 (4–9)	9.7 (4–13)	13.0 (8–17)	18.2 (14–25)	23.0 (18–26)	27.0 (26–28)
$os.br.$	0.5 (0–1)	0.7 (0–1)	1.0	1.0	1.1 (1–2)	2.0 (1–3)	2.8 (2–3)	3.0
$r.br.$	8.7 (8–10)	9.0 (7–10)	10.1 (10–11)	9.9 (8–11)	10.7 (10–11)	11.0 (10–12)	11.4 (11–12)	11.3 (11–12)
mx	10.2 (8–12)	11.7 (9–14)	12.7 (11–15)	10.2 (4–19)	12.3 (10–15)	13.8 (7–23)	16.5 (14–19)	18.0
pmx	6.4 (5–9)	7.3 (5–12)	8.2 (7–10)	8.2 (4–11)	8.0 (7–10)	7.1 (5–9)	8.5 (7–10)	9.0
$dent$	3.2 (3–4)	3.1 (3–4)	3.7 (3–4)	4.1 (3–5)	4.7 (3–6)	5.2 (4–6)	5.3 (5–6)	6.0
n_{dent}	10.3 (7–14)	9.7 (7–12)	12.9 (11–16)	10.6 (5–15)	11.6 (8–15)	10.4 (9–12)	13.8 (12–15)	19.0 (17–20)

Таблица 1. Окончание

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)									
	56–60 (10)	81–99 (12)	117–129 (9)	145–148 (10)	197–203 (10)	260–290 (12)	338–349 (4)	528 (3)		
<i>ang</i>	1.6 (1–2)	2.2 (1–3)	2.1 (2–3)	2.2 (2–3)	2.6 (1–4)	3.1 (2–4)	3.6 (3–4)	4.0		
<i>pop</i>	1.0	1.0	1.2 (1–2)	1.4 (1–2)	1.8 (1–3)	2.3 (1–3)	2.6 (2–3)	3.0		
<i>psph</i>	2.4 (2–3)	2.7 (2–3)	2.9 (2–4)	2.9 (2–3)	3.2 (3–4)	3.8 (3–5)	4.4 (4–5)	5.0		
<i>v</i>	1.1 (0–2)	1.7 (1–2)	2.0	2.0	2.0	2.4 (2–3)	2.8 (2–3)	3.0		
<i>seth</i>	0.1 (0–1)	0.4 (0–1)	1.0	1.0	1.0 (0–2)	1.6 (1–2)	1.8 (1–2)	2.0		
<i>fr</i>	1.3 (1–2)	1.5 (1–2)	2.0	2.3 (1–3)	2.4 (1–4)	3.3 (2–4)	3.0	4.0		
<i>gl</i>	5.4 (3–7)	6.8 (5–9)	8.4 (6–10)	8.2 (7–10)	9.3 (8–13)	10.0 (7–13)	9.8 (7–12)	11.0 (10–12)		
<i>vert</i>	1.6 (1–2)	2.0	2.0	2.3 (1–3)	2.5 (2–3)	3.0 (2–4)	3.6 (3–4)	4.0		
<i>n_{vert}</i>	14.8 (1–33)	23.0 (4–32)	46.0 (29–63)	51.4 (18–64)	63.3 (61–65)	63.2 (59–65)	63.5 (63–64)	64.3 (64–65)		
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	6.0 (0–17)	14.0 (11–17)	18.0 (17–19)		
<i>Dpt</i>	9.6 (8–11)	10.9 (9–12)	10.8 (10–12)	11.0 (10–12)	11.5 (11–12)	11.9 (11–13)	12.5 (12–13)	12.7 (12–13)		
<i>Apr</i>	7.9 (6–10)	8.3 (5–9)	9.1 (9–10)	9.0 (6–11)	9.6 (8–10)	10.1 (9–11)	10.3 (10–11)	10.7 (10–11)		

Примечание. Здесь и в табл. 2–4, 6, 8: *FL* – длина по Смитту; *P*, *D*, *A*, *V* – общее число заложившихся лучей соответственно в грудном, спинном, анальном и брюшном плавниках; *Dn*, *Pn*, *Vn*, *An*, *Cn1*, *Cn2*, *Cn3* – максимальное число члеников в одном луче соответственно спинного, грудного, брюшного и анального плавников, верхней лопасти, средней части и нижней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок, *os.br.* – число окостеневших элементов в 1-й жаберной дуге, *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx*, *ptx* – *maxillare* и *pteraurillare* (>1 : $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *dent* – *dentale* (3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку), n_{dent} – число зубов на *dentale*, *ang* – *anguloarticulate* (0 (здесь и далее) – отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмосенсорной системы, замкнутый в трубку), *por* – *pterauriscutium* (1 – зачаток, 2 – есть отверстия сейсмосенсорного канала, 3 – есть парные стенки защиты канала), *psph* – *pterauriscutium* (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия), *v* – *vomere* (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – есть головка и рукоятка), *seth* – *supraethmoidium* (1 – зачаток головки, 2 – есть задний отросток), *fr* – *frontale* (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть желоб сейсмосенсорного канала с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал замкнут в трубку), *gl* – *glossohyale* (>2 : $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов), *vert* – позвонки (1 – есть 1-й зачаток тела позвонка, 2 – есть закладки тел позвонков в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков, 4 – замыкание всех закладок тел позвонков в кольца), n_{vert} – число позвонков, *pred* – предорсалии (число костей); *Dpt* и *Apr* – число окостеневших птеригофоров соответственно *D* и *A*. Здесь и в табл. 2: для *FL*: над чертой – пределы варьирования значений, под чертой – среднее значение и его ошибка; для остальных признаков: перед скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования значений.

глазами) погибли в возрасте ~1.5–2.0 мес. после оплодотворения. Погибло также два эмбриона с нормальным размером глаз. Циркуляция красной крови была выявлена в возрасте 56–60 сут (~260–282 градусо-дня), а начало и конец вылупления наблюдали соответственно на 94 и 100 сут (470–492 градусо-дня). Первым оболочку чаще разрывал хвост эмбриона, затем высвобождалась голова, что в норме происходит у всех видов лососёвых рыб (Kogwin-Kossakowski, 2012).

Большая часть особей имела искривлённое дугообразно тело и не могла плавать, совершая только колебательные движения; 13 свободных эмбрионов с нормальной формой тела могли при испуге быстро передвигаться. Абсолютная длина (*TL*) этих свободных эмбрионов составила 17.1–19.1 (в среднем 18.4) мм. Из них у четырёх особей имелась аномалия одного из грудных плавников (прижат к телу либо отсутствовал), поэтому их движение при отрыве от дна аквариума было винтообразным. Два эмбриона имели асимметрию головы из-за разного размера глаз. Особи с описанными внешними аномалиями погибли, не переходя к этапу смешанного питания, за исключением одной особи с аномалией формы одного из глазных яблок, которая прожила 2.5 г. Шесть особей (20% вылупившихся) *FL* 18.3–19.0 мм не имели видимых аномалий. Они начали питаться мелкими живыми личинками хирономид в возрасте 58–60 сут после вылупления, уже имея воздух в плавательном пузыре. Наблюдали их быстрый линейный рост. За 65 сут после вылупления гибридные особи достигли *FL* 23.5–26.0 (24.9) мм, а в возрасте 98 сут – 25.0–28.0 (26.4) мм. Далее их рост замедлился и в годовалом возрасте *FL* гибридных личинок составляла 30.0–40.0 мм. Особи ТоБЛ, погибшие в возрасте

1 г. 3 мес. (рис. 2а) и 2 г. 7 мес., (рис. 2б) характеризовались тёмной окраской и *FL* 56.0 и 70.0 мм.

В 2017 г. и позднее эмбрионов с микрофтальмией не наблюдали. Вылупление произошло на 75–77 сут (~475–490 градусо-дней). Около 40% свободных эмбрионов были изогнутыми, по-видимому, абортными, и один эмбрион был двойным, эти эмбрионы различались размерами, меньший имел спирально изогнутое тело, но у каждого была собственная желточная кровеносная система. Изогнутые особи погибли в течение 7–10 сут, а двойной эмбрион прожил >2 мес.

Нормальные особи быстро росли и в возрасте 38 сут после вылупления достигли *FL* 22.0–24.2 (23.0) мм. В возрасте 46–47 сут у них появился воздух в плавательном пузыре и они начали питаться планктоном. Вскоре после начала этапа смешанного питания их линейный рост почти остановился, и к возрасту 240 сут *FL* питающихся личинок составила 22.5–28.0 (24.0) мм.

По результатам массового сбора 2018–2019 гг. диаметр набухших икринок ТоБЛ составил 5.5–7.2 (6.5) мм. Цвет икринок от разных самок варьировал от светлого до интенсивно-жёлтого – #FDE910, #FFD700 по HEX-коду. Появление пигмента в глазах произошло во время транспортировки икры, т.е. ранее 43 сут (~120 градусо-дней) после оплодотворения (по данным 2018 г.), а начало циркуляции красных элементов крови выявлено в возрасте 60–63 сут (~310 градусо-дней) после оплодотворения. Вылупление эмбрионов наблюдали на 81–92 сут в 2018 г. и 90–99 сут в 2019 г., при ~436–544 градусо-днях. В отличие от гибридных эмбрионов сбора 2016 г. гибридные особи 2018–2019 гг. чаще вылуплялись от головы, что обычно связывают с низкой подвижностью эмбриона в оболочке и срабатыв-



Рис. 2. Окраска поздней личинки (а) и малька (б) гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо от эксперимента 2016 г.

ванием желёз вылупления вблизи своего расположения на голове и передневерхнем участке желточного мешка (Смирнов, 1975).

Длина свободных эмбрионов составила 13.8–17.0 (15.7) мм ($n = 19$) в 2018 г. и 14.6–18.0 (16.2) мм ($n = 25$) в 2019 г. Они были пигментированы меланином преимущественно дорсально, с редкими зёрнами пигмента на боках, гуще на хвостовом стебле, в основании лепидотрихий хвостового плавника и на вентральной стороне вдоль плавниковой каймы, с прозрачными плавниками и плавниковой каймой. Вдоль боковой линии располагалась полоса жёлтого пигмента. Зерна жёлтого пигмента окружали дистальные окончания хвостовых лепидотрихий и основание плавниковой каймы на дорсальной стороне хвостового стебля. Значительная часть особей (до 50%) после вылупления лежала на боку и имела прямое или в разной степени изогнутое тело, в испуге совершая вращательные движения, а другая, с выраженным отрицательным фототаксисом, скучивалась в углы садков. У части свободных эмбрионов (~3–4%) выявлялись аномалии развития кровеносной системы на желточном мешке и разрывы кровеносных сосудов с кровяными сгустками в разных участках тела и лопасти хвостового плавника (С) и на желточном мешке. Большая часть лежащих на боку особей вскоре погибла, немногие предличинки приняли нормальное положение на грудных плавниках. В возрасте 10 сут длина особей составила 17.5–20.5 (19.7) мм, а в возрасте 30 сут – 17.0–22.2 (19.9) мм, желточный мешок сократился до размера ~ 7.0 × 4.5 мм.

Первые окостенения (выявленные окрашиванием ализарином) появились в возрасте 38 сут у самых крупных особей ($FL > 20.0$ мм) (рис. 3а). Это зачатки *maxillare* и *dentale* с несколькими приросшими зубами, *praemaxillare*, *parasphenoideum*, едва заметные *operculum*, *anguloarticulare*, *interhyale*, 4–5 пар жаберных лучей, *cleithrum*, отолиты. Лучи в плавниках не заложились. К возрасту 46 сут у особей, достигших $FL 22.0$ – 23.2 мм (10% всех вылупившихся), появился воздух в плавательном пузыре и ускорился остеогенез. В возрасте 55–60 сут у 100% особей $FL > 21.0$ мм был воздух в плавательном пузыре. Сохранялся большой желточный мешок. В скелете появились зачатки *praepoperculum*, *frontale*, сформированный каудальный отдел *anguloarticulare*, *glossohyale* с одной–тремя парами зубов, лучи в грудных (P), спинном (D), анальном (A), брюшных (V) плавниках, три–

пять члеников в лучах С (лучи достигли края плавниковой каймы), птеригофоры D и A (табл. 1), окостенели все гипуралии, верхние и нижние остистые отростки и рёбра. У части самых крупных особей появились слабые зачатки головки супраэктомоида и парные или сросшиеся в единую пластинку зачатки сошника. У части личинок окостенело до четырёх жаберных тычинок и короткое *ceratobranchiale* в нисходящей ветви жаберной дужки, а также 8–10 пар жаберных лучей. У всех особей в пробе этого возраста заложились первые 1–24 тела позвонков в туловищном (рис. 3б) и хвостовом отделах.

Первым всегда закладывался последний в осевом скелете каудальный (уростилярный) позвонок, вторым – предпоследний, а у одной особи в возрасте 56 сут и у всех особей пробы 60 сут и зачаток третьего с конца уростилярного позвонка (рис. 4а). Единично отмечены особи с четырьмя (!) уростилярными позвонками (рис. 4б). С возраста 60 сут у большей части личинок следующие тела позвонков закладывались одновременно с третьим уростилярным последовательно от черепа каудально. Первые переходящие на питание планктоном гибридные особи $FL 21.2$ мм выявлены в возрасте 69 сут. Однако непитающиеся особи $FL 21.7$ – 23.3 мм с большим желточным мешком (до 7.5×3.5 мм) отмечались



Рис. 3. Степень развития элементов скелета и состояние желточного мешка у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Лепиндо в возрасте 38 (а) и 59 сут (б).

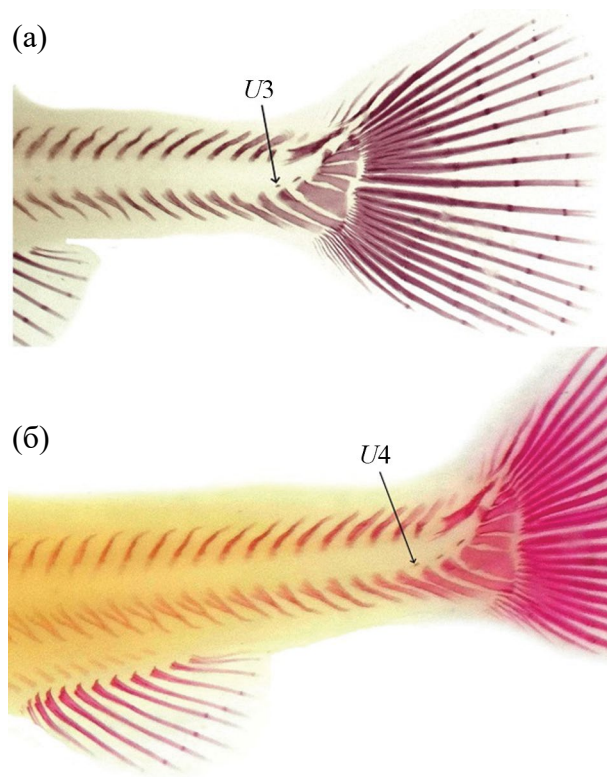


Рис. 4. Хвостовой отдел гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо с зачатками трёх (а) и четырёх (б) уростилярных позвонков: *U3*, *U4* — зачатки соответственно 3-го и 4-го уростилярных позвонков.

до возраста 88 сут. Качественные изменения в закладках и степени дифференцировки костных элементов отражены в табл. 1.

В возрасте 81–148 сут у питающихся особей наблюдались небольшие приросты длины тела, увеличение числа члеников, максимально на один элемент, в лучах *D*, *V* и лучах верхней лопасти *C*. Увеличилось число жаберных тычинок и продолжилась дифференцировка *dentale*, *frontale* и в меньшей степени *praepreoperculum* с развитием сейсмочувствительного канала. Тела позвонков у части особей *FL* 25.3–26.2 мм возраста 133–146 сут заложились полностью. Предорсалии впервые отмечены у крупной особи *FL* 38.5 мм в возрасте 246 сут, а у более мелкой особи *FL* 31.1 мм — в возрасте 260 сут. Окрашенные ализарином чешуи в канале боковой линии впервые отмечены у особей *FL* 39.5 мм в возрасте 285 сут, 37.0 мм в возрасте 396 сут, 38.7 и 40.0 мм в возрасте 349 сут и у особи *FL* 41.0 мм в возрасте 421 сут. У особи *FL* 46.5 мм в возрасте 421 сут заложились узкая полоса чешуи вдоль боковой линии, а полностью были покрыты чешуёй мальки *FL* 55.0 и 57.0 мм



Рис. 5. Светлая (а) и тёмная (б) морфы двухлеток (1+) гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо.

в возрасте соответственно 722 и 794 сут. Окраска мальков ТоБЛ была типичной криптической с мальковыми пятнами, интенсивность окраски значительно варьировала (рис. 5), но преобладали тёмные варианты. Грудные, брюшные и анальный плавники у всех особей были прозрачными без зёрен пигмента. Среди двухгодовиков (рис. 6) отмечены самцы с зачатками брачного наряда (жёлтая окраска плавников и белые первые лучи в брюшных и анальном плавниках), их гонады были II–III стадии зрелости (рис. 6а).

Аномалии скелета. Самые многочисленные аномалии обнаружены в закладке центральных лучей хвостового плавника (сросшиеся у основания лучи; более тонкий, чем остальные, центральный луч; уменьшенное число члеников (Пичугин и др., 2023. Рис. 5в)) — у 48.5% особей. В возрасте 98 сут легли на бок и были исследованы непитающиеся особи *FL* 21.5–25.0 (23.1) мм ($n = 28$) с большим желточным мешком ($\sim 7.0 \times 2.0$ мм), 42% которых не имели видимых аномалий скелета, а у остальных имелись аномалии центральных лучей *C*. По-видимому, причиной остановки роста, развития и неизбежной гибели послужили нарастающие затруднения использования собственных запасов желтка. У 17.4% особей с полным числом зачатков позвонков имелись аномальные костные образования внутри хорды. У части особей старших возрастов (12.3% особей возраста ≥ 200 сут) отсутствовал третий уростилярный позвонок, и расстояние между последним “хвостовым” и вторым уростилярным позвонками было увели-



Рис. 6. Окраска двухгодовиков (возраст 732 сут после вылупления) гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо: а — самец FL 63 мм, стадия зрелости гонад II—III; б, в — ювенильные самцы FL 60 и 62 мм.



Рис. 7. Увеличенное расстояние между зачатками тел позвонков хвостового отдела у гибрида самки карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самца карликовой формы из оз. Большое Леприндо.

ченным, что, по-видимому, снизило жёсткость хвостового стебля (рис. 7).

Кроме этого, обнаружены 5% особей с мозаичными аномалиями, демонстрирующими значительную автономию развития разных костных элементов, отмеченную Раунсефеллом (Rounsefell, 1962). Так, особь в возрасте 106 сут имела зачатки 16 тел позвонков, но лучи в грудных и анальном плавниках не были окрашены ализарином, а в

каудальном отделе не были окрашены гипуралии и лучи хвостового плавника. Также у неё отсутствовали frontalia, кости жаберной крышки, не окостенело hyomandibulare, но были хорошо развиты челюстные кости, glossohyale с тремя парами зубов, парасфеноид с тонкими боковыми отростками. У особи в возрасте 95 сут не заложились костная пластинка glossohyale (но имелись две пары зубов), anguloarticulare, жаберные

лучи, все лучи в грудных плавниках, птеригофоры спинного и анального плавников. У особи в возрасте 163 сут заложилась тела 31 позвонка, но отсутствовали suboperculum и interoperculum в жаберной крышке. У особи в возрасте 944 сут с полностью сформированным скелетом все лучи в плавниках, кроме хвостового, не были окрашены ализарином.

Развитие гибридов самок карликового гольца оз. Большое Леприндо и самцов карликового гольца оз. Токко

Диаметр набухших икринок БЛТо составил 3.9–4.4 (4.24) мм. Цвет икринок бледно-жёлтый. Пигмент в глазных бокалах и красная кровь появились у всех эмбрионов во время транспортировки икры в лабораторию МГУ – в возрасте 54–57 сут (~246–296 градусо-дней) после оплодотворения. Вылупление эмбрионов БЛТо наблюдали на 94–101 сут после оплодотворения (~512–542 градусо-дней). Среди первых вылупившихся особей высокую долю (~12% всех свободных эмбрионов) составили особи с искривлённым телом, которые погибли в течение недели. *TL* “нормальных” свободных эмбрионов составила 13.0–16.6 (15.2) мм ($n = 17$), желточный мешок имел размер (6–7) × 3 мм. Все вылупившиеся эмбрионы характеризовались очень слабой меланиновой пигментацией и малым числом зёрен жёлтого пигмента на плавниках и плавниковой кайме. К возрасту 10 сут предличинки подросли до 16.2–17.6 мм, окрашенные ализарином окостенения отсутствовали. На 32–33-и сут особи достигли *FL* 17.1–18.2 мм. Желточный мешок уменьшился на ~50%.

Окрашенные ализарином зачатки *dentale*, *maxillare*, игловидного *parasphenoideum*, *operculum* и 15 центральных лучей хвостового плавника, состоящих из одного членика, имелись только у предличинок *FL* 17.8–18.2 мм. К возрасту 40–43 сут у предличинок, выросших до 17.9–18.8 мм, заложилась *pramaxillare*, цельная пластинка *glossohyale* с одной парой зубов, пять–шесть лучей в грудных и 7–11 в спинном плавниках (табл. 2). К возрасту 50 сут желточный мешок исчез. Небольшие капли желтка видны сквозь прозрачную стенку тела. Для питания им предложили живую мелкую дафнию. Наблюдали попытки схватывания, но фекалий не отмечено до возраста 75 сут, к которому около трети особей начали активно питаться, а желток полностью резорбировался.

В пробе возраста 56 сут длина особей составила 19.1–20.1 мм, заложилась семь пар жабер-

ных лучей, зачаток *anguloarticulare*, 9–10 лучей в анальном плавнике, третий членик в лучах *C*. С возраста 78 сут отмечены попытки схватывания мелкого живого мотыля. В возрасте 80–81 сут особи по-прежнему имели длину 18.9–20.1 мм. У них заложилась окрашенная ализарином зачатки *frontale*, *praepoperculum*, на пластинке *glossohyale* имелись две пары зубов, на парасфеноиде образованы боковые отростки. В возрасте 86–87 сут у всех особей был воздух в плавательном пузыре. Первая жаберная тычинка, короткий зачаток *ceratobranchiale* и зачаток последнего уростилярного позвонка отмечены у непитающейся особи *FL* 19 мм в возрасте 85 сут. А с возраста 97 сут жаберные тычинки на нисходящей ветви жаберной дуги имелись у всех питающихся и большей части не перешедших на экзогенное питание особей *FL* ≥ 18.8 мм. С этого же возраста у питающихся и большей части непитающихся особей отмечен парный зачаток *vomerg*. К возрасту 95–104 сут наблюдали значительное истощение не перешедших на экзогенное питание особей.

Первые зачатки тел туловищных позвонков появились у особей БЛТо *FL* 19.1–20.3 мм в возрасте 91 сут. Первым, по-видимому, у всех особей закладывалось тело последнего уростилярного позвонка (*U1*) (рис. 8). Около 28% (от всех вылупившихся эмбрионов БЛТо) предличинок возраста 91–187 сут либо не перешли на этап смешанного питания, либо прекратили схватывать кормовые объекты вследствие каких-либо аномалий развития. У некоторых из них до возраста 133 сут в полости тела сохранялись капли желтка. Не перешедшие на этап смешанного питания особи сохраняли длину 18.0–19.0 мм, единично достигали длины 21.0 мм. Прекратившие питание имели большую длину тела (до 24.0 мм) и зачатки тел нескольких туловищных и одного уростилярного позвонков. Таким образом, у питавшихся особей произошло ускорение остеогенеза и линейного роста.

У личинок в возрасте 104 сут имелось до 25 зачатков тел позвонков в туловищном отделе и один–два зачатка уростилярных позвонков (рис. 8). Единично отмечены особи с зачатками тел трёх уростилярных позвонков. Полный ряд зачатков тел позвонков впервые отмечен у особи *FL* 29.5 мм в возрасте 223 сут, его регистрировали у всех особей БЛТо с возраста 247 сут. С возраста 223 сут жаберные дуги личинок БЛТо полностью окостенели, и к окончанию первого года выращивания на первой жаберной дуге имелось

Таблица 2. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самцов карликовой формы *S. alpinus* complex из оз. Токко, выращенных в лаборатории в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)							
	43 (3)	68 (4)	80–100 (31)	122–124 (5)	157–173 (6)	223–247 (5)	345–374 (6)	605 (2)
<i>FL</i> , мм	$\frac{17.9-18.8}{18.2 \pm 0.3}$	$\frac{17.3-19.5}{18.3 \pm 0.5}$	$\frac{18.2-21.3}{19.6 \pm 0.2}$	$\frac{19.5-24.8}{21.4 \pm 0.9}$	$\frac{19.5-23.1}{21.9 \pm 0.4}$	$\frac{24.0-32.0}{29.5 \pm 1.4}$	$\frac{33.8-37.1}{35.7 \pm 0.6}$	$\frac{47.0-48.0}{47.5 \pm 0.5}$
<i>P</i>	5.7 (5–6)	9.8 (9–10)	10.9 (9–12)	12.2 (11–14)	12.3 (12–13)	12.8 (12–14)	13.2 (12–14)	12.0
<i>D</i>	7.7 (7–8)	11.5 (11–12)	13.2 (12–14)	13.6 (13–15)	13.8 (13–14)	14.6 (13–16)	15.3 (5–16)	14.0
<i>A</i>	0	9.5 (9–10)	10.9 (9–12)	11.8 (11–13)	11.7 (11–12)	13.2 (12–15)	14.0 (13–15)	13.5
<i>V</i>	0	5.5 (5–6)	6.7 (6–8)	7.6 (7–8)	8.3 (8–9)	8.4 (8–9)	9.0	8.5
<i>Dn</i>	1.0	1.0	1.2 (1–2)	1.7 (1–3)	1.8 (1–2)	3.4 (2–4)	5.2 (5–6)	7.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.9 (1–3)	3.8 (3–5)	6.0
<i>An</i>	0	1.0	1.0 (0–2)	1.4 (1–2)	1.5 (1–2)	3.0 (2–4)	4.8 (4–6)	7.0
<i>Vn</i>	0	1.0	1.0	1.2 (1–2)	1.3 (1–2)	2.8 (2–4)	5.0 (4–6)	7.0
<i>Cn1</i>	2.0	2.8 (2–3)	3.4 (3–4)	3.8 (3–5)	3.8 (3–4)	5.4 (4–6)	8.0 (7–9)	10.5 (10–11)
<i>Cn2</i>	2.0	2.5 (2–3)	3.0	3.2 (3–4)	3.2 (2–4)	4.8 (4–6)	6.8 (6–8)	9.5 (9–10)
<i>Cn3</i>	2.0	3.0	3.7 (3–4)	3.8 (3–5)	4.3 (4–5)	6.2 (5–7)	8.8 (8–10)	12.0
<i>sp.br.</i>	0	0	0.9 (0–5)	4.6 (2–8)	7.7 (6–9)	15.2 (11–19)	22.3 (19–25)	28.0 (26–30)
<i>os.br.</i>	0	0	0.4 (0–1)	1.0	1.0	2.6 (1–3)	3.0	3.0
<i>r.br.</i>	1.3 (0–4)	5.0	7.2 (6–8)	8.0 (7–9)	8.8 (8–10)	10.3 (9–11)	11.2 (10–12)	11.0
<i>mx</i>	4.7 (4–5)	7.8 (7–9)	10.0 (8–12)	10.6 (9–12)	11.8 (7–14)	11.2 (10–13)	15.2 (14–19)	13.0
<i>pmx</i>	3.7 (3–5)	5.0 (4–6)	6.3 (5–8)	7.0 (6–8)	6.8 (5–9)	9.6 (9–10)	8.8 (8–11)	8.5 (7–10)
<i>dent</i>	3.0	3.0	3.0	3.2 (3–4)	3.3 (3–4)	4.8 (4–5)	5.9 (5–6)	6.0
<i>n_{dent}</i>	6.7 (6–7)	8.3 (7–11)	9.8 (6–13)	8.4 (7–10)	12.5 (9–17)	12.8 (9–16)	14.5 (11–17)	13.5 (13–14)
<i>ang</i>	0	1.0	1.4 (1–3)	1.8 (1–3)	2.1 (2–3)	3.5 (2–4)	4.0	4.0
<i>pop</i>	0	0	1.0	1.1 (1–2)	1.2 (1–2)	1.8 (1–2)	3.0	3.0
<i>psph</i>	1.0	1.0	2.2 (1–3)	2.7 (2–3)	3.0	3.6 (3–4)	4.6 (4–5)	5.0
<i>v</i>	0	0	0.4 (0–2)	1.4 (0–2)	1.8 (1–2)	2.6 (2–3)	2.3 (2–3)	2.0
<i>seth</i>	0	0	0	0.2 (0–1)	0.3 (0–1)	0.9 (0–2)	2.0	2.0
<i>fr</i>	0	0	1.0 (0–2)	1.6 (1–2)	1.4 (1–2)	2.8 (2–3)	4.0	4.0
<i>gl</i>	3.3 (3–4)	3.5 (3–5)	6.3 (3–9)	7.6 (5–9)	9.2 (8–10)	9.0 (7–10)	9.5 (8–12)	12.5 (12–13)
<i>vert</i>	0	0	0.4 (0–2)	1.2 (0–2)	1.0 (0–2)	2.8 (2–3)	3.3 (3–4)	4.0
<i>n_{vert}</i>	0	0	0.8 (0–11)	14.6 (0–50)	19.2 (0–47)	63.0 (60–64)	64.3 (64–65)	64.0 (63–65)
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	13.0 (9–17)	18.0 (17–19)
<i>Dpt</i>	0	0	6.5 (0–11)	9.8 (9–11)	10.5 (10–11)	10.8 (10–11)	12.2 (12–13)	12.5 (12–13)
<i>Apt</i>	0	0	2.9 (0–8)	6.4 (3–9)	8.3 (8–9)	10.0 (9–11)	10.3 (10–11)	11.5 (11–12)

14–25 тычинок. С возраста 310 сут у всех особей имелись окостеневшие предорсалии.

Появление первых чешуй в боковой линии удалось выявить только у одной особи *FL* 37.0 мм в возрасте 345 сут. Однако у особей *FL* 37.0–37.8 мм в возрасте 373–394 сут окостенения в боковой линии отсутствовали. У особей *FL* 47.0–48.0 мм в возрасте 605 сут имелась полоса чешуи в 8–14 рядов выше и ниже боковой линии. Малёк *FL* 57.0 мм с полностью сформированным чешуйным покровом имел возраст 795 сут. Окраска мальков БЛТо была пёстрой с мраморовидным узором различной интенсивности (рис. 9). Грудные, брюшные и анальный плавники у всех особей были прозрачными без зёрен пигмента.

Аномалии скелета. У 13.2% личинок БЛТо имелись аномалии центральных лучей хвостового плавника, чаще срастание трёх–пяти лучей в проксимальной к гипуралиям части. У многих погибающих предличинок и ранних личинок отсутствовало ализариновое окрашивание дистальных члеников спинного, анального, грудных и брюшных плавников. У одной особи обнаружено рыхлое костное образование в хорде. Также у одного малька *FL* 65.0 мм в возрасте 916 сут имелись два сросшихся позвонка в хвостовом отделе позвоночника (рисунок не приводится).

Сравнительный анализ развития реципрокных гибридов

Развитие скелета. Температурный режим инкубации икры ТоБЛ и БЛТо в 2019 г. не различался, и продолжительность развития в оболочке почти совпала (соответственно 90–99 и 94–101 сут). Однако из-за значительных различий в размерах свободных эмбрионов и в объёме запасных питательных веществ, коррелирующих с диаметром икры, для оценки скорости линейного роста и остеогенеза провели два сравнительных анализа выборок особей ТоБЛ и БЛТо: одновозрастных (табл. 3) и одноразмерных без учёта их возраста (табл. 4).

При вылуплении эмбрионы ТоБЛ были крупнее, и это различие сохранялось и даже увеличилось к возрасту 173–223 сут, но позднее начало снижаться. К 114–137-м сут у них достоверно быстрее закладывались лучи и членики всех плавников, птеригофоров *D* и *A*, раньше заложились супраэптомид, жаберные тычинки и тела позвонков, быстрее дифференцировались *frontale*, *dentale*, *anguloarticulare*, *praeperculum*, сошник и парасфеноид (*U*-тест: $p < 0.05$). Не выявлено достовер-

ных различий только в темпе развития *glossohyale* и окостенении жаберной дужки (табл. 3). К возрасту 345–379 сут у большей части особей дифференцирующиеся кости достигли терминальной стадии развития. Особи БЛТо достоверно отличались более высокой степенью дифференцировки *praeperculum*, *dentale*, *anguloarticulare*, *frontale* и имели достоверно больше лучей в анальном плавнике. У особей ТоБЛ был лучше дифференцирован сошник. Более продвинутую дифференцировку скелета у личинок и мальков ТоБЛ в сравнении с БЛТо в одинаковом возрасте (до возраста ~7 мес.) иллюстрирует график зависимости суммарного усреднённого показателя дифференцировки по всем признакам от возраста (рис. 10а). При сравнении одноразмерных особей без учёта их возраста наблюдалась немного более быстрая дифференцировка элементов скелета личинок ТоБЛ до *FL* 22–25 мм (рис. 10б). Наиболее значимыми различиями представляются ускоренная закладка тел позвонков у гибридов ТоБЛ в размерном интервале 20.0–23.9 мм и большее на один элемент число лучей и птеригофоров анального плавника у гибридов БЛТо в размерном интервале 37.0–48.0 мм (табл. 4). В целом же средние темпы дифференцировки по отношению к длине тела при *FL* > 23.9 мм по совокупности всех признаков были близки.

Меристические признаки и длина жаберных тычинок. Гибриды БЛТо и ТоБЛ значимо не различались ни по одному признаку, за исключением общего числа лучей в анальном плавнике (табл. 5). Это различие обусловлено большим числом лучей у БЛТо (среднее значение превышает таковое у лабораторной молоди обеих родительских форм), а именно большим числом неветвистых лучей, поскольку по числу ветвистых гибриды не различались. Средние значения трёх признаков, значительно различающихся у родительских форм (число окостеневших жаберных тычинок, число позвонков и длина наибольшей жаберной тычинки в % длины головы), у БЛТо и ТоБЛ были промежуточны по сравнению с таковыми у лабораторной молоди родительских форм (Пичугин и др., 2023. Табл. 7).

Жаберные тычинки (рис. 11) закладывались у ТоБЛ немного раньше (рис. 12а), но при несколько большей длине тела (рис. 12б), чем у БЛТо, затем их число и относительная длина жаберной тычинки (рис. 12в, 12г) у реципрокных гибридов быстро выравнивались и далее в ходе онтогенеза увеличивались сходным образом, мало различаясь при одинаковых возрасте



Рис. 8. Зачатки тел туловищных (vert. a21–23) и уростилярных (U1, U2) позвонков у гибрида самки карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самца карликовой формы из оз. Токко.



Рис. 9. Варианты прижизненной окраски двухлеток (1+) гибридов карликовых самок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самца карликовой формы из оз. Токко.

и размерах рыб. Число чешуй в боковой линии у БЛТо и ТоБЛ было значительно меньше, чем у диких гольцов кБЛ, как это отмечалось и для лабораторной молоди кБЛ (Пичугин и др., 2023).

Пропорции тела. По результатам анализа ГК преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов 26 промеров тела кТО, кБЛ, ТоБЛ и БЛТо их кластеры значительно перекрываются в пространстве первых двух ГК (рис. 13). При этом имеются значимые различия между средними

значениями второй ГК как родительских форм, так и гибридов, в последнем случае — также между средними значениями третьей и четвёртой ГК (тест Тьюки: $p < 0.01$). При этом средние значения ни одной из первых четырёх ГК ни у кБЛ и БЛТо, ни у кТо и ТоБЛ не различаются ($p > 0.05$). Среди использованных преобразованных промеров значимые различия между ТоБЛ и БЛТо выявлены по высоте головы на уровне глаза, межглазничному расстоянию, высоте верхней

Таблица 3. Сравнительные оценки роста и степени развития элементов скелета личинок реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо в одновозрастных выборках

Признак	Возраст после вылупления, сут					
	114–137		173–223		345–379	
	ТоБЛ (16)	БЛТо (21)	ТоБЛ (25)	БЛТо (10)	ТоБЛ (9)	БЛТо (6)
<i>FL</i> , мм	24.0	20.7	26.3	22.4	37.1	35.7
<i>P</i>	12.4	11.8	12.0	12.2	13.0	13.2
<i>D</i>	14.3	13.5	14.6	13.8	15.3	15.3
<i>A</i>	12.4	11.6	12.0	11.9	13.3	14.0
<i>V</i>	8.1	7.6	8.1	8.5	8.8	9.0
<i>Dn</i>	2.6	1.6	2.5	2.0	5.3	5.2
<i>Pn</i>	1.2	1.0	1.6	1.1	3.9	3.8
<i>An</i>	2.3	1.3	2.2	1.7	5.0	4.8
<i>Vn</i>	1.8	1.0	2.1	1.4	5.2	5.0
<i>Cn1</i>	4.7	3.6	4.4	4.1	7.7	8.0
<i>Cn2</i>	4.0	3.2	3.9	3.7	6.9	6.8
<i>Cn3</i>	5.2	3.9	5.2	4.6	9.1	8.8
<i>sp.br.</i>	7.9	3.6	12.2	8.9	23.0	22.3
<i>os.br.</i>	1.0	0.9	1.2	1.2	2.9	3.0
<i>r.br.</i>	10.3	7.7	10.3	9.1	11.8	11.2
<i>mx</i>	13.0	10.0	11.7	11.5	16.9	15.2
<i>pmx</i>	8.1	6.5	7.6	7.8	8.8	8.8
<i>dent</i>	3.9	3.1	4.7	3.7	5.5	5.9
<i>n_{dent}</i>	11.9	10.1	11.3	12.2	13.2	14.5
<i>ang</i>	2.4	1.6	2.4	2.2	3.6	4.0
<i>pop</i>	1.2	1.0	1.6	1.2	2.7	3.0
<i>psph</i>	3.0	2.6	3.3	2.9	4.6	4.6
<i>v</i>	2.0	1.0	2.0	1.8	2.9	2.3
<i>seth</i>	0.6	0.1	0.8	0.4	1.9	2.0
<i>fr</i>	2.1	1.3	2.3	1.7	3.5	4.0
<i>gl</i>	8.3	8.0	8.9	8.5	10.4	9.5
<i>vert</i>	2.1	1.1	2.5	1.5	3.4	3.3
<i>n_{vert}</i>	50.1	7.4	58.0	27.2	63.9	64.3
<i>pred</i>	0	0	0	0	14.0	13.0
<i>Dpt</i>	11.1	8.9	11.3	10.5	12.3	12.2
<i>Apt</i>	9.3	5.3	9.0	8.6	10.1	10.3

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5, 7: ТоБЛ – гибриды самок из оз. Токко и самцов из оз. Большое Леприндо, БЛТо – гибриды самок из оз. Большое Леприндо и самцов из оз. Токко. Приведены средние значения признаков. Здесь и в табл. 4, 6, 8: при оценке достоверности различий *FL* применяли *t*-критерий Стьюдента, остальных признаков – *U*-критерий Манна–Уитни; в скобках указано число особей в пробе, полужирным шрифтом выделены значения, достоверно различающиеся при $p < 0.05$.

челюсти, пектоцентральному расстоянию (значения больше у ТоБЛ), высоте и длине хвостового стебля, постдорсальному расстоянию, высоте анального, длине грудного и брюшного плавников (больше у БЛТо). Эти различия в основном соответствуют по направлению различиям кТО и кБЛ (Пичугин и др., 2023). Таким образом, по пропорциям тела у гибридов ТоБЛ и БЛТо прослеживается матроклиный эффект.

Сравнение эмбрионально-личиночного развития гибрида ТоБЛ и чистой формы кТО

По продолжительности развития в оболочке в одинаковых условиях гибридные эмбрионы развивались несколько быстрее чистой формы – 81–92 сут в 2018 г. и 90–99 сут в 2019 г. (~436–544 градусо-дней) у ТоБЛ против 101–103 сут (510–570 градусо-дней) в 2018–2019 гг. у кТО. При этом возраст появления пигмента в глазных бокалах у гибридов и чистой формы, по-видимому, совпал, а красная кровь у гибридных эмбрионов появилась много позже – ранее 43 сут (~120 градусо-дней) после оплодотворения в 2018 г. у кТО против 56–60 сут (~260–282 градусо-дня) в 2016 г. и 60–63 сут (~310 градусо-дней) в 2018 г. у ТоБЛ. Скорость линейного роста гибридов в течение первого года выращивания была выше, а в интервалах 242–261 сут и 360–396 сут – достоверно выше таковой чистой формы кТО (табл. 6). Зачатки *vomer*, *supraethmoideum* и первые тела позвонков у гибридов появились раньше, а закладка и сегментация лучей плавников начались позже. Все лучи в *P*, *D*, *A* и *V* у гибридов заложились одновременно и за меньший срок (табл. 7).

Сравнение эмбрионально-личиночного развития гибрида БЛТо и чистой формы кБЛ

По продолжительности развития в оболочке гибридные особи и особи чистой формы почти не различались, но число градусо-дней у гибрида было незначительно меньше – 94–101 сут (~512–542 градусо-дней) после оплодотворения в 2019 г. у БЛТо и 92–106 сут (531–573 градусо-дней) в 2018 г. у кБЛ. Поскольку первые вышедшие из оболочек гибридные эмбрионы, по-видимому, были недоразвиты и быстро погибли, продолжительность “нормального” развития в оболочке должна быть сдвинута к 100 сут. По длине тела гибридные свободные эмбрионы были мельче таковых кБЛ – в среднем 15.2 мм против 16.0 (2013–2014 гг.) и 16.4 мм (у 71% в 2018 г.), и лишь 29% вылупившихся в 2018 г. эмбрионов кБЛ из левой части двувёршинного их распределения имели

меньшую длину тела (в среднем 13.3 мм). Судьбу этих мелких свободных эмбрионов кБЛ в условиях смешанной с более крупными особями посадки проследить не удалось. В первые 2 мес. подрашивания гибридные предличинки незначительно отставали от чистой формы по степени развития большинства костных структур, достоверно — по закладке лучей в *A*. У них позже появился зачаток *anguloarticulare* и заложилась лучи в анальном и брюшных плавниках, но закладывалось больше зубов на челюстных и язычной костях, достоверно — число зубов на *dentale* (табл. 8).

В дальнейшем, по-видимому, после гибели части гибридных особей, отстающих в развитии вследствие аномалий развития и полной резорбции желтка, гибридные личинки опередили чистую форму по числу заложившихся жаберных тычинок, жаберных лучей, степени дифференцировки *dentale*, *frontale*, *praeperculum*, *vomer*, темпу закладки и сегментации лучей всех плавников. Однако после массовой гибели, которую наблюдали на четвёртом месяце развития, отстающих в развитии предличинки чистой формы кБЛ, не перешедших на этап смешанного питания и также полностью утративших желток, гибридные личинки достоверно отстали от чистой формы кБЛ по линейному росту, закладке тел позвонков, развитию анального плавника, сегментации лучей хвостового плавника, по-прежнему опережая чистую форму по числу зубов на челюстных костях (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Карликовые гольцы из озёр Токко и Большое Леприндо значительно различались по диаметру икры (в среднем 6.50 против 4.24 мм) и, соответственно, диаметру желтка и количеству запасных питательных веществ (объёмы желтка различались в 3.5 раза). Известно, что с увеличением диаметра желтка молодь вылупляется и переходит на смешанное питание в более продвинутом морфологическом состоянии (Павлов, 2007). При гибридизации двух форм именно размер икры определил начальные параметры предличинки, их рост и развитие в основном по матроклинному типу. Дожившие до трёхлетнего возраста мальки реципрокных гибридов также в значительной степени сохранили окраску тела (рис. 14), наиболее соответствующую таковой в случае ТоБЛ диким особям материнской популяции кТО (рис. 1а), а в случае БЛТо — поздним малькам, которых мы вырастили в лаборатории (Пичугин и др., 2023. Рис. 4в) из чистой икры

Таблица 4. Сравнительные оценки степени развития элементов скелета личинок реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо в одноразмерных выборках

Признак	Размерная группа (<i>FL</i>), мм					
	20.0–23.9		30.0–34.0		37.0–48.0	
	ТоБЛ (58)	БЛТо (62)	ТоБЛ (9)	БЛТо (4)	ТоБЛ (19)	БЛТо (7)
<i>FL</i> , мм	22.7	21.1	31.3	31.9	40.8	40.3
<i>P</i>	11.5	11.6	12.9	13.3	12.8	12.9
<i>D</i>	13.6	13.5	15.1	15.3	15.1	15.1
<i>A</i>	11.5	11.4	13.1	14.0	12.8	13.7
<i>V</i>	7.4	7.4	8.6	8.5	8.5	8.9
<i>Dn</i>	1.9	1.7	3.9	4.3	6.1	6.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	2.4	2.5	4.9	4.6
<i>An</i>	1.6	1.3	3.7	3.5	5.8	5.6
<i>Vn</i>	1.1	1.1	3.4	3.5	5.9	5.7
<i>Cn1</i>	3.9	3.7	6.3	6.3	8.6	8.9
<i>Cn2</i>	3.5	3.2	5.7	5.5	7.6	7.9
<i>Cn3</i>	4.5	4.1	7.1	7.0	9.7	10.0
<i>sp.br.</i>	3.9	3.8	17.4	16.5	25.5	24.1
<i>os.br.</i>	0.7	0.9	2.2	3.0	3.0	3.0
<i>r.br.</i>	8.9	7.9	11.3	10.8	11.4	11.4
<i>mx</i>	11.4	10.3	14.4	11.5	16.7	14.0
<i>pmx</i>	6.8	6.5	7.7	9.5	8.9	8.9
<i>dent</i>	3.4	3.2	5.3	5.3	5.7	6.0
<i>n_{dent}</i>	10.5	10.3	12.0	13.0	14.5	14.0
<i>ang</i>	1.8	1.7	3.1	4.0	3.8	4.0
<i>pop</i>	1.0	1.0	2.4	2.3	2.8	3.0
<i>psph</i>	2.6	2.6	3.8	4.0	4.9	4.9
<i>v</i>	1.4	1.1	2.1	2.8	3.0	2.1
<i>seth</i>	0.3	0.2	1.6	1.6	2.0	2.0
<i>fr</i>	1.5	1.3	3.4	3.3	3.8	4.0
<i>gl</i>	6.9	7.5	9.3	9.5	10.9	10.3
<i>vert</i>	1.7	1.0	3.0	3.0	3.8	3.5
<i>n_{vert}</i>	25.5	9.0	63.9	63.8	64.0	64.0
<i>pred</i>	0	0	5.7	2.5	16.6	15.4
<i>Dpt</i>	9.1	9.0	12.0	11.5	12.5	12.3
<i>Apt</i>	7.1	6.2	10.0	10.5	10.2	10.9

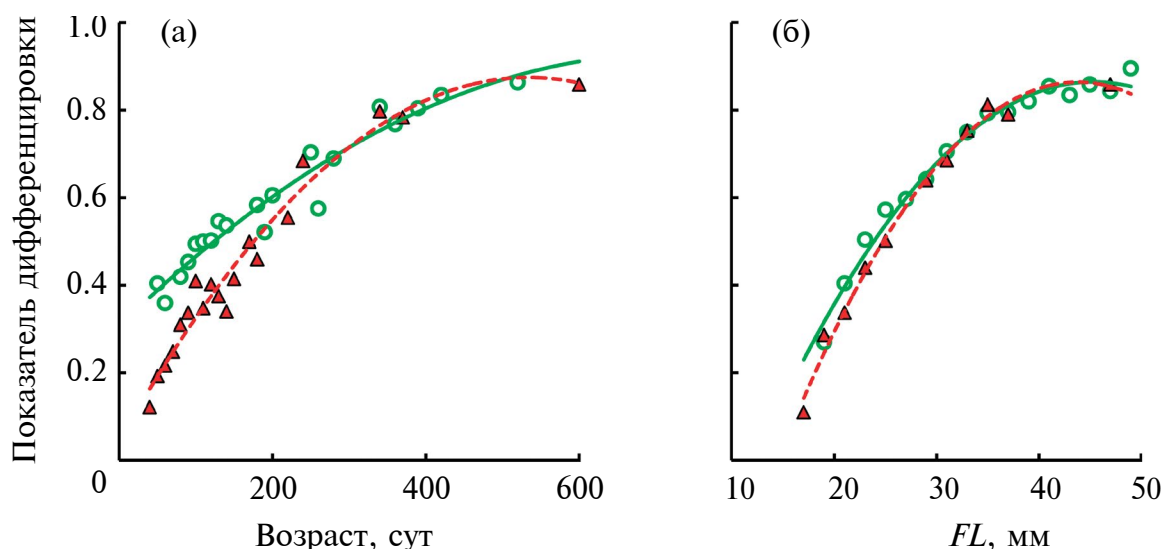


Рис. 10. Изменения среднего показателя степени дифференцировки скелета (30 признаков) молоди реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в зависимости от возраста (а) и длины тела по Смитту (*FL*) (б): (○, —) — гибриды самок из оз. Токко и самцов из оз. Большое Леприндо (ТоБЛ), (▲, ---) — гибриды самок из оз. Большое Леприндо и самцов из оз. Токко (БЛТо). Каждая точка соответствует среднему значению в выборках из 2–65 особей, сгруппированных по разным возрастным (а — 10 сут) и размерным (б — 2 мм) интервалам. Аппроксимирующие кривые построены с помощью полинома второй степени.

материнской популяции кБЛ, особи которой переходят к пелагическому образу жизни в позднем возрасте. Приоритет материнского генома в развитии личинок гибридов симпатрических форм гольцов рода *Salvelinus* из исландского озера Тингвалаватн, также различающихся диаметром икры, отмечали и ранее (Eiríksson et al., 1999). Гибридные геномы не повлияли на продолжительность развития в оболочке, но задержали появление форменных элементов крови у эмбрионов и ТоБЛ, и БЛТо, и привели к увеличению числа аномалий развития, особенно у эмбрионов ТоБЛ (микрофтальмия и асимметрия черепа из-за различий в размерах глазных яблок, нарушения закладки грудных плавников, аномалии развития кровеносных сосудов), а также, по-видимому, к преждевременному включению желёз вылупления, abortивному выклеву и повышенной смертности недоразвитых и аномальных свободных эмбрионов ТоБЛ и БЛТо. В дальнейшем траектории развития реципрокных гибридов различались. Гибридные особи ТоБЛ после некоторой задержки начала остеогенеза на 8–12-е сут относительно чистой формы кТО далее развивались с некоторым ускорением, которое компенсировало задержку. Особенный интерес вызывает ранняя закладка первых тел позвонков, которые появились прежде окостенения жаберных тычинок и *ceratobranchiale* в первой жаберной дуге и одно-

временно с появлением ряда костей черепа и лучей в плавниках (табл. 7). Можно предположить, что именно ускоренное развитие позвоночника вызвало задержку закладки костей черепа и лучей в плавниках, что, видимо, обусловлено влиянием регулятора из отцовского генома кБЛ, специализированного к глубоководному развитию в эмбрионально-личиночный период. При этом сохранялся большой желточный мешок (рис. 15а) и, соответственно, имелись возможности варьирования темпа соматического роста и остеогенеза, имеющих разные энергетические потребности (Пичугин, Чеботарёва, 2011). Гибридные особи БЛТо после вылупления отставали в росте от особей чистой формы кБЛ, у них позднее начинался остеогенез и значительно быстрее расходовался желток, который был исчерпан при низкой степени морфологического развития предличинок и начавших экзогенное питание особей (рис. 15б). Быстрое истощение энергетических запасов привело к остановке роста и массовой гибели не только предличинок, но и части личинок, которые, по-видимому, не смогли полноценно усваивать проглоченную пищу. Это, вероятно, можно рассматривать в качестве ещё одного элемента постзиготической изоляции кБЛ и кТО, проявляющегося у гибрида БЛТо. Сходные проблемы с переходом на этап смешанного питания, обусловленные, по нашему мнению, глубоководной

Таблица 5. Меристические признаки и индекс длины жаберных тычинок у лабораторной молоди реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Большое Леприндо и Токко

Признак	БЛТо	ТоБЛ
<i>sp.br.</i>	31–36 (34.0 ± 0.73) 57–114 (71); 6	31–36 (33.5 ± 0.39) 61–95 (71); 13
<i>rb1</i>	11–13 (11.5 ± 0.13) 30–114 (48); 21	11–13 (11.8 ± 0.07) 30–95 (48); 80
<i>rb2</i>	10–12 (10.9 ± 0.14) 30–114 (48); 21	10–13 (10.9 ± 0.09) 30–95 (48); 80
<i>D</i>	14–16 (15.0 ± 0.13) 30–114 (48); 21	14–16 (14.9 ± 0.06) 27–95 (46); 91
<i>D(с)</i>	9–10 (9.5 ± 0.22) 53–114 (66); 6	9–11 (9.3 ± 0.09) 47–95 (60); 33
<i>A*</i>	13–15 (13.6 ± 0.14) 30–114 (48); 21	12–14 (12.9 ± 0.06) 27–95 (46); 91
<i>A(с)</i>	8–9 (8.5 ± 0.20) 53–114 (68); 7	8–9 (8.4 ± 0.09) 47–95 (60); 33
<i>P</i>	12–14 (13.2 ± 0.14) 30–114 (48); 21	12–14 (13.0 ± 0.04) 27–95 (46); 91
<i>V</i>	8–9 (8.6 ± 0.11) 30–114 (48); 21	8–9 (8.6 ± 0.05) 27–95 (46); 91
<i>ll</i>	119–125 (122.8 ± 0.65) 53–114 (67); 8	118–131 (123.9 ± 0.73) 53–84 (65); 17
<i>pc</i>	34–46 (37.0 ± 1.44) 53–114 (67); 8	29–46 (38.3 ± 0.83) 50–95 (61); 29
<i>n_{vert}</i>	62–65 (63.7 ± 0.18) 29–114 (47); 22	61–65 (63.8 ± 0.09) 25–95 (46); 91
<i>lsb</i>	10.1–11.7 (10.9 ± 0.25) 57–114 (71); 6	8.5–11.9 (10.4 ± 0.25) 61–95 (71); 13

Примечание. *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей слева и справа; *D(с)*, *A(с)* – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (последние два сближенных луча считали раздельно); *ll* – число чешуй в боковой линии, включая последние одну–три мелкие чешуи без отверстий сейсмочувствительного канала; *pc* – число пилорических придатков, *lsb* – длина наибольшей жаберной тычинки в % длины головы. Ост. обозначения см. в табл. 1. Над чертой – значения признака: перед скобками – пределы варьирования, в скобках – среднее и его ошибка; под чертой – длина тела по Смитту (*FL*), мм (пределы варьирования и в скобках среднее значение); число особей в выборке. Значения признаков определяли в интервалах длины рыб, в пределах которых они были максимально близки к дефинитивным. *Различия между выборками по *U*-критерию Манна–Уитни значимы при $p < 0.001$ (для всех остальных признаков не значимы).

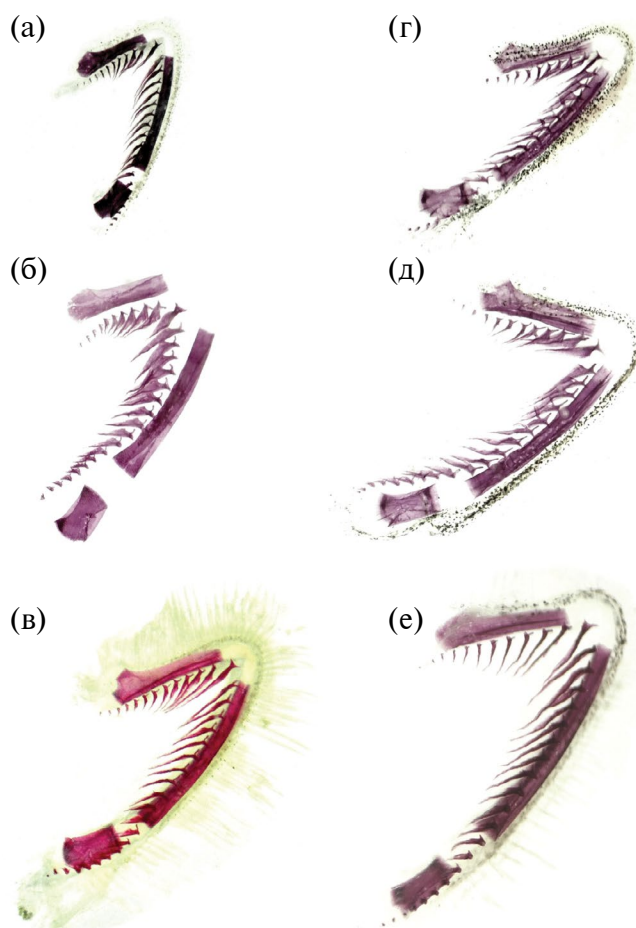


Рис. 11. Жаберные дужки мальков реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо: а–в – ТоБЛ, г–е – БЛТо; длина по Смитту (*FL*, мм) и число окостеневших жаберных тычинок: а – 53, 30; б – 63, 32; в – 79, 35; г – 53, 29; д – 63.5, 31; е – 76, 33. Здесь и на рис. 12–15: обозначения названий реципрокных гибридов см. на рис. 10.

специализацией (Пичугин и др., 2023), были отмечены и для предличинки и ранних личинок чистой формы кБЛ, но её критический период наступал на 1.5–2.0 мес. позже, при большей длине тела и продвинутом морфологическом развитии, благодаря более медленному расходованию желтка. Смещение на личиночный период закладки и окостенения преддвсалий и увеличение числа зубов (и, соответственно, массы костной ткани) в челюстных костях у БЛТо можно рассматривать как частичный возврат от глубоководной адаптивной нормы (Медников, 1987), приобретённой популяцией кБЛ.

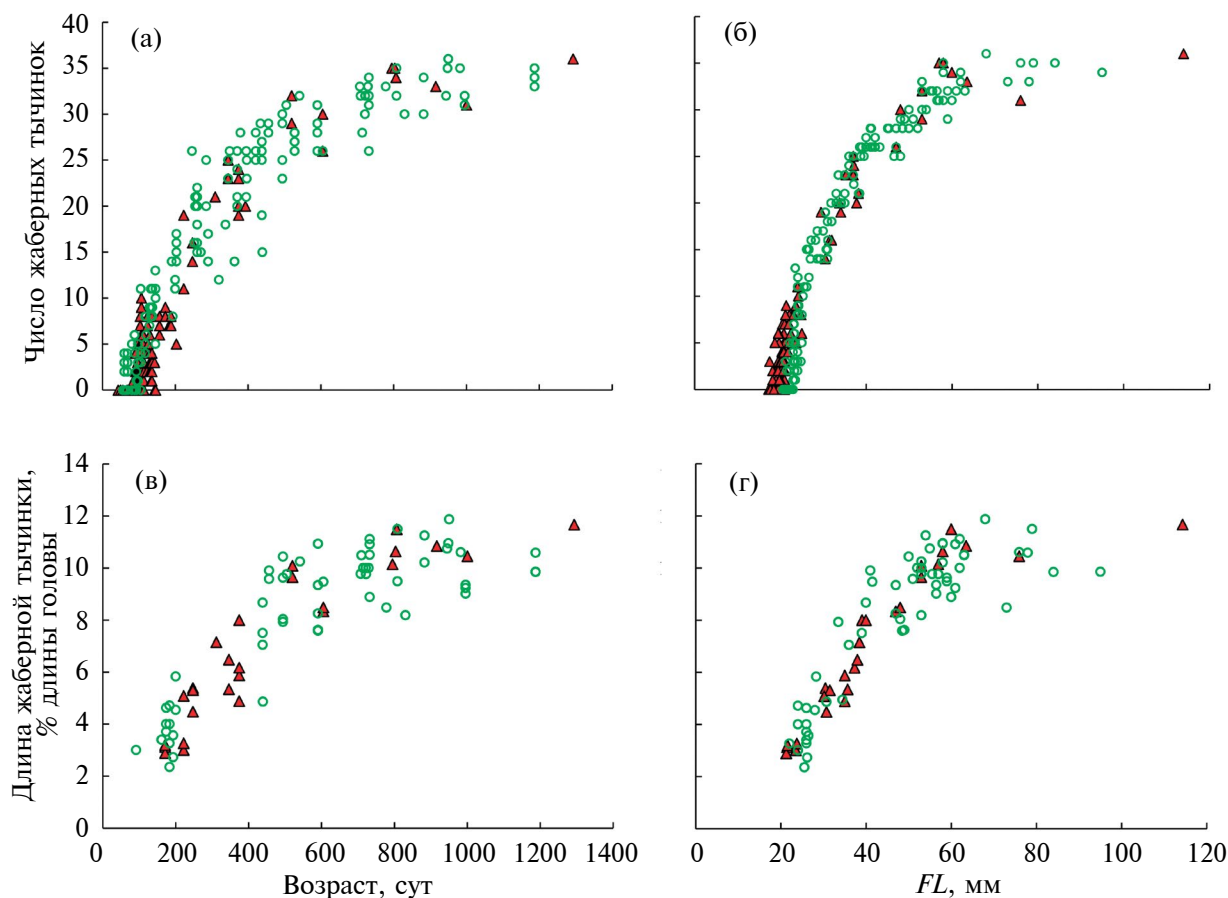


Рис. 12. Динамика изменения числа жаберных тычинок (а, б) и индекса длины наибольшей жаберной тычинки (в, г) в онтогенезе молоди реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо в связи с возрастом (а, в) и длиной тела (б, г). Обозначения см. на рис. 10.

Обращает на себя внимание отсутствие у части особей ТоБЛ третьего уростилярного позвонка, закладывающегося, как и второй уростилярный, краниально. При этом его отсутствие не компенсируется закладкой позвонка из каудального ряда, и на хорде у мальков сохраняется увеличенное расстояние, напоминающее пропуск одного позвонка. Три уростилярных позвонка, по мнению Норден (Norden, 1961) (у автора “3 upturned vertebrae”), характерны для всех представителей рода *Salvelinus*. Однако по результатам наших исследований третий уростилярный, заложившийся краниально, отсутствует у части пedomорфных мелких и карликовых гольцов из озёр Забайкалья (Пичугин, 2001, 2009б), у проходной формы северной мальмы *Salvelinus malma malma* (Пичугин, 2015) и замещается последним позвонком из каудального направления закладок. А у специализированных глубоководных карликов описано краниальное направление закладки не только третьего уростилярного, но и нескольких предстоящих

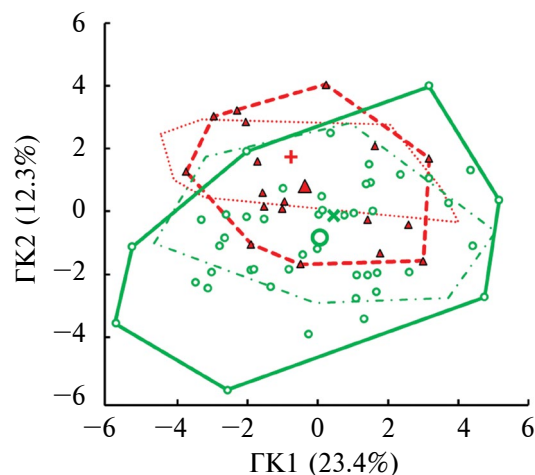


Рис. 13. Распределение выращенной в лаборатории молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (кТо) (—•—) и Большое Леприндо (кБЛ) (---•---) и их реципрокных гибридов ТоБЛ (—•—, o) и БЛТо (---•---, Δ) в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 параметров тела). Положение отдельных особей приведено только для гибридов. Показаны центроиды кластеров: (x) — кТо, (+) — кБЛ, (o) — ТоБЛ, (Δ) — БЛТо.

Таблица 6. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо (ТоБЛ) и особей чистой карликовой формы из оз. Токко (кТо)

Признак	Возраст после вылупления, сут							
	60–68		242–261		360–396		512–528	
	ТоБЛ (12)	кТо (10)	ТоБЛ (6)	кТо (9)	ТоБЛ (11)	кТо (11)	ТоБЛ (4)	кТо (3)
<i>FL</i> , мм	22.2	21.8	32.8	27.4	37.6	34.2	42.6	41.8
<i>P</i>	11.8	10.2	12.8	12.8	12.9	13.5	12.3	12.7
<i>D</i>	13.8	12.7	15.2	15.1	15.1	15.1	15.0	14.7
<i>A</i>	11.8	9.7	13.0	13.0	12.9	13.1	13.0	13.3
<i>V</i>	7.3	5.9	8.5	8.3	8.6	8.7	8.5	8.7
<i>Dn</i>	1.8	1.4	4.3	3.6	5.5	5.4	6.5	6.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	2.6	2.8	4.2	4.0	5.0	4.3
<i>An</i>	1.4	1.2	4.0	3.3	5.3	4.7	6.3	5.3
<i>Vn</i>	1.1	0.9	3.8	3.2	5.2	5.1	6.0	5.0
<i>Cn1</i>	3.9	3.4	6.5	5.8	8.2	7.8	8.9	9.3
<i>Cn2</i>	3.4	3.0	5.8	5.3	7.4	6.8	8.3	7.7
<i>Cn3</i>	4.3	3.5	7.5	6.7	9.4	8.5	9.9	10.0
<i>sp.br.</i>	1.0	1.0	18.8	14.7	23.1	21.1	26.8	27.0
<i>os.br.</i>	0.4	0.3	2.0	2.1	3.0	3.0	3.0	3.0
<i>r.br.</i>	8.3	6.3	11.3	10.8	11.6	11.1	11.4	11.7
<i>mx</i>	11.1	8.3	13.2	13.3	16.8	14.5	18.0	16.7
<i>pmx</i>	6.3	5.2	8.2	7.9	8.8	9.4	9.0	8.0
<i>dent</i>	3.1	3.0	5.3	4.6	5.5	5.5	6.0	6.0
<i>n_{dent}</i>	10.5	6.1	11.3	11.7	12.6	13.2	19.3	15.0
<i>ang</i>	1.7	0.9	3.3	2.4	3.5	4.0	4.0	4.0
<i>pop</i>	1.0	1.1	2.5	1.8	2.6	3.0	3.0	3.0
<i>psph</i>	2.3	2.2	3.8	3.9	4.5	4.6	5.0	4.0
<i>v</i>	0.8	0	2.3	2.0	2.8	2.0	3.0	3.0
<i>seth</i>	0.1	0	1.7	1.4	1.9	2.0	2.0	2.0
<i>fr</i>	1.3	1.2	3.4	2.9	3.8	3.5	4.0	4.0
<i>gl</i>	4.5	4.1	10.3	9.3	10.6	9.4	11.3	10.0
<i>vert</i>	1.0	0.3	3.2	2.6	3.3	3.0	4.0	3.0
<i>n_{vert}</i>	10.3	0.3	63.8	56.4	63.8	62.7	64.3	60.7
<i>pred</i>	0	0	6.5	4.3	14.3	14.7	17.8	16.7
<i>Dpt</i>	7.0	3.7	12.0	11.7	12.2	12.0	12.5	12.7
<i>Apt</i>	4.9	1.9	10.0	9.4	10.0	10.0	10.5	10.7

Таблица 7. Длина и возраст особей карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (кТО) и Большое Леприндо (кБЛ) и их реципрокных гибридов при закладке элементов скелета и наступлении событий раннего онтогенеза

Элемент скелета	Лабораторная серия			
	кТО	кБЛ	ТоБЛ	БЛТо
Закладка лучей в плавниках:				
<i>P</i> , начало	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 40–43
<i>P</i> , завершение	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>20.4–21.3</u> 94–96	<u>24.0</u> 60	<u>18.9–19.6</u> 80
<i>D</i> , начало	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 40–43
<i>D</i> , завершение	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>22.5–24.0</u> 130	<u>24.0</u> _{м60}	<u>18.5–21.3</u> 96
<i>V</i> , начало	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.3–19.5</u> 68
<i>V</i> , завершение	<u>23.6–24.0</u> 74	<u>23.5</u> 110	<u>22.5–23.0</u> 56	<u>18.8–20.3</u> _{м97}
Появление членистости лучей:				
<i>C</i>	<u>16.6–19.0</u> _{м25}	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 43
<i>D</i>	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>20.0–23.0</u> 96	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>20.0–20.1</u> 81
<i>P</i>	<u>24.7–25.5</u> 97–110	<u>26.5–32.0</u> 178	<u>24.0–25.0</u> 137	<u>29.5</u> 223
<i>V</i>	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>22.1–24.0</u> 143–146	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>22.8–24.2</u> 104–107
Начало закладки костного элемента:				
praemaxillare	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>20.1–20.4</u> 38	<u>17.9–18.0</u> 43
жаберные лучи	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>20.0–20.4</u> 38	<u>18.8–19.8</u> 43–50
glossohyale	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>21.0</u> 81	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 40–43
praeoperculum	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>20.4</u> 45	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>18.8</u> 43
frontale	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>20.4</u> 94	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>18.9–19.6</u> 80
невральные отростки	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>17.5–20.5</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>18.2</u> 68
жаберные тычинки на 1–й дуге слева	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>21.3–23.0</u> 96	<u>23.4</u> 60	<u>19.0–20.3</u> 85–91
ceratobranchiale	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>21.3–23.0</u> 96	<u>23.4</u> 60	<u>19.0–20.3</u> 85–91
Жаберные лучи, завершение закладки	<u>24.5–24.8</u> 103–110	<u>30.0–32.0</u> 178	<u>24.0</u> 105	<u>30.5</u> 247
Тела позвонков, первый зачаток	<u>21.6–23.5</u> 66	<u>22.0</u> 89	<u>21.0–24.8</u> 55–60	<u>19.0</u> 85
Полный ряд позвонков	<u>27.2–32.0</u> 137–178	<u>24.2</u> 163	<u>26.1</u> 133	<u>29.5</u> 223
Предорсалии	<u>30.6</u> 243	<u>32.0</u> 557	<u>38.5</u> 246	<u>38.2</u> 310
Другие особенности раннего онтогенеза:				
переход на этап смешанного питания	<u>21.0–22.5</u> 50	<u>17.5–23.1</u> 62–87	<u>22.0–23.2</u> 46	<u>18.9–20.1</u> 75
появление воздуха в плавательном пузыре	<u>21.0–22.5</u> 50	<u>17.5–23.1</u> 62–87	<u>22.0–23.2</u> 46	<u>18.9–20.1</u> 86–87

Примечание. *P*, *D*, *V*, *C* – плавники соответственно грудной, спинной, брюшной и хвостовой. Над чертой – длина тела по Смитту (*FL*), мм; под чертой – возраст после вылупления, сут.

Таблица 8. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самцов карликовой формы из оз. Токко (БЛТо), а также особей чистой карликовой формы из оз. Большое Леприндо (кБЛ)

Признак	Возраст после вылупления, сут					
	48–55		96–107		168–190	
	БЛТо (3)	кБЛ (5)	БЛТо (36)	кБЛ (16)	БЛТо (7)	кБЛ (11)
<i>FL</i> , мм	19.6	20.5	20.5	20.7	21.6	25.0
<i>P</i>	6.0	7.8	11.4	8.5	12.3	12.6
<i>D</i>	9.3	11.0	13.4	9.7	14.0	14.1
<i>A</i>	0	7.8	11.4	6.9	12.0	12.7
<i>V</i>	0	1.0	7.3	3.6	8.6	8.4
<i>Dn</i>	1.0	1.0	1.6	1.2	2.0	2.5
<i>Pn</i>	1.0	1.0	1.0	0.9	1.0	1.3
<i>An</i>	0	1.0	1.3	0.9	1.6	2.3
<i>Vn</i>	0	0.4	1.1	0.6	1.3	1.5
<i>Cn1</i>	2.0	2.2	3.6	2.9	4.0	4.5
<i>Cn2</i>	2.0	2.2	3.2	2.6	3.6	4.3
<i>Cn3</i>	2.0	2.4	4.0	3.0	4.4	5.1
<i>sp.br.</i>	0	0	2.8	1.1	7.7	7.2
<i>os.br.</i>	0	0	0.8	0.7	1.0	1.0
<i>r.br.</i>	4.3	4.5	7.7	6.3	9.0	9.6
<i>mx</i>	5.3	4.8	10.1	8.3	12.0	10.7
<i>pmx</i>	4.0	2.8	6.3	5.6	8.0	6.3
<i>dent</i>	3.0	3.0	3.2	2.9	3.5	3.5
<i>n_{dent}</i>	6.7	3.6	10.1	7.6	13.0	9.5
<i>ang</i>	0.1	1.0	1.5	1.4	2.2	2.3
<i>pop</i>	0	0.2	1.0	0.8	1.1	1.3
<i>psph</i>	1.0	1.4	2.4	2.1	3.0	3.1
<i>v</i>	0	0	1.0	0.6	1.9	1.6
<i>seth</i>	0	0	0.2	0	0.6	1.0
<i>fr</i>	0	0	1.3	0.6	1.6	1.8
<i>gl</i>	3.0	1.0	7.4	5.6	8.9	8.5
<i>vert</i>	0	0	0.7	0.7	1.3	2.3
<i>n_{vert}</i>	0	0	7.3	3.9	19.6	34.5
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dpt</i>	0	0	8.6	3.9	10.6	10.6
<i>Apt</i>	0	0	5.4	1.8	8.6	8.7

(a)



(б)



Рис. 14. Прижизненная окраска трёхлетних особей реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо: а – ТоБЛ, б – БЛТо.

(a)



(б)



Рис. 15. Степень расхождения желтка на начало периода закладки осевого скелета (тел позвонков) у реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо: а – ТоБЛ, б – БЛТо.

позвонков хвостового отдела (Пичугин, 2009б). Единично четвёртый позвонок из краниального ряда зачатков, названный нами *U4*, отмечен и у гибридов ТоБЛ (рис. 46). Можно предположить, что закладки туловищных и последних хвостовых позвонков обеспечиваются разными регуляторами экспрессии генов, которые могут конфликтовать при гибридизации форм с разным числом уростилярных и каудальных позвонков, образуя аномалии положения и формы последних позвонков, даже их срастание, как у одного из мальков БЛТо. Не исключено, что проникновение скелетогенных клеток в хорду, чаще всего выявлявшееся в хвостовом отделе позвоночника, также является следствием конфликта регуляторов. К сожалению, известные нам современные генетические исследования посвящены микроэволюционным трансформациям регуляторов экспрессии генов оси краниофациального развития у эмбрионов морфологически различных форм арктических гольцов (Ahi et al., 2014; Beck et al., 2018; Horta-Lacueva et al., 2023). Особенности регуляции развития и морфогенетических движений клеток остеогенного ряда пока мало изучены, в значительной мере гипотетичны (Гилберт, 1994).

Резюмируя, гибридизация карликовых гольцов рода *Salvelinus* из двух озёр привела к конфликту тех частей материнской и отцовской программ развития, по которым произошла затронувшая геном специализация чистых форм. Этот конфликт проявляется в задержке (ретардации) наступления тех этапов, в которых различия регуляторов наиболее значимы, появлению аномалий и частных гетерохроний развития, которые оказываются одним из возможных нелетальных решений этого конфликта. Выявленные летальные и снижающие жизнеспособность нелетальные аномалии развития гибридов и вместе с тем значимая доля нормально развивающихся гибридных особей свидетельствуют о наличии выраженной, но неполной постзиготической репродуктивной изоляции между родительскими формами. Для подтверждения этого вывода, однако, требуются данные о фертильности гибридов, которые не удалось получить в нашем эксперименте, закончившемся раньше достижения ими половозрелости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.П. Самусенку и А.Л. Юрьеву (Иркутский государственный университет) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00014 (<https://rscf.ru/project/23-24-00014/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, Северное Забайкалье // *Вопр. ихтиологии*. Т. 54. № 4. С. 387–412. <https://doi.org/10.7868/S0042875214040018>
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др. 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // *Там же*. Т. 59. № 4. С. 430–447. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>
- Алексеев С.С., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2021. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (Северное Забайкалье) // *Там же*. Т. 61. № 1. С. 65–87. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010021>
- Гилберт С. 1994. Биология развития. Т. 2. М.: Мир, 235 с.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // *Журн. общ. биологии*. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 264 с.
- Пичугин М.Ю. 2001. О темпе и особенностях раннего развития карликового гольца р. *Salvelinus* оз. Гольцовое (бассейн р. Чары, Забайкалье) // *Тр. каф. зоологии позвоночных ИГУ*. Т. 1. С. 91–97.
- Пичугин М.Ю. 2009а. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 2. С. 240–253.
- Пичугин М.Ю. 2009б. Развитие элементов скелета у молоди карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // *Там же*. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // *Там же*. Т. 55. № 4. С. 435–452. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>.
- Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В. 2011. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // *Там же*. Т. 51. № 2. С. 260–274.

- Пичугин М.Ю., Коростелёв Н.Б., Алексеев С.С. 2023. Особенности раннего онтогенеза карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр Токко и Большое Леприндо (Забайкалье). 1. Чистые формы // Там же. Т. 63. № 6. С. 675–703.
<https://doi.org/10.31857/S004287522306019X>
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A. et al. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // *EvoDevo*. V. 5. № 1. Article 40.
<https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-40>
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M. Yu. 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // *Environ. Biol. Fish.* V. 64. № 1–3. P. 97–114.
<https://doi.org/10.1023/A:1016050018875>
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // *J. Fish Biol.* V. 75. № 2. P. 368–392.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Beck S.V., Räsänen K., Ahi E.P. et al. 2018. Gene expression in the phenotypically plastic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a focus on growth and ossification at early stages of development // *Evol. Dev.* V. 21. № 1. P. 16–30.
<https://doi.org/10.1111/ede.12275>
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok 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>
- Eiríksson G.M., Skúlason S., Snorrason S.S. 1999. Heterochrony in skeletal development and body size in progeny of two morphs of Arctic charr from Thingvallavatn, Iceland // *J. Fish Biol.* V. 55. № sA. P. 175–185.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb01054.x>
- Horta-Lacueva Q.J.-B., Jónsson Z.O., Thorholludottir D.A.V. et al. 2023. Rapid and biased evolution of canalization during adaptive divergence revealed by dominance in gene expression variability during Arctic charr early development // *Commun. Biol.* V. 6. № 1. Article 897.
<https://doi.org/10.1038/s42003-023-05264-5>
- Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A. et al. 2020. Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish // *PLoS Genetics*. V. 16. № 4. Article e1008658.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658>
- Kapralova K.H. 2014. Study of morphogenesis and miRNA expression associated with craniofacial diversity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs: PhD Thesis. Reykjavík: Univ. Iceland, 189 p.
- Korwin-Kossakowski M. 2012. Fish hatching strategies: a review // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 22. № 1. P. 225–240.
<https://doi.org/10.1007/s11160-011-9233-7>
- Norden C.R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 18. № 5. P. 679–791.
<https://doi.org/10.1139/f61-052>
- Østbye K., Hassve M.H., Peris Tamayo A.-M. et al. 2020. “And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee”: four morphs of Arctic charr adapting to a depth gradient in Lake Tinnsjøen // *Evol. Appl.* V. 13. № 6. P. 1240–1261.
<https://doi.org/10.1111/eva.12983>
- Reist J.D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63. № 6. P. 1429–1439.
<https://doi.org/10.1139/z85-213>
- Rounsefell G.A. 1962. Relationship among North American Salmonidae // *Fish. Bull.* V. 62. P. 235–269.
- Søreide F., Dolmen D., Hindar K. 2006. Den mystiske dypvannsfisken i Tinnsjøen // *Fauna*. V. 59. P. 122–129.

PECULIARITIES OF EARLY ONTOGENY OF DWARF FORMS OF ARCTIC CHARR *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) FROM LAKES TOKKO AND BOL'SHOE LEPRINDO (TRANSBAIKALIA). 2. RECIPROCAL HYBRIDS

M. Yu. Pichugin^{1, 3, *}, N. B. Korostelev², and S. S. Alekseyev³

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

³ Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Growth, peculiarities and anomalies of the ossification and development of skeletal elements, as well as body proportions and meristic characters of laboratory-reared larvae and fry of two lacustrine dwarf forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex from lakes Tokko and Bol'shoe Leprindo (Transbaikalia) were studied. Retardations of the formation of blood cells, anomalies of morpho- and osteogenesis, and increased mortality of unhatched embryos, free embryos and prelarvae of reciprocal hybrids were revealed. Initial characteristics of prelarvae, linear growth, rate of osteogenesis, body proportions, and colouration of hybrid individuals matched matroclinal developmental pattern. Heterochrony of the ossification of vertebral centra was revealed in prelarvae of the hybrid between females from Lake Tokko and males of the deep-water form from Lake Bol'shoe Leprindo. Their ossification was displaced to an earlier stage in the typical ossification and differentiation sequence of skull bones and fin rays, which indicates the presence of respective regulator in parental genome. Such effect was not observed in reciprocal hybrid; however, it demonstrated earlier ossification of predorsalia than the pure form from Lake Bol'shoe Leprindo. The formation of morphological features in the ontogeny of hybrid larvae and juveniles as compared with parental forms was traced. All lethal anomalies of reciprocal hybrids and non-lethal anomalies influencing their viability as well as accelerated use of yolk by hybrids between the females from Lake Bol'shoe Leprindo and males from Lake Tokko, which resulted in mass mortality of prelarvae and weak development of the skeleton of early larvae are considered as the elements of post-zygotic reproductive isolation between pure forms of gen. *Salvelinus* from the two lakes. This isolation is obviously incomplete since part of hybrid individuals developed normally, though their fertility remains unknown.

Keywords: Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex, reciprocal hybrids of dwarf lacustrine forms, development, osteogenesis, heterochronies, pre-larva, larva, juvenile, skeletal anomalies, reproductive isolation.

УДК 597.552.51.575.86.591.37/46

СОСТОЯНИЕ ГОНАД ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КУНДЖИ *SALVELINUS LEUCOMAENIS*, СЕВЕРНОЙ МАЛЬМЫ *S. MALMA* И ГИБРИДОВ КУНДЖА × МАЛЬМА РЕКИ УТХОЛОК В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ У ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE)

© 2024 г. К. В. Кузищин¹, *, Н. Г. Емельянова¹, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 22.12.2023 г.

В результате макро- и микроскопического исследований состояния гонад производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма из р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) в посленерестовый период каких-либо аномалий в строении половых желёз и их цитологическом состоянии не выявлено. В генеративной ткани семенников и яичников обнаружены половые клетки последующих генераций, что указывает на способность отнерестившихся особей к повторному созреванию и размножению на следующий год. Состояние гонад гибридных особей в полной мере соответствует таковому полициклических лососёвых рыб (Salmonidae) и не отличается от родительских видов — кунджи и мальмы, гаметогенез у них протекает без видимых отклонений. Это свидетельствует о потенциальной способности гибридов р. Утхолок к воспроизводству и поддержанию собственной популяции в отличие от множества других случаев межвидовой гибридной зоны у лососёвых рыб, описанных в литературе. Полученные данные по состоянию половых желёз и результаты проведённого ранее генетического анализа гибридов указывают на такую важную особенность гибридной зоны “Река Утхолок” у гольцов рода *Salvelinus*, как переход всей системы в состояние так называемого “роя гибридов”. В связи с этим вероятен сценарий, когда гибриды могут перейти на следующий этап микроэволюционных процессов, приводящий их к изоляции от родительских видов.

Ключевые слова: кунджа, мальма, межвидовые гибриды, производители, гонады, гаметогенез, половое созревание.

DOI: 10.31857/S0042875224050032 EDN: QYTONO

Межвидовая гибридная зона у растений и животных широко встречается в природных условиях, но её эволюционное значение неоднозначно и является предметом дискуссий (Lewontin, Birch, 1966; Arnold, 1997; Ellstrand et al., 1999; Seehausen, 2004; Fitzpatrick et al., 2010; Berbel-Filho et al., 2022). Это явление часто рассматривают как важный путь видообразования и фактор, обеспечивающий усиленную адаптивную радиацию (DeMarais et al., 1992; Ellstrand et al., 1999; Allendorf et al., 2001; Muka, 2001; Seehausen, 2004; Fitzpatrick et al., 2010; Broughton et al., 2011; Litsios, Salamin, 2014; Fukui, Koizumi, 2020). В то же время гибридная зона может быть угрозой для биоразнообразия из-за возможности вытеснения гибридами родительских и других видов (Echelle, Connor, 1989; Dowling, Childs, 1992; Hata et al., 2019).

Среди позвоночных животных межвидовая гибридная зона чаще всего наблюдается у лучепёрых рыб (Actinopterygii) (Campton, 1987; Smith, 1992; Arnold, 1997; Dowling, Secor, 1997; Scribner et al., 2000; Gerber et al., 2001; Rahman et al., 2018). Считают, что гибридная зона является одним из ключевых процессов, влияющих на эволюционное развитие ряда таксонов рыб и путей их адаптации к меняющимся условиям существования (Lewontin, Birch, 1966; Arnold, 1997; Dowling, Secor, 1997; Scribner et al., 2000). Результат гибридной зоны в природной среде может быть остановлен в многообразных проявлениях пре- и постзиготических барьеров, отбора против гибридов и рекомбинантных генотипов или продуктивного ассортативного скрещивания (Harrison, Bogdanowicz, 1997; Epifanio, Philipp, 2000; Albert et al., 2006; Nolte et al., 2006).

Одной из важнейших проблем межвидовой гибридизации является способность гибридов к половому созреванию и воспроизводству, то есть к возможности дальнейшего протекания микроэволюционных процессов (Muka, 2001; Mallet, 2007; Bolnick, 2009). В ряде природных ситуаций установлено, что при скрещивании симпатричных видов отсутствуют постзиготические барьеры и гибридизация протекает успешно при формировании гибридного потомства первого поколения (Redenbach, Taylor, 2003; Evolution illuminated ..., 2004; Rubidge, Taylor, 2004; Taylor, 2004; Rogers, Bernatchez, 2006). В то же время дальнейшая судьба гибридов часто бывает неоднозначна, так как далеко не всегда гибриды способны производить полноценные половые продукты (Suzuki, Fukuda, 1971, 1973, 1974; Kirczuk et al., 2012; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020). Известно, что в ряде случаев отбор действует против гибридизации через: 1) стерильность гибридов F1; 2) пониженные фертильность гибридов F1 и их способность к воспроизводству более одного раза в жизни и 3) стерильность или низкую фертильность гибридов F2 ... Fn (Blanc, Chevassus, 1986; Blanc et al., 1992; Hamaguchi, Sakaizumi, 1992; Stoumboudi et al., 1992; Kanda et al., 2002; Muhlfeld et al., 2009; Kirczuk et al., 2012; Berbel-Filho et al., 2022).

У некоторых групп рыб известны случаи формирования плодовитых межвидовых гибридных линий, размножающихся “в себе”. Такие виды описаны у цихлид (Cichlidae) из Великих Африканских озёр (Keller et al., 2013; Taylor, Larson, 2019), карповых (Cyprinidae) Северной Америки (Tsai, Zeisel, 1969; DeMarais et al., 1992; Broughton et al., 2011) и центарховых (Centrarchidae) (Jennings, Philipp, 2002; Bolnick, Near, 2005; Bolnick, 2009).

У лососёвых рыб (Salmonidae) большинство случаев межвидовой гибридизации в природных условиях при отсутствии антропогенного воздействия (трансформации водоёмов или интродукции чужеродных видов) выявлено у гольцов рода *Salvelinus* (Hammar et al., 1991; Verspoor, Hammar, 1991; Bernatchez et al., 1995; Baxter et al., 1997; Радченко, 2004; May-McNally et al., 2015). Описанные у гольцов случаи относятся к отдалённой во времени гибридизации, или “призракам прошлой гибридизации”, которая произошла, по мнению разных исследователей, во времена послеледникового расселения, тогда как гибриды F1 в настоящее время встречаются крайне редко (Glémet et al., 1998; Wilson,

Bernatchez, 1998; Redenbach, Taylor, 2002; Woram et al., 2004). В связи с этим вопрос о формировании у гольцов в условиях природных водоёмов плодовитых межвидовых гибридных линий, способных к воспроизводству “в себе” или к реципрокному скрещиванию с родительскими видами, почти не рассматривали. Единственным исключением является случай массовой перманентной межвидовой гибридизации между кунджами *S. leucomaenis* и северной мальмой *S. malma* (далее по тексту – мальма) в реках Северо-Западной Камчатки (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023). Так, в р. Утхолок в 2003–2023 гг. обнаружены межвидовые гибриды – самцы и самки, достигающие половой зрелости, принимающие участие в нересте и способные давать потомство, что подтверждается нахождением гибридов F2 и Fn (Груздева и др., 2020). Таким образом, учитывая фертильность гибридов, есть основания полагать, что в этой реке происходит формирование гибридной линии, способной к воспроизводству, и тем самым имеют место начальные этапы процесса видообразования. В связи с этим представляется важным изучение особенностей гаметогенеза гибридов, выявление возможных отклонений в строении генеративных тканей и способности давать потомство в сравнении с родительскими видами. Кунджа и мальма – полициклические виды, которые на севере ареала (Камчатка и северо-восток Азии) размножаются после созревания ежегодно и много раз в течение жизни (Гудков, Скопец, 1987; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007). Учитывая, что у рыб гибриды часто созревают только однажды или имеют пониженную фертильность после первого размножения (Kanda et al., 2002; Muhlfeld et al., 2009; Kirczuk et al., 2012), особый интерес представляет состояние половых желёз половозрелых гибридов и их способность к многократному нересту. Поэтому цель нашего исследования – проанализировать строение гонад и процессов гаметогенеза у производителей кунджи, мальмы и их гибридов после нереста для выявления способности к репродукции у гибридной линии гольцов из рек Северо-Западной Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в сентябре–октябре 2016–2022 гг. в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка. Описание реки приведено в предыдущих работах (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2020). Гонады для гистологического анализа

брали у рыб, отловленных в октябре 2022 г. Сбор материала проводили на участках удалённого на ~ 40–45 км от устья среднего течения реки. Рыб отлавливали удебными снастями. Гибридов выявляли по внешнему облику и окраске и позднее верифицировали в лаборатории методами популяционно-генетического анализа с помощью микросателлитных маркеров ядерной ДНК. Изображения родительских видов и гибридов, описание методики верификации приведены в публикациях Груздевой с соавторами (2018, 2020). Всех отловленных рыб непосредственно после поимки усыпляли шадящим путём, помещая их в раствор MS-222 (Ackerman et al., 2005; Guide ..., 2019), затем подвергали полному биологическому анализу (Правдин, 1966). Стадии зрелости гонад определяли по шестибалльной шкале (Мурза, Христов, 1991; Макеева, 1992). У производителей визуально оценивали состояние половых желёз — их форму, цвет, а также исследовали наличие и отсутствие аномалий (фенодевиантов) в строении, учитывая ранее описанные случаи (Микодина и др., 2001; Микодина, Пукова, 2002; Углова и др., 2017). У самцов отмечали в разных участках семенников невыметанную сперму, у самок — цвет и число невыметанных икринок, с помощью штангенциркуля определяли их диаметр. Возраст кунджи, мальмы и гибридов определяли по отолитам в соответствии с общепринятой методикой, учитывая рекомендации Гудкова и Скопца (1989). Всего для визуального анализа использовано 107 экз.: 35 кунджи, 21 мальма, 51 гибрид.

Фрагменты гонад двух видов голец и их гибридов фиксировали жидкостью Буэна. Гистологическую обработку проб проводили по стандартной методике (Микодина и др., 2009). Исследовали гонады 10 самок и 10 самцов кунджи, девяти самок и четырёх самцов мальмы, 11 самок и четырёх самцов гибридов. Для кислотно-спиртовой проводки использовали автоматическую станцию Microm STP 120, заливку в парафин проводили на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 3–5 мкм, сделанные на микротоме HM 440E (все приборы фирмы “Thermo Fisher Scientific Inc.”, США), последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, Левинсон, 1957). Для изучения и фотосъёмки препаратов использовали световой микроскоп OLYMPUS BX45 с цифровой фотокамерой OLYMPUS DP25 (Япония). Измерения половых клеток проводили в программе ImageJ (<https://imagej.net/ij/>) на микрофотографиях гистологических препаратов.

Определяли (в %) отношение диаметра ядра к диаметру ооцита (ЯО).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Некоторые особенности биологии производителей голец и их гибридов после нереста

Нерест кунджи и мальмы в бассейне р. Утхолок приурочен к многочисленным притокам среднего и верхнего течения; нерест кунджи проходит в начале—середине сентября, нерест мальмы — с первой недели октября (Пичугин, 2015; Павлов и др., 2016; наши данные). Отнерестившиеся производители кунджи совершают миграцию из притоков и появляются в участках основного русла в среднем течении реки (удаление от устья 30 км и выше) с третьей декады сентября. Их численность и частота встречаемости связаны с определяющими температурный режим реки погодными-климатическими условиями года. В годы, когда температура воды в русле реки к середине сентября (2017–2021 гг.) опускается до 8°C и ниже, отнерестившиеся производители кунджи появляются в основном русле с 18–20 сентября. В относительно тёплые годы (2023), когда осеннее охлаждение воды задерживается до последних чисел сентября, такие производители кунджи появляются в русле в первых числах октября. Кроме того, их скат из притоков зависит и от паводковой ситуации — в годы с высоким осенним паводком (2016, 2022) их появление в русле происходит без чёткой зависимости от температуры воды.

Отнерестившиеся производители мальмы появляются в основном русле реки существенно позже, к середине октября, что соответствует более поздним срокам нереста этого вида голец.

Отнерестившиеся производители гибридов кунджа × мальма появляются в основном русле реки одновременно с таковыми кунджи. Тем самым есть основания полагать, что сроки нереста гибридов, а также общая локализация нерестилищ в речной системе у кунджи и гибридных особей очень сходные.

Таким образом, осенью, после нереста кунджи, мальмы и гибридов для производителей характерны быстрый скат из нерестовых притоков и распределение по среднему течению р. Утхолок. Расселившись по основному руслу, такие особи обоих видов голец и гибридов проявляют высокую пищевую активность (у >90% особей в желудках была пища). Они питаются разнообразным кормом, главным об-

разом, личинками амфибиотических насекомых (Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera) и икрой тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.). Рыбной пищи в желудках не обнаружено, что может быть следствием крайне низкой плотности молоди рыб на участках среднего течения реки поздней осенью. В годы с высоким и продолжительным осенним паводком доля икры тихоокеанских лососей в пище гольцов и гибридов выше, вероятно, из-за эффекта размывания бугров сильным течением. Заметных различий в составе потребляемых кормовых объектов у производителей разных видов и гибридов не выявлено.

Характеристика отнерестившихся производителей

Самцы и самки кунджи имеют наибольшие средние длину и массу тела, мальмы — наименьшие, гибриды занимают промежуточное положение (таблица). Возраст кунджи варьировал от 6+ до 9+ (чаще 8+), мальмы — от 5+ до 8+ (чаще 6+), гибридов — от 6+ до 9+ (чаще 7+). Отнерестившиеся производители кунджи, мальмы и их гибридов имели ярко выраженный брачный наряд.

Состояние гонад (макроскопическое исследование)

Семенники и яичники у кунджи ($n = 35$) и мальмы ($n = 21$) в целом сходны. Семенники представляют собой вытянутые, спавшиеся тяжи фиолетового цвета, несколько расширенные в передней части. При этом семенники мальмы после нереста имеют существенно больший объём невыметанной спермы по сравнению с кунджей. Фенодевианты в строении семенников и яичников кунджи и мальмы не выявлены.

У самок кунджи в полости тела 5–12 (чаще 6) невыметанных икринок жёлтого цвета, у самок мальмы — 4–11 (чаще 6) икринок оранжевого или ярко-оранжевого цвета, у самок-гибридов 5–10 (чаще 6) икринок светло-оранжевого (у 9 экз.) или жёлтого (у 2 экз.) цвета. У двух самок кунджи помимо невыметанных икринок текущей генерации под печенью обнаружены спавшиеся оболочки икринок, всего вероятнее, от предыдущего нереста. Очевидно, что эти две самки размножались как минимум уже дважды в жизни. Диаметр икринок был наибольшим у кунджи, наименьшим у мальмы и промежуточным у гибридов (таблица).

Гонады у отнерестившихся *самцов-гибридов* представляют собой полупустые спавшиеся структуры в виде тяжей, имевших небольшое расширение в передней части (рис. 1а). В семенниках всех исследованных самцов ($n = 27$ за все годы) отмечена невыметанная сперма. Чаще всего она сосредоточена в передней части семенников. В задней части семенники спавшиеся, более тонкие по сравнению с передней и средней частями. Цвет семенников иссиня-бордовый с хорошо видимыми крупными кровеносными сосудами по поверхности. Семяпроводы интенсивно бордовые или фиолетовые. За все годы наблюдений не обнаружено видимых фенодевиантов в строении семенников гибридных особей — отсутствуют поперечные перетяжки семенника, не отмечено фрагментирования на лопасти (доли), не выявлено интенсивного развития соединительной или жировой ткани в семенниках. Как правило, левый и правый семенники самцов-гибридов сходны по размеру, не отмечено их заметной асимметрии.

Гонады *самок-гибридов* ($n = 24$) спавшиеся, но при этом по всей их длине проступают зернистые структуры с хорошо различимыми ооци-

Биологические показатели использованных для гистологического исследования производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма

Вид	Пол	Число рыб, экз.	FL, мм	Масса тела, г	Диаметр икринки, мм
Кунджа	Самцы	10	494 (430–546)	1010 (710–1580)	
	Самки	10	522 (475–600)	1188 (860–1770)	5.05 (5.0–5.3)
Мальма	Самцы	4	398 (345–425)	510 (290–670)	
	Самки	9	387 (364–420)	418 (330–530)	4.46 (4.4–4.6)
Кунджа × мальма	Самцы	4	477 (475–505)	939 (990–1010)	
	Самки	11	441 (316–518)	680 (320–900)	4.82 (4.7–4.9)

Примечание. FL — длина тела по Смитту; перед скобками — среднее значение, в скобках пределы варьирования показателя.



Рис. 1. Гонады гибридов *Salvelinus leucomaenis* × *S. malma* в период после нереста, внешний вид: а – самец FL 420 мм, масса тела 480 г, VI–II (VI–III) стадия зрелости гонад, 01.10.2017 г.; б – самка FL 468 мм, 550 г, VI–III, 06.10.2017 г.: 1 – яичник, видны принадлежащие к разным генерациям ооциты разного размера; 2 – ткань спавшегося после нереста яичника с крупными кровеносными сосудами; 3 – невыметанная икринка.

тами следующей генерации (рис. 1б). Яичники бледного цвета, ооциты следующей генерации бледно-жёлтые, жёлтые или белёсые. У самок в полости тела остаются невыметанные икринки текущей генерации. Никаких видимых аномалий в строении яичников не выявлено – за все годы наблюдений не обнаружены жировые опухоли, гематомы, заметная асимметрии левого и правого яичников, разрастание соединительной ткани.

Цитологическое состояние гонад

Кунджа. Яичники самок находятся на III ($n = 5$) и VI–III ($n = 2$) стадиях зрелости. У всех особей отмечены ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза (рис. 2а). Наиболее крупные превителлогенные ооциты имеют диаметр ~370 мкм, их ЯО составляет 32–37%. Диаметр большей части вителлогенных ооцитов 450–700 мкм, ЯО 24–31%. У всех самок встречаются клетки в состоянии деструкции, в основном вителлогенные и реже превителлогенные, но число их очень незначительно (рис. 2б). Строма яичников более васкуляризирована в непосредственной близости от таких клеток. Максимальный диаметр вителлогенных ооцитов ~1300 мкм, ЯО 16–17%. Лучистая оболочка наиболее крупных ооцитов имеет толщину ~

15–17 мкм, она двуслойная; толщина внутреннего слоя 5–6, наружного – 10–11 мкм (рис. 2а). Цитоплазма наиболее крупных ооцитов периода вителлогенеза сильно вакуолизирована. В яичниках отнерестившихся самок многочисленны пустые фолликулы.

Гонады исследованных самцов кунджи находятся на II ($n = 5$), IV ($n = 1$) и VI–II ($n = 4$) стадиях зрелости. В семенниках II стадии зрелости половые клетки представлены только сперматогониями разных порядков. Диаметр сперматогониев 8–15 мкм, доминируют клетки размером 12–13 мкм. У самца с гонадами IV стадии зрелости семенные каналцы заполнены сперматозоидами (рис. 2в), тогда как у самцов VI–II стадии большая часть семенных каналцев находится полностью в состоянии выбоя, а в некоторых ещё имеются остаточные невыметанные сперматозоиды. Половые клетки следующей генерации представлены только сперматогониями (рис. 2г).

Мальма. По данным микроскопического анализа, гонады самок находятся на III ($n = 4$) и VI–III ($n = 5$) стадиях зрелости. У всех особей отмечены ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза, у отнерестившихся самок многочисленны опустевшие фолликулы (рис. 3а). Диаметр превителлогенных ооцитов варьирует от 70 до 270 мкм, ЯО составляет 35–60%.

Ооциты начала периода вителлогенеза имеют диаметр 280–440 мкм, ЯО 26–40%. У таких ооцитов имеются один–два ряда вакуолей в периферической цитоплазме. Большая часть вителлогенных ооцитов диаметром 700–900 мкм характеризуется более вакуолизированной цитоплазмой, ЯО 19–26%. В таких клетках вакуоли немного не достигают центральной части цитоплазмы. Ооциты максимального диаметра (1000–1200 мкм) немногочисленны, ЯО 13–16%, вакуолизация ещё значительнее и может занимать 2/3 цитоплазмы. У таких ооцитов хорошо заметна формирующаяся двуслойная лучистая оболочка (*zona radiata*), толщина которой составляет 12.5 мкм (рис. 3б). Толщина внутреннего её слоя 3.7 мкм, наружного – 8.8 мкм. Как у отнерестившихся, так и у не участвовавших в нересте самок имеются отдельные разрушающиеся вителлогенные ооциты. Иногда встречаются и единичные разрушающиеся превителлогенные клетки. Весьма значительна васкуляризация таких яичников в местах локализации разрушающихся ооцитов (рис. 3в).

Гонады исследованных самцов мальмы ($n = 4$) находятся на II стадии зрелости. Диаметр спер-

матогониев соответствует таковому кунджи, доминируют клетки размером 12–13 мкм (рис. 3г). В семенных канальцах имеются слабовыраженные просветы.

Гибриды кунджа × мальма. Гонады гибридных самок находятся на III ($n = 6$) и VI–III ($n = 5$) стадиях зрелости. В яичниках всех особей имеются ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза. Наиболее крупные превителлогенные ооциты имеют диаметр ~ 370 мкм. Доминируют вителлогенные клетки диаметром 420–750 мкм, ЯО 24–32% (рис. 4а). Как и у предыдущих видов, у всех самок встречается незначительное число вителлогенных ооцитов в состоянии деструкции (рис. 4б). Строма яичников около таких ооцитов сильнее васкуляризирована. Максимальный диаметр вителлогенных ооцитов составляет ~1300–1370 мкм, ЯО 12%. Наиболее крупные ооциты отмечены как у отнерестившихся особей, так и у рыб, не участвовавших в нересте. Лучистая оболочка таких ооцитов имеет толщину 15.0–17.5 мкм, толщина внутреннего и наружного слоёв соответственно 5.0 и 10.0–12.5 мкм (рис. 4в). В яич-

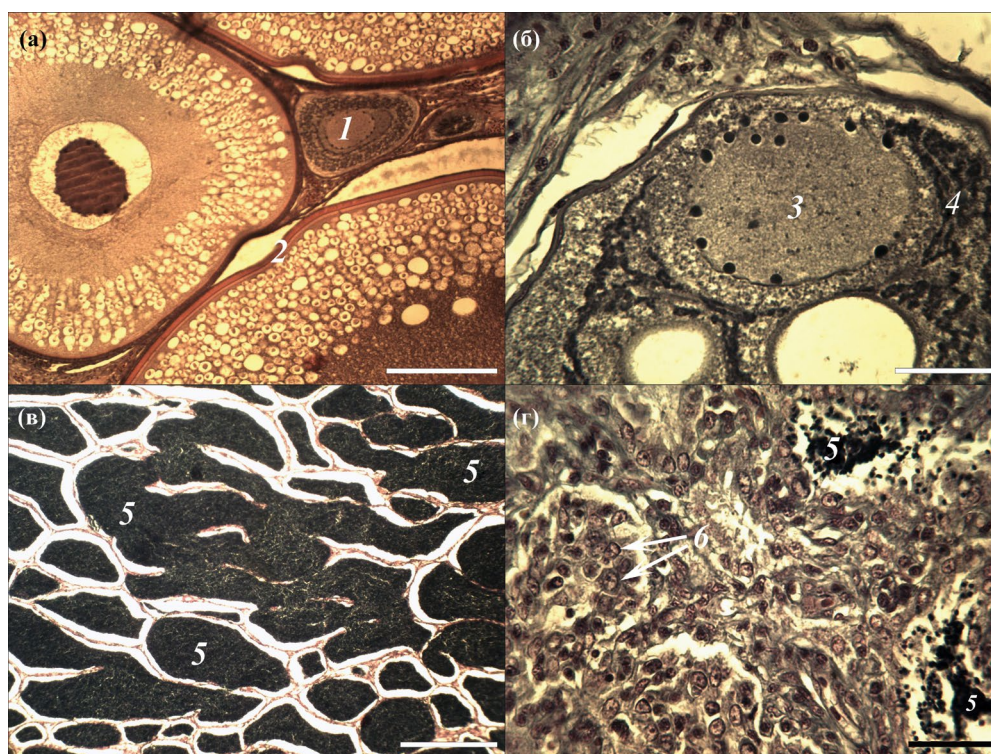


Рис. 2. Цитологическое состояние половых клеток в гонадах кунджи *Salvelinus leucomaenis*: а – превителлогенный ооцит (1) и фрагменты вителлогенных ооцитов (2 – *zona radiata*), самка FL 470 мм, III стадия зрелости гонад; б – превителлогенный ооцит в состоянии деструкции, самка FL 528 мм, III: 3 – ядро, 4 – цитоплазма; в – сперматозоиды (5) в семенных канальцах, самец FL 430 мм, IV; г – сперматогонии (6) и остаточные сперматозоиды (5), самец FL 438 мм, VI–II. Масштаб, мкм: а – 200, б – 50, в – 200, г – 40.

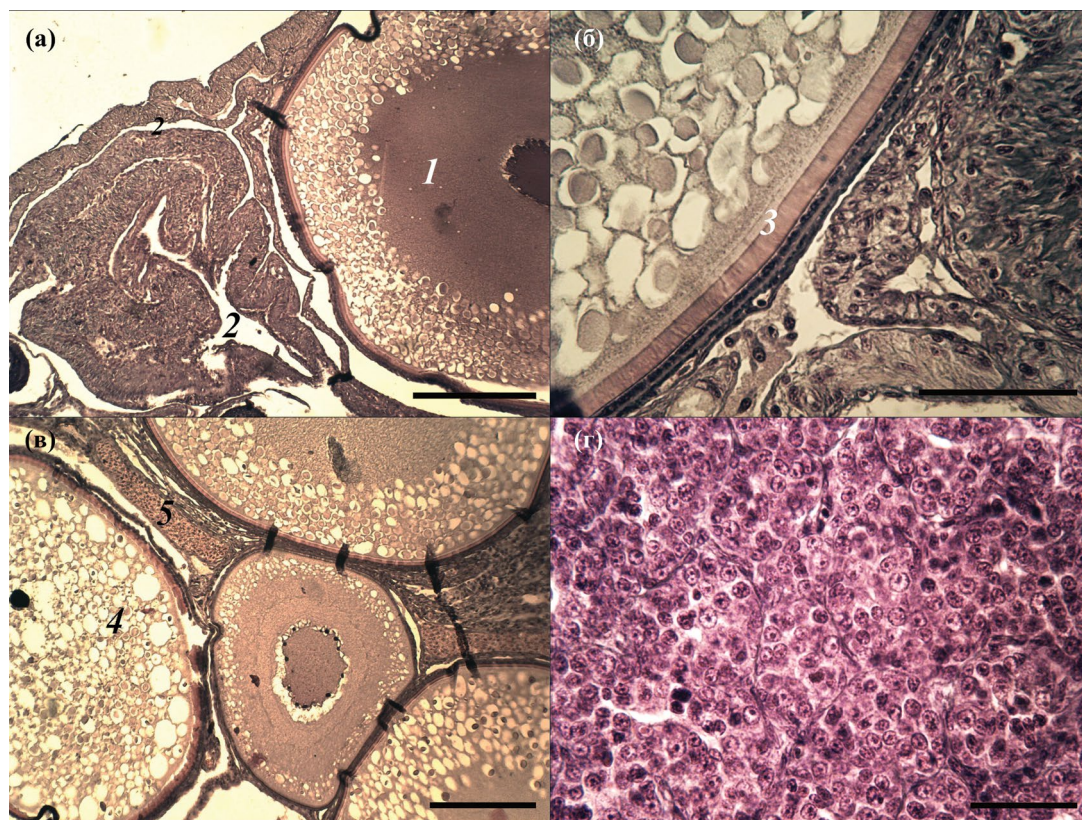


Рис. 3. Цитологическое состояние половых клеток в гонадах мальмы *Salvelinus malma*: а – фрагмент вителлогенного ооцита (1) и постовуляторные фолликулы (2), самка FL 383 мм, VI–III стадия зрелости гонад; б – периферическая часть ооцита с двуслойной zona radiata (3), самка FL 401 мм, VI–III; в – вителлогенные ооциты, самка FL 389 мм, III; 4 – фрагмент разрушающегося вителлогенного ооцита, 5 – эритроциты в кровеносном сосуде; г – сперматогонии в семеннике, самец FL 425 мм, II. Масштаб, мкм: а – 100, б – 50, в – 200, г – 50.

никах отнерестившихся самок многочисленны пустые фолликулы (рис. 4г). Морфологически соматическая ткань яичников и строение ооцитов гибридов и двух родительских видов очень сходны, и особенно это выражено в сравнении с кунджей. Практически совпадают даже их размерные показатели, а именно размер ооцитов конца периода превителлогенеза и наиболее крупных периода вителлогенеза (диаметр, отношение диаметра ядра к диаметру ооцита, толщина лущистой оболочки).

Каких-либо аномалий в развитии генеративной ткани самок, за исключением немногочисленных разрушающихся ооцитов, отмеченных также у кунджи и мальмы, у гибридов не обнаружено.

Гонады самцов-гибридов находятся на II ($n = 1$) и VI–II ($n = 3$) стадиях зрелости. Половые клетки в семеннике II стадии представлены сперматогониями разных порядков, сходных по диаметру с таковыми двух родительских видов

(рис. 4д). Просветы в семенных канальцах незначительны. В гонадах VI–II стадии зрелости в большей части семенных канальцев произошла спермиация, тогда как в некоторых имеются невыметанные сперматозоиды (рис. 4е). Каких-либо аномалий в строении генеративной ткани семенников самцов-гибридов не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ биологических особенностей производителей кунджи, мальмы и их гибридов после нереста показал их высокую миграционную и пищевую активность в речной системе, способность быстро расселяться, занимать биотопы и питаться разнообразным доступным кормом. Не выявлено каких-либо аномалий в строении половых желёз и их цитологическом состоянии, за исключением единичных деструктивных ооцитов. Это заслуживает особого внимания применительно к гибридным особям. Наличие половых клеток последующих генераций ука-

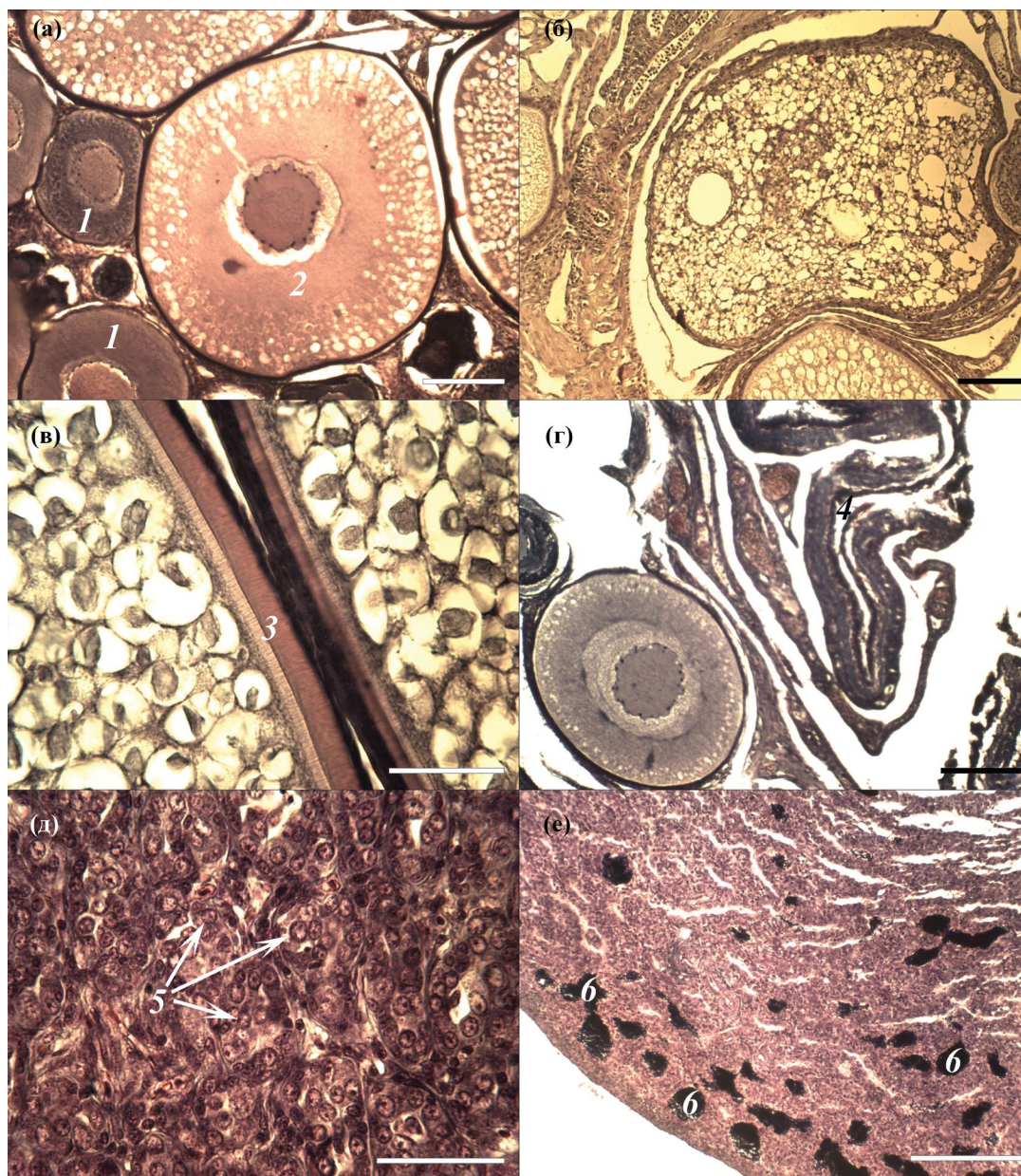


Рис. 4. Цитологическое состояние половых клеток в гонадах гибридов *Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*: а – превителлогенные (1) и вителлогенный (2) ооциты, самка FL 358 мм, III стадия зрелости гонад; б – вителлогенный ооцит в состоянии деструкции, самка FL 518 мм, VI–III; в – zona radiata (3) вителлогенного ооцита, самка FL 435 мм, III; г – постовуляторный фолликул (4), самка FL 451 мм, VI–III; д – сперматогонии (5), самец FL 475 мм, II; е – остаточные сперматозоиды (6), самец FL 505 мм, VI–II. Масштаб, мкм: а, г – 150, б – 100, в – 40, д – 50, е – 200.

зывает на то, что отнерестившиеся особи, очевидно, обладают способностью к повторному созреванию и размножению на следующий год. Состояние их гонад в полной мере соответствует таковому полициклических лососёвых рыб и не отличается от симпатричных видов – мальмы и кунджи. Можно полагать, что особи, не участвовавшие в нересте в данном сезоне, смогут отнереститься в следующем. У отнерестившихся

особей состав половых клеток сходен с таковым у рыб, не участвовавших в нересте, только число вителлогенных ооцитов несколько меньше. Так, у разных представителей сиговых рыб яичники после нереста часто переходят на II–III или III стадии зрелости, минуя стадию II (Лапицкий, 1949; Анпилова, 1967; Черняев, 2017).

Таким образом, по строению тканей яичников половозрелых особей-гибридов можно

полагать, что они способны к повторному созреванию и, соответственно, к многократному нересту. Разнообразные аномалии в строении репродуктивной системы часто возникают у лососёвых рыб под воздействием загрязнителей и при существенных нарушениях в структуре природных экосистем (Микодина и др., 2000; Микодина, 2015; Углова и др., 2017). Причиной отсутствия фенотипических отклонений в строении половых желёз кунджи и мальмы из р. Утхолок, вероятнее всего, является обитание в речной системе, не подвергшейся антропогенной трансформации, где нет загрязнений, уже более 30 лет отсутствует промысел и почти нет даже спортивного и любительского рыболовства. Тем самым обитание в первозданных условиях приводит к низкому уровню аномалий строения и функционирования репродуктивной системы родительских видов. В то же время отсутствие аномалий в строении половых желёз у гибридных особей заслуживает особого внимания.

Одним из ключевых аспектов межвидовой гибридизации у рыб является её результат в эволюционном процессе, то есть дальнейшая судьба гибридов, их устойчивость в ряду поколений и влияние гибридизации на видовое разнообразие в экосистемах водоёмов (Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997; Jiggins, Mallet, 2000; Scribner et al., 2000; Allendorf et al., 2001, 2005; Muhlfeld et al., 2009; Kirczuk, Domagała, 2011; Taylor et al., 2015; Taylor, Larson, 2019).

Описанные в литературе случаи указывают на то, что происхождение межвидовых гибридов рыб может иметь разные причины: 1) полностью искусственное происхождение — гибридов разводят в хозяйственных целях, их попадание в природные водоёмы случайно; 2) межвидовая гибридизация происходит в результате антропогенной трансформации среды обитания и/или инвазий чужеродных видов; 3) гибриды возникают в естественной среде без влияния человека. Дальнейшая судьба межвидовых гибридов может быть весьма разной. В ряде случаев гибридизация не имеет значительных последствий, интрогрессия генов одного вида в геном другого происходит без дивергенции и видообразования (Leary et al., 1995; Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997; Allendorf et al., 2001; Hitt et al., 2003; Boyer et al., 2008; Kitano et al., 2014; Yau, Taylor, 2014; Taylor et al., 2015; Fukui et al., 2016). В других случаях гибриды могут представлять собой самостоятельную группировку, когда происходит освоение новой ниши, отличной от

родительских видов, с дальнейшим обособлением и потенциальным видообразованием (Suzuki, Fukuda, 1971; Arnold, 1997; Allendorf et al., 2001; Grant, Grant, 2002; Mallet, 2007; Muhlfeld et al., 2009; Taylor et al., 2015; Rahman et al., 2018). В иных случаях гибриды формируют обособленную группировку, которая выказывает гибридную силу и способна даже вытеснить родительские виды (DeMarais et al., 1992; Allendorf et al., 2001; Grant, Grant, 2002; Seehausen, 2004; Nolte et al., 2006; Rahman et al., 2018).

Во всех случаях вопрос о судьбе гибридов (кроме искусственно разводимых) упирается в проблему способности таких особей производить на свет жизнеспособное потомство, то есть быть фертильными (LeGrande et al., 1984; Goudie et al., 1994; Nolan et al., 2001; Muhlfeld et al., 2009; Fukui, Koizumi, 2020).

Ряд исследований показал, что способность к созреванию и фертильность межвидовых гибридов рыб может варьировать в широких пределах. Установлено, что в ряде случаев гибриды полностью стерильны (Stoumboudi et al., 1992; Hamaguchi, Sakaizumi, 1992). С другой стороны, у многих межвидовых гибридов рыб гаметогенез идёт без аномалий, они плодовиты и способны давать потомство поколений F₂ ... F_{>2} (Falkowski et al., 1995). Чаще всего описаны ситуации, когда половое созревание у гибридов в природных водоёмах возможно, но наблюдаются многочисленные отклонения гаметогенеза, плодовитость и качество половых продуктов у гибридов остаются пониженными по сравнению с родительскими видами (Suzuki, Fukuda, 1973; Blanc, Chevassus, 1986; Blanc et al., 1992).

У лососёвых рыб гибриды между представителями разных родов и в пределах одного рода существенно различаются по фертильности. Установлена стерильность таких гибридов, как *tiger trout* — гибрид *Salmo trutta* × *Salvelinus fontinalis* (Suzuki, Fukuda, 1973, 1974; Blanc, Chevassus, 1986; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020), *S. trutta* × *Salvelinus alpinus* (Suzuki, Fukuda, 1973, 1974; Blanc et al., 1992; Fukui, Koizumi, 2020), *O. masou* × *O. gorbusha* (Ma, Yamazaki, 1986), *O. mykiss* × *O. masou* (Fujiwara et al., 1997) и других. Все указанные выше стерильные гибриды получены в искусственных условиях и были результатом экспериментов или целевой хозяйственной деятельности. Фертильными, наравне с родительскими видами, считаются гибриды *S. salar* × *S. trutta* (Kirczuk et al., 2012), *O. mykiss irideus* × *O. clarki clarki* (Young et al., 2001; Williams et al., 2007). Эти

гибриды возникли в водоёмах, испытавших серьёзную антропогенную трансформацию.

Межвидовая гибридизация у лососёвых рыб в природных водоёмах или там, где уровень антропогенных трансформаций относительно невелик, известна преимущественно у представителей гольцов рода *Salvelinus*. При этом данные разных исследований указывают на то, что межвидовые гибриды гольцов характеризуются отклонениями в развитии гонад и пониженной фертильностью по сравнению с родительскими видами. Так, гибриды *S. fontinalis* × *S. leucomaenis* (Suzuki, Fukuda, 1973; Dumas et al., 1996) и *S. fontinalis* × *S. confluentus* (Leary et al., 1983, 1995; Kanda et al., 2002; DeNaan et al., 2010) созревают крайне редко, и некоторые авторы считают эти гибриды скорее стерильными, так как их созревание было подтверждено только в искусственных условиях. У гибридов *S. fontinalis* × *S. alpinus* выявлены многочисленные нарушения гаметогенеза и перерождение генеративных тканей гонад (Hammar et al., 1991; Dumas et al., 1996), в других случаях для этого гибрида отмечена пониженная фертильность (Ocalewicz et al., 2014). Показано, что гибриды *S. namaycush* × *S. alpinus* могут созревать и давать потомство, однако не могут продуцировать полноценные половые продукты после первого нереста (Hammar et al., 1989; Wilson, Hebert, 1993). Фертильность и качество половых продуктов у гибрида *S. malma* × *S. confluentus* оказались хуже, чем у родительских видов (Baxter et al., 1997; Redenbach, Taylor, 2003). Таким образом, межвидовые гибриды гольцов в природных водоёмах в подавляющем большинстве описанных случаев характеризуются пониженной способностью к воспроизводству. Но при этом разные авторы подчёркивали, что роль репродуктивной системы в появлении и существовании гибридов изучена плохо, зачастую этот вопрос оставался за рамками выполненных исследований (Suzuki, Fukuda, 1971, 1973, 1974; Blanc, Chevassus, 1986; Dumas et al., 1996; Kanda et al., 2002; Muhlfeld et al., 2009, 2014; Fukui et al., 2016; 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

В случае р. Утхолок результаты проведённых исследований состояния репродуктивной системы посленерестовых производителей гибридов кунджа × мальма указывают на то, что гибриды не только принимают участие в размножении, но и способны к повторному нересту. В их гонадах имеются резервные генерации половых клеток, сперматогониев или ооцитов, по своей

морфологии соответствующие таковым родительских видов камчатских популяций, которым свойствен многократный нерест (Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007, 2013). Полученный материал даёт основания полагать, что гаметогенез у гибридов протекает без видимых отклонений и, следовательно, в р. Утхолок они фертильны и способны к многократному нересту. Это означает, что гибриды гольцов р. Утхолок потенциально способны к воспроизводству и поддержанию собственной популяции в отличие от множества других случаев межвидовой гибридизации у лососёвых рыб, описанных в литературе. Полученные сведения, свидетельствующие о нормальном процессе гаметогенеза у гибридов, хорошо соответствуют нашим предварительным данным по их генетическим характеристикам (Груздева и др., 2020). Так, среди гибридов в выборках, начиная с 2016 г., выявляются особи F₂ и F_{>2}, что доказывает реальность и успешность воспроизводства «в себе», а также указывает на вероятность реципрокного скрещивания с родительскими видами, в первую очередь с кунджей, из-за перекрывания сроков нереста. Полученные данные по строению половых желёз и результаты генетического анализа указывают на такую важную особенность гибридной зоны «Река Утхолок» у гольцов рода *Salvelinus*, как переход всей системы в состояние так называемого «роя гибридов».

Под роем гибридов, или гибридным роем (hybrid swarm) в вопросах о межвидовой гибридизации у рыб принято рассматривать группировки межвидовых гибридов, которые существуют во времени после образования первоначального гибридного поколения с последующим скрещиванием между гибридными особями и обратным скрещиванием с родительскими типами (Allendorf et al., 2001; Hewitt, 2001, 2011; Abbott et al., 2013; Hasselman et al., 2014; Taylor, Larson, 2019). Формирование роя гибридов в гибридной зоне рассматривают как один из этапов видообразования, одним из возможных результатов которого может быть вычленение и обособление гибридной линии в группировку со своей собственной эволюционной судьбой, другими словами, к появлению нового вида (Allendorf et al., 2001; Bolnick, 2009; Keller et al., 2013; Berbel-Filho et al., 2022). В то же время для решения вопроса о путях микроэволюционных процессов и возможном сетчатом видообразовании в роде *Salvelinus* в гибридной зоне «Река Утхолок» данных пока недостаточно. С одной стороны, наши новые данные свидетельствуют о том, что гибридная зона между кунджей и мальмой расши-

рилась, охватив две другие реки к северу от р. Утхолок — реки Квачина и Снатолвеем (Кузищин и др., 2023). Этот факт указывает на высокие потенциальные возможности к межвидовой гибридизации гольцов в реках Северо-Западной Камчатки и даёт основания полагать, что гибридные особи обладают высокой устойчивостью в экосистемах трёх этих рек. Поэтому вероятен сценарий, когда гибриды могут перейти на следующий этап микроэволюционных процессов (после состояния роя гибридов), приводящий к их изоляции от родительских видов, подобно некоторым карповым, центарховым и цихлидовым рыбам (DeMarais et al., 1992; Jennings, Philipp, 2002; Bolnick, 2009; Broughton et al., 2011; Keller et al., 2013; Taylor, Larson, 2019; Corush et al., 2021). Однако на настоящий момент остаётся открытым ряд вопросов, требующих решения. В первую очередь необходимы данные по репродуктивной биологии обоих родительских видов и гибридов, а также проведение массового анализа их генетической структуры для выявления характера и масштабов гибридизации. Тем не менее уже сейчас можно говорить, что в реках Северо-Западной Камчатки существует особая гибридная зона гольцов рода *Salvelinus*, которую можно рассматривать как окно эволюционного процесса (в понимании Бротона с соавторами (Broughton et al., 2011)), в котором видообразование ещё не завершено, следовательно, возможны системные исследования межвидовой гибридизации и выявление факторов, способствующих изоляции гибридов и формированию нового вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой, А.А. Андриюхину, П.А. Козлову, В.А. Козлову, Д.С. Навроцкому (ООО “Kamchatka Trophy Hunts”, г. Елизово, Камчатский край) и всем участникам экспедиций по сбору полевого материала в р. Утхолок в 2016–2022 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00021 (<https://rscf.ru/project/23-24-00021/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анпилова В.И. 1967. Биология и разведение баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedijarov) // Изв. ГосНИОРХ. Т. 63. С. 74–123.

Груздева М.А., Кузищин К.В., Семенова А.В. и др. 2018. Редкий случай перманентной интрогрессивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae):

Salmoniformes) в реке Утхолок, Западная Камчатка // Биология моря. Т. 44. № 6. С. 381–389.
<https://doi.org/10.1134/S0134347518060025>

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

<https://doi.org/10.31857/S0016675819090066>

Гудков П.К., Скопец М.Б. 1987. К вопросу о структуре популяции и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 79–88.

Гудков П.К., Скопец М.Б. 1989. К методике определения возраста первого ската в море и обратного расчисления роста проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 4. С. 601–608.

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

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

Лапицкий И.И. 1949. Овогенез и годичный цикл икринок у сига-лудогы (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol.) // Тр. лаб. основ рыбоводства. Т. 2. С. 37–63.

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

Микодина Е.В. 2015. Фенодевианты семенников тихоокеанских лососей: норма или патология? // Расширенные матер. IV Междунар. конф. “Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов”. Ярославль: Филигрань. С. 48–56.

Микодина Е.В., Пукова Н.В. 2002. Методические рекомендации по изучению фенодевиантов семенников у дальневосточных лососей. М.: Экономика и информатика, 93 с.

Микодина Е.В., Коваленко С.А., Демьянов Т.В. 2000. Исследование тихоокеанских лососей в восточной части Охотского моря в районе нефтяных и газовых разработок // Экспресс-информация ВНИЭРХ. Сер. Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып. 3. С. 36–48.

Микодина Е.В., Пукова Н.В., Бойко И.Г., Коваленко С.А. 2001. Анатомические аномалии половых желез у тихоокеанских лососей в разных регионах Дальнего Востока // Матер. Всерос. совещ. “Искусственное воспроизводство и охрана ценных видов рыб”. М.: МИК. С. 146–158.

- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Ут-холок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Радченко О.А. 2004. Интрогрессивная гибридизация гольцов рода *Salvelinus* по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1678–1685.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Тиллер И.В. 2013. Структура популяции проходной мальмы *Salvelinus malma* р. Кихчик (Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 118–122.
- Углова Т.Ю., Кловач Н.В., Микодина Е.В. 2017. Аномалии гонад у горбуши острова Итуруп. Сезонная и межгодовая динамика. Возможные причины появления // Тр. ВНИРО. Т. 166. С. 43–54.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Черняев Ж.А. 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Т-во науч. изд. КМК, 329 с.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Ackerman P.A., Morgan J.D., Iwama G.K. 2005. Anesthetics // Supplement to Guidelines on the care and use of fish in research, teaching and testing. Ottawa: CCAC, 22 p.
- Albert V., Jónsson B., Bernatchez L. 2006. Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla*, *A. rostrata*): evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time // Mol. Ecol. V. 15. № 7. P. 1903–1916.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02917.x>
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P., Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 11. P. 613–622.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Allendorf F.W., Leary R.F., Hitt N.P. et al. 2005. Cutthroat trout hybridization and the US Endangered Species Act: one species, two policies // Conserv. Biol. V. 19. № 4. P. 1326–1328.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00223.x>
- Arnold M.L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 231 p.
- Baxter J.S., Taylor E.B., Devlin R.H. et al. 1997. Evidence for natural hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) in a northcentral British Columbia watershed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 2. P. 421–429.
<https://doi.org/10.1139/f96-289>
- Berbel-Filho W.M., Pacheco G., Lira M.G. et al. 2022. Additive and non-additive epigenetic signatures of natural hybridization between fish species with different mating systems // Epigenetics. V. 17. № 13. P. 2356–2365.
<https://doi.org/10.1080/15592294.2022.2123014>
- Bernatchez L., Glémet H., Wilson C.C., Danzmann R.G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*S. fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № 1. P. 179–185.
<https://doi.org/10.1139/f95-018>
- Blanc J.M., Chevassus B. 1986. Survival, growth and sexual maturation of the tiger trout hybrid (*Salmo trutta* ♀ × *Salvelinus fontinalis* ♂) // Aquaculture. V. 52. № 1. P. 59–69.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(86\)90108-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(86)90108-0)
- Blanc J.M., Poisson H., Vallée F. 1992. Survival, growth and sexual maturation of the triploid hybrid between rainbow trout and arctic char // Aquat. Living Resour. V. 5. № 1. P. 15–21.
<https://doi.org/10.1051/alr:1992003>
- Bolnick D.I. 2009. Hybridization and speciation in centrarchids // Centrarchid fishes: diversity, biology, and conservation. Hoboken: Blackwell Publ. P. 39–69.
<https://doi.org/10.1002/9781444316032.ch2>
- Bolnick D.I., Near T.J. 2005. Tempo of hybrid inviability in centrarchid fishes (Teleostei: Centrarchidae) // Evolution. V. 59. № 8. P. 1754–1767.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01824.x>
- Boyer M.C., Muhlfeld C.C., Allendorf F.W. 2008. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion and the spread of hybridization with native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 4. P. 658–669.
<https://doi.org/10.1139/f08-001>
- Broughton R.E., Vedala K.C., Crowl T.M., Ritterhouse L.L. 2011. Current and historical hybridization with differential introgression among three species of cyprinid fishes (genus *Cyprinella*) // Genetica. V. 139. № 5. P. 699–707.
<https://doi.org/10.1007/s10709-011-9578-9>
- Campton D.E. 1987. Natural hybridization and introgression in fishes // Population genetics and fishery management. Caldwell, NJ: Blackburn Press. P. 161–192.

- Corush J.B., Fitzpatrick B.M., Wolfe E.L., Keck B.P. 2021. Breeding behaviour predicts patterns of natural hybridization in North American minnows (Cyprinidae) // J. Evol. Biol. V. 34. № 3. P. 486–500.
https://doi.org/10.1111/jeb.13751
- DeHaan P.W., Schwabe L.T., Ardren W.R. 2010. Spatial patterns of hybridization between bull trout, *Salvelinus confluentus*, and brook trout, *Salvelinus fontinalis* in an Oregon stream network // Conserv. Genet. V. 11. № 3. P. 935–949.
https://doi.org/10.1007/s10592-009-9937-6
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E. et al. 1992. Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: implications for evolution and conservation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 89. № 7. P. 2747–2751.
https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2747
- Dowling T.E., Childs M.R. 1992. Impact of hybridization on a threatened trout of the southwestern United States // Conserv. Biol. V. 6. № 3. P. 355–364.
https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030355.x
- Dowling T.E., Secor C.L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 28. № 1. P. 593–619.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.593
- Dumas S., Blanc J.M., Vallée F. et al. 1996. Survival, growth, sexual maturation and reproduction of brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., and their hybrids // Aquac. Res. V. 27. № 4. P. 245–253.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1996.tb00991.x
- Echelle A.A., Connor P.J. 1989. Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two pupfish species (Cyprinodont, Cyprinodontidae) // Evolution. V. 43. № 4. P. 717–727.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb05171.x
- Ellstrand N.C., Prentice H.C., Hancock J.F. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 30. № 1. P. 539–563.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.539
- Epifanio J., Philipp D. 2000. Simulating the extinction of parental lineages from introgressive hybridization: the effects of fitness, initial proportions of parental taxa, and mate choice // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 3. P. 339–354.
https://doi.org/10.1023/A:1016673331459
- Evolution illuminated. Salmon and their relatives. 2004. N.Y.: Oxford Univ. Press, 510 p.
- Falkowski S., Luczynsky M., Vuorinen J. 1995. Growth rate of whitefish, peled, and whitefish/peled hybrids in five Polish lakes // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv. Limnol. V. 46. P. 103–108.
- Fitzpatrick B.M., Johnson J.R., Kump D.K. et al. 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. № 8. P. 3606–3610.
https://doi.org/10.1073/pnas.0911802107
- Fujiwara A., Abe S., Yamaha E. et al. 1997. Uniparental chromosome elimination in the early embryogenesis of the inviable salmonid hybrids between masu salmon female and rainbow trout male // Chromosoma. V. 106. № 1. P. 44–52.
https://doi.org/10.1007/s004120050223
- Fukui S., Koizumi I. 2020. Hybrids as potential mediators spreading non-native genes: comparison of survival, growth, and movement among native, introduced and their hybrid salmonids // Ecol. Freshw. Fish. V. 29. № 2. P. 280–288.
https://doi.org/10.1111/eff.12513
- Fukui S., May-McNally S.L., Katahira H. et al. 2016. Temporal change in the distribution and composition of native, introduced, and hybrid charrs in northern Japan // Hydrobiologia. V. 783. № 1. P. 309–316.
https://doi.org/10.1007/s10750-016-2688-8
- Fukui S., May-McNally S.L., Taylor E.B., Koizumi I. 2018. Maladaptive secondary sexual characteristics reduce the reproductive success of hybrids between native and non-native salmonids // Ecol. Evol. V. 8. № 23. P. 12173–12182.
https://doi.org/10.1002/ece3.4676
- Gerber A.S., Tibbets C.A., Dowling T.E. 2001. The role of introgressive hybridization in the evolution of the *Gila robusta* complex (Teleostei: Cyprinidae) // Evolution. V. 55. № 10. P. 2028–2039.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01319.x
- Glémet H., Blier P., Bernatchez L. 1998. Geographical extent of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mtDNA introgression in brook char populations (*S. fontinalis*) from eastern Québec, Canada // Mol. Ecol. V. 7. № 12. P. 1655–1662.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00494.x
- Goudie C.A., Tiersch T.R., Simco B.A. et al. 1994. Early growth and morphology among hybrids of ictalurid catfishes // J. Appl. Aquac. V. 3. № 3–4. P. 235–256.
https://doi.org/10.1300/J028v03n03_03
- Grant P.R., Grant B.R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches // Science. V. 296. № 5568. P. 707–711.
https://doi.org/10.1126/science.1070315
- Guide to using drugs, biologics, and other chemicals in aquaculture. 2019. Bethesda: AFS Fish Cult. Sect., 82 p.
- Hamaguchi S., Sakaizumi M. 1992. Sexually differentiated mechanisms of sterility in interspecific hybrids between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus* // J. Exp. Zool. V. 263. № 3. P. 323–329.
https://doi.org/10.1002/jez.1402630312
- Hammar J., Dempson J.B., Sköld E. 1989. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and lake char (*S. namaycush*): evidence from Northern Labrador // Nord. J. Freshw. Res. V. 65. P. 54–70.
- Hammar J., Dempson J.B., Verspoor E. 1991. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brook trout (*S. fontinalis*): evidence from Northern Labrador // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. № 8. P. 1437–1445.
https://doi.org/10.1139/f91-171
- Harrison R.G., Bogdanowicz S.M. 1997. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone // Evolution. V. 51. № 2. P. 493–505.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02437.x
- Hasselman D.J., Argo E.E., McBride M.C. et al. 2014. Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species // Mol. Ecol. V. 23. № 5. P. 1137–1152.
https://doi.org/10.1111/mec.12674

- Hata H., Uemura Y., Ouchi K., Matsuba H. 2019. Hybridization between an endangered freshwater fish and an introduced congeneric species and consequent genetic introgression // PLoS One. V. 14. № 2. Article e0212452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212452>
- Hewitt G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Mol. Ecol. V. 10. № 3. P. 537–549. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x>
- Hewitt G.M. 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones // Genetica. V. 139. № 5. P. 617–638. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3>
- Hitt N.P., Frissell C.A., Muhlfeld C.C., Allendorf F.W. 2003. Spread of hybridization between native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarki lewisi*, and nonnative rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 60. № 12. P. 1440–1451. <https://doi.org/10.1139/f03-125>
- Jennings M.J., Philipp D.P. 2002. Alternative mating tactics in sunfishes (Centrarchidae): a mechanism for hybridization? // Copeia. V. 2002. № 4. P. 1102–1105. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2002\)002\[1102:AMTISC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2002)002[1102:AMTISC]2.0.CO;2)
- Jiggins C.D., Mallet J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation // Trends Ecol. Evol. V. 15. № 6. P. 250–255. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01873-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01873-5)
- Kanda N., Leary R.F., Allendorf F.W. 2002. Evidence of introgressive hybridization between bull trout and brook trout // Trans. Am. Fish. Soc. V. 131. № 4. P. 772–782. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0772:EOI HBB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0772:EOI HBB>2.0.CO;2)
- Keller I., Wagner C.E., Greuter L. et al. 2013. Population genomic signatures of divergent adaptation, gene flow and hybrid speciation in the rapid radiation of Lake Victoria cichlid fishes // Mol. Ecol. V. 22. № 11. P. 2848–2863. <https://doi.org/10.1111/mec.12083>
- Kirczuk L., Domagała J. 2011. Hybridization among fish and its importance to biodiversity // Fish management in a variable water environment. Wrocław: ARGI. P. 273–278.
- Kirczuk L., Domagała J., Dziewulska K. 2012. Spermatogenesis in reciprocal hybrids of Atlantic salmon (*Salmo salar* L., 1758) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L., 1758) during their freshwater period // J. Appl. Ichthyol. V. 28. № 6. P. 906–913. <https://doi.org/10.1111/jai.12081>
- Kitano S., Ohdachi S., Koizumi I., Hasegawa K. 2014. Hybridization between native white-spotted charr and nonnative brook trout in the upper Sorachi River, Hokkaido, Japan // Ichthyol. Res. V. 61. № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10228-013-0362-y>
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. 1983. Consistently high meristic counts in natural hybrids between brook trout and bull trout // Syst. Biol. V. 32. № 4. P. 369–376. <https://doi.org/10.1093/sysbio/32.4.369>
- Leary R.F., Allendorf F.W., Sage G.K. 1995. Hybridization and introgression between introduced and native fish // Am. Fish. Soc. Symp. V. 15. P. 91–101.
- LeGrande W.H., Dunham R.A., Smitherman R.O. 1984. Karyology of three species of catfishes (Ictaluridae: *Ictalurus*) and four hybrid combinations // Copeia. V. 1984. № 4. P. 873–878. <https://doi.org/10.2307/1445331>
- Lewontin R.C., Birch L.C. 1966. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments // Evolution. V. 20. № 3. P. 315–336. <https://doi.org/10.2307/2406633>
- Litsios G., Salamin N. 2014. Hybridisation and diversification in the adaptive radiation of clownfishes // BMC Evol. Biol. V. 14. Article 245. <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0245-5>
- Ma H.-F., Yamazaki F. 1986. Fertility of hybrids between female masu salmon, *Oncorhynchus masou* and male pink salmon, *O. gorbuscha* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 37. № 4. P. 295–302.
- Mallet J. 2007. Hybrid speciation // Nature. V. 446. № 7133. P. 279–283. <https://doi.org/10.1038/nature05706>
- May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. 2015. Low levels of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // Ecol. Evol. V. 5. № 15. P. 3031–3045. <https://doi.org/10.1002/ece3.1583>
- Muhlfeld C.C., McMahon T.E., Belcer D., Kershner J.L. 2009. Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. № 7. P. 1153–1168. <https://doi.org/10.1139/F09-073>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Jones L.A. et al. 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // Nat. Clim. Change. V. 4. № 7. P. 620–624. <https://doi.org/10.1038/nclimate2252>
- Muka T. 2001. Hybridization and introgression in the speciation process of fishes // Jpn. J. Ichthyol. V. 48. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.11369/jji1950.48.1>
- Nolan M., Jobling S., Brighty G. et al. 2001. A histological description of intersexuality in the roach // J. Fish Biol. V. 58. № 1. P. 160–176. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00505.x>
- Nolte A.W., Freyhof J., Tautz D. 2006. When invaders meet locally adapted types: rapid moulding of hybrid zones between sculpins (*Cottus*, Pisces) in the Rhine system // Mol. Ecol. V. 15. № 7. P. 1983–1993. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02906.x>
- Ocalewicz K., Hliwa P., Pomianowski K. et al. 2014. Cytogenetic and histological studies of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), and the Arctic char, *S. alpinus* (L.) hybrids // Aquac. Int. V. 22. № 1. P. 281–288. <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9655-4>

- Rahman M.A., Lee S.-G., Yusoff F.M. et al. 2018. Hybridization and its application in aquaculture // Sex control in aquaculture. Chichester: John Wiley and Sons Ltd. Press. P. 163–178.
https://doi.org/10.1002/9781119127291.ch7
- Redenbach Z., Taylor E.B. 2002. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America // Evolution. V. 56. № 5. P. 1021–1035.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01413.x
- Redenbach Z., Taylor E.B. 2003. Evidence for bimodal hybrid zones between two species of char (Pisces: Salvelinus) in northwestern North America // J. Evol. Biol. V. 16. № 6. P. 1135–1148.
https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00619.x
- Rhymer J.M., Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 27. № 1. P. 83–109.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83
- Rogers S.M., Bernatchez L. 2006. The genetic basis of intrinsic and extrinsic post-zygotic reproductive isolation jointly promoting speciation in the lake whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*) // J. Evol. Biol. V. 19. № 6. P. 1979–1994.
https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01150.x
- Rubidge E.M., Taylor E.B. 2004. Hybrid zone structure and the potential role of selection in hybridizing populations of native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) and introduced rainbow trout (*O. mykiss*) // Mol. Ecol. V. 13. № 12. P. 3735–3749.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02355.x
- Scribner K.T., Page K.S., Bartron M.L. 2000. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 3. P. 293–323.
https://doi.org/10.1023/A:1016642723238
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation // Trends Ecol. Evol. V. 19. № 4. P. 198–207.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003
- Smith G.R. 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // Syst. Biol. V. 41. № 1. P. 41–57.
https://doi.org/10.1093/sysbio/41.1.41
- Stoumboudi M.Th., Abraham M., Villwock M. et al. 1992. Gonadal development and somatic growth in an intergeneric cyprinid hybrid from Lake Kinneret, Israel // J. Appl. Ichthyol. V. 8. № 1–4. P. 110–121.
https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1992.tb00673.x
- Suzuki R., Fukuda Y. 1971. Survival potential of F1 hybrids among salmonid fishes // Bull. Freshw. Fish. Res. Lab. V. 21. P. 69–83.
- Suzuki R., Fukuda Y. 1973. Sexual maturity of F1 hybrids among salmonid fishes // Ibid. V. 23. P. 57–74.
- Suzuki R., Fukuda Y. 1974. Intercrossing and backcrossing of F1 hybrids among salmonid fishes // Ibid. V. 24. P. 10–30.
- Taylor E.B. 2004. An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 1. P. 68–79.
https://doi.org/10.1139/f03-141
- Taylor S.A., Larson E.L. 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // Nat. Ecol. Evol. V. 3. № 2. P. 170–177.
https://doi.org/10.1038/s41559-018-0777-y
- Taylor S.A., Larson E.L., Harrison R.G. 2015. Hybrid zones: windows on climate change // Trends Ecol. Evol. V. 30. № 7. P. 398–406.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.010
- Tsai Cf., Zeisel R.B. 1969. Natural hybridization of cyprinid fishes in Little Patuxent River, Maryland // Chesapeake Sci. V. 10. № 2. P. 69–74.
https://doi.org/10.2307/1350834
- Verspoor E., Hammar J. 1991. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // J. Fish Biol. V. 39. № sA. P. 309–334.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05094.x
- Williams I., Reeves G.H., Graziano S.L., Nielsen J.L. 2007. Genetic investigation of natural hybridization between rainbow and coastal cutthroat trout in the Copper River Delta, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 136. № 4. P. 926–942.
https://doi.org/10.1577/T06-214.1
- Wilson C.C., Bernatchez L. 1998. The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // Mol. Ecol. V. 7. № 1. P. 127–132.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00302.x
- Wilson C.C., Hebert P.D.N. 1993. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and lake trout (*S. namaycush*) in the Canadian Arctic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 12. P. 2652–2658.
https://doi.org/10.1139/f93-288
- Woram R.A., McGowan C., Stout J.A. et al. 2004. A genetic linkage map for Arctic char (*Salvelinus alpinus*): evidence for higher recombination rates and segregation distortion in hybrid versus pure strain mapping parents // Genome. V. 47. № 2. P. 304–315.
https://doi.org/10.1139/g03-127
- Yau M.M., Taylor E.B. 2014. Cold tolerance performance of westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and its potential role in influencing interspecific hybridization // Can. J. Zool. V. 92. № 9. P. 777–784.
https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0047
- Young W.P., Ostberg C.O., Keim P., Thorgaard G.H. 2001. Genetic characterization of hybridization and introgression between anadromous rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss irideus*) and coastal cutthroat trout (*O. clarki clarki*) // Mol. Ecol. V. 10. № 4. P. 921–930.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01247.x

THE GONADAL STATUS OF THE SPAWNERS OF NORTHERN MALMA, *SALVELINUS MALMA*, WHITE-SPOTTED CHARR, *S. LEUCOMAENIS*, AND THEIR HYBRIDS IN THE UTKHOLOK RIVER IN THE FRAMEWORK OF THE BETWEEN-SPECIES HYBRIDIZATION PROBLEM IN CHARRS OF GENUS *SALVELINUS* (SALMONIDAE)

K. V. Kuzishchin¹, *, N. G. Emel'yanova¹, and M. A. Gruzdeva¹

¹ *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

The investigation of gonads in spawners of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, northern malma, *S. malma* and their hybrids was evaluated by the macro- and microscopic approach. The data was obtained from the mature fish after their spawning period in the Utkholok River (North-West Kamchatka). No any remarkable deviations in the gonadal structure as well as in the cytological status were found in all three groupings. In all three groupings germ cells of subsequent generations were found in the generative tissue of the testes and ovaries, which indicates the ability of spawned individuals to re-mature and reproduce the next spawning season. The gonadal condition of hybrid individuals fully corresponds to that of polycyclic salmonid fish and does not differ from the parental species – malma and white-spotted charr, their gametogenesis proceeds without visible deviations. This indicates the potential ability of hybrids in the Utkholok River to reproduce multiple times and maintain their own population, unlike many other cases of interspecific hybridization in salmonids described in the literature. The data obtained on the state of the gonads and the results of the genetic analysis of hybrids carried out earlier indicate such an important feature of the hybrid zone “Utkholok River” in charrs of the genus *Salvelinus* as the transition of the entire system to the state of the so-called “hybrid swarm”. In this regard, a scenario is likely when hybrids can move to the next stage of microevolutionary processes, leading them to isolation from their parent species.

Keywords: white-spotted char, northern malma, between-species hybrids, spawners, gonads, sexual maturation.

УДК 597.553.2.639.3.03.639.2.053.32

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТАД КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) НА ЗАВОДАХ ЮГО-ЗАПАДНОГО САХАЛИНА, ВЫЯВЛЕННЫЕ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МЕТОДИКИ ОТОЛИТНОГО МАРКИРОВАНИЯ

© 2024 г. А. А. Ворожцова¹, М. С. Мякишев¹, М. А. Жаворонкова²,
О. В. Зеленников², *

¹Сахалинский филиал Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению
водных биологических ресурсов, Южно-Сахалинск, Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Поступила в редакцию 05.10.2023 г.

После доработки 20.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Представлены результаты исследования особенностей формирования стад кеты *Oncorhynchus keta* на Калининском, Сокольниковском и Ясноморском лососёвых рыбоводных заводах, расположенных в юго-западной части о-ва Сахалин, с использованием метода отолитного маркирования молоди. Согласно многолетним данным, промысловые стада всех предприятий формируются как за счёт заводской продукции, так и за счёт естественного нереста; в них значительно преобладают особи старших возрастных групп, при этом численность рыб соответствующих поколений на всех заводах тесно коррелирует. Стадо Калининского завода в своей большей части формируется за счёт работы самого предприятия. На численность стада Сокольниковского завода большое влияние оказывает работа соседних предприятий — число производителей с метками Калининского и Ясноморского заводов среди подошедших к этому заводу становится явно выраженным в годы с низкими уловами в регионе. В стадах Ясноморского завода также выявлены производители с метками соседних предприятий. Вместе с тем на формирование стада Ясноморского завода больше, чем на стада других предприятий, оказывает влияние естественное воспроизводство и в первую очередь нерест в р. Ясноморка, являющейся самой продуктивной кетовой рекой в юго-западной части Сахалина.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, рыбоводные заводы, отолитное маркирование, заводское и естественное воспроизводство, юго-западное побережье острова Сахалин.

DOI: 10.31857/S0042875224050044 EDN: QYTEAE

До недавнего времени в рыбоводной практике не было способа надёжно отделить друг от друга рыб природного и заводского происхождения в общем улове. Заводскими считали особей, самостоятельно дошедших до пунктов сбора икры в ходе нерестовой миграции, а природными — тех, которые проходили в соседние или отдалённые водотоки (Кузнецова, Бонк, 2018; Углова, 2020). В результате за неимением других возможностей эффективность работы рыбоводных предприятий оценивали по числу всех рыб, учтённых среди подошедших к заводам. Именно при таком способе подсчёта авторы приходили к выводу о том, что заводская молодь была в несколько раз

менее жизнеспособной по сравнению с молодьёю от естественного нереста (Каев, Хоревин, 2003).

Ситуация изменилась в последние годы после того, как в практику рыбоводства внедрили технику маркирования отолитов и, в частности, сухой способ маркирования, который использовали и мы. Этот способ предусматривает выдерживание (по определённой схеме) зародышей во влажной атмосфере (Сафроненков и др., 2000), в результате чего на отолитах рыб формируется рисунок из чередующихся широких и узких полос — так называемая отолитная метка. Эта метка, сохраняющаяся у рыб в течение всей жизни, позволяет выявлять особей заводского проис-

хождения на любом расстоянии от рыбоводных предприятий (Мякишев и др., 2019), в том числе на путях морских миграций и в местах нагула (Urava et al., 2003; Чистякова, Бугаев, 2016; Бугаев и др., 2020). Новая методика открывает широкие возможности для изучения миграции лососёвых рыб, закономерностей формирования численности промысловых стад (Carlson et al., 2000; Sato et al., 2009) и позволяет уже на новом уровне оценивать эффективность работы рыбоводных заводов.

Вместе с тем данные, позволяющие при помощи отолитного маркирования оценить эффективность заводского воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta*, в литературе являются единичными (Стеколышкова и др., 2021). Поскольку актуальность таких сведений представляется очевидной, можно полагать, что дефицит научных публикаций этого направления объясняется недостаточным сроком применения техники отолитного маркирования при воспроизводстве кеты, представители каждого поколения которой возвращаются на нерест в течение 3–7 лет.

В последние 20–30 лет в Сахалинской области, где сосредоточено абсолютное большинство лососёвых заводов (Леман и др., 2015), наметилась тенденция сокращения воспроизводства самого массового вида — горбуши *O. gorbuscha* — и увеличения выпуска молоди кеты (Каев, Игнатьев, 2015; Зеленников и др., 2020), оказавшейся более рентабельной (Хованский, 2006). В соответствии с этой тенденцией в Сахалинской области создаются крупные заводские стада кеты (Любаева и др., 2000; Klovach et al., 2021). В общем виде нашей задачей является исследование этих стад с использованием техники отолитного маркирования. Представленная статья является одной из работ в этом направлении. Её цель — выявить особенности формирования стад кеты трёх лососёвых рыбоводных заводов юго-западной части Сахалина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу промысловых стад кеты в юго-западной части Сахалина (Невельский, Холмский и Томаринский районы) формируют рыбы, искусственно выращенные на трёх федеральных лососёвых рыбоводных заводах (ЛРЗ) (рис. 1а). Самый крупный из них, Калининский ЛРЗ, работает в современном виде с 2004 г., расположен на р. Калинка в 4 км от её устья. Сокольниковский ЛРЗ — старейшее из рыбоводных предприятий области, в современном виде работает с

1995 г., расположен на р. Заветинка (второе название реки — Сокольники) в 5 км от её устья. Третье из федеральных предприятий — Ясноморский ЛРЗ, работающий с 1994 г., расположен на р. Ясноморка в 7 км от её устья.

Маркирование молоди кеты на всех этих предприятиях, начатое с 2010 г., проводили ежегодно и продолжают по настоящее время. Кроме единственного случая на всех заводах рыбоводную продукцию метили тотально. Всегда применяли только сухой способ маркирования (Сафроненков и др., 2000), обрабатывая зародышей до вылупления. Число выпущенных и маркированных мальков, а также коды меток приведены в табл. 1. К настоящему времени с применением техники отолитного маркирования учли и проанализировали эффективность воспроизводства шести поколений кеты выпуска 2010–2015 гг., возврат которых полностью завершился.

Кроме этих трёх предприятий в регионе функционирует Урожайный ЛРЗ, в современном виде введённый в эксплуатацию в 1996 г. Этот завод изначально был построен для воспроизводства молоди горбуши япономорского стада. Однако в связи с дефицитом производителей горбуши и общей тенденцией регионального рыбоводства на этом предприятии в небольшом количестве воспроизводили также молодь кеты, численность которой с 2010 по 2015 гг. в среднем составила 7.67 млн экз. (табл. 1). Икру кеты для инкубации на Урожайном ЛРЗ собирали как непосредственно в базовой реке завода, так и на пунктах сбора икры трёх федеральных предприятий юго-запада Сахалина, преимущественно на Калининском ЛРЗ.

Кроме четырёх федеральных заводов в юго-западной части Сахалина в настоящее время работают ещё 11 предприятий частной формы собственности, на которых молодь не метят. Три из них — Павино, Красноярка и ЛРЗ на р. Сова — с 2010 по 2015 гг. выпускали молодь кеты (табл. 1). Остальные восемь предприятий, расположение которых указано на рис. 1а, были введены в эксплуатацию в 2017 г. и позже; продукция с этих предприятий в рассматриваемые в нашей работе годы промысловое стадо кеты не пополняла.

Все материалы для исследования собирали с 2014 по 2019 гг. непосредственно на пунктах сбора икры Калининского, Сокольниковского и Ясноморского ЛРЗ в ходе проведения биологических анализов производителей. Таким образом исследовали рыб всех возрастных групп — от

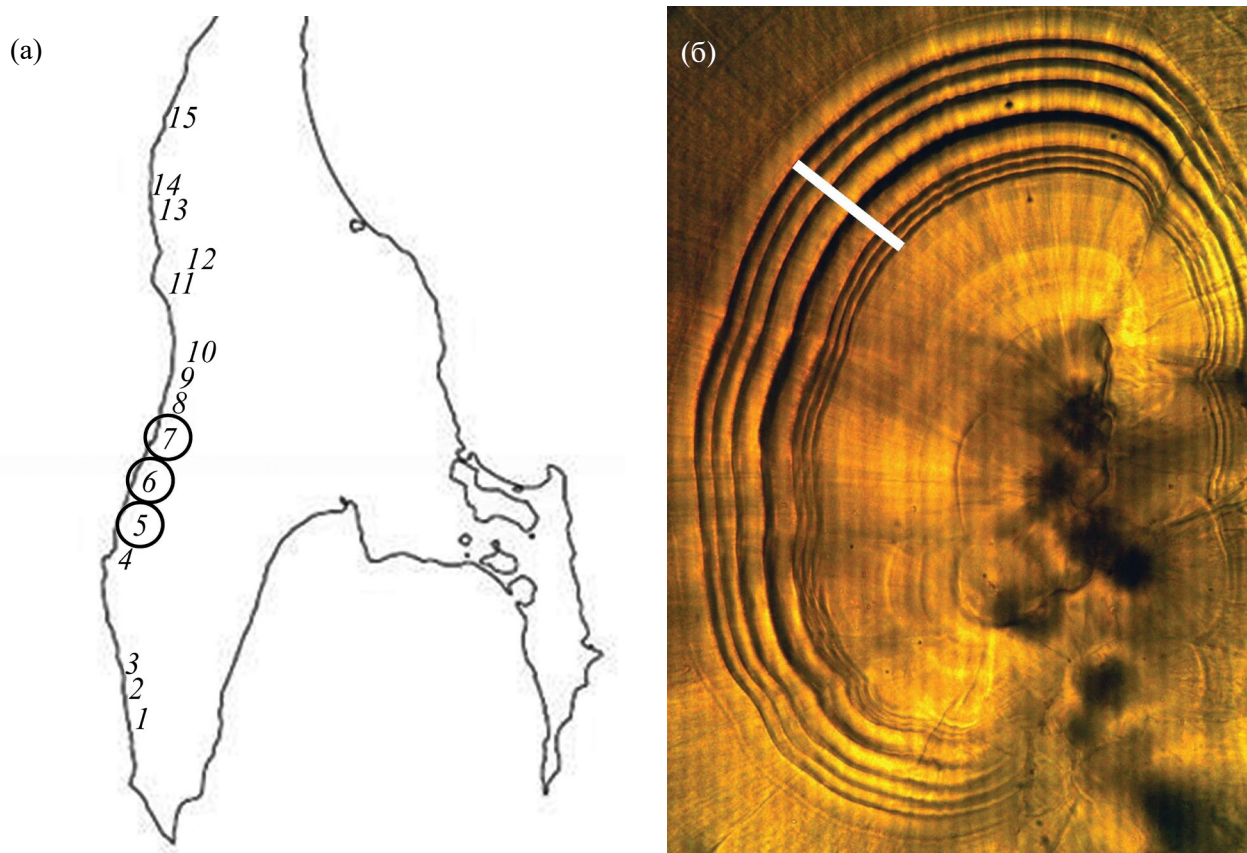


Рис. 1. Схема расположения лососёвых рыбоводных заводов (ЛРЗ) в юго-западной части Сахалина (а): 1 – Вольный; 2 – Аниусси; 3 – Обутанай; 4 – Ловецкий; 5 – Ясноморский; 6 – Сокольниковский (на р. Заветинка); 7 – Калининский; 8 – на р. Сова; 9 – Люблино; 10 – Павино; 11 – Красноярка; 12 – на р. Малка; 13 – на р. Душ; 14 – Чеховский; 15 – Урожайный (на реке Чёрная Речка); в кружках отмечены номера заводов, на которых проводили исследование; если название реки не указано, завод находится на одноименной реке. (б): пример обозначенной штрихом метки с кодом 3п,1,3Н на отолите кеты *Oncorhynchus keta*, сформированной на Сокольниковском ЛРЗ; видны интенсивно пигментированные мальковые пятна.

первого маркированного поколения (выпуск 2010 г.) до производителей в возрасте 2+ (выпуск 2017 г.). Следует отметить, что пункты сбора икры всех трёх заводов находятся на расстоянии 200–300 м от устья базовых рек заводов – Калининки, Заветинки (Сокольники) и Ясноморки. Дополнительно материалы в 2018 и 2019 гг. собирали на пункте сбора икры Урожайного ЛРЗ, а также в окрестных реках. Всего в ходе исследования получили препараты отолитов от 2311, 2905 и 2027 особей из стад соответственно Калининского, Сокольниковского и Ясноморского ЛРЗ, от 1147 особей из стада Урожайного ЛРЗ и от 2922 особей из природных популяций различных рек. Всего исследовали препараты отолитов от 11312 особей кеты.

В лабораторных условиях отолиты извлекали из слуховых каналов, очищали от посторонних тканей, и каждый отолит монтировали на

отдельное предметное стекло, используя термопластический цемент. На следующем этапе препараты отолитов шлифовали до эмбриональной зоны (рис. 1б), применяя абразивные диски производства “Buehler” (США). Исследование микроструктуры отолитов на наличие метки проводили с использованием программных комплексов для анализа изображений на базе микроскопов Olympus BX51 (Япония) и Leica DM LS (Германия).

Данные по площадям нерестилищ кеты в реках, по их заполнению производителями в разные годы, а также сведения о возрастной структуре кеты в стадах базовых рек заводов и коэффициенты возврата производителей разных поколений взяты из годовых отчётов сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (далее – Главрыбвод).

Таблица 1. Число мальков кеты *Oncorhynchus keta*, выпущенных с лососёвых рыбоводных заводов юго-западной части о-ва Сахалин в 2010–2015 гг., млн экз.

Завод	Год выпуска						В среднем
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Калининский	<u>35.5</u> 3,3Н	<u>34.7</u> 3н,3нН	<u>43.6</u> 3н,2нН	<u>43.4</u> 1,2н,2Н	<u>35.4</u> 4н,2нН	<u>36.1</u> 3н,1,2нН	38.1
Сокольниковский	<u>15.6</u> 3н,1,2Н	<u>15.5</u> 3н,3Н	<u>15.7</u> 3н,2,1Н	<u>16.8</u> 4,1Н	<u>15.7</u> 5нН	<u>15.6</u> 3н,1,3Н	15.8
Ясноморский	<u>17.4</u> 5,1Н	<u>17.3*</u> 3,3Н	<u>17.5</u> 1,2Н	<u>9.0</u> 1,3н,1Н	<u>9.0</u> 1,2Н	<u>9.8</u> 3н,2,1Н	13.3
Урожайный	5.9	6.2	6.0	9.2	9.6	9.1	7.7
Красноярка	6.7	6.5	9.5	1.4	5.6	5.6	5.9
На р. Сова		6.9	13.5	6.7	7.4	10.2	8.9
Павино						0.9	0.9

Примечание. * Помечено 85.7% выращенных мальков, в остальные годы на Ясноморском, Калининском и Сокольниковском заводах продукцию метили тотально. Под чертой — код метки.

При статистическом анализе тесноту связи между коэффициентами возврата кеты на разные заводы оценивали, применяя коэффициент парной корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Калининский ЛРЗ является крупнейшим региональным предприятием — с 2010 по 2015 гг. на нём в среднем вырастили 38.1 млн мальков кеты в год. Производственная мощность Сокольниковского и Ясноморского заводов была в 2.5 раза меньше и в среднем составила соответственно 15.8 и 13.3 млн экз. молоди в год (табл. 1). Оценивая коэффициент возврата производителей кеты с 1982 по 2015 гг., мы можем отметить принципиальное сходство изменения этого показателя на всех трёх заводах. Так, увеличение коэффициента возврата поколений 1980-х гг. сменилось его уменьшением для поколений начала 1990-х. Например, на всех трёх заводах высокими были коэффициенты возврата производителей от поколений 1995 и 1997 гг. и низкими от поколения 1996 г. (рис. 2). При статистическом анализе выяснилось, что коэффициенты возврата кеты на всех трёх заводах были тесно связаны друг с другом и увеличение вылова рыбы от всех поколений на Калининском ЛРЗ достоверно ($p < 0.05$) сопровождалось увеличением вылова от соответствующих поколений на Сокольниковском ($y = 1.2824x - 0.013$; $r = 0.83$) и Ясноморском ($y = 0.556x + 0.1214$; $r = 0.74$) ЛРЗ. Представляется вероятным, что чередование урожайных и неурожайных поколений не было связано с ра-

ботой рыбоводов, а определялось выживанием рыб на следующих этапах онтогенеза.

Основу промыслового стада кеты на всех трёх предприятиях составляли производители в возрасте 4+ (в среднем 50.4–56.9%) при значительной доле рыб в возрасте 5+. Более молодых особей в возрасте 3+ было существенно меньше, а рыбы в возрасте 2+ присутствовали единично. Суммарная доля рыб в возрасте 4+, 5+ и 6+ на Калининском, Сокольниковском и Ясноморском ЛРЗ в среднем составила соответственно 70.2, 63.7 и 59.2% (табл. 2).

Как и ожидалось, абсолютное большинство производителей, выловленных на пункте сбора икры Калининского ЛРЗ, имело заводскую метку, их доля в среднем составляла 90.9% (табл. 3). Можно полагать, что доля маркированных рыб была бы выше, если бы в 2008 и 2009 гг. их уже маркировали. Ведь в 2014 г. (когда впервые анализировали возврат меченых производителей) вернулись особи в возрасте 5+ (поколение 2009 г.) и в возрасте 6+ (поколение 2008 г.). По крайней мере, доля заводских рыб на Калининском ЛРЗ в уловах следующих лет значительно повысилась, а в уловах 2018–2019 гг. была почти стопроцентной — соответственно 99.5 и 99.7%.

Вместе с тем среди выловленных на пункте сбора икры Калининского ЛРЗ производителей кеты каждого поколения присутствовали особи, маркированные на двух других заводах. При этом доля рыб с меткой Сокольниковского ЛРЗ в среднем составила 7.3%, варьируя в разные годы в широком диапазоне от 2.0 до 19.1%. Доля

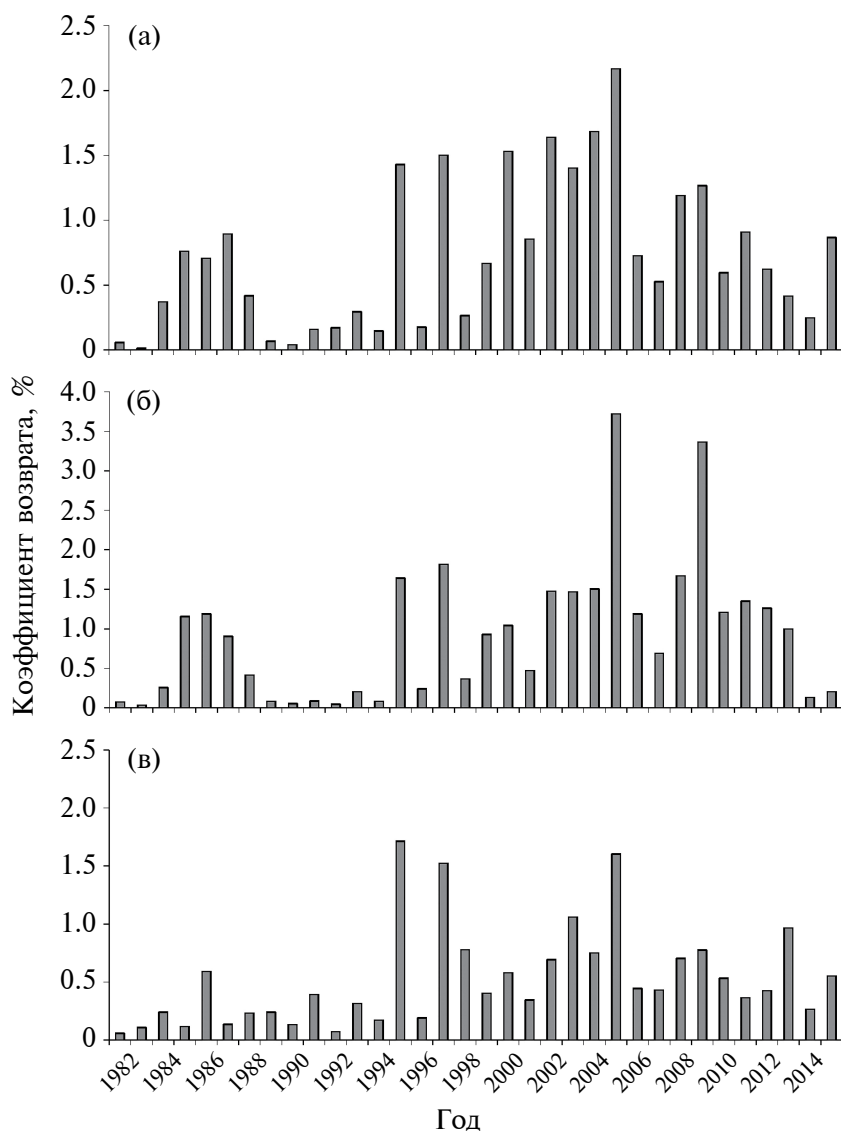


Рис. 2. Коэффициенты возврата кеты поколений 1982–2015 гг. в базовые реки Калининского (а), Сокольниковского (б) и Ясноморского (в) лососёвых рыбозаводов.

рыб, маркированных на Ясноморском ЛРЗ, в среднем была в два с половиной раза меньше — 3.1%, что, вероятно, определяется его более отдалённым расположением (рис. 1а), но варьировала из года в год столь же значительно — от 0.2 до 5.7% (табл. 3). Таким образом, промысловое стадо кеты на Калининском ЛРЗ в большей своей части формировалось за счёт работы самого предприятия. Доля рыб, не имеющих заводской метки, в среднем составляла ~11%; примерно таким же оказался и суммарный вклад двух соседних заводов.

На Сокольниковском ЛРЗ доля рыб с собственными метками в среднем сократилась с 65.9% в годы с высокими уловами (2014–2016) до 40.3% в годы с низкими уловами (2017–2019).

Одновременно с этим на формирование стада кеты, заходящих в р. Заветинка (к Сокольниковскому ЛРЗ), усилилось влияние соседних предприятий. Более того, в 2018 и 2019 гг., когда численность этих стад была очень низкой (в 2019 г. минимальной), доля производителей, маркированных на соседних заводах, была даже больше, чем доля рыб собственного производства (табл. 3). По нашим расчётам, на пункте сбора икры Сокольниковского ЛРЗ в среднем выловили 33866 экз. с меткой Калининского ЛРЗ и 7844 экз. с меткой Ясноморского ЛРЗ, тогда как число рыб с меткой Сокольниковского ЛРЗ в стадах этих двух заводов составила соответственно только 16395 и 4449 экз.

Таблица 2. Доля производителей кеты *Oncorhynchus keta* разных возрастных групп в стадах лососёвых рыбодоводных заводов (ЛРЗ) юго-западного побережья о-ва Сахалин, %

Год выпуска	Возрастная группа, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	4+, 5+, 6+
Калининский ЛРЗ						
2003	1.4	26.0	63.7	7.3	1.6	72.6
2004	0.5	32.1	46.1	21.2	0.1	67.4
2005	0.2	28.3	60.1	11.2	0.2	71.5
2006	6.0	28.6	55.7	9.0	0.7	65.4
2007	0.4	17.0	42.8	39.8		82.6
2008		20.9	57.4	20.9	0.8	79.1
2009	0.4	28.6	63.7	7.2	0.1	71.0
2010	2.0	33.5	51.6	12.1	0.8	64.5
2011		26.2	51.6	22.2		73.8
2012	0.3	10.5	84.5	4.7		89.2
2013	1.0	34.6	50.9	13.5		64.4
2014		24.5	75.1	0.4		75.5
2015	0.8	63.0	36.2			36.2
В среднем	1.0	28.8	56.9	13.0	0.3	70.2
Сокольниковский ЛРЗ						
2003	0.6	51.2	43.4	4.8		48.2
2004	0.4	32.8	58.9	7.9		66.8
2005	0.2	26.0	68.8	5.0		73.8
2006	1.6	53.3	39.1	6.0		45.1
2007	0.4	22.6	71.5	5.5		77.0
2008		16.3	65.7	15.5	2.5	83.7
2009	0.2	31.5	58.7	9.6		68.3
2010	0.6	26.1	63.8	8.0	1.5	73.3
2011		7.8	54.2	37.4	0.6	92.2
2012		15.3	82.3	2.4		84.7
2013	0.4	63.4	34.9	1.3		36.2
2014	7.0	60.7	28.3	4.0		32.3
2015	6.8	46.8	46.4			46.4
В среднем	1.4	34.9	55.1	8.3	0.3	63.7
Ясноморский ЛРЗ						
2003	0.3	43.0	52.1	2.4	2.2	56.7
2004	1.2	34.2	35.7	28.2	0.6	64.5
2005	0.8	27.6	68.9	2.5	0.3	71.7
2006	1.8	59.2	31.2	6.7	1.1	39.0
2007	7.6	36.2	46.8	8.3	1.1	56.2
2008	0.7	20.2	64.5	13.7	0.9	79.1
2009	1.0	21.5	71.8	5.7		77.5
2010		52.7	41.6	5.5	0.2	47.3
2011	2.3	30.3	42.3	25.0		67.3
2012		16.2	76.8	7.0		83.8
2013	1.7	41.2	54.9	2.2		57.1
2014	1.8	64.8	32.9	0.5		33.4
2015	9.7	54.1	36.2			36.2
В среднем	2.2	38.6	50.4	8.3	0.5	59.2

Таблица 3. Сведения по производителям кеты *Oncorhynchus keta*, выловленным на пунктах сбора икры лососёвых рыбоводных заводов (ЛРЗ) юго-западного побережья о-ва Сахалин

Год вылова	Улов, экз.	Обработано рыб, экз.	Число рыб с меткой		ЛРЗ и доля маркированных на этом заводе производителей разных возрастных групп, %														
					Калининский					Сокольниковский					Ясноморский				
					2+...3+	4+	5+...6+	Всего		2+...3+	4+	5+...6+	Всего		2+...3+	4+	5+...6+	Всего	
								%	экз.				%	экз.				%	экз.
Выловлено на Калининском ЛРЗ																			
2014	228747	242	145	59.9	13.6	42.6	56.2	128556	1.2	1.2	0.5	5490	0.8	0.5	1.3	2974			
2015	218864	497	429	86.3	6.8	52.3	65.9	144231	2.6	10.3	5.0	32611	0.5	5.0	5.5	12038			
2016	364174	324	316	97.5	15.4	47.2	10.5*	266211	3.1	10.5	3.7	69557	1.6	3.7	5.3	19301			
2017	128964	400	367	91.7	17.7	57.8	7.7	107298	0.3	1.5	5.0	3611	0.7	5.0	5.7	7351			
2018	286887	448	446	99.5	68.1	22.3	6.9	279141		0.7	0.2	5738	0.2		0.2	574			
2019	119887	400	399	99.7	4.0	93.4	97.4	116770	1.2	0.7	0.2	2518	0.2		0.2	240			
В среднем	224587	385.2	350.3	90.9	20.9	52.5	5.3	176750	1.4	4.2	2.4	16395	0.3	2.4	3.1	6962			
Выловлено на Сокольниковском ЛРЗ																			
2014	195496	543	401	73.8	7.7	7.5	15.2	29715	37.9	20.4	0.3	113974	1.8	0.3	0.3	586			
2015	159468	496	456	91.9	0.3	7.5	1.8	15309	15.3	56.0	4.6	120079	0.4	4.6	7.0	11163			
2016	351305	494	382	77.3	2.6	6.7	1.2	36887	13.4	31.2	1.4	225538	1.0	1.4	2.6	9134			
2017	78958	483	345	71.4	11.4	12.0	1.6	19740	3.3	29.0	7.9	29057	4.1	7.9	9.6	7580			
2018	22680	490	445	90.8	30.2	10.2	1.8	9571	25.5	9.2	1.8	9435	2.0	1.8	7.0	1588			
2019	18085	399	382	95.7	4.3	40.1	0.9	8193	6.8	32.3	5.8	7704	1.6	5.8	7.8	1411			
В среднем	137665	484.2	401.8	83.0	9.4	14.0	1.2	33866	17.0	29.8	3.6	73238	1.6	3.6	5.7	7847			
Выловлено на Ясноморском ЛРЗ																			
2014	66584	396	186	47.0	0.5	1.8	2.3	1531	13.6	2.5	11.4	10720	17.2	11.4	28.6	19043			
2015	45512	400	285	71.2	0.2	0.2	1.7	956	1.8	6.8	37.8	4460	16.0	37.8	5.5	26989			
2016	109345	472	294	62.3	0.6	1.3	0.3	2406	0.8	4.2	38.1	9404	3.2	38.1	10.2	56313			
2017	73521	160	58	36.2		0.6	0.6	441		3.1	21.9	2720	3.7	21.9	6.3	23453			
2018	39778	299	215	71.9	3.7	0.3	0.3	1710	1.0	1.0	11.4	915	50.2	11.4	3.7	25975			
2019	30946	300	197	65.7	1.0	3.3	4.3	1331	0.8	2.3	49.3	959	8.7	49.3	0.3	18042			
В среднем	60947	337.8	205.8	60.9	1.0	1.3	0.4	1646	3.0	3.3	28.3	4449	16.5	28.3	4.3	29925			

Примечание. * В 2016 г. на Калининском и Сокольниковском ЛРЗ было поймано по одной особи, помеченной на Урожайном ЛРЗ. Рамками выделены сведения по рыбам, маркированным и выловленным на одном и том же ЛРЗ.

Таблица 4. Некоторые данные о естественном воспроизводстве кеты *Oncorhynchus keta* в реках юго-западного побережья о-ва Сахалин

Река	Площадь нерестилищ, м²	Заполнение нерестилищ в разные годы, %					
		2009	2010	2011	2012	2013	2014
Томаринский район							
Чёрная Речка	2300	Ед.	—	—	—	Ед.	4.9
Холмский район							
Чеховка	47000	1.0	—	0.3	Ед.	—	—
Кострома	28500	1.4	—	0.7	Ед.	0.4	0.6
Красноярка	17250 (6000)*	2.6	8.7	1.7	0.4	13.3	19.6
Сова	320	—	48.8	56.6	15.2	120.1	79.9
Калинка	800	98.4	100	100	120.0	120.0	100
Заветинка (Сокольники)	7000 (900)*	67.9	—	100	152.8	118.1	76.4
Невельский район							
Ясноморка	9600 (2700)*	51.8	—	100.9	138.9	—	53.2
Ловецкая	2000	4.7	—	—	6.2	—	—

Примечание. Ед. — единично, “—” — данные отсутствуют. * По результатам ревизии состояния нерестилищ установлено, что они занимают меньшую площадь (указана в скобках), чем считали ранее (перед скобками). Серой заливкой отмечены ячейки с данными для площади нерестилищ после их ревизии.

В стаде кеты Ясноморского ЛРЗ также преобладали производители заводского происхождения, однако доля маркированных рыб (в среднем 60.9%) оказалась меньше, чем на первом и втором заводах. При этом “обмен” производителями кеты этого завода с соседними предприятиями оказывался неравномерным; число рыб с меткой Ясноморского ЛРЗ в стадах Калининского и Сокольниковского ЛРЗ было существенно большим, чем число рыб, маркированных на этих заводах и зашедших на нерест в р. Ясноморка (табл. 3). Главной же особенностью стада кеты Ясноморского ЛРЗ является самое большое число производителей, не имеющих заводской метки, значительную часть которых предположительно составляли особи от природного нереста в р. Ясноморка. А поскольку доля немаркированных особей в отдельные годы составляла больше половины, то на следующем этапе работы мы анализировали масштаб естественного воспроизводства.

С одной стороны, согласно визуальным наблюдениям, в ограниченном количестве производители кеты заходят во все реки юго-западной части Сахалина. С другой стороны, значительного, представляющего промысло-

вый интерес, естественного воспроизводства нет ни в одной из них. В интересующие нас 2009–2014 гг. специалисты отдела ихтиологии сахалинского филиала Главрыбвода проводили контроль за заполнением природных нерестилищ в восьми наиболее значимых реках Невельского, Холмского и Томаринского районов. Самые большие площади нерестилищ кеты характерны для рек Чеховка и Кострома. Однако во все годы обследований нерестилища этих рек производители кеты почти не использовали; специалисты отмечали крайне низкое заполнение нерестовых площадей или отсутствие производителей в реках (табл. 4). Большинство рек в регионе являются сравнительно короткими водотоками горного типа, в которых площадь нерестилищ для кеты является сравнительно ограниченной.

Следует также отметить, что специалисты регулярно обследуют реки и при существенных изменениях конфигурации водотоков могут проводить переоценку их нерестового потенциала (табл. 4). Таким образом, в заметном количестве заполнялись нерестилища только четырёх рек: Сова, Калинка, Заветинка (Сокольники) и Ясноморка. Площадь нерестилищ в первых трёх из них составляет < 1000 м², и

Таблица 5. Количество и возраст маркированных особей кеты *Oncorhynchus keta*, вернувшихся в 2018–2019 гг. к Урожайному лососёвому рыбноводному заводу

Дата	Число рыб в выборке, экз.	Число рыб с меткой		Число маркированных рыб в разных возрастных группах, экз.			
		экз.	%	2+	3+	4+	5+
07.09.18	69	69	100		40 + 1*	29	
14.09.18	97	97	100		93	4	
17.09.18	97	97	100		85	12	
18.09.18	99	99	100		91	8	
19.09.18	81	81	100		74	7	
24.09.18	100	100	100		96	4 + 1*	
28.09.18	83	83	100		81	2	
Всего	626	626	100	0	560	66	0
02.09.19	91	91	100	1		87	3
03.09.19	46	46	100	1		41	4
04.09.19	88	87	98.9	1	2	72	12
09.09.19	48	48	100	1	2	45	
10.09.19	96	94	97.9	2	3	85	3
16.09.19	83	70	84.3	2	4	61	5
18.09.19	93	85	91.4	6	11	60	9
Всего	545	521	95.6	14	22	451	36

Примечание. * Особь с меткой Калининского лососёвого рыбноводного завода.

естественное воспроизводство в этих реках не может обеспечить существенный вклад в численность промысловых стад. Площадь нерестилищ в р. Ясноморка, а также в расположенной рядом (рис. 1а) р. Ловецкая заметно больше — это, возможно, и определяет увеличение доли немаркированных особей в стаде Ясноморского ЛРЗ.

В завершении рассмотрим результаты обследования кеты на самом северном из рыбноводных заводов в юго-западной части Сахалина — Урожайном, а также некоторые данные о расселении заводских производителей по соседним рекам. Заполнение производителями кеты природных нерестилищ в р. Чёрная Речка (базовый водоём Урожайного ЛРЗ) было единичным (табл. 4). При фактическом отсутствии естественного нереста в 2018 г. все 100% производителей кеты, зашедших в Чёрную Речку, имели отолитную метку. При этом абсолютное большинство рыб было маркировано именно на Урожайном ЛРЗ и только 2 экз. (по одной особи в возрасте 3+ и 4+) имели метку Калининского ЛРЗ (табл. 5).

В 2019 г. из 545 исследованных рыб 521 особь (95.6%) имела метку Урожайного ЛРЗ.

При оценке распределения заводских производителей по естественным нерестилищам чаще всего обследовали соседние реки — Сову и Ловецкую, расположенные соответственно с северной и южной сторон от трёх федеральных заводов. В первой из них ожидаемо преобладали особи, маркированные на Калининском, во второй — маркированные на Ясноморском ЛРЗ (табл. 6). Заводских производителей также отлавливали в реках, расположенных севернее: Красноярке и Костроме. Вместе с тем особи кеты из юго-западного региона заходили и в более удалённые водотоки, например, реки Лютога и Таранай, впадающие в зал. Анива. Так, среди 50 рыб, пойманных одновременно в р. Лютога 19.09.2018 г., были выявлены сразу 3 экз. с меткой Калининского и 1 экз. с меткой Сокольниковского ЛРЗ. В свою очередь в р. Таранай отлавливали рыб, маркированных на всех трёх заводах — Калининском, Сокольниковском и Ясноморском (табл. 6).

Таблица 6. Число выловленных в различных реках особей кеты *Oncorhynchus keta*, маркированных на федеральных лососёвых рыбоводных заводах юго-западной части Сахалина, а также число особей среди них, маркированных на конкретных заводах

Река	Год	Число рыб, экз.	Завод			
			Калининский	Сокольниковский	Ясноморский	Урожайный
Сова	2013	235	13			
	2014	196	49	1		
	2015	200	24		4	
	2016	187	19		12	
	2017	300	24	3	5	
	2018	200	28		3	
Красноярка	2017	100	7		3	2
	2018	100				1
Кострома	2017	150	1		5	
Ловецкая	2013	91	1	4	1	
	2014	141	1	10	46	
	2017	61		2	19	
Таранай	2014	513		1	1	
	2016	398	1	1	1	
Лютога	2018	50	3	1		

ОБСУЖДЕНИЕ

В первую очередь отметим, что кета, воспроизводящаяся в юго-западной части Сахалина, является наименее исследованной по сравнению с кетой из других регионов Сахалинской области. Нам известны немногочисленные и весьма разноплановые сведения (Шершневу, 1975; Хоревин, 1990; Коломыцев и др., 2018; Зеленников, 2021). Казалось бы, в регионе функционировали четыре рыбоводных завода, на которых как минимум в плановом режиме делали анализы молоди для контроля за их ростом и обследование производителей для прогнозирования будущего возврата. Более того в 1940–1970-е гг. здесь функционировало ещё несколько рыбоводных предприятий, которые впоследствии были ликвидированы (Хоревин, 1986). Но, к сожалению, данные, характеризующие кету при её заводском воспроизводстве, остаются в производственных отчётах и в научную печать почти не попадают. В свою очередь незначительное естественное воспроизводство, масштаб которого детально не оценивали, не способствовало формированию

относительно крупного стада ни в одном из водотоков этой части Сахалина.

Вместе с тем имеющиеся данные свидетельствуют о том, что кета, воспроизводящаяся в юго-западной части Сахалинской области, по крайней мере, по двум аспектам отличается от кеты всех остальных стад, сформировавшихся в результате как естественного, так и заводского воспроизводства. Во-первых, кета из юго-западной части наиболее выражено отличается по генетическим маркерам (Афанасьев и др., 2011; Животовский и др., 2022), что вызывает удивление, учитывая масштабную практику межрегиональных перевозок икры между заводами, применяемую в 1960–1990-е гг. и считающуюся нежелательной в настоящее время (Животовский, Смирнов, 2018). Во-вторых, только на Калининском, Сокольниковском и Ясноморском ЛРЗ среди производителей в среднем преобладают особи в возрасте 4+ при значительной доле рыб в возрасте 5+ и 6+. Во всех остальных стадах кеты Сахалинской области, исследованных в этом плане, основу в среднем составляют рыбы в возрасте 3+ (Каев, 2003; Лапшина, 2017;

Ельников, Зеленников, 2023). Ранее мы полагали, что половому созреванию в более позднем возрасте предшествует наиболее низкий темп развития гонад, который устанавливается у молоди кеты на заводах юго-запада Сахалина (Зеленников, 2021). Однако применение техники отолитного маркирования позволило разделить производителей природного и заводского происхождения среди подходящих к Ясноморскому ЛРЗ. Согласно полученным данным, только в стаде этого завода особи от естественного нереста присутствуют в значительном количестве. Оказалось, что преобладание рыб старших возрастных групп среди производителей относится только к заводской части промыслового стада, причём как для самок, так и для самцов. Среди производителей природного происхождения во всех исследованных поколениях значительно преобладали особи младших возрастных групп (Зеленников и др., 2023).

Наличие отолитной метки позволило нам отличить друг от друга не только рыб заводского и природного происхождения, но и рыб, выпущенных с разных предприятий, и благодаря этому выявить специфические особенности формирования промысловых стад на Калининском, Сокольниковском и Ясноморском ЛРЗ. По визуальным наблюдениям, для кеты в процессе преданадромной миграции характерно массовое выпрыгивание из воды. Благодаря этому мы знаем, что кета, мигрирующая в реки Юго-Западного Сахалина, заходит в Татарский пролив с юга и перемещается в северном направлении на значительном отдалении от берега. Непосредственно в прибрежье массово она появляется в районе устья р. Калинка, в бассейне которой находится Калининский ЛРЗ. Затем, примерно через сутки, её при значительной концентрации можно видеть в районе устья р. Сокольники (Заветинка) и ещё через сутки — в районе устья р. Ясноморка. Для объяснения такой динамики миграции можно предложить рабочую гипотезу в следующем виде. Согласно данным промысловой статистики, заводское стадо кеты Калининского ЛРЗ является самым крупным в юго-западной части Сахалина, для формирования которого в год выпускается в среднем 38.1 млн мальков. Можно предположить, что стадо этого завода в период массового хода на заключительном этапе морской миграции формирует сравнительно крупный миграционный поток, вовлекая в него производителей с других предприятий и окрестных рек. Таким образом можно объяснить, почему кета в юго-западном регионе массово первой

появляется именно в районе устья р. Калинка. Затем кета с Сокольниковского и Ясноморского ЛРЗ, оказавшись непосредственно в прибрежье, перемещается в район “своих” предприятий уже по направлению с севера на юг. Это перемещение визуально также хорошо просматривается.

Данные свидетельствуют о том, что стадо кеты Калининского ЛРЗ больше, чем на других предприятиях юго-западной части Сахалина, состоит из рыб заводского происхождения и преимущественно формируется за счёт собственной продукции. Севернее устья р. Калинка расположены крупные по региональным меркам водотоки и три рыбоводных завода, с которых в рассматриваемые в нашей работе годы выпускали немаркированную молодь. Можно полагать, что продукция из этих рек и предприятий пополняла стада кеты на Калининском, Сокольниковском и Ясноморском заводах. По крайней мере, в 2012 г. среди рыб, подошедших к пунктам сбора икры Калининского и Сокольниковского ЛРЗ, были обнаружены по 1 экз. кеты с меткой Урожайного ЛРЗ. Однако можно полагать, что такое пополнение является незначительным. В противном случае немаркированные производители в первую очередь входили бы в стадо расположенного ближе Калининского ЛРЗ. Однако этого не происходит, и доля рыб, не имеющих отолитной метки в стаде этого предприятия, оказывается наименьшей как в абсолютном, так и в относительном исчислении, составляя в отдельные годы всего 0.3–0.5%.

Сокольниковский ЛРЗ из трёх предприятий имеет в среднем самый высокий коэффициент возврата. Однако, по нашим данным, на формирование стада этого завода значительное влияние оказывает работа Калининского и Ясноморского ЛРЗ. С одной стороны, это представляется логичным, ведь Сокольниковский ЛРЗ территориально занимает промежуточное положение. Однако только географическим расположением не объяснить, почему в годы с высокими уловами кеты Сокольниковский ЛРЗ “обменивается” с соседними заводами примерно равным числом мигрантов, а в неурожайные годы со стороны обоих смежных заводов “вовлекает” в своё стадо рыб, доля которых значительно больше величины собственного стрейнга. Во всяком случае вклад соседних заводов в число подходящих к пункту сбора икры Сокольниковского ЛРЗ рыб в неурожайные годы, несомненно, увеличивает численность промыслового стада. Косвенно об этом свидетельствует и динамика миграции за-

водских производителей в окрестные реки. Так, производителей с меткой Сокольниковского ЛРЗ в р. Сова отлавливали в шесть раз меньше, чем с меткой Ясноморского ЛРЗ, а в реках Кострома и Красноярка не обнаружили совсем. А ведь Ясноморский ЛРЗ территориально расположен южнее Сокольниковского ЛРЗ и, следовательно, дальше от рек Сова, Кострома и Красноярка (рис. 1). На следующем этапе работы мы проанализируем отличительные особенности р. Сокольники (Заветинка) от соседних рек с целью выяснения причин её более высокой привлекательности для производителей кеты.

В свою очередь на формирование стада кеты Ясноморского ЛРЗ соседние предприятия оказывают меньшее влияние. При этом число рыб, не имеющих отолитной метки, в стаде этого завода больше, чем на остальных предприятиях. Если учесть, что с Ясноморского ЛРЗ в стадо Калининского ЛРЗ в среднем поступает 6962 экз. в год, а “в обратном направлении” перераспределяется всего 1646 экз., представляется маловероятным, что производители без метки — это рыбы с более северных заводов на реках Сова и Красноярка или природных нерестилищ с окрестных им водотоков. Можно предположить, что немаркированные особи поступают с нерестилищ более южных рек и в первую очередь самой р. Ясноморка. Факты свидетельствуют о том, что это едва ли не самая продуктивная река в отношении естественного воспроизводства кеты на всей территории юго-западной части Сахалина, обеспеченная наличием нерестилищ, пропуском необходимого числа производителей и их охраной. Примечательно, что в те годы, когда поколения заводской молоди фактически не выживали, самые высокие коэффициенты возврата, например от 1982, 1983, 1989, 1990 гг., наблюдали как раз на Ясноморском ЛРЗ, имеющем более значительное пополнение за счёт естественного нереста.

Полученные данные не оставили сомнений в том, что производители кеты, маркированные в эмбриональном возрасте на заводах юго-западной части Сахалина, могут заходить на нерест в отдалённые водотоки. Их обнаружение именно в реках Лютога и Таранай объясняется тем, что в бассейнах этих рек также функционируют федеральные лососёвые рыбоводные заводы — Анивский и Таранайский, на которых проводят биологические анализы. Однако в целом отолитное маркирование явно подтверждает мнение о преимущественном возврате производителей кеты в “родные” реки с частичным распределением по

соседним водотокам. Обнаружение особей кеты заводского происхождения на значительном расстоянии от своих предприятий является скорее исключением из общего правила.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Промысловые запасы кеты в юго-западной части Сахалина до 2019 г. в основном формировались за счёт работы Калининского, Сокольниковского и Ясноморского ЛРЗ и ската молоди с их базовых рек при незначительном потоке мигрантов из стад остальных предприятий и естественного воспроизводства в других водотоках. Все три завода являются подобными: они расположены на сравнительно коротких реках горного типа и имеют пункты сбора икры в 200–300 м от их устьев. Коэффициенты возврата кеты соответствующих поколений на всех трёх заводах тесно коррелируют. При этом стадо Калининского ЛРЗ в большей своей части формируется за счёт работы самого предприятия. Влияние других заводов и естественного воспроизводства на формирование его нерестового стада является незначительным. На формирование стада Сокольниковского ЛРЗ большое влияние оказывает работа соседних предприятий, повышая численность рыб, особенно в годы с низкими уловами. На формирование стада кеты Ясноморского ЛРЗ остальные предприятия не оказывают значительного воздействия, но существенно влияет естественный нерест в самой Ясноморке, являющейся наиболее продуктивной рекой юго-западного побережья Сахалина. Таким образом, формирование стада кеты на трёх соседних предприятиях имеет свои отличительные черты. В дальнейшем с применением техники отолитного маркирования мы выясним отличительные особенности формирования стад на предприятиях, во-первых, из других регионов (бассейн зал. Анива, юго-восток и центр Сахалина), во-вторых, находящихся на значительном удалении от устья базовых рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 39–47.
- Бугаев А.В., Чистякова А.И., Урава С. 2020. Многолетние тенденции распределения и регионального состава уловов заводской молоди горбуши и кеты в период осенних миграций в бассейне Охотского моря //

- Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 57. С. 67–98.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.57.67-98>
- Ельников А.Н., Зеленников О.В. 2023. О состоянии промыслового стада кеты *Oncorhynchus keta* и прогнозировании ее численности у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 1. С. 58–74.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-58-74>
- Животовский Л.А., Смирнов Б.П. 2018. Стратегия воспроизводства тихоокеанских лососей в Сахалинской области // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 3. С. 285–299.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. 2022. Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида // Генетика. Т. 58. № 4. С. 438–449.
<https://doi.org/10.31857/S0016675822040154>
- Зеленников О.В. 2021. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 43 с.
- Зеленников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. 2020. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биология моря. Т. 46. № 1. С. 14–23.
<https://doi.org/10.31857/S0134347520010118>
- Зеленников О.В., Мякишев М.С., Ворожцова А.А. и др. 2023. Сравнительный анализ производителей кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) природного и заводского происхождения, выявленных в общем стаде по результатам отолитного маркирования // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 4. С. 418–425.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223040318>
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М., Игнатьев Ю.И. 2015. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 95–104.
- Каев А.М., Хоревин Л.Д. 2003. Динамика стада дикой и заводской кеты *Oncorhynchus keta* в р. Тымь, остров Сахалин // Тр. СахНИРО. № 5. С. 47–55.
- Коломыцев В.С., Лапина А.Е., Зеленников О.В. 2018. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при выращивании на рыбодоводных заводах Сахалинской области // Биология моря. Т. 44. № 1. С. 36–40.
- Кузнецова А.В., Бонк А.А. 2018. Результаты биологического анализа молоди кеты Николаевских ключей (река Тихая, бассейн реки Паратунка) в 2017 г. // Матер. IX науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 60–64.
- Лапина А.Е. 2017. Летняя раса кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Сахалин: биологические особенности и возможности заводского разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. 2015. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 105–120.
- Любаева Т.Н., Любаев В.Я., Сидорова С.В. 2000. Формирование заводских популяций кеты и их вселение в естественную среду (на примере Охотского ЛРЗ) // Сб. науч. докл. конф. “Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей”. Хабаровск: Изд-во ХоТИНРО. С. 70–79.
- Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В. 2019. К вопросу о мечении молоди лососей и эффективности работы рыбодоводных заводов // Биология моря. Т. 45. № 5. С. 342–348.
<https://doi.org/10.1134/S0134347519050085>
- Сафроненков Б.П., Акиничева Е.Г., Рогатных А.Ю. 2000. Способ массового мечения рыб // Патент RU 2150827 С1. Бюл. № 17 (<https://www.fips.ru/cdfi/fips.dll/ru?ty=29&docid=2150827>. Version 11/2023).
- Стекольников М.Ю., Барковская О.А., Батюк Ю.А. 2021. Возможности повышения эффективности искусственного воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* в бассейне р. Найба (о. Сахалин) // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 182–194.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-182-194>
- Углова Т.Ю. 2020. Биология, структура нерестовых подходов и промысел горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) о. Итуруп (южные Курильские острова): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 26 с.
- Хованский И.Е. 2006. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства (на примере искусственного разведения тихоокеанских лососей на северном побережье Охотского моря): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Рыбное, Московская обл.: ВНИИПРХ, 48 с.
- Хоревин Л.Д. 1986. Искусственное разведение тихоокеанских лососей в Сахалинской области // Биология моря. Т. 12. № 1. С. 17–27.
- Хоревин Л.Д. 1990. Изменение плодовитости кеты Юго-Западного Сахалина в результате ее искусственного разведения // Там же. Т. 16. № 1. С. 60–66.
- Чистякова А.И., Бугаев А.В. 2016. Оценка происхождения и пути миграций заводской молоди горбуши и кеты в бассейне Охотского моря в осенний период 2011–2014 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 40. С. 5–23.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.40.5-23>
- Шершнев А.П. 1975. Биология молоди кеты из прибрежных вод юго-восточной части Татарского пролива // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 58–66.
- Carlson H.R., Farley E.V., Myers K.W. 2000. The use of thermal otolith marks to determine stock-specific ocean distribution and migration patterns of Alaskan pink and

chum salmon in the North Pacific Ocean 1996–1999 // NPAFC Bull. № 2. P. 291–300.

Klovach N., Leman V., Gordeev I. 2021. The relative importance of enhancement to the production of salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia) // Rev. Aquac. V. 13. № 1. P. 664–675.
<https://doi.org/10.1111/raq.12493>

Sato S., Takahashi M., Watanabe N. et al. 2009. Preliminary records of otolith-marked chum salmon found in the Bering Sea and North Pacific Ocean in 2006 and 2007 // NPAFC Bull. № 5. P. 99–104.

Urava S., Seki J., Kawana M. et al. 2003. Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000 // NPAFC Doc. № 721. 12 p.

SPECIAL FEATURES OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) STOCK FORMATION IN THE SOUTHWESTERN SAKHALIN FISH HATCHERIES AS IDENTIFIED USING THE OTOLITH MARKING METHOD

A. A. Vorozhtsova¹, M. S. Myakishev¹, M. A. Zhavoronkova², and O. V. Zelennikov², *

¹*Sakhalin Branch of the Main Watershed Administration for Fishing and Conservation
of Aquatic Biological Resources, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

²*St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia*

**E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru*

The results of a study of the formation of chum salmon *Oncorhynchus keta* stocks at the Kalininsky, Sokol'nikovsky, and Yasnomorsky salmon hatcheries, located in the southwestern part of Sakhalin Island, using the method of otolith marking of juveniles are presented. According to long-term data, the commercial stocks of all hatcheries are formed by both hatchery production and natural spawning; they are significantly dominated by individuals of older age groups, and the numbers of fish of the respective generations at all hatcheries are closely correlated. The stock of the Kalininsky hatchery is mostly formed due to the work of the farm itself. The Sokol'nikovsky hatchery stock is greatly influenced by the work of neighboring farms: the number of brood fish with tags of Kalininsky and Yasnomorsky hatcheries among the fishes that approached this hatchery becomes clearly pronounced in years with low catches in the region. In stocks of the Yasnomorsky hatchery, brood fish with marks of neighboring farms were also revealed. However, the formation of the Yasnomorsky hatchery stock is influenced more, compared to the stocks of other farms, by natural reproduction and primarily by spawning in the Yasnomorka River, which is the most productive chum salmon river in the southwestern part of Sakhalin.

Keywords: chum salmon *Oncorhynchus keta*, fish hatcheries, otolith marking, farm and natural reproduction, southwestern coast of Sakhalin Island.

УДК 597.553.2.575.17

РЕГИОНАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ И ЧУКОТКИ: РАЗГРАНИЧЕНИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ, АДАПТИВНЫЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

© 2024 г. А. М. Хрусталева^{1, *}

¹Институт биологии гена РАН – ИБГ РАН, Москва, Россия

*E-mail: mailfed@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2023 г.

После доработки 09.11.2023 г.

Принята к публикации 13.11.2023 г.

С использованием метаанализа данных обобщены результаты ранее выполненных исследований изменчивости 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма и 13 микросателлитных локусов азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* популяций восточного побережья Камчатки и Чукотки. Аллельные частоты обоих типов маркеров проанализированы с использованием общих статистических подходов в 53 выборках из 13 водоёмов воспроизводства нерки на побережье Берингова моря и западной части Тихого океана. Определена пространственная структура вида на данной части ареала, выделены четыре крупных региональных комплекса популяций: Корякского нагорья и Чукотки, Карагинского залива, бассейна р. Камчатка и юго-востока Камчатки. Формирование пространственно-географической структуры нерки на Азиатском побережье Тихого океана связано с историей колонизации региона видом и его адаптацией к условиям воспроизводства в речных и озёрно-речных системах Восточной Камчатки и Чукотки.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, популяционная структура, региональные комплексы, однонуклеотидный полиморфизм, микросателлиты, метаанализ, Восточная Камчатка, Чукотка.

DOI: 10.31857/S0042875224050052 EDN: QYSLUL

Стада тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* отдельных речных бассейнов имеют свойства метапопуляций, т.е. представляют собой систему относительно изолированных популяций, связанных незначительными миграциями особей, которые способны к экстинкции и реколонизации за счёт других популяций той же системы, что придаёт последней в целом устойчивость в длительной череде поколений (Schtickzelle, Quinn, 2007; Салменкова, 2018). Кроме того, у нерки *O. nerka* существуют более высокие уровни организации популяционных систем, такие как крупные региональные комплексы популяций (Варнавская, 2006), обладающие своими экологическими, демографическими и генетическими особенностями и определённым спектром локальных адаптаций к разнообразию условий среды обитания, что позволяет всей системе выживать при значительных изменениях окружающей среды и ан-

тропогенной нагрузке (Hilborn et al., 2003; Салменкова, 2018). Формируются такие крупные популяционные комплексы за счёт действия различных эволюционных факторов: общности происхождения, генной миграции, схожих адаптаций вследствие единообразия экологических и географических характеристик района обитания, с одной стороны, и экологической диверсификации – с другой. Устойчивость популяционных систем (метапопуляций, региональных комплексов) нерки обеспечивается за счёт сложности их “инфраструктуры” и свойственного данному виду разнообразия жизненных стратегий. Так, в большинстве азиатских популяций выявляются две сезонные расы: ранняя или весенняя (заходит на нерест в конце мая–в июне) и поздняя или летняя (в июле–августе) (Бугаев, 1995). В зависимости от степени привязанности нереста и/или пресноводного нагула молоди к бассейнам озёр в большинстве популяций ана-

дромной нерки выделяют озёрную (жизненный цикл связан с бассейнами озёр) и речную (воспроизводство и нагул в реке) формы, а также лимнофильную (нерестится на литорали озёр) и реофильную (предпочитает русловые нерестилища) генеративные формы, различающиеся, в частности, не только типами нерестовых биотопов, но и плодовитостью, продолжительностью пресноводного периода жизни и спектром питания молоди, фенотипически (Смирнов, 1975). В озёрах молодь лимнофильной нерки проводит преимущественно два года, реже один год (Бугаев, 1995, 2011). В речных бассейнах, где нет глубоких озёр, которые наиболее благоприятны для продолжительного нагула молоди (Куренков, 2005), нерка скатывается в возрасте одного года, нередко сеголетками.

Восточное побережье Камчатки — один из основных районов воспроизводства данного вида в Азии после юго-западной части полуострова (бассейн оз. Курильское), наиболее высокочисленные стада нерки населяют бассейн р. Камчатка и водоёмы Олюторского и Карагинского районов Камчатского края. В научной литературе до недавнего времени можно было найти только сводки по многолетним данным о размерно-весовых показателях, возрастной структуре популяций нерки Восточной Камчатки и более или менее подробные сведения о биологии ряда стад этого региона, а также некоторые данные об условиях их воспроизводства (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2007, 2015; Бугаев, Кириченко, 2008). Несмотря на опубликованное ранее детальное исследование генетической структуры нерки Восточной Камчатки (Пильганчук, Шпигальская, 2013), о биологии нерки северо-востока полуострова было крайне мало информации, и в предыдущей работе (Хрусталева и др., 2015) приходилось опираться на личные сообщения или опросные данные. Лишь недавно были опубликованы результаты обстоятельного изучения популяционной структуры стад Северо-Восточной Камчатки и динамики их запаса (Шубкин, Бугаев, 2021, 2022). Благодаря этим и другим имеющимся в литературе на текущий момент сведениям, открытым данным других исследователей, а также полученным ранее результатам анализа варибельности митохондриальной ДНК (мтДНК) и однонуклеотидного полиморфизма (SNP) ядерной ДНК появилась возможность обобщить и проанализировать в общем ключе всю имеющуюся информацию о популяционной структуре нерки этой части ареала. Настоящая работа является продолжением не-

давно начатых исследований (Хрусталева, 2023), посвящённых изучению генетической дифференциации нерки на региональном уровне и выявлению крупных популяционных комплексов на Азиатском побережье, в ней предполагается рассмотреть структуру стад нерки, воспроизводящихся в реках восточного побережья полуострова.

Многочисленные популяционно-генетические работы по нерке (как азиатского, так и американского происхождения) за редкими исключениями (Beacham et al., 2006a, 2006b; Larson et al., 2014) до сих пор в основном опираются лишь на данные о полиморфизме одного типа маркеров и не рассматривают различные аспекты генетической изменчивости в применении к анализу популяционной структуры вида. В связи с этим интегральный подход к изучению пространственной организации нерки с применением нескольких панелей разных по природе генетических маркеров позволит проследить демографические и адаптивные процессы, обуславливающие дивергенцию популяций и популяционных систем нерки, и выявить макроструктуру вида на исследуемой части ареала.

Цель настоящей работы — изучить пространственную структуру нерки восточного побережья Камчатки и Чукотки, выделить и разграничить региональные комплексы популяций на данной части ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проведён метаанализ ранее опубликованных данных по полиморфизму 45 локусов SNP (Habicht et al., 2010; Хрусталева и др., 2015) и 13 микросателлитных локусов (Варнавская, 2006) нерки восточного побережья Камчатки и Чукотки. Итоговый массив данных по аллельным частотам SNP-локусов включал 20 выборок нерки (табл. 1) из семи озёрно-речных систем региона. Общая панель локусов насчитывала 45 SNP, три из которых (*One_CO1*, *One_Cytb_17* и *One_Cytb_26*), локализованные в митохондриальном геноме, были объединены в один локус *mtDNA* с четырьмя гаплотипами. Локусы *MHC2_190v2* и *MHC2_251v2* также были объединены в один — *MHC2*, с девятью возможными вариантами объединённых генотипов. В работе также использованы открытые данные Варнавской (2006) по частотам 13 микросателлитных локусов в 33 выборках нерки из водоёмов Восточной Камчатки и Чукотки (табл. 2). Суммарно проанализировано 53 выборки нерки из

Таблица 1. Характеристика выборок нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки и Чукотки, а также оценки внутрипопуляционного разнообразия и результаты тестов на “бутылочное горлышко”, рассчитанные по аллельным частотам 40 локусов однонуклеотидного полиморфизма

Регион	Nº	Nº'	Место вылова (состав выборки)	Дата вылова	Обозначение	n	He(SD)	n _a (SD)	p _{sign}	p _{adv}	p _H
Чукотка, Наваринский р-н		1'	Мейнпильгынская озёрно- речная система, оз. Ваамочка	28.07.2004	Ch	50	0.240(0.187)	1.789(0.413)	0.0039	0.0002	0.0010
	1		Оз. Лагуна Северная	26.06.2002	KSL	80	0.233(0.182)	1.921(0.273)	0.0335	0.0199	0.0630
	2		Оз. Лагуна Анана	24.06.2002	KAL	98	0.235(0.179)	1.816(0.393)	0.0089	0.0026	0.0351
Северо-Восточная Камчатка, Нава- ринский и Олю- торский р-ны	2'		Р. Алука (ранняя нерка)	24–25.06.2008	KAerl	21	0.238(0.171)	1.789(0.413)	0.0001	0.0030	0.0039
	3'		Р. Алука (поздняя нерка)	24.06.2008, 25.06.2009	KAlt	32	0.228(0.171)	1.842(0.370)	0.1794	0.1569	0.3810
	3		Р. Алука, оз. Ватыг-Гытхын	07.08.2002	KAvat	51	0.243(0.177)	1.816(0.393)	0.0021	0.0064	0.0275
		4'	Р. Пахача (ранняя нерка)	17–27.06.2005	KPh	59	0.255(0.179)	1.947(0.226)	0.0079	0.0168	0.0946
	4		Р. Пахача, оз. Потат-Гытхын	29.07.2001	KPhpot	50	0.235(0.189)	1.789(0.413)	0.0117	0.0434	0.0958
	5'		Р. Камчатка (нерка позднего хода)	29.06–09.07.2004	KK-04	100	0.238(0.189)	1.816(0.393)	0.0013	0.0003	0.0048
Восточная Кам- чатка, бассейн р. Камчатка	6'		Р. Камчатка (нерка раннего хода)	14.06.2005	KK-05	20	0.246(0.205)	1.684(0.471)	0.0009	0.0005	0.0017
	5		Р. Камчатка (устье)	01.06.1998	KKerl-98	78	0.214(0.181)	1.763(0.431)	0.0478	0.0100	0.0400
	6		Р. Камчатка (р-н п. Ключи)	21.07.1998	KKlt-98	100	0.223(0.188)	1.842(0.370)	0.0077	0.0024	0.0239
7'			Оз. Азабачье, р. Бушуйка (ранняя реофильная нерка)	03.07.2004, 13.07.2004	KKa	81	0.235(0.191)	1.816(0.393)	0.0001	0.0001	0.0016
7			Р. Хапица	17.07.1998, 02.09.1998	KKhap	146	0.233(0.187)	1.816(0.393)	0.0006	0	0.0020
8			Р. Еловка	1994, 1995	KKel	109	0.264(0.194)	1.816(0.393)	0	0	0.0005
9			Р. Двурогочная	1994, 1995	KKdv	88	0.260(0.195)	1.842(0.370)	0.0002	0	0.0005
10			Р. Белая	1994, 1995	KKbel	81	0.248(0.187)	1.868(0.343)	0.0007	0.0017	0.0196
11			Р. Козыревка	1994	KKkoz	40	0.221(0.179)	1.789(0.413)	0.0084	0.0029	0.0064
12			Р. Китильгина	29.06.1998	KKkit	28	0.211(0.184)	1.816(0.393)	0.2336	0.0862	0.3377
Юго-Восточная Камчатка	13		Р. Авача	2002	KAv	60	0.229(0.18)	1.895(0.311)	0.1016	0.0443	0.1515

Примечание. Порядковые номера собственных выборок помечены апострофом, без апострофа – данные Хабичта с соавторами (Habicht et al., 2010). Уровни значи-
мости в тестах на “бутылочное горлышко” с применением критериев: p_{sign} – знаков, p_{adv} – стандартизированных различий, p_H – Уилкоксона. Полу жирным шрифтом
выделены уровни значимости, указывающие на достоверность результатов. Здесь и в табл. 2: n – число рыб в выборке, экз; n_a – средняя ожидаемая гетерозигот-
ность, n_e – среднее число аллелей на локус, SD – среднеквадратичное отклонение.

13 локальностей берингоморского побережья и западной части Тихого океана (рис. 1).

Статистический анализ проведён в общем ключе для обоих типов маркеров: оценивали ожидаемую гетерозиготность и аллельное разнообразие в выборках, применительно к обоим типам маркеров универсально использовали различные статистические подходы кластеризации и классификации. Хордовые генетические дистанции Кавалли–Сфорца вычисляли в R-пакете Rphylip (Felsenstein, 1989), филогенетическую сеть строили с помощью алгоритма Neighbor-Net в R-библиотеке phangorn (Schliep, 2011). Детекцию SNP-аутлаеров, предположительно подверженных воздействию различных форм отбора, выполняли в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Мантиль-тест для микросателлитных локусов и для 27 предположительно нейтральных SNP рассчитывали с использованием R-пакета ade4 (Dray, Dufour, 2007). Вероятности событий, связанных с прохождением популяциями “бутылочного горлышка”, были оценены для 27 нейтральных локусов в Bottleneck 1.2.02 (Cristescu et al., 2010) с использованием трёх тестов: критерия знаков, теста стандартизированных различий и критерия Уилкоксона для модели бесконечного числа аллелей. “Бутылочное

горлышко” считали вероятным, если результаты всех трёх тестов были значимыми. Для проверки “бутылочного горлышка” по микросателлитным данным прохождения для каждого локуса рассчитывали M -отношение по формуле: $M = k/r$, где k – число аллелей на локус; r – размах варьирования размеров аллелей, выраженный в числе повторов (Garza, Williamson, 2001). Указанные авторы ранее установили, что средние M -коэффициенты для модельных и природных популяций, о которых известно, что их эффективная численность претерпевала значительные сокращения в прошлом, не должны превышать 0.68. Анализ главных компонент (PCA) проводили с помощью R-библиотек factextra (Kassambara, Mundt, 2020) и FactoMineR (Lê et al., 2008), дискриминантный анализ главных компонент (DAPC) выполняли с использованием R-пакета adegenet 1.3-1 (Jombart, Ahmed, 2011). Структуру популяций оценивали как с использованием предварительно заданных групп (по числу выборок), так и *de novo*, сначала определив количество кластеров во всем массиве данных с помощью итеративного анализа k -средних. Оптимальное число кластеров (K), или генетических групп, было определено по правилу “каменистой осыпи”: выбирали на кривой зависимости BIC от числа K точку, после прохождения которой за-

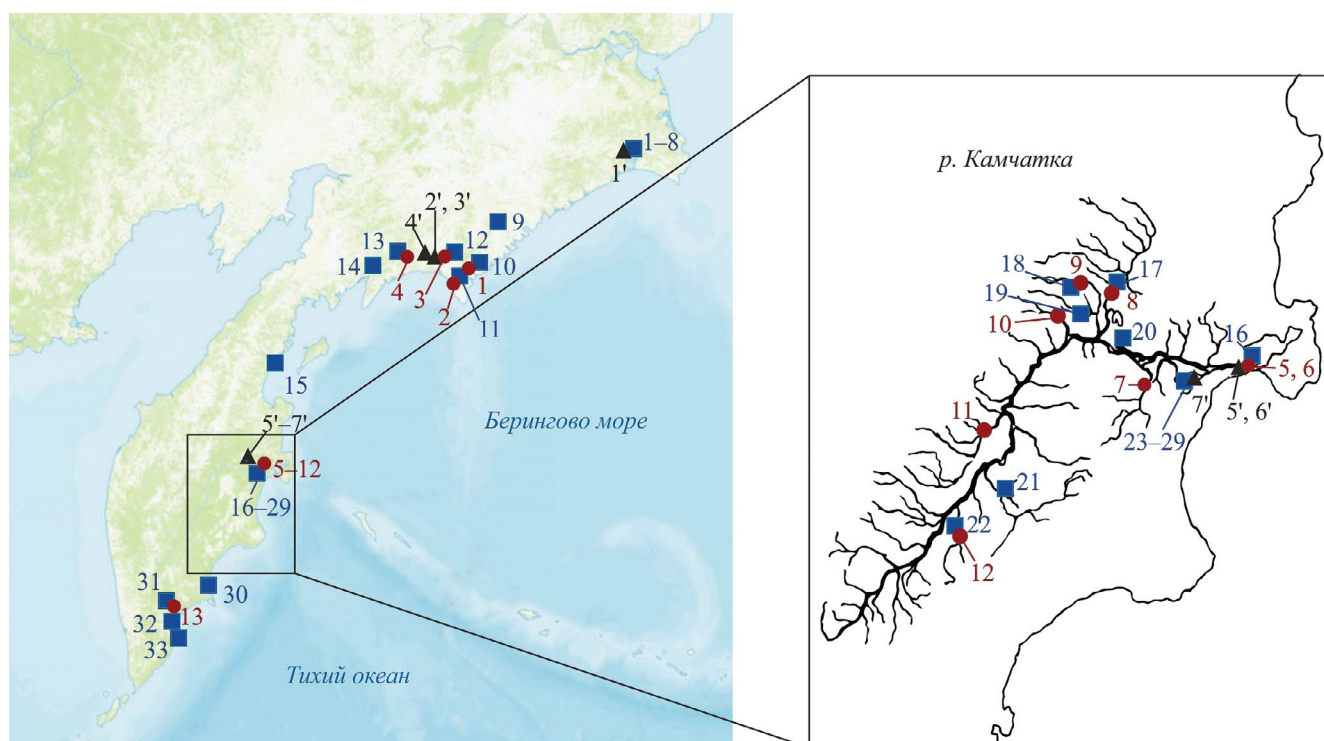


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Данные по полиморфизму SNP-локусов: (▲) – собственные, (●) – по: Habicht et al., 2010; микросателлитных локусов: (■) – по: Варнавская, 2006. Числовые обозначения выборок см. в табл. 1, 2.

Таблица 2. Характеристика выборок *Oncorhynchus nerka* и их генетические показатели, рассчитанные по результатам анализа полиморфизма 13 микросателлитных локусов

Регион	№	Место вылова	Дата вылова	Обозначение	<i>n</i>	<i>He(SD)</i>	<i>n_a(SD)</i>	<i>M</i> -отношение
Чукотка, Наваринский р-н	1	Р. Крутая	08.2001	ChKr	25	0.640(0.219)	6.8(3.7)	0.629
	2	Р. Каутаям		ChKau	24	0.620(0.235)	7.5(5.6)	0.566
	3	Оз. Мангискон		ChML	25	0.586(0.208)	6.1(4.1)	0.595
	4	Оз. Подарок		ChPL	25	0.608(0.236)	5.9(3.7)	0.589
	5	Зал. Каканаут		ChKak	20	0.631(0.201)	7.2(5.6)	0.557
	6	Р. Каканаут		ChKakR	25	0.624(0.234)	7.6(5.5)	0.569
	7	Оз. Ваамочка		ChL	30	0.622(0.264)	8.5(6.2)	0.706
	8	Р. Ваамочка		ChR	24	0.602(0.223)	7.2(4.3)	0.659
Камчатка, Наваринский р-н	9	Р. Таманваям, оз. Анана	26.07.2001	KAna	50	0.674(0.223)	9.4(5.5)	0.727
	10	Оз. Лагуна Северная	23.06.2002, 27–30.06.2002	KSL	100	0.664(0.206)	10.8(6.5)	0.759
	11	Оз. Лагуна Анана	24.06– 17.07.2002	KAL	180	0.687(0.194)	11.6(7.7)	0.703
Олюторский зал.	12	Р. Апука, оз. Ватыт-Гытхын	23.07.2001, 23.07.2002	KAvat	102	0.612(0.223)	10.2(8.8)	0.693
	13	Р. Пахача, оз. Потат-Гытхын	31.07.2001	KPhpot	54	0.626(0.184)	7.8(5.3)	0.579
Корфский зал.	14	Р. Култушная (Илирваям), оз. Илир-Гытхын	31.07.2001, 07–10.08.2002	KIliL	140	0.660(0.228)	12.1(9.1)	0.713
Карагинский зал.	15	Р. Ивашка	01.08.2003	KIv	98	0.633(0.252)	11.7(8.9)	0.728
Бассейн р. Камчатка	16	Р. Камчатка	22.06.1998, 2001, 04–05.07.2003	KK	190	0.654(0.202)	15.2(12.7)	0.753
	17	Р. Еловка	2002, 01–02.08.2003	KKel	175	0.674(0.194)	13.8(11.8)	0.738
	18	Р. Двуюрточная	13–27.07.2001, 13–16.07.2003	KKdv	156	0.651(0.207)	12.4(10.8)	0.735
	19	Р. Киревна	18–20.07.2003	KKkir	104	0.664(0.196)	11.7(10.4)	0.782
	20	Оз. Куражечное	12–14.07.2003	KKkur	115	0.623(0.232)	12.8(11.5)	0.720
	21	Р. Щапина	29.06.1998	KKsch	32	0.667(0.199)	9.9(6.4)	0.638
	22	Р. Китильгина	29.06.1998	KKkit	45	0.707(0.154)	8.8(5.1)	0.567

Таблица 2. Окончание

Регион	№	Место вылова	Дата вылова	Обозначение	<i>n</i>	<i>He</i> (<i>SD</i>)	<i>n_a</i> (<i>SD</i>)	<i>M</i> -отношение
Оз. Азабачье	23	Р. Лотная	07.1996	KKalot	20	0.634(0.213)	8.1(5.6)	0.629
	24	Ключ Атхл		KKaath	20	0.609(0.232)	7.8(5.5)	0.605
	25	Ключ Рыбоводный		KKaryb	20	0.633(0.193)	6.8(3.7)	0.577
	26	Р. Култучная (бухта)	10.09.1998	KKakul	31	0.648(0.223)	9.4(7.0)	0.577
	27	Р. Бушуйка	15.09.1998, 08.09.2001, 23.07.2004	KKa	73	0.660(0.179)	7.6(5.8)	0.620
	28	Бух. Аришкина	07.09.2003	KKaor	30	0.628(0.220)	8.2(5.8)	0.621
	29	Бух. Сновидовская	05.09.2003	KKasno	30	0.636(0.216)	8.3(5.9)	0.618
Юго-Восточная Камчатка	30	Р. Жупанова	08.2003	KZup	50	0.689(0.207)	8.6(6.5)	0.674
	31	Зал. Авачинский	10–25.07.2002	KAv	70	0.628(0.210)	10.5(9.9)	0.686
	32	Р. Большая Саранная	09.07.1998	KSar	50	0.649(0.233)	7.4(3.3)	0.600
	33	Р. Лиственичная	02.08.1998	KList	38	0.671(0.177)	7.2(3.6)	0.577

Примечание. *M*-отношение — *M*-ratio по: Garza, Williamson, 2001; полужирным шрифтом выделены оценки *M*-отношения, указывающие на вероятное “бутылочное горлышко” в популяции.

метно снижается средняя скорость изменения функции. Затем в процедуре DAPC использовали оптимальное число групп, определённое вышеописанным способом, и 30 первых выделенных главных компонент. Далее графически визуализировали вероятности отнесения каждого генотипа к тому или иному кластеру.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 45 проанализированных SNP два локуса, *p53-576* и *RAG1-103*, оказались мономорфными в полном наборе данных по выборкам восточно-камчатской нерки. После объединения сцепленных и исключения мономорфных локусов итоговая SNP-панель насчитывала 40 полиморфных SNP. Среди микросателлитных локусов наибольшим полиморфизмом характеризовался *Oki10* (максимум 51 аллель, в среднем 25.8), наименее полиморфны — локусы *Oki1a* и *Oki1b* (максимум соответственно 6 и 5, в среднем 3.12 и 3.24 аллеля на локус).

По результатам ординации выборочных аллельных частот 40 локусов SNP на плоскости

главных компонент методом PCA на территории восточно-камчатского побережья Тихого океана и беринговоморского побережья обособляются региональные комплексы популяций: северо-восточный (включает речные системы Олюторского залива и Наваринского района), комплекс бассейна р. Камчатка и, вероятно, водоёмов юго-востока Камчатки, представленный всего одной выборкой из р. Авача (рис. 2а, 2б). Суммарно было выделено четыре фактора, объясняющих в сумме более 57% изменчивости генетических признаков. Первая компонента отвечала главным образом за дифференциацию нерки бассейна р. Камчатка и озёрно-речных систем беринговоморского побережья и объясняла изменчивость как минимум семи локусов: *STC-410*, *HpaI-436*, *hcs71-220*, *GHI-2461*, *ZNF-61*, *GPH-414*, *ACBP-79*; вторая — преимущественно *GPDH2*; третья — *U504-141* и *U503-170*; четвёртая — *Ots213-181*. Отметим, что по третьей и четвёртой компоненте обособилась выборка из р. Авача, расположенной на юго-восточном побережье полуострова. При этом выборка чукотской нерки вне зависимости от выбранных

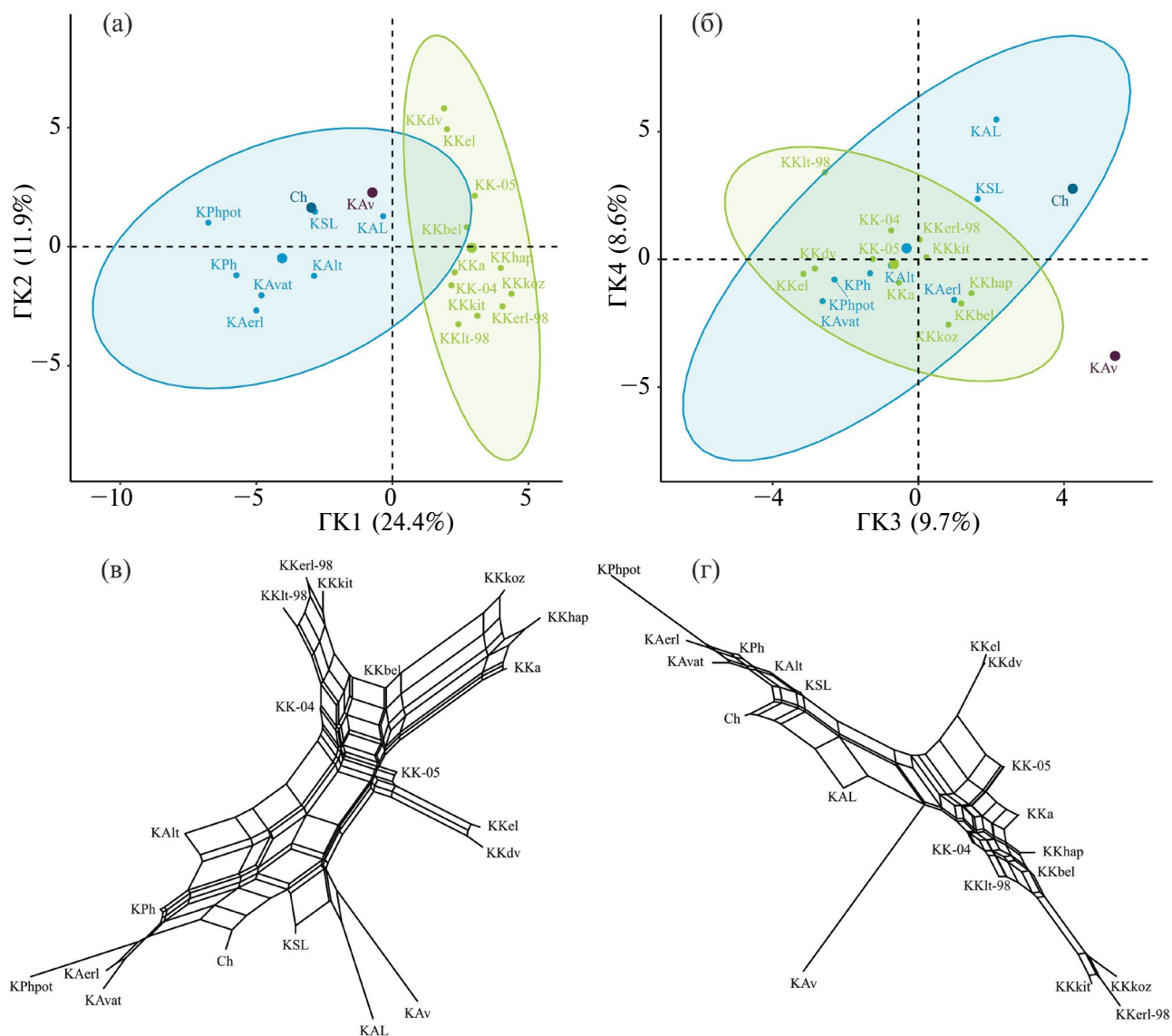


Рис. 2. Ординация выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из водоёмов Восточной Камчатки в пространстве двух первых (а) и третьей и четвёртой (б) главных компонент (ГК), объясняющих в сумме более 57% дисперсии аллельных частот 40 SNP-локусов: в названиях осей в скобках приведён вклад каждой компоненты (% общей дисперсии), крупные кружки – центроиды групп, эллипсы – 95%-ные доверительные интервалы для групп, пунктирные линии – координатные оси OX и OY. Филогенетические сети Neighbor-Net построены по хордовым дистанциям, рассчитанным по аллельным частотам 40 SNP-локусов (в) и 27 предположительно нейтральным локусам SNP (г). Обозначения выборок см. в табл. 1.

проекций попадала в кластер рек Корякского нагорья с достоверностью 95%.

Для реконструкции отношений между популяциями и чтобы проследить последовательность их дивергенции построена филогенетическая сеть для полного набора выборок по данным о полиморфизме 40 SNP. В итоговой сети выделяются два кластера (рис. 2в), расщепление между которыми имело наибольший вес: 1) бассейн р. Камчатка, 2) северо-восток Камчатки и Чукотка, причём в последний попадает

также выборка р. Авача. Для улучшения качества филогенетической реконструкции предпринята попытка избавиться от локусов, потенциально эволюционирующих под действием отбора и искажающих топологию сети, и перестроить её на основе лишь частот нейтральных замен. Для этого провели детекцию локусов-аутлаеров методом, предложенным Эксоффером с соавторами для иерархической островной модели популяций (Excoffier et al., 2009). По результатам поиска селективно нагруженных SNP во всех

проанализированных выборках претендентами на воздействие дифференцирующего отбора были локусы *MHC2_190v2*, *MHC2_251v2*, *GPH-414*, *serpin*, *HGFA* ($p < 0.01$) и *GHI-2165*, *HpaI-99*, *U401-224*, *STC-410*, *ALDOB-135*, *GPDH* ($p < 0.05$); балансирующего — анонимный локус *U504-141* и *LEI-87* ($p < 0.01$). Все перечисленные выше локусы, а также три митохондриальные SNP, объединённые в локус *mtDNA*, исключили из анализа. По построенной по данным об изменчивости 27 предположительно нейтральных локусов SNP сети также хорошо прослеживается дивергенция между неркой бассейна р. Камчатка и северо-восточных популяций, при этом авачинская популяция обособляется в отдельную линию (рис. 2г). Вместе с тем после исключения потенциально селективных локусов количество неопределённости в топологии сети существенным образом сократилось.

В контексте общей схемы анализа данных частоты 13 микросателлитных локусов были спроецированы на плоскость первых двух главных компонент (рис. 3а). Привлечение гораздо более подробного материала по всему северо-западному тихоокеанскому побережью даёт возможность выделить в этом регионе четыре комплекса популяций нерки: 1) Мейныпильгынской озёрно-речной системы, 2) группиров-

ки рек Корякского нагорья (водоёмы побережья Олюторского района), 3) бассейна р. Камчатка и 4) юго-востока Камчатки. Отметим, что выделенные кластеры не пересекаются, однако единственная выборка из водоёма Карагинского залива — р. Ивашка — попадает в кластер юго-восточных популяций. В расщеплённой сети, построенной для микросателлитных локусов (рис. 3б), также можно выделить четыре клады, формирующиеся преимущественно по географическому принципу. При этом выборка из р. Ивашка отчётливо отделяется от других клад в филогенетической сети двумя расщеплениями с высокими весами.

Для выявления значимости фактора потока генов в формировании территориальных популяционных комплексов нерки провели проверку гипотезы изоляции расстоянием для обоих типов маркеров. Для оценки значимости корреляции между матрицами генетических и географических дистанций как на всём восточно-камчатском побережье, так и отдельно по регионам использовали Мантель-тест. Корреляция генетических и географических дистанций между популяциями на всём побережье была значима как для микросателлитных ($p = 0.0057$), так и для 27 нейтральных SNP-локусов ($p = 0.0005$). При этом в пределах комплексов результаты тестов

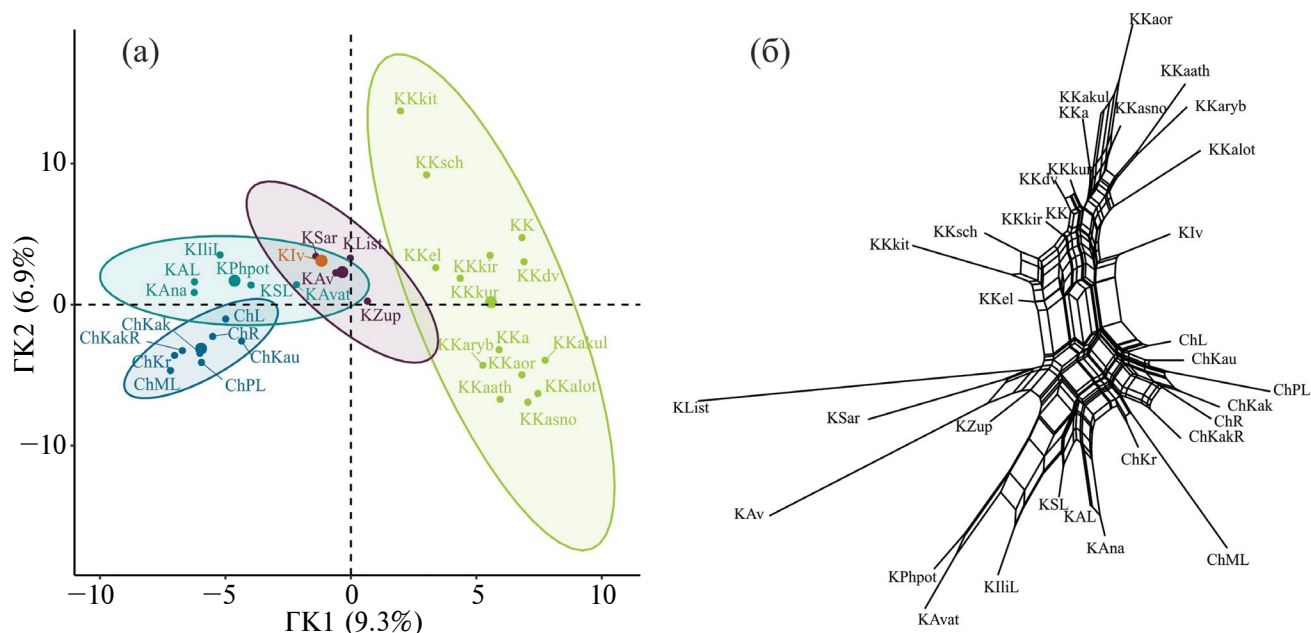


Рис. 3. Ординация выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из водоёмов Восточной Камчатки в пространстве двух первых главных компонент (ГК), объясняющих в сумме более 16% дисперсии аллельных частот 13 микросателлитных локусов (а), и филогенетическая сеть Neighbor-Net, построенная по хордовым дистанциям, которые рассчитаны по аллельным частотам микросателлитных локусов (б). Обозначения выборок см. в табл. 2; ост. обозначения см. на рис. 2.

были незначимы как для микросателлитных данных (популяции Корякского нагорья и Чукотки, $p = 0.0736$; бассейн р. Камчатка, $p = 0.0877$; юго-восток Камчатки, $p = 0.7966$), так и для SNP (популяции Корякского нагорья и Чукотки, $p = 0.3471$; бассейн р. Камчатка, $p = 0.0834$). Эти результаты свидетельствуют о высокой связности популяций в пределах комплексов за счёт миграции генов и более выраженной изоляции между удалёнными регионами.

Структура популяционной системы нерки р. Камчатка изучена более детально с привлечением данных по обоим типам маркеров. Картина дифференциации выборок, полученная с помощью PCA-анализа частот микросателлитных локусов (рис. 4), не соответствует структуре популяций, определённой по результатам анализа полиморфизма локусов SNP. По микросателлитным данным, в бассейне р. Камчатка дифференцируются группировки популяций притоков верхнего течения реки, среднего течения и оз. Азабачье (в пределах которого выделяются группы ранней и поздней нерки), нерестящихся соответственно в ключах, притоках и на литоральных нерестилищах (рис. 4а). По результатам PCA-анализа SNP-данных можно заключить, что разбиение на кластеры в некотором приближении определяется удалённостью места взятия проб от устья реки (корреляция с расстоянием частично прослеживается по второй компоненте), а наибольшие оценки дивергенции были свойственны выборкам из рек Еловка и Двухюрточная. Причём некоторые локусы, отвечающие за эту дивергенцию (в основном вовлечённые в иммунные процессы – отдельные генотипы локуса *MHC2* и *LEI-87*, а также замена в гене гормона роста *GHI-2165*), числились в списке локусов-кандидатов на действие отбора в азиатских популяциях нерки.

Для выявления внутривидовой структуры нерки Восточной Камчатки и Чукотки проведён DAPC-анализ собственных данных по однонуклеотидному полиморфизму. Кластеризация индивидуальных генотипов с помощью DAPC-анализа с предварительно заданными группами (семь выборок, $K = 7$) позволила в первом приближении разграничить четыре кластера точек на плоскости двух первых дискриминантных функций (рис. 5а). Как видно по минимальному остоному дереву, построенному по квадратичным Евклидовым расстояниям, центроиды выборок из озёр Азабачье и Ваамочка,

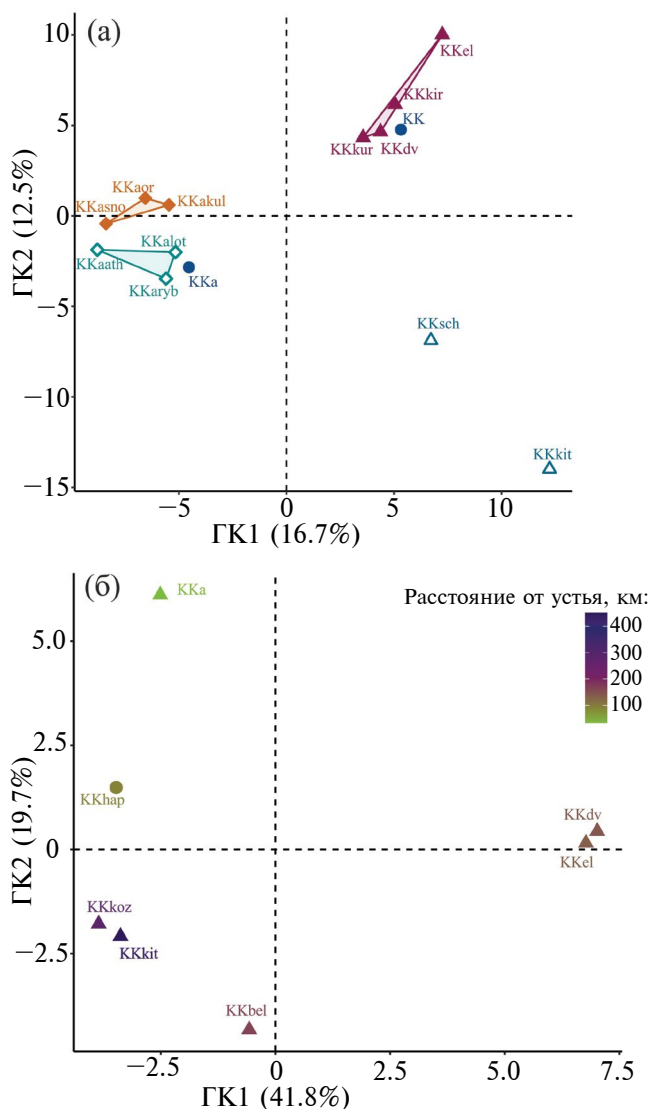


Рис. 4. Расположение выборок нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по результатам анализа полиморфизма 13 микросателлитных локусов (а) и 40 SNP-локусов (б). Тип выборки: а: (●) – смешанная, (▲) – поздние речные рыбы, (△) – ранние речные, (◆) – поздние озерные, (◇) – ранние озерные; б: (●) – смешанная, (▲) – ранние рыбы. Часть символов, соответствующих выборкам рыб из одного нерестового биотопа и сходных по срокам нереста, объединены в полигоны. Расстояние от устья до места сбора проб обозначено градиентной заливкой. Обозначения выборок см. в табл. 1, 2; ост. обозначения см. на рис. 2.

а также двух выборок из устья р. Камчатка наиболее дистанцированы друг от друга, в то время как кластеры рек Корякского нагорья в значительной степени перекрываются. Повторный анализ DAPC при определении кластеров *de novo* ($K = 4$) (рис. 5б) позволил выделить три группы популяций нерки северо-западного побере-

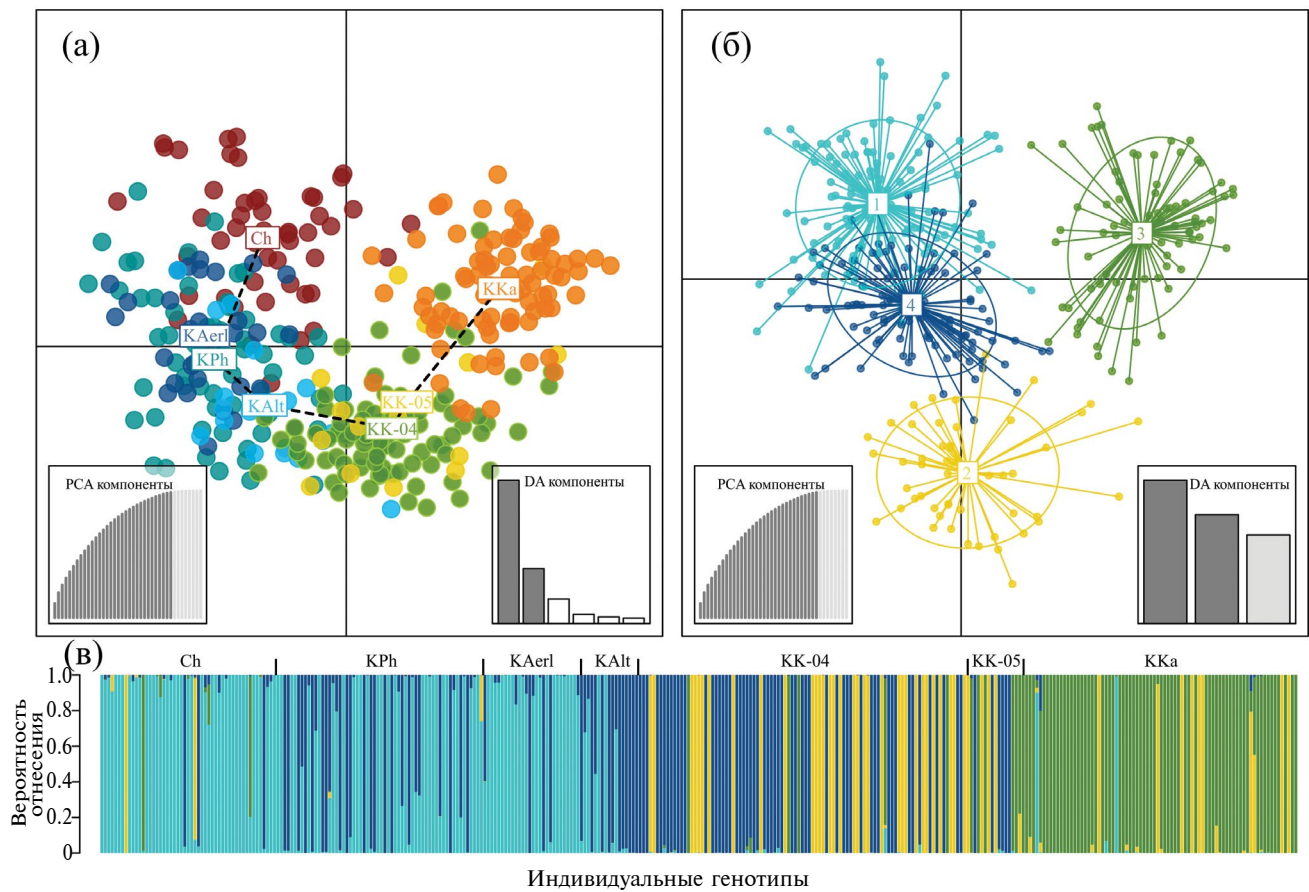


Рис. 5. Разделение групп особей нерки *Oncorhynchus nerka* в пространстве двух первых дискриминантных функций (DA-компоненты): а – с использованием предварительно заданных групп (по числу выборок), на скаттер-диаграмму спроецировано минимальное остовное дерево, построенное по Евклидовым дистанциям, которые рассчитаны по аллельным частотам 40 SNP-локусов; б – группы определены *de novo*, выделено четыре кластера; в – гистограмма, отражающая вероятности отнесения индивидуальных генотипов к выделенным кластерам: (■) – 1, (■) – 2, (■) – 3, (■) – 4. Обозначения выборок см. в табл. 1.

жья Тихого океана: 1) популяции р. Камчатка, 2) оз. Азабачье и 3) группировку стад Корякского нагорья и Чукотки (рис. 5в). Как видно из диаграммы индивидуальных вероятностей принадлежности к выделенным кластерам, выборки из р. Камчатка неоднородны и представлены тремя кластерами – вторым, третьим и четвёртым, также “гибридное” происхождение, по всей видимости, имеют выборки рек Пахача и Апука.

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа полиморфизма нейтральных микросателлитных локусов и однонуклеотидных замен в ДНК азиатской нерки восточного побережья Камчатки и Чукотки выделены региональные комплексы популяций: 1) северо-восточный (включает речные системы Олюторского залива и Наваринского района),

2) бассейна р. Камчатка, 3) юго-востока Камчатки и 4) по всей видимости, Карагинского залива, представленный всего одной выборкой из р. Ивашка.

Популяции нерки Олюторского и Наваринского районов формируют единый комплекс, вероятно, в связи с географической близостью и сходством условий воспроизводства данного вида в озёрно-речных системах Корякского нагорья. В связи с обилием озёр в бассейнах рек здесь доминирует по численности озёрная форма нерки. Высокоширотное расположение этих озёрно-речных систем (климат приближается к субарктическому) сказывается на их гидрологическом и гидрохимическом режимах и, как следствие, на условиях пресноводного периода жизни молоди исследуемого вида. Однако, несмотря на определённое сходство в экологии нереста и пресноводного нагула, озёрная нерка

обследованных водоёмов данного региона в зависимости от удалённости озера относительно устья реки, его геоморфологии, а также гидро-биологических и климатических условий в нём, различается протяжённостью и продолжительностью анадромной миграции, сроками нереста и эмбрионального развития, длительностью пресноводного нагула, рядом фенотипических характеристик. Так, для популяции Мейныпильгынской озёрно-речной системы свойствен ряд биологических особенностей: почти вся нерка данной системы реофильная и нерестится в реках и ручьях, впадающих в крупные прибрежные лиманно-фиордовые озёра, в которых вся молодь до откочёвки в океан проводит 1–2 года, кроме того почти всю нерку этого водоёма можно отнести к ранней сезонной форме (поздняя встречается единично) (Голубь, 2003). Морфологически к Мейныпильгынской озёрно-речной системе близки бассейны озёр Лагуна Анана и Лагуна Северная (оба водоёма – прибрежные озёра лагунного типа, в которых нерка нерестится как на литорали (частично), так и в их притоках (преимущественно)), что, видимо, сказалось на расположении выборки в пространстве первых главных компонент (выборки сгруппировались вместе с выборкой из оз. Ваамочка). В отличие от чукотской нерки популяции, воспроизводящиеся в реках Апука и Пахача, подразделены на сезонные расы; ранняя нерестится в озёрах, поздняя – в реке и её притоках, причём поздняя форма доминирует по численности (Шубкин, Бугаев, 2022). Озеро Ватыт-Гытхын расположено в нижнем течении р. Апука (40 км от устья), сюда заходит более мелкая ранняя нерка (Кловач, Рой, 2010). Нерест нерки в озере наблюдается как на литорали, так и в его притоках (Остроумов, 2007). В верховьях (на расстоянии 250 км от устья) и в притоках относительно небольших озёр среднего и верхнего течения реки воспроизводится более крупная нерка реофильной поздней расы (Кловач, Ельников, 2013). По опросным данным, в бассейне р. Пахача нерка более раннего срока хода поднимается в оз. Потат-Гытхын, расположенное в верховье р. Пылговаям (правый приток Пахачи) – в межгорной тектонической депрессии на расстоянии 224 км от устья (Бугаев, Кириченко, 2008), поздняя – нерестится в притоках основного русла. Нерест в бассейне озера проходит как на литорали, так и в его притоках (Остроумов, 2007). Ихтиофауна этого водоёма весьма своеобразна, в нём отмечены виды-представители арктической фауны,

не встречающиеся в других озёрах Камчатского края – сиги (валёк *Prosopium cylindraceum*, жилая сибирская ряпушка *Coregonus sardinella*), хариус *Thymallus arcticus mertensii*, тонкохвостый налим *Lota lota leptura* и подкаменщик *Cottus* cf. *poecilopus*. Кроме того, на литорали озера обитает пресноводная полихета *Manayunkia* sp., этот род в водоёмах Дальнего Востока России описан только в оз. Азабачье (р. Камчатка), имеющем морское происхождение (Бугаев, Кириченко, 2008). В силу того, что в оз. Потат-Гытхын сохранилась реликтовая морская и пресноводная фауна, этот водоём, вероятно, каким-то образом имел сообщение с реками арктического стока, не покрывался льдом во время последнего плейстоценового максимума и мог послужить рефугиумом и для озёрных популяций нерки. Однако пока нет оснований считать, что современная популяция нерки этого озера имеет иное происхождение, нежели речные стада данного и соседних с ним бассейнов, так как по результатам ординации выборки в пространстве первых главных компонент ни одна из них не показала особенно высокого уровня дифференциации, наоборот, выборки кластеризовались согласно принадлежности к своему речному бассейну (причём выборки озёрной нерки обеих рек группировались вместе, тогда как поздняя речная нерка р. Апука отделилась). Кроме того, аллельное разнообразие микросателлитных локусов и гаплотипическое разнообразие последовательностей контрольного региона мтДНК в реках Северо-Восточной Камчатки и Чукотки не превышало средних оценок генетического разнообразия в большинстве камчатских популяций нерки, в том числе отнесённых ранее к западно-камчатскому комплексу (Варнавская, 2006; Khrustaleva et al., 2020). По результатам анализа генетического смешения в программе STRUCTURE 2.3.4 (Хрусталева и др., 2017) выборки Северо-Восточной Камчатки и Чукотки формировали единый кластер гибридного происхождения. Интересно, что в выборке р. Пахача обнаружена замена SNP (локус *RAG1-103*), не встречающаяся более нигде на территории азиатского побережья, но с высокой частотой отмечалась в популяциях американской нерки залива Аляска (Habicht et al., 2010). По результатам анализа полиморфизма 14 микросателлитных локусов нерки Азии и Северо-Американского континента, популяции Олюторского залива (в том числе озёр Потат-Гытхын и Ватыт-Гытхын) были ближе к нерке Бристольско-

го залива и Аляски, нежели к другим камчатским стадам (Варнавская, 2006), или попадали в общую с ними кладу (Beacham et al., 2006a). По частотам аллелей аллозимных генов данная популяция также была схожа с американскими (Пустовойт, 1995). Можно предположить, что в формирование современного разнообразия популяций северо-западного побережья Берингова моря основной вклад внесли предковые популяции, наиболее вероятно, североамериканского происхождения, заселившие освободившиеся ото льда азиатские водотоки во время последней голоценовой трансгрессии (в течение всего позднего Плейстоцена вся территория Корякского нагорья была покрыта ледниковым щитом (Batchelor et al., 2019)). Гипотеза об американском происхождении большинства российских популяций нерки выдвигалась ранее (Varnavskaya et al., 1994), согласно выводам, сделанным авторами, немногочисленные популяции небольших локальных рефугиумов на азиатском побережье внесли весьма ограниченный вклад в генетический профиль современных популяций Азии. Судя по имеющимся данным, несмотря на то что оз. Потат-Гытхын, возможно, не покрывалось ледником в течение позднеплейстоценовых климатических осцилляций, маловероятно, что в нём сохранялась достаточно крупная популяция жилой нерки для широкомасштабной экспансии в водоёмы азиатской части ареала, так как её следов, по-видимому, не сохранилось. Наиболее вероятно, что инвазия американской нерки в Азию в то время воспрепятствовала расселению относительно малочисленных сохранившихся в локальных рефугиумах аборигенных популяций.

Несмотря на то что популяции рек Карагинского залива в настоящей работе представлены лишь одной выборкой из р. Ивашка, можно предположить, что нерка данного района будет отличаться от нерки других регионов восточного побережья Камчатки и Чукотки в силу особенностей географии, климата, гидрологии и морфологии речной сети данного региона. Это продемонстрировано в работе Пильганчук и Шпигальской (2013) на более представительных данных из водоёмов Карагинского залива и зал. Корфа. По данным Шубкина и Бугаева (2021, 2022), на Карагинском побережье преобладают относительно небольшие водотоки с быстрым течением, в системе которых отсутствуют крупные нагульно-нерестовые озёра, соответственно, здесь доминирует по численности речная нерка, тогда как в крупных озёрно-речных си-

стемах Олюторского района — озёрная. Кроме того, если в Олюторском районе преобладает поздняя раса, то в Карагинском соотношение численностей рас близко к 1 : 1. Для этих районов также наблюдается расхождение в сроках подхода нерки к рекам: нерка заходит в реки Олюторского района в более ранние сроки, чем в водоёмы Карагинского залива. Авторы отмечают, что выявленная ранее Пильганчук и Шпигальской (2013) пространственная структура вида на уровне генетических отличий хорошо соответствует административному районированию, используемому для описания биологической структуры промысловых запасов нерки Северо-Восточной Камчатки (Шубкин, Бугаев, 2022).

Выборки из водоёмов юго-восточного побережья Камчатки также объединяются в отдельную группу, это может объясняться их территориальной близостью и сходными условиями воспроизводства нерки этих популяций — почти вся молодь нагуливается в озёрах (в р. Лиственничная — оз. Лиственничное, в р. Большая Саранная — оз. Большое Саранное, в Авачинском заливе в р. Паратунка — озёра Ближнее и Дальнее, в р. Авача — озёра Верхне-Авачинское и Медвежье) и проводит в них 2–3 года и более (Бугаев, 2011). Немного дистанцирована от них выборка из р. Жупанова, в бассейне которой отсутствуют озёра, подходящие для нереста производителей и нагула молоди, соответственно, основу стада составляет речная нерка, молодь которой скатывается преимущественно в возрасте 1 года (Бугаев, Тиллер, 2018).

Таким образом, на основе анализа данных по изменчивости двух типов генетических маркеров на побережье Восточной Камчатки и Чукотки можно выделить группы популяций нерки, или популяционные комплексы, характеризующиеся сходными условиями воспроизводства, сходными биологическими характеристиками, формирующимися в зависимости от преобладающих на данной территории типов пресноводных водоёмов, которые объединяют их генными потоками и общим происхождением, относительно изолированные от других подобных комплексов и соответствующие общепринятым в прогнозировании единицам запаса или эколого-географическим единицам в терминах Животовского (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016). В настоящей работе используется более общее понятие — региональные комплексы, так как формирование таких комплексов не

в последнюю очередь идёт в соответствии с паттернами колонизации видом региона в относительно недавнем прошлом (в течение голоценовой трансгрессии океана ~ 10–12 тыс. лет назад), но в то же время в тесной взаимообусловленности с экологическими характеристиками заселяемых водоёмов и адекватным им набором жизненных стратегий.

Более детальный анализ генетической изменчивости нерки бассейна р. Камчатка свидетельствует о несоответствии нейтральной структуры данной популяции и структуры, определённой по результатам анализа полиморфизма локусов SNP (рис. 4). Это, вероятно, связано с тем, что дивергенция по микросателлитным локусам обусловлена главным образом дрейфом генов и мутациями, поэтому различия между выборками отражают лишь длительность и степень изоляции между популяциями, тогда как SNP, в том числе локализованные в кодирующих областях генома, могут характеризовать как демографические (дрейф генов, “бутылочное горлышко”) и исторические (последнее расселение, вторичный контакт, эффект основателя), так и адаптивные процессы в популяциях. Высокая степень дифференциации между группировками популяций притоков верхнего течения реки, среднего течения и оз. Азабачье, выявляемая по частотам микросателлитных локусов, свидетельствует о существенных ограничениях потока генов между ними. Эти данные в целом хорошо соотносятся с результатами исследования той же популяционной системы с привлечением частично других локусов (четыре новых и шесть, использованных в настоящей работе) и более современных выборок (Пильганчук и др., 2019). Однако это касается в первую очередь более высокоуровневых группировок: деление на группы популяций верхних, средних и нижних участков бассейна. При этом более низкоуровневая организация частично отличается — среди популяций среднего течения дифференцируются несколько выборок из рек Еловка и Двухюрточная (также из оз. Куражечное, расположенного в пойме р. Камчатка, 15 км ниже устья р. Еловка) (Пильганчук и др., 2019), что ближе к структуре, полученной в настоящем исследовании с использованием панели из 40 локусов SNP.

Различные авторы (Варнаевская, 2006; Beacham et al., 2006a; Бугаев, Кириченко, 2008; Khrustaleva et al., 2020) неоднократно высказывали предположения, о том что в течение верх-

неплейстоценовых изменений климата один из крупных рефугиумов на территории азиатской части ареала нерки располагался в палеобассейне р. Камчатка. Предположительно генетические особенности, свойственные данной популяционной системе, сформировались в результате длительной изоляции её части в течение последнего ледникового максимума в огромном озере, занимавшем всю территорию Паракамской низменности (Бугаев, Кириченко, 2008), стремительной экспансии в период голоценовой трансгрессии в освободившиеся ото льда водоёмы, а также вторичного контакта с адвентивными популяциями, колонизировавшими преимущественно нижние участки бассейна р. Камчатка после отступления ледника (Брыков и др., 2005; Khrustaleva et al., 2020). Согласно результатам SNP-анализа, полученным в настоящей работе, в общем пуле выборок из бассейна р. Камчатка обособляются выборки рек Еловка и Двухюрточная (приток р. Еловка). Ранее в выборке из р. Двухюрточная (а также р. Жупанка, верхнее течение р. Камчатка) были выявлены наиболее высокие оценки гаплотипического разнообразия мтДНК среди всех азиатских популяций нерки (Khrustaleva et al., 2020; Хрусталева, 2021). По данным настоящего исследования, в реках Еловка и Двухюрточная по обоим типам маркеров также наблюдались наиболее высокие оценки внутривидового разнообразия (табл. 1, 2), а по микросателлитным данным в выборках из притоков верхнего течения выявлены экстремально высокие значения ожидаемой гетерозиготности. Можно предположить, что палеобассейн в среднем и верхнем течении р. Камчатка был крупным рефугиумом (Брайцева и др., 1968), в котором, вероятно, со времён сангамонского (эемского) межледникового (130–115 тыс. лет назад) и в течение всего последнего оледенения (максимум ~ 265.0–19.0 тыс. лет назад, дегляциация ~ 16900–12680 лет назад) существовала (и существует до настоящего времени) многочисленная популяция. По мнению Бугаева и Кириченко (2008), вся современная Камаковская низменность являлась ложем большого холодноводного озера, и вполне вероятно, что в реках, в него впадающих, во время последнего ледникового максимума воспроизводились популяции нерки, дожившие до наших дней. Можно выдвинуть предположение о том, что, несмотря на то что речная сеть претерпела изменения в ходе осушения озера, перестройки русла из-за таяния ледников и геологических, тектонических

и вулканических процессов, протекавших в то время в данном регионе, реки Двухюрточная и Жупанка являются реликтовыми водотоками, некогда соединявшимися с Паракамским озером, в которых сохранились аборигенные популяции, пережившие последнее оледенение. Для популяций нерки среднего течения р. Камчатка (группировка Е — по: Бугаев, 1995) привязанность к Паракамскому палеобассейну трансформировалась в жизненные стратегии, связанные с миграцией сеголеток с нерестилищ для нагула в течение года в глубоком оз. Азабачье (современные озера Камаковской низменности относительно невелики, мелководны, в них непродолжительное время нагуливается молодь в основном из притоков верхнего течения р. Камчатка). Остальные участки русловой сети данной озёрно-речной системы, по всей видимости, заселялись по мере их формирования после её перестройки как аборигенными, так и адвентивными популяциями, произошедшими в результате вторичного контакта азиатских и американских (берингийских) популяций данного вида. Таким образом, раннюю нерку р. Двухюрточная или, что наиболее вероятно, оз. Двухюрточное в её истоке, (равно как и популяцию р. Жупанка) можно причислить к ледниковым реликтам. Результаты изучения полиморфизма локусов SNP, полученные в настоящей работе, свидетельствуют в пользу этой гипотезы. Аналогичные предположения уже высказывались ранее (Varnavskaya et al., 1994) по результатам анализа аллозимной изменчивости нерки Азии и Северной Америки, однако по микросателлитным данным подтвердить их не удалось (на диаграмме РСА и филогенетической сети выборки рек Двухюрточная и Еловка группировались вместе с остальными выборками из среднего течения реки), вероятно, вследствие конвергентного сходства аллелей (гомоплазии) этих быстро эволюционирующих участков генома.

Опираясь на результаты анализа изменчивости двух типов маркеров, можно утверждать, что нерка оз. Азабачье генетически существенно отличается от нерки, воспроизводящейся на других озёрных и речных нерестилищах бассейна р. Камчатка. Генетическая дивергенция азабачинской и речной нерки в бассейне р. Камчатка неоднократно демонстрировалась в работах по изучению полиморфизма микросателлитных локусов и последовательностей мтДНК (Брыков и др., 2005; Варнава, 2006; Пильганчук и др., 2010, 2019; Пильганчук,

Шпигальская, 2013; Khrustaleva et al., 2020), и, согласно предположению Брыкова (2005), обусловлена различным происхождением нерки верхних и нижних участков речного бассейна. Недавние исследования микросателлитной изменчивости нерки данной озёрно-речной системы также позволили выделить в бассейне реки три группировки: популяции верхнего течения, средней части бассейна и оз. Азабачье (Пильганчук, 2019). В настоящей работе по 45 SNP генотипирована наиболее многочисленная популяция ранней нерки оз. Азабачье, воспроизводящаяся на ручьевых нерестилищах небольшой р. Бушуйка, впадающей в озеро. По-видимому, отличия азабачинской нерки обусловлены помимо её происхождения ещё и её демографической историей. Относительно небольшие популяции могли испытывать в недавнем прошлом колебания численности, о чём свидетельствуют тесты на прохождение “бутылочного горлышка” (табл. 1, 2). Репродуктивная изоляция и небольшой эффективный размер популяции могут приводить к смещению аллельных частот вследствие дрейфа генов и/или инбридинга. Однако эффект последнего незначителен, так как оценки коэффициента инбридинга для микросателлитных локусов во всех выборках из притоков и литоральных нерестилищ озера были близки к нулю (Пильганчук и др., 2013; Пильганчук, 2019), а для локусов SNP коэффициент инбридинга в выборке из р. Бушуйка (ККа) также в среднем не превышал 0.03.

Анализ генетического смешения с помощью DAPC позволил выделить четыре группы генотипов нерки в популяциях Корякского нагорья и р. Камчатка. Судя по характеру их распределения в выборках, они могут быть представлены некими внутривидовыми группировками. Так, выборку из устья р. Камчатка (КК-04) собирали в течение первой половины — середины массового хода поздней нерки, а из приведённой диаграммы (рис. 5в) следует, что представители четвёртого кластера доминировали по численности в первых партиях хода, тогда как второго — ближе к его середине. Эти результаты полностью воспроизводят результаты байесовской кластеризации выборки из устья р. Камчатка, полученные ранее (Хрусталева и др., 2015; Хрусталева, Кловач, 2019). Данные группировки были интерпретированы как популяции поздней нерки, воспроизводящиеся в притоках верхнего течения и мигрирующие на нерестилища в начале массового хода (морской

экотип — по: Wood, 1995), и группа популяций притоков среднего течения, заходящих в реку на нерест несколько позднее, молодь которых нагуливается в оз. Азабачье до ската в море. Группы различались фенотипически: мигрирующие раньше особи из верховий реки были более мелкими и преимущественно имели речной возраст 1+, тогда как среди мигрирующих позднее представителей группировки среднего течения доля особей, нагуливающихся в пресной воде 2 года, была существенно выше. В этом контексте вполне закономерно, что часть особей из рек Корякского нагорья были отнесены к кластеру 4, так как в этих реках так же существует типичная реофильная нерка (экотип река/море — по: Wood, 1995), нерестящаяся в ручьях и притоках верхнего течения. Так, в выборке р. Апука, где ранее в нерестовом стаде удалось выделить раннюю озёрную (из оз. Ватыт-Гытхын) и позднюю речную, нерестящуюся в верховьях реки, формы (Кловач, Рой, 2010), последняя (выборка KAlt) также представлена преимущественно четвёртым кластером. В р. Пахача (смешанная выборка из устья преимущественно нерки раннего хода) на долю таких особей приходится ~ 30–40%, а в Мейныпильгинской озёрно-речной системе они встречаются лишь единично, так как реки данной озёрно-речной системы короткие, нерестилища расположены в их нижних и средних участках, а молодь нагуливается в крупных прибрежных озёрах Ваамочка и Пикульнейское (Голубь, 2003), т.е. всю нерку их бассейнов можно отнести к озёрной форме. Таким образом, SNP дают возможность не только выявлять высокоуровневую структуру (дифференцировать локальные популяции, метапопуляции и региональные комплексы нерки), но и выделять в смешанных выборках экологические формы и экотипы в силу высокой разрешающей способности адаптивно значимых замен. Более того, вследствие относительно низкого темпа накопления мутаций SNP-локусы сохраняют следы исторических перестроек в крупных популяциях, связанных с плейстоценовыми климатическими циклами, в течение длительного времени. Выявленные в настоящем исследовании с использованием микросателлитных данных низкоуровневая внутривидовая структура и выраженные различия между сезонными расами и экологическими формами нерки озёрно-речных систем Камчатки и Чукотки свидетельствуют о том, что нейтральные маркеры способны обнаруживать не только аллопатрическую или симпатриче-

скую изоляцию между внутривидовыми группировками нерки, но и изоляцию посредством адаптации на уровне типов нерестилищ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Посредством метаанализа и синтеза данных, полученных с использованием разных молекулярных подходов, решена задача выявления пространственной генетической структуры нерки на рассматриваемой части ареала как по нейтральным микросателлитным маркерам, так и по однонуклеотидным заменам, некоторые из которых предположительно несут адаптивную нагрузку. Если на крупномасштабной географической шкале характер дивергенции популяций и их комплексов по обоим типам маркеров был сходным, то на локальной шкале (в пределах одной крупной озёрно-речной системы р. Камчатка) нейтральная генетическая структура не соответствовала уровням дифференциации, определённым по аллельным частотам локусов SNP. В целом генетическая структура нерки Восточной Камчатки и Чукотки хорошо соответствует эколого-географическому районированию побережья и вполне согласуется с территориальным делением на административные единицы Камчатского края и схемой промыслового районирования восточно-камчатского побережья, традиционно используемой для прогнозирования запаса. Здесь выделяются четыре крупных региональных комплекса популяций: Корякского нагорья (северо-восток Камчатки и Южная Чукотка), Карагинского залива, бассейна р. Камчатка и юго-востока Камчатки. Становление таких крупных комплексов на Азиатском побережье Тихого океана связано с историей колонизации видом региона и его адаптацией к условиям воспроизводства в речных и озёрно-речных системах Восточной Камчатки и Чукотки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00307 (<https://rscf.ru/project/23-24-00307/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Луникива Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 245 с.
- Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. и др. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую

- дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. Т. 41. № 5. С. 635–645.
- Бугаев А.В., Бугаев В.Ф., Погодаев Е.Г. 2015. Возрастная и размерно-массовая структура локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* некоторых нагульно-нерестовых озёр Камчатского края // Изв. ТИНРО. № 180. С. 3–38.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-3-38>
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX–начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 380 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Бугаев В.Ф., Тиллер И.В. 2018. О биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Жупанова (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. № 193. С. 78–87.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-78-87>
- Бугаев В.Ф., Бугаев А.В., Дубынин В.А. 2007. Биологические показатели стад нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки, Корякского нагорья и некоторых других территорий // Докл. VII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 15–40.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.
- Голубь Е.В. 2003. Характеристика нерестовых водоемов и распределение производителей нерки (*Oncorhynchus nerka*) на нерестилищах мейныпильгинской озёрно-речной системы (Чукотка) // Изв. ТИНРО. Т. 135. С. 59–71.
- Животовский Л.А. 2016. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 323–333.
<https://doi.org/10.1134/S1063074016050114>
- Кловач Н.В., Ельников А.Н. 2013. Структура нерестового стада нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Апука (Северо-Восточная Камчатка) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 39–43.
- Кловач Н.В., Рой В.И. 2010. Структура стада нерки *Oncorhynchus nerka* реки Апука (Северо-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 510–514.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озёр Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 178 с.
- Остроумов А.Г. 2007. Озера Камчатки и Корякского нагорья — места нереста тихоокеанских лососей // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). С. 387–393.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю. 2013. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39. № 5. С. 371–379.
- Пильганчук О.А., Варнавская Н.В., Бишем Т.Д. 2010. Характеристика внутривидовой структуры нерки оз. Курильское и р. Камчатка по изменчивости микросателлитной ядерной ДНК // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 18. С. 28–37.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д., Савенков В.В. 2019. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна р. Камчатки // Там же. № 53. С. 41–56.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.53.41-56>
- Пустовойт С.П. 1995. Геногеографическое исследование нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 239–244.
- Салменкова Е.А. 2018. Популяционные системы, метапопуляции, биокомплексность // Успехи соврем. биологии. Т. 138. № 1. С. 3–11.
<https://doi.org/10.7868/S0042132418010015>
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Хрусталева А.М. 2021. Филогеография нерки *Oncorhynchus nerka* реки Камчатки по данным об изменчивости мтSNP и последовательности контрольного региона мтДНК // Матер. XXII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 76–80.
https://doi.org/10.53657/9785961004038_76
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В. 2019. О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озёрно-речных систем восточной и западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 640–650.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219060055>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Ведищева Е.В., Сиб Дж.Е. 2015. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка и озёрно-речных систем западного побережья Берингова моря по данным анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. Т. 51. № 10. С. 1141–1153.
<https://doi.org/10.7868/S0016675815090052>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Сиб Дж.Е. 2017. Генетическое разнообразие и популяционная структура нерки азиатского побережья Тихого океана // Там же. Т. 53. № 10. С. 1196–1207.
<https://doi.org/10.7868/S0016675817100058>

- Шубкин С.В., Бугаев А.В. 2021. Динамика запасов нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки в XX и начале XXI века // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 62. С. 5–25. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2021.62.5-25>
- Шубкин С.В., Бугаев А.В. 2022. Биологическая структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки // Там же. № 67. С. 5–22. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.67.5-22>
- Batchelor C.L., Margold M., Krapp M. et al. 2019. The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the Quaternary // Nat. Commun. V. 10. Article 3713. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11601-2>
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. 2006a. Pacific Rim population structure of sockeye salmon as determined from microsatellite analysis // Trans. Am. Fish. Soc. V. 135. № 1. P. 174–187. <https://doi.org/10.1577/t05-149.1>
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C. 2006b. Population structure of sockeye salmon from Russia determined with microsatellite DNA variation // Ibid. V. 135. № 1. P. 97–109. <https://doi.org/10.1577/t05-118.1>
- Cristescu R., Sherwin W.B., Handasyde K. et al. 2010. Detecting bottlenecks using BOTTLENECK 1.2.02 in wild populations: the importance of the microsatellite structure // Conserv. Genet. V. 11. № 3. P. 1043–1049. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9949-2>
- Dray S., Dufour A.-B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists // J. Stat. Softw. V. 22. № 4. P. 1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. V. 10. № 3. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Excoffier L., Hofer T., Foll M. 2009. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population // Heredity. V. 103. № 4. P. 285–298. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.74>
- Felsenstein J. 1989. PHYLIP – Phylogeny inference package (Version 3.2) // Cladistics. V. 5. P. 164–166.
- Garza J.C., Williamson E.G. 2001. Detecting of reduction in population size using data from microsatellite loci // Mol. Ecol. V. 10. № 2. P. 305–318. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01190.x>
- Habicht C., Seeb L.W., Myers K.W. et al. 2010. Summer–Fall distribution of stocks of immature sockeye salmon in the Bering Sea as revealed by single-nucleotide polymorphisms // Trans. Am. Fish. Soc. V. 139. № 4. P. 1171–1191. <https://doi.org/10.1577/t09-149.1>
- Hilborn R., Quinn T.P., Schindler D.E., Rogers D.E. 2003. Biocomplexity and fisheries sustainability // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 100. № 11. P. 6564–6568. <https://doi.org/10.1073/pnas.1037274100>
- Jombart T., Ahmed I. 2011. adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data // Bioinformatics. V. 27. № 21. P. 3070–3071. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr521>
- Kassambara A., Mundt F. 2020. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R Package Version 1.0.7 (<https://cran.r-project.org/package=factoextra>. Version 10/2023).
- Khrustaleva A.M., Ponomareva E.V., Ponomareva M.V. et al. 2020. Phylogeography of Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) based on analysis of mtDNA control region polymorphism // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 5. P. 643–654. <https://doi.org/10.1111/jai.14072>
- Larson W.A., Seeb J.E., Dann T.H. et al. 2014. Signals of heterogeneous selection at an MHC locus in geographically proximate ecotypes of sockeye salmon // Mol. Ecol. V. 23. № 22. P. 5448–5461. <https://doi.org/10.1111/mec.12949>
- Lê S., Josse J., Husson F. 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis // J. Stat. Softw. V. 25. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Schliep K.P. 2011. phangorn: phylogenetic analysis in R // Bioinformatics. V. 27. № 4. P. 592–593. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706>
- Schtickzelle N., Quinn T.P. 2007. A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish // Fish Fish. V. 8. № 4. P. 297–314. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x>
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J. et al. 1994. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. № S1. P. 147–157. <https://doi.org/10.1139/f94-301>
- Wood C.C. 1995. Life history variation and population structure in sockeye salmon // Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 195–216.
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al. 2015. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalintaimen *Parahucho perryi* // Conserv. Genet. V. 16. № 2. P. 431–441. <https://doi.org/10.1007/S10592-014-0670-4>

REGIONAL COMPLEXES OF *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) FROM THE EASTERN COAST OF KAMCHATKA AND CHUKOTKA: DELINEATION, GENETIC DIVERSITY, ORIGIN, ADAPTIVE AND DEMOGRAPHIC PROCESSES

A. M. Khrustaleva^{1,*}

¹*Institute of Gene Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^{*}*E-mail: mailfed@mail.ru*

The meta-analysis was used to summarize the results of previously performed studies on variability of 45 single-nucleotide polymorphism loci and 13 microsatellite loci in Asian sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* populations from the eastern coast of Kamchatka and Chukotka. Allelic frequencies of both types of markers were analyzed using congruent statistical approaches in 53 sample sets from 13 sockeye salmon reproduction watersheds on the west coast of the Bering Sea and the western Pacific Ocean. The spatial structure of the species in considered part of its distribution range was assessed and four major regional population complexes were identified: the Koryak Plateau and Chukotka, the Karaginsky Gulf, the Kamchatka River Basin, and southeastern Kamchatka. The formation of the geographic structure of the sockeye salmon on the Asian Pacific coast is associated with the history of colonization of the region by the species and its adaptation to reproductive conditions in the river and lake-river systems of eastern Kamchatka and Chukotka.

Keywords: *Oncorhynchus nerka*, population structure, regional complexes, SNP, microsatellites, meta-analysis, Eastern Kamchatka, Chukotka.

УДК 597.553.2.574.34

РЕГИОНАЛЬНАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В РЕКАХ САХАЛИНО-КУРИЛЬСКОГО РЕГИОНА

© 2024 г. А. М. Каев¹, *, Л. В. Ромасенко¹, В. Г. Самарский¹,
П. С. Сухонос², И. С. Бобров²

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

²Сахалинский филиал Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических
ресурсов, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 17.11.2023 г.

После доработки 17.01.2024 г.

Принята к публикации 31.01.2024 г.

Представлены результаты изучения покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в 11 реках островов Сахалин и Итуруп. По срокам миграции установлено большое расхождение, соответствующее известному её смещению на более ранние даты в южном направлении. Рассчитана корреляция между температурой воздуха в месяцы с её плюсовыми значениями в целом за периоды эмбрионального и личиночного развития горбуши и сроками ската её молоди в реках юго-восточного побережья о-ва Сахалин ($r = -0.79$, 14 поколений) и о-ва Итуруп ($r = -0.68$, 16 поколений). Наличие такой связи показывает, что межгодовые изменения сроков и динамики ската молоди в пределах локальных районов определяются не только весенними уровнем и термическим режимами в реках, но и в значительной степени фенологическим сдвигом биологических процессов в целом за пресноводный период развития горбуши. При этом в одни и те же годы внутри каждого из локальных районов сроки и динамика ската в разных реках довольно схожи. Однако в отдельных случаях между ними наблюдаются кратные по величине различия по эффективности воспроизводства, оцениваемого через индекс ската (количество скатившейся молоди по отношению к числу производителей, зашедших в реку для нереста). Зачастую причины таких расхождений очевидны. В основном они связаны с разной плотностью скоплений горбуши на нерестилищах либо с разрушением грунта нерестилищ при осенних паводках. Учёт таких обстоятельств весьма важен при расчётах суммарной численности молоди, скатывающейся из рек того или иного района, так как этот показатель представляется более объективным для оценки запасов горбуши, чем численность родителей.

Ключевые слова: молодь горбуши, покатная миграция, сроки, динамика, численность, Сахалин, Итуруп.

DOI: 10.31857/S0042875224050066 **EDN:** QYRUCU

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* является важнейшим объектом лососёвого промысла в Сахалино-Курильском регионе, составляя на пике своей численности в 2001–2014 гг. 83% уловов тихоокеанских лососей. И даже с наступлением в последующие годы депрессии состояния запасов вид сохранил высокий уровень в составе уловов (~50%). В то же время горбуше с её двухлетней, за редким исключением у отдельных особей (Каев, 2003; Зеленина и др., 2022; Зеленников, Мякишев, 2023), продолжительностью жизненного

цикла, наиболее короткого среди тихоокеанских лососей, свойственны большие межгодовые изменения численности. Они связаны как с наличием практически изолированных двух генеративных линий чётных и нечётных лет, обычно существенно различающихся по уровню запасов, так и с разной выживаемостью поколений внутри каждой линии. Высокая значимость горбуши в функционировании рыбохозяйственного комплекса региона требует адекватных оценок объёмов предстоящих её подходов в прибрежные районы

промысла. Как правило, первоосновой таких оценок являются данные по числу производителей на нерестилищах. Однако давно известно, что точность прогнозирования изменения запасов, основанная на регрессионном анализе связи уровней запаса родителей и потомков, формализованной различными способами, часто далека от желаемой (Bradford, 1992; Чигиринский, 1993). Развитие вычислительной техники предоставило широкие возможности для моделирования процессов в паре запас–пополнение, исходя из совокупности ряда факторов (плотностные и климатические индексы), действующих в критические этапы становления численности поколений горбуши (Котенёв и др., 2015; Бугаев и др., 2018; Кровнин и др., 2021; Островский, 2022). Такие построения пригодны для долгосрочных оценок состояния сырьевой базы. Однако прогнозы по конкретным поколениям зачастую оказываются несостоятельными, так как наряду с глобальными факторами на условия обитания и выживания, особенно при эмбриогенезе и раннем онтогенезе, не меньшее и даже большее влияние оказывают провинциальные условия, развитие которых может не соответствовать глобальным событиям (Шунтов и др., 2019). На Сахалине и южных Курильских о-вах издавна существовала разветвлённая сеть пунктов количественного учёта покатной молоди лососей, по результатам которого судили об эффективности воспроизводства отдельных поколений горбуши в разных районах её нереста (Каев, 2007). Однако условия её воспроизводства в этих районах вследствие протяжённости региона в меридиональном направлении (от 44° до 54° с.ш.) весьма различны, что, видимо, и отражается на характеристиках покатной миграции молоди, в частности, на сроках и динамике её ската (Каев и др., 2024). Для перспективной оценки состояния запасов горбуши в регионе используют, как правило, результаты учётов покатной молоди в двух реках в каждом из основных районов её воспроизводства. Однако вопрос, насколько сопоставимы показатели ската в разных реках с точки зрения возможности их использования в данном направлении, остаётся открытым. В соответствии с этим цель нашего исследования — выявить региональную и межгодовую изменчивость покатной миграции молоди горбуши в реках Сахалино-Курильского региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы первичные данные количественных учётов покатной молоди горбуши в районах Сахалинской области, в которых наи-

более велики уловы этого вида: в девяти реках на восточном побережье о-ва Сахалин и в двух реках на о-ве Итуруп (рис. 1). Промысловый запас горбуши формируется за счёт воспроизводства отдельных её стад в реках северо-восточного и юго-восточного побережий Сахалина и заливов Терпения и Анива, а также о-ва Итуруп (Каев, 2007). Ежегодно в каждом из этих районов, за исключением побережья зал. Терпения, учёт осуществляли в двух реках сотрудники разных организаций — Сахалинских филиалов Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (далее соответственно СахНИРО и СРВ). Учёт вели методом выборочных обловов, адаптированным к небольшим водотокам Сахалина и Курильских о-вов (Воловик, 1967), однако методически эти операции несколько различались. На подконтрольных СРВ реках (Даги, Пугачёвка, Очепуха,

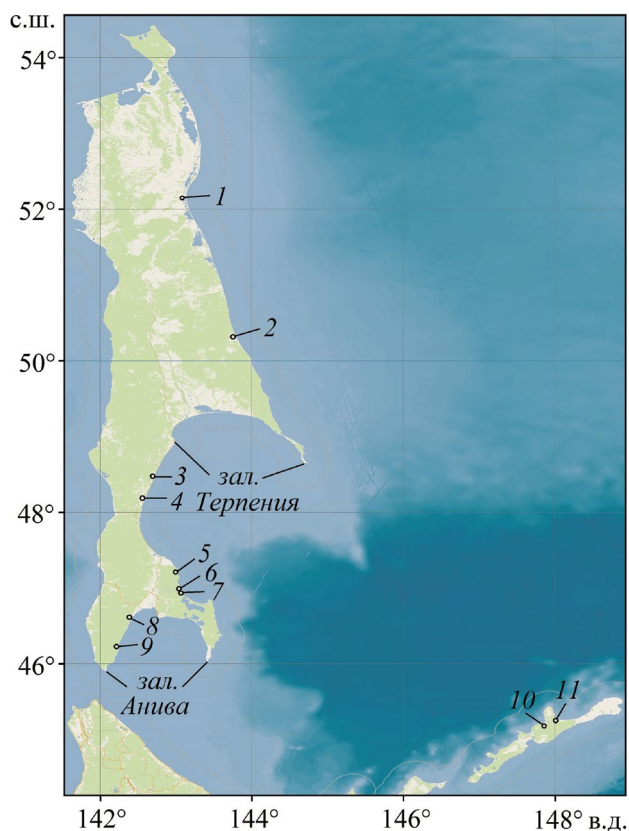


Рис. 1. Схема пунктов учёта покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках о-вов Сахалин (1–9) и Итуруп (10, 11): 1 — Даги, 2 — Малая Хузи, 3 — Лазовая, 4 — Пугачёвка, 5 — Бахура, 6 — Вознесенка, 7 — Очепуха, 8 — Таранай, 9 — Кура, 10 — Рыбачья, 11 — Оля.

Таранай и Оля) по результатам обловов в разных местах учётного створа выбирали позиции постановки ловушки, в которых наблюдалась расчётная средняя плотность миграционного потока молоди. Количество молоди, мигрировавшей через учётный створ, рассчитывали путём умножения величины уловов на кратную разницу между площадью живого сечения реки в створе и площадью облова молоди ловушкой. На подконтрольных СахНИРО реках (Малая Хузи, Лазовая, Вознесенка, Кура и Рыбацкая) мальковую ловушку устанавливали в стреловой части потока. Долю пойманных мальков в их общем числе, мигрировавшем в это же время через весь учётный створ, также определяли на основе серий ловов в его разных позициях, при этом расчёт доли вели с учётом быстро менявшейся в течение ночи интенсивности покатной миграции (Каев, 2010). Затем следовали одинаковые для обеих организаций расчёты численности молоди в соответствии с ритмикой ловов в контрольной позиции в течение ночи. Так как учёт вели, как правило, в режиме ночь через ночь, численность скатившейся молоди в пропущенные ночи принимали средней между учтённой в смежные ночи.

Сравнительный анализ покатной миграции молоди в реках разных районов провели на основе данных её учёта в 2019–2022 гг., то есть по паре чётных и нечётных лет, учитывая наличие у горбуши двух обособленных генеративных линий. Короткий диапазон (по 4 года) обусловлен стремлением использовать в каждом из районов неизменный набор сравниваемых рек в одни и те же годы, так как в текущем веке неоднократно происходила смена проведения наблюдений за скатом с одних рек на другие. На южном участке северо-восточного побережья Сахалина из-за отсутствия корректных данных по скату молоди в р. Малая Хузи в 2020 г. заменили их данными её учёта в этой реке в 2018 г. (Кириллова и др., 2020), то есть поколения той же генеративной линии. Многолетний анализ характеристик покатной миграции молоди горбуши провели по данным её учётов в двух районах — на о-ве Итуруп (р. Рыбацкая, 2007–2009, 2011–2023 гг.) и юго-восточном побережье Сахалина, где вели наблюдения за скатом в р. Бахура до 2011 г. (СРВ) и в 2016–2017 гг. (СахНИРО), а в 2012–2015, 2018–2023 гг. — в р. Вознесенка (СахНИРО). Данные гидрометеорологических станций (ГМС) по среднемесячной температуре воздуха в этих районах (ГМС 32174 в с. Китовое, 45°15' с.ш., 147°53' в.д.; ГМС 32150 в г. Южно-Сахалинск, 46°57' с.ш., 142°43' в.д.) получены на сайте “Погода и климат” (<http://www.pogodaiklimat.ru>).

При анализе эффективности нереста горбуши использованы представленные на сайте “Расписание погоды” (<http://rp5.ru>) суточные данные ГМС по величине осадков в населённых пунктах Южно-Сахалинск (ГМС 32150), Долинск (ГМС 32133, 47°20' с.ш., 142°48' в.д.), Ильинское (ГМС 32121, 47°59' с.ш., 142°12' в.д.), Макаров (ГМС 32116, 48°38' с.ш., 142°46' в.д.) и Поронайск (ГМС 32098, 49°13' с.ш., 143°06' в.д.).

Возникает вопрос о корректности сопоставления данных по скату молоди из разных рек и в разные годы, так как, с одной стороны, они получены методом выборочных обловов, с другой стороны, при частично различающихся методических подходах. Ранее было показано, что применение метода выборочных обловов даёт сопоставимые результаты, судя по сравнению тотального (100%) и выборочного (118%) учётов молоди горбуши в р. Очепуха (Воловик, 1967). А если исключить при сопоставлении этих данных случаи с повышенным уровнем воды, что вело к частичному подтоплению забиваемых мусором щитов, перекрывавших створ реки при сплошном учёте, то результаты выборочного учёта были ещё ближе к таковым при сплошном учёте (109%). Аналогичное сопоставление этих методов в р. Оля также дало небольшое расхождение — выборочный учёт привёл к завышению расчётного объёма ската на 3.4% (Чупахин, 1973). При проведении учёта молоди горбуши в р. Малая Хузи по методике для малых рек (Каев, 2010) одновременно провели расчёты численности покатников, исходя из их концентраций в разных участках речного потока (аналог метода СРВ). Итоговые оценки различались всего на 0.02% (Павлов и др., 2015).

При рассмотрении характеристик покатной миграции молоди в соответствующих иллюстрациях использованы данные по количеству мальков, скатывающихся от нереста 1000 условных производителей (далее эту величину будем именовать индексом ската), что позволяет сопоставлять как динамику ската, так и эффективность воспроизводства горбуши в разных реках. Продолжительность массовой покатной миграции молоди оценивали по периоду между датами с наибольшей интенсивностью ската, в течение которого мигрировало ~ 80% мальков.

Известно, что особенности воспроизводства горбуши, как и ската её молоди во многом определяются характером рек — крупные или малые, протекают ли по обширным равнинам или по горной местности (Гриценко, 2002; Каев и др.,

2010). О характере рек судили по рельефу местности (Атлас ..., 1967), длине их основного русла, площади водосборного бассейна и наличию нерестилищ (Ресурсы ..., 1964; Перечень ..., 1997¹). Площадь нерестилищ горбуши в историческом плане сравнительно стабильна, так как она в значительной мере связана с геоморфологией рек (Montgomery et al., 1999). Однако в некоторых случаях использованы скорректированные специалистами СахНИРО и СРВ данные по нерестовому фонду, если ранние его оценки были явно нереальны или появились данные по площади нерестилищ в реках, которые до этого не обследовали.

Использованные в статье данные по численности покатной молоди, заходам производителей в реки и общей величине возвратов горбуши разных поколений отдельных стад основаны на результатах ежегодных оценок этих параметров стандартными методами (Каев, Irvine, 2016). Наличие связей между изучаемыми процессами оценивали по коэффициентам парной корреляции Пирсона (r) и ранговой корреляции Спирмена (r_s). Совокупные данные по длине рек и площади их водосбора для рассмотренных районов приведены в виде диапазона варьирования, для некоторых рассчитали средние значения и стандартные отклонения ($M \pm SD$). Статистическую обработку провели в программах MS Office Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При представлении результатов анализа темпоральных характеристик покатной миграции обращаем также внимание, насколько выбранные реки соответствуют в своих районах другим рекам, в которых нерестится горбуша.

В южной части Северо-Восточного Сахалина все реки имеют горный характер, стекая с простирающихся вдоль побережья Восточно-Сахалинских гор. Наиболее крупной является р. Лангери (длина основного русла 101 км, площадь водосбора 1360 км²). Остальные 19 рек короче, 14–61 (30.7 ± 14.0) км, и с меньшей площадью водосбора – 16–550 (179.2 ± 142.4) км². В реках, попавших в диапазон площади водосбора $M \pm SD$, сосредоточено 62% нерестилищ, среди них р. Малая Хузи (32 км, 129 км², 37 тыс. м² нерестилищ). Севернее 50°50' с.ш. горы отступают вглубь острова. В этой части побережья долины рек обширны и местами заболочены, часть рек

(в том числе все крупные) впадает в заливы лагунного типа. Исключительно крупной является р. Тымь (330 км, 7850 км²). Остальные 34 (малые реки) значительно уступают по длине русла (6–117 км) и площади водосбора (12–1440 км²). Во многих из них, протекающих по заболоченным низменностям, нерестилищ горбуши крайне мало; 90% нерестилищ сосредоточены в 13 реках длиной русла 20–117 км и площадью водосбора 45–1440 км². Среди них р. Даги (98 км, 780 км², 323 тыс. м² нерестилищ). Массовая миграция молоди горбуши во все годы была продолжительнее в р. Малая Хузи в сравнении с р. Даги, в нечётные годы в среднем 24 против 18 ночей, в чётные – 18 против 13 ночей. В то же время различия в сроках и продолжительности миграции в одни и те же годы в разных реках не так заметны, как в разные годы. Так, в 2021 и 2022 гг., то есть по обеим генеративным линиям, произошло смещение покатной миграции на более поздние даты с одновременным сокращением её продолжительности (рис. 2). Весьма существенной выглядит разница в эффективности воспроизводства горбуши в реках, протекающих на разных участках побережья. Средняя величина индекса ската в р. Малая Хузи в чётные и нечётные годы (соответственно 214.4 и 154.8 тыс. мальков) былакратно больше, чем в р. Даги (100.8 и 44.6 тыс. мальков).

В северной части Юго-Восточного Сахалина (севернее 48° с.ш.) все реки имеют горный характер, протекая в основном по юго-восточным отрогам Камышового хребта. Они характеризуются сравнительно небольшой вариабельностью по длине основного русла – 12–97 (39.2 ± 29.1) км – и площади водосбора – 29–589 (236.4 ± 206.6) км². В реках, попавших в диапазон площади водосбора $M \pm SD$, сосредоточено 62% нерестилищ, среди них – Лазовая (36 км, 312 км², 220 тыс. м² нерестилищ) и Пугачёвка (47 км, 295 км², 217 тыс. м² нерестилищ). Между этими двумя реками не выявлено сколько-нибудь значимых различий по динамике покатной миграции в одни и те же годы. Продолжительность массового ската в реках Лазовая и Пугачёвка была в среднем одинаковой как в нечётные, так и в чётные годы – соответственно по 19 и 18 ночей. Различия проявились только в смещении сроков ската в чётные годы на более поздние даты (рис. 3). В то же время при сравнительно близких значениях индекса ската в реках Лазовая и Пугачёвка в чётные годы (в среднем соответственно 44.9 и 52.7 тыс. мальков) в нечётные годы его значения в р. Лазовая были много-

¹ Перечень нерестовых водоёмов Сахалинской области. 1997 // Науч. арх. СахНИРО. № 7603. 42 с.

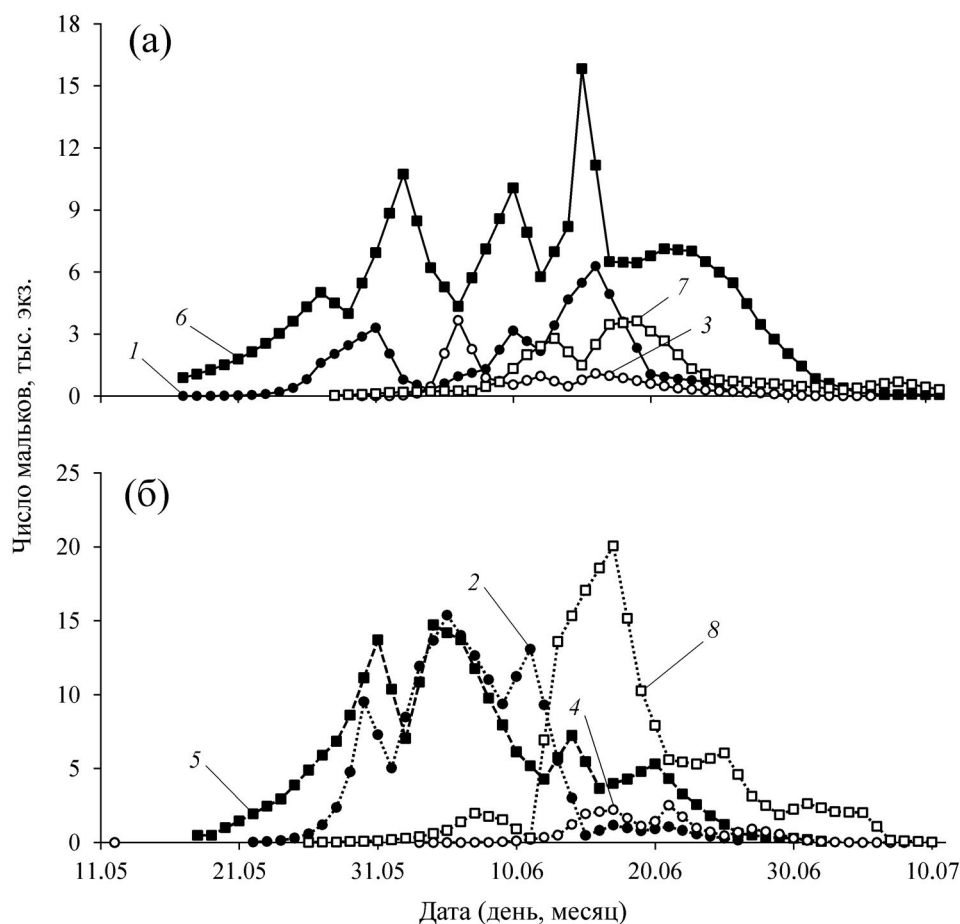


Рис. 2. Динамика численности покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Даги и Малая Хузи в нечётные (а) и чётные (б) годы в расчёте на 1000 учётных в реках производителей: р. Даги: 1 – 2019, 2 – 2020, 3 – 2021, 4 – 2022; р. Малая Хузи: 5 – 2018, 6 – 2019, 7 – 2021, 8 – 2022.

кратно ниже (особенно в 2021 г.) – 10.3 против 51.0 тыс. мальков в 2019 г. и 4.7 против 81.5 тыс. мальков в 2021 г.

В южной части Юго-Восточного Сахалина (южнее 48° с.ш.) находятся две обширные низменности. Одна из них представляет собой долину р. Найба (119 км, 1660 км²), здесь же расположено оз. Лебяжье с притоками (площадь зеркала и водосбора соответственно 7.6 и 67.1 км²). Во второй (Муравьёвская низменность) расположены несколько озёрно-речных систем, крупнейшая из которых оз. Тунайча с притоками (174 и 731 км²). В бассейнах р. Найба и притоков озёр сосредоточена половина нерестового фонда горбуши, имеющегося в этой части Сахалина. Однако её запас формируется в основном за счёт нереста производителей в 19 реках, стекающих в Охотское море с хребта Шренка (севернее р. Найба) и Сусунайского хребта (между указанными низменностями). Эти реки относятся к средним по протяжённости основного русла –

8–37 (16.2 ± 8.7) км – и площади водосборного бассейна – 9–206 (62.9 ± 64.0) км². В реках, попавших в диапазон площади водосбора $M \pm SD$, сосредоточено 46% нерестилищ, в их число входят реки Бахура (12 км, 55.5 км², 37 тыс. м² нерестилищ) и Вознесенка (14 км, 31 км², 21 тыс. м² нерестилищ). Из четырёх сравнительно крупных рек, не попавших в данный диапазон, Очепуха (31 км, 206 км², 131 тыс. м² нерестилищ) является весьма высокопродуктивной рекой в отношении воспроизводства горбуши. Об этом свидетельствует не только площадь нерестилищ, приходящаяся на 1 км русла реки (4.23 тыс. м²), но и средняя за годы наблюдений плотность скоплений производителей на её нерестилищах, сопоставимая с таковой в 12 регулярно обследуемых из 19 продуктивных горных рек этой части побережья (2.72 против 2.57 экз/м²). Покатная миграция основной массы молоди была в среднем продолжительнее в р. Очепуха по сравнению с р. Вознесенка в нечётные (29 против 17 ночей)

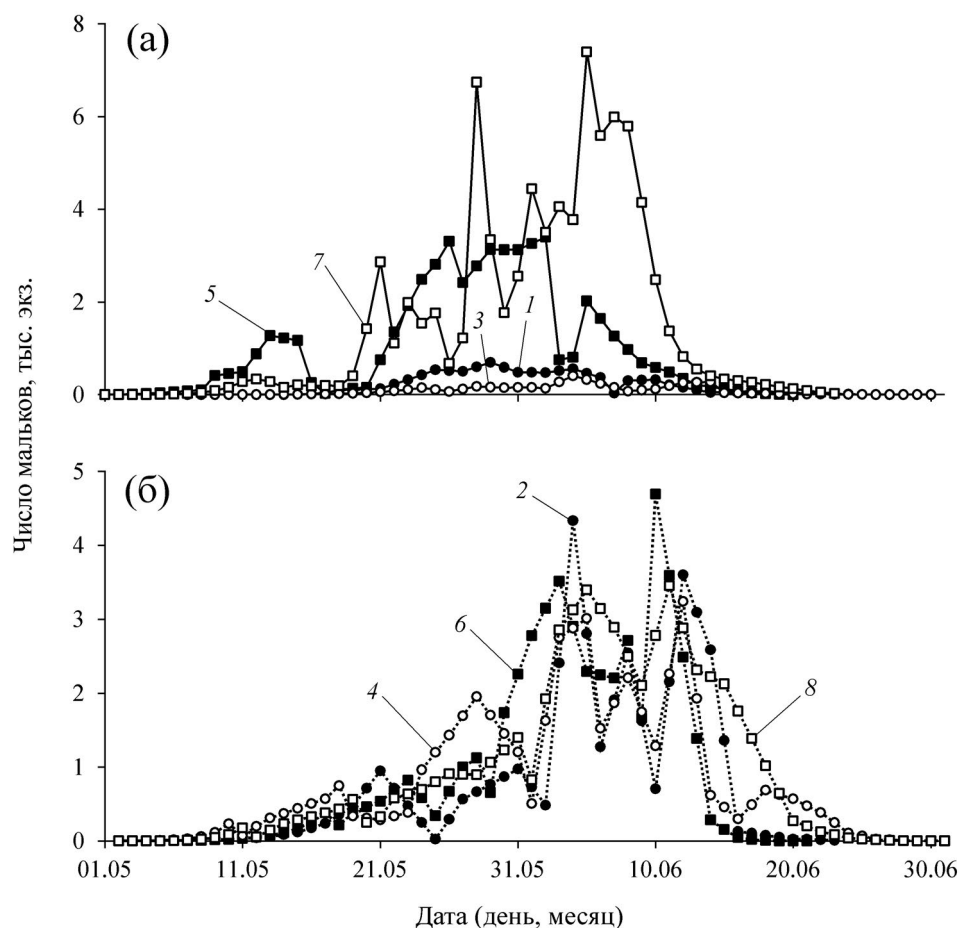


Рис. 3. Динамика численности покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Лазовая и Пугачёвка в нечётные (а) и чётные (б) годы в расчёте на 1000 учётных в реках производителей: р. Лазовая: 1 – 2019, 2 – 2020, 3 – 2021, 4 – 2022; р. Пугачёвка: 5 – 2019, 6 – 2020, 7 – 2021, 8 – 2022.

и чётные (19 против 14 ночей) годы. Однако в целом не наблюдалось заметных различий по срокам массовой миграции молоди в этих реках в разные годы, за исключением их смещения на более поздние даты в 2020 г., более выраженного в р. Очепуха (рис. 4). При сравнительно небольшой разнице индексов ската у горбуши в реках Вознесенка и Очепуха в нечётные годы (в среднем 88.0 против 111.1 тыс. мальков) и в 2022 г. (44.7 против 29.4 тыс. мальков), в 2020 г. его значение в р. Вознесенка втрое превысило таковое в р. Очепуха (361.2 против 121.7 тыс. мальков).

Северная часть побережья зал. Анива представлена обширной Сусунайской низменностью, по которой протекают крупные реки Лютога (130 км, 1530 км²) и Сусуя (83 км, 823 км²). Горный рельеф восточного и западного побережий залива придаёт соответствующий характер протекающим здесь рекам. Часть из них представлена небольшими водотоками, в которых на 1 км русла приходится не более 300 м² нерестилищ, суммар-

ная площадь которых составляет всего ~3% имеющейся в реках этих побережий. Остальные 19 рек относятся в основном к средним на Сахалине по протяжённости основного русла – 8–57 (22.4 ± 13.3) км – и площади водосборного бассейна – 10–291 (84.0 ± 80.8) км². В реках, попавших в диапазон площади водосбора $M \pm SD$, сосредоточено 69% нерестилищ, в их число входит р. Кура (31 км, 115 км², 176 тыс. м² нерестилищ). Таранай (57 км, 291 км², 104 тыс. м² нерестилищ) занимает особое положение в группе этих рек, так как его нижнее течение находится в пределах западной окраины Сусунайской низменности. Поэтому пункт учёта покатной молоди в этой реке расположен в 10 км от её устья (начало гористой местности), в то время как в других реках региона – от нескольких сотен метров до 2 км, за исключением р. Пугачёвка (в 7 км из-за больших глубин в нижнем течении). В реках Таранай и Кура покатная миграция протекала в наиболее ранние сроки. В обеих реках в 2021 г. наблюдалось смещение периода массовой

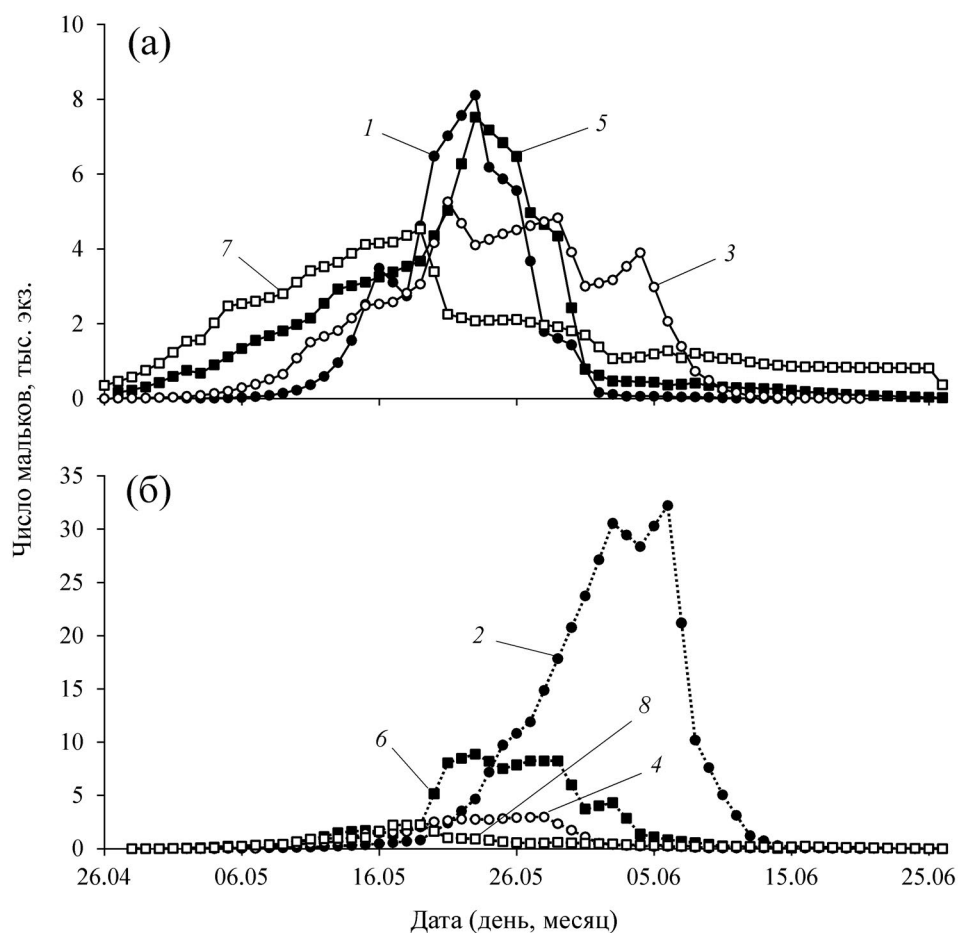


Рис. 4. Динамика численности покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Вознесенка и Очепуха в нечётные (а) и чётные (б) годы в расчёте на 1000 учтённых в реках производителей: р. Вознесенка: 1 – 2019, 2 – 2020, 3 – 2021, 4 – 2022; р. Очепуха: 5 – 2019, 6 – 2020, 7 – 2021, 8 – 2022.

миграции молоди на более поздние даты в сравнении с 2019 г., а в 2022 г., напротив, на более ранние даты в сравнении с 2020 г. (рис. 5). Массовый скат также характеризовался наиболее коротким периодом, почти не различавшимся в разных реках в одни и те же годы (12 и 13, 13 и 14, 15 и 16 ночей соответственно в 2019, 2021 и 2022 гг.), за исключением 2020 г., в котором он был вдвое протяжённее в р. Таранай в сравнении с р. Кура (20 против 10 ночей). Отметим также, что в этом же году величина индекса ската в р. Кура многократно превысила таковую в р. Таранай (30.9 против 6.9 тыс. мальков), в то время как в остальные годы не наблюдалось существенных расхождений между его значениями в этих реках в нечётные годы (в среднем соответственно 37.5 и 26.3 тыс. мальков) и в 2022 г. (30.6 и 30.4 тыс. мальков).

На о-ве Итуруп промысел горбуши базируется на запасах, формирующихся за счёт её воспроизводства в реках, впадающих в море с центрального

и северного участков охотоморского побережья. Численность производителей на немногочисленных нерестилищах (площадью 0.5–2.5 тыс. м²) в реках южного участка этого побережья мала (Каев, 2022), вследствие чего мы не рассматриваем эти реки в контексте данной статьи. Рельеф острова преимущественно гористый с наличием целого ряда вулканов, вследствие чего почти все реки носят ярко выраженный горный характер. Куйбышевка, Курилка и Славная (22–27 км, 145–156 км²) явно крупнее прочих 16 рек центрального и северного участков охотоморского побережья по протяжённости основных русел – 2–18 (39.2 ± 29.1) км – и особенно площади их водосборных бассейнов – 3–40 (18.9 ± 11.2) км². Лишь одна из этих рек (Рейдовая) протекает по обширной долине. В реках, попавших в диапазон площади водосбора $M \pm SD$, сосредоточено 70% нерестилищ, среди них Рыбацкая (8 км, 30 км², 12 тыс. м² нерестилищ) и Оля (8 км, 18 км², 17 тыс. м² нерестилищ). Продолжи-

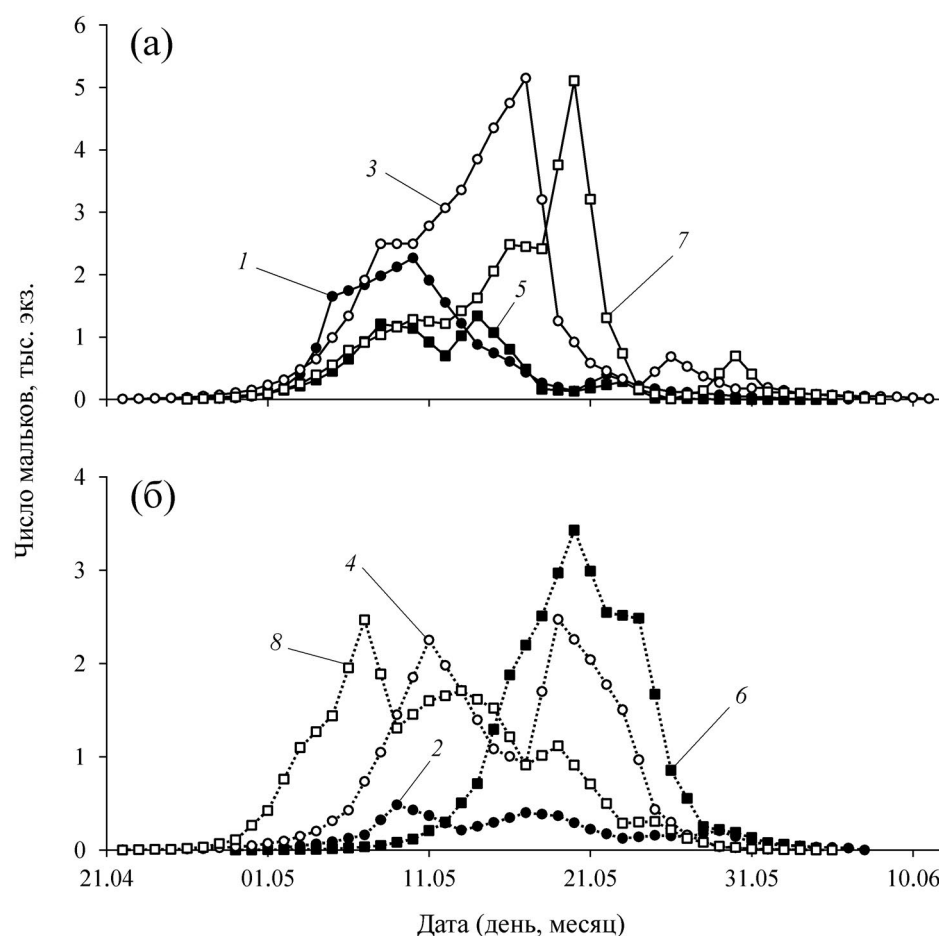


Рис. 5. Динамика численности поклатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Таранай и Кура в нечётные (а) и чётные (б) годы в расчёте на 1000 учётных в реках производителей: р. Таранай: 1—2019, 2—2020, 3—2021, 4—2022; р. Кура: 5—2019, 6—2020, 7—2021, 8—2022.

тельность массовой поклатной миграции молоди в этих двух реках была почти одинаковой, хотя она изменялась в разные годы: в 2019 г. соответственно 15 и 14 ночей, в 2021 г. по 21 ночи, в 2020 г. 17 и 13 ночей, в 2022 г. 17 и 15 ночей. В то же время наблюдались существенные различия по срокам массового ската (рис. 6), который в р. Оля протекал в среднем на 12 ночей позже, если судить по датам достижения 50% численности скатившейся молоди. Несмотря на столь большие расхождения по срокам миграции, значения индекса ската молоди горбуши в реках Рыбацкая и Оля различалась несущественно в нечётные годы (в среднем соответственно 262.3 и 191.2 тыс. мальков) и в 2022 г. (215.1 и 233.5 тыс. мальков), за исключением 2020 г., в котором величина индекса ската в р. Рыбацкая шестикратно превысила таковую в р. Оля (397.3 против 67.5 тыс. мальков).

В среднем за четырёхлетний период наблюдений проявилась хорошо выраженная тенденция

смещения в южном направлении на более ранние даты сроков массового ската молоди горбуши в реках восточного побережья о-ва Сахалин. При этом его сроки и даты, на которые приходились 50% численности скатившихся мальков, не столь сильно различались в реках, протекающих в одном и том же районе. Показательным исключением из данной тенденции был скат молоди в реках о-ва Итуруп, расположенного на юге рассматриваемого региона. Сроки массового ската молоди горбуши в реках Рыбацкая и Оля не только сместились в противоположном направлении по отношению к обозначенной выше тенденции, но и существенно различались в каждой из этих рек (рис. 7).

Известно, что скорость развития эмбрионов и личинок лососей, в частности горбуши, зависит от температуры воды (Смирнов, 1975; Канидьев, 1984; Тарасюк, Тарасюк, 2007). Поэтому в более холодных районах дефицит тепла

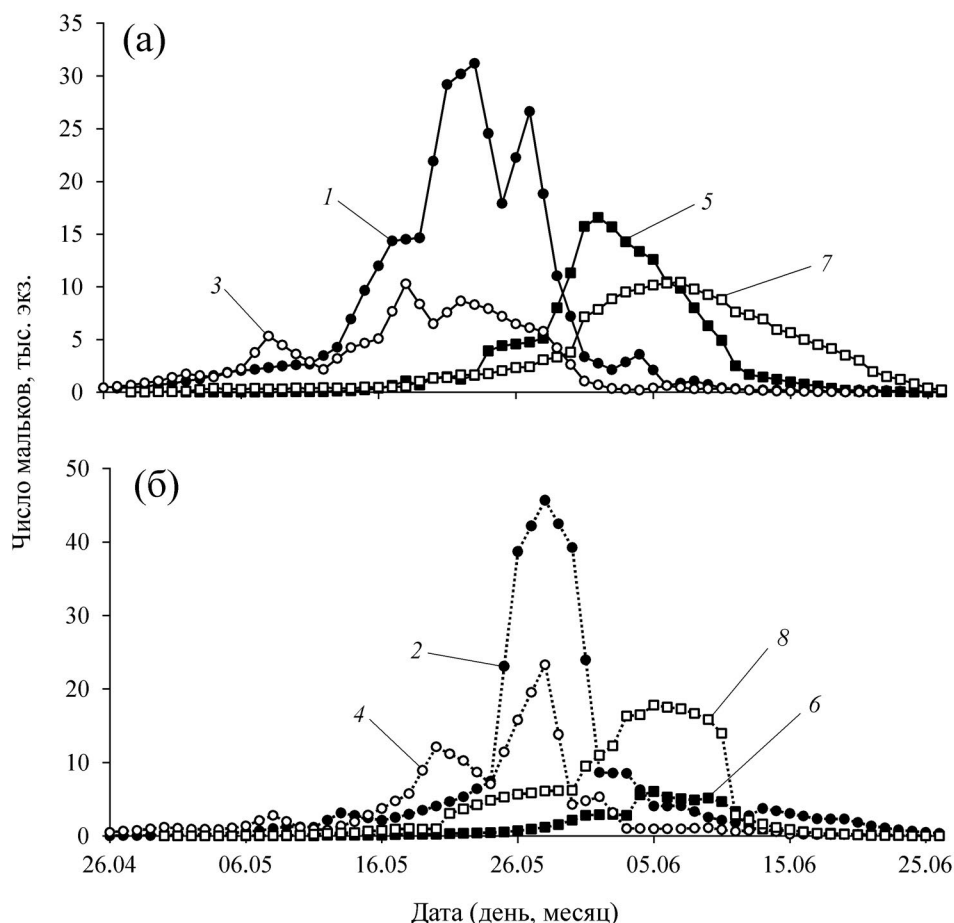


Рис. 6. Динамика численности покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Рыбачкая и Оля в нечётные (а) и чётные (б) годы в расчёте на 1000 учтённых в реках производителей: р. Рыбачкая: 1 – 2019, 2 – 2020, 3 – 2021, 4 – 2022; р. Оля: 5 – 2019, 6 – 2020, 7 – 2021, 8 – 2022.

компенсируется не только поздней покатной миграцией, но и ранним нерестом. Так, судя по динамике уловов ставными неводами, середина периода подходов горбуши в 2009–2013 гг. к северо-восточному побережью Сахалина приходилась в среднем на 5 августа, к юго-восточному – на 12 августа, к побережью зал. Анива – на 18 августа (Каев, Кловач, 2014). В нашем распоряжении нет корректных данных по температуре подруслового потока в каждом из районов (разные годы и сроки наблюдений), чтобы оценить, насколько разный термический режим в этих районах отражается на скорости эмбрионального развития горбуши. Однако об этом можно судить, например, по данным контроля в 2014–2022 гг. за развитием горбуши на лососёвом рыбноводном заводе “Фирсово” (юго-восточное побережье Сахалина). От закладки первой партии икринок на инкубацию в первой декаде сентября до вылупления проходило в среднем 63 сут (590.9 градусо-дней), а у партии, заклады-

ваемой через ~10 сут после первой, вылупление начиналось в среднем через 72 сут (548.0 градусо-дней). То есть эти данные подтверждают известное положение о снижении темпа развития эмбрионов при более низких температурах, о которых можно судить по уменьшению суммы накопленных градусо-дней за более длительный период инкубации у второй партии. Нерестовые гнёзда горбуши омываются подрусловым потоком, температура которого в решающей степени зависит от температуры воздуха в месяцы с её положительными значениями (Крючков, 2007). Следовательно, температуру воздуха в этот период вполне можно использовать для опосредованного суждения о термическом режиме в процессе эмбрионального и личиночного развития горбуши в реках рассматриваемых районов.

На юго-восточном побережье Сахалина при анализе 14 поколений горбуши установлена статистически достоверная связь между суммой

положительных температур воздуха в период развития потомства в нерестовых гнёздах (сентябрь–октябрь, апрель–май) и датами ската 50% молоди ($r = -0.79$, $p = 0.0008$; $r_s = -0.80$). Аналогичная связь с температурой воздуха в апреле–мае ($r = -0.52$) или только в мае ($r = -0.40$) слабее. При анализе не использованы данные по скату молоди в р. Бахура в 2009–2011 гг., так как в эти годы ориентировочно от 11 до 36% мальков скатилось до начала учёта. Наибольшая сумма реконструированного числа скатившихся мальков до начала наблюдений среди принятых для анализа поколений составила 4.8% (470 тыс. мальков) в 2007 г. в р. Бахура, что лишь немного превышало численность покатинок, скатывавшихся в этой реке за ночь в период массовой миграции (в среднем по 405 тыс. с 31 мая по 18 июня). То есть такая корректировка не могла оказать существенного влияния на определяемую дату середины ската, так как её величина определяла максимально возможное смещение рассчитываемой даты всего на одну ночь в диапазоне её значений от 21 до 37 ночей в реках юго-восточного побережья Сахалина (рис. 8). Сравнительно тесная связь между рассматриваемыми процессами ($r = -0.68$, $p = 0.0039$; $r_s = -0.64$) установлена также на примере ската молоди 16 поколений горбуши в р. Рыбацкая. Однако в этом случае расширен диапазон рассчитываемых температур по месяцам. К осенним месяцам добавлен ноябрь, средняя температура воздуха в котором в отличие от южной части Сахалина (-0.8 ($-4.9...1.3$)°C) во все годы

была положительной: 4.4 (1.3–5.5)°C. К весенним месяцам добавили вторую половину марта в основном уже с его положительными температурами воздуха. Аналогичная связь с температурой воздуха в апреле–мае ($r = -0.55$) или только в мае ($r = -0.30$) также оказалась слабее.

Соотношение между заходами производителей в реки и последующим скатом молоди с возвратом рыб соответствующих поколений рассмотрено на примере южной части юго-восточного побережья Сахалина и о-ва Итуруп (таблица), то есть для районов не только с самым длительным периодом наблюдений, но и с наиболее высокой в среднем численностью горбуши, что немаловажно для точности оценок. Связь возвратов с численностью родителей в обоих районах оказалась значительно слабее, чем с численностью покатинок с нерестилищ. Связь возвратов с численностью молоди заводского происхождения была либо слабой, либо даже отрицательной, что отмечалось и ранее (Каев, 2012). Однако эта зависимость не свидетельствует напрямую о меньшей выживаемости рыб заводского происхождения. В значительной степени это определяется, видимо, как в среднем двукратно меньшей численностью заводской молоди, так и меньшей амплитудой её межгодовых изменений. Поэтому оценка возвратов с суммарной численностью скатывающихся из рек мальков не привела к усилению рассматриваемой связи. Эти результаты свидетельствуют о существенном значении учётов покатной молоди дикого происхождения для прогнозирования

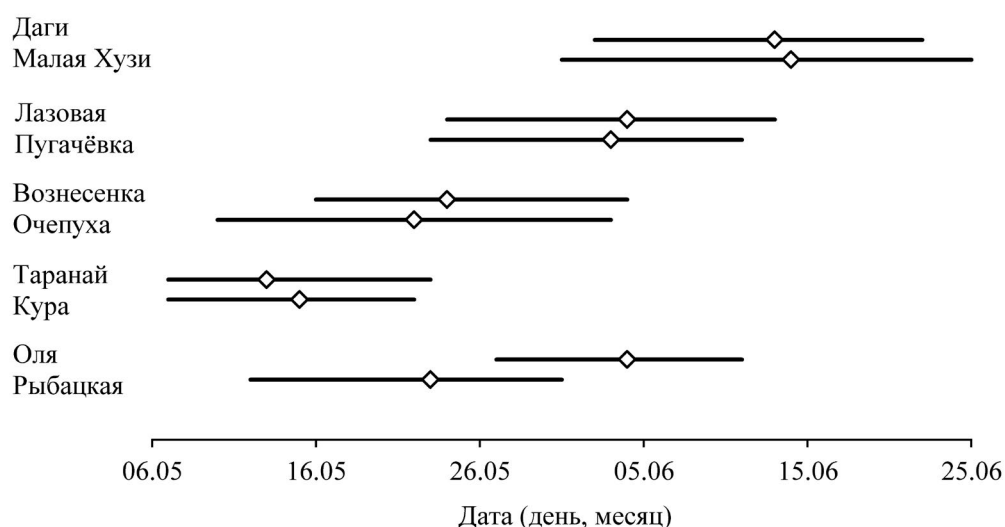


Рис. 7. Период массовой покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (—) и дата, на которую приходилось 50% скатившихся мальков (◊), в разных реках в среднем за четыре изученных года.

Численность (млн экз.) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на разных этапах онтогенеза и связь возвратов взрослых рыб с числом производителей в реках (заход) и покатной молоди дикого (Д) и заводского (З) происхождения на о-ве Итуруп и в южной части юго-восточного побережья о-ва Сахалин для поколений от нереста соответственно в 1976–2020 и 1970–2020 гг.

Показатель	Итуруп			Сахалин		
	<i>M</i>	lim	<i>r</i>	<i>M</i>	lim	<i>r</i>
Заход	1.48	0.64–2.46	0.20	3.47	0.39–10.60	0.10
Скат (Д)	236.5	57.3–661.9	0.40	231.1	35.2–1229.8	0.48
Выпуск (З)	133.0	62.0–215.0	–0.17	98.6	17.2–259.4	0.19
Д + З	369.5	183.4–773.8	0.36	329.7	71.1–1452.5	0.47
Возврат	16.61	1.58–33.10	45*	17.74	1.44–66.11	51*

Примечание. *M* – среднее значение, lim – пределы варьирования, *r* – коэффициент парной корреляции Пирсона; *число поколений.

вероятной численности возвратов горбуши соответствующих поколений. В то же время отмеченные в ряде случаев расхождения по величине индексов ската между реками в пределах отдельных районов требуют обсуждения.

ОБСУЖДЕНИЕ

При оценках условий питания молоди лососей в ранний морской период жизни существенное значение имеет время формирования высоких концентраций кормовых организмов относительно сроков её ската и выхода в море. В южнобереальных районах начинающие увеличиваться в апреле численность и биомасса планктона максимальных годовых значений достигают в мае–июне. В северобереальных районах эти процессы сдвинуты на время до двух месяцев и более, но обычно максимум приходится на июнь и июль (Шунтов, Темных, 2008). Поэтому не удивительно, что сроки ската основной массы молоди в разных реках одного района почти совпадают, а при сравнении разных районов наблюдается хорошо выраженная тенденция смещения от северных к южным широтам сроков ската на более ранние даты (рис. 7). В общем виде на более ранний скат молоди горбуши в южных широтах, где климат теплее, уже обращали внимание исследователи (Гриценко, 2002; Шунтов, Темных, 2008). Действительно, северо-восточное побережье Сахалина является наиболее холодным на острове, где переход средней суточной температуры воздуха весной через 0°C проходит между 21 апреля и 01 мая, а в южной части острова – между 01 и 11 апреля, северная часть юго-восточного побережья Сахалина занимает промежуточное положение – между 11 и 21 апреля (Атлас ..., 1967). Казалось

бы, что реки в южной части Сахалина (между 46° и 48° с.ш.) находятся в одинаковых условиях (Южно-Сахалинская климатическая область), однако это не так. На климат п-ова Крильон, по которому протекают реки Кура и Таранай, оказывает влияние тёплое Цусимское течение. В южной части юго-восточного побережья Сахалина (реки Бахура, Вознесенка и Очепуха), напротив, климат определяется холодными водами Охотского моря. Как следствие, в первом из этих районов переход средней суточной температуры воздуха весной через 0°C проходит между 1 и 6 апреля, а во втором – между 6 и 11 апреля.

На первый взгляд, реки Рыбацкая и Оля на о-ве Итуруп полностью выпадают из указанной выше тенденции, так как являются наиболее южными (около 45° с.ш.) из рассмотренных. Однако климат на этом острове в значительной мере определяется переносом воздуха между Тихим океаном и Охотским морем, в результате чего для него характерны небольшие сезонные изменения температуры воздуха, то есть сравнительно холодное лето и тёплая зима (Атлас ..., 1967). А более чем 10-суточная разница между датами, на которые приходилась половина скатившейся молоди в Рыбацкой и Оле (рис. 7), связана с системой формирования водного стока в этих реках. Рыбацкая, как и многие другие реки, протекает в гористой местности с высотами до 700 м, а р. Оля уникальна тем, что частично подпитывается водами, стекающими со склона вулкана Богдан Хмельницкий (1585 м), на котором мощные снеговые пласты в ущельях могут сохраняться вплоть до осени. Вследствие этого вода в р. Оля прогревается медленнее. К примеру, средняя температура воды при скате молоди с 6 мая по 22 июня 2019 г. (период синхронных на-

блюдений) в р. Оля составила 6.3, а в р. Рыбачья 7.8°C (Каев и др., 2020). В данном случае задержка ската основной массы молоди в этой реке не ведёт к потенциально низкой её обеспеченности пищей в морском прибрежье, так как именно в этом районе среди зоопланктона даже в июле доминируют его мелкие формы (*Pseudocalanus* spp. и представители Harpacticoida), которыми преимущественно питается мелкая молодь (недавние покатники) горбуши (Каев, 2003; Чебанова и др., 2018).

Различия сроков ската молоди из рек о-ва Итуруп полностью укладываются в схему сроков покатной миграции в зависимости от температурного режима в периоды эмбрионального и личиночного развития горбуши (рис. 8). Представляя эти данные, мы тем самым полностью разделяем точку зрения о том, что изменяющиеся по годам и по районам сроки и интенсивность покатной миграции во многом определяются фенологическим сдвигом биологических процессов в целом (Голованов, 1982; Черешнев и др., 2002; Шунтов, Темных, 2008). Именно поэтому во многих случаях в весенние месяцы в реках не выявляются чёткие зависимости сроков и динамики покатной миграции от уровня (прохождение весеннего паводка) и термического режимов, которые традиционно рассматривают исследователи при описаниях ската молоди гор-

буши (Воловик, 1967; Гриценко и др., 1987; Гаврилов, Пушкарева, 1996; Колпаков, Колпаков, 2006; Колпаков и др., 2007; Павлов и др., 2010; Зеленихина и др., 2015; Канзепарова и др., 2015; Ромасенко и др., 2015; Кириллов и др., 2018; Кириллова, 2022).

Серьёзным контраргументом в дискуссии об использовании учтённой в контрольных реках численности покатной молоди горбуши для прогнозирования возвратов взрослых рыб является, на первый взгляд, существенное расхождение в отдельные годы значений индекса ската в разных реках одного района. И это несмотря на то, что они являются типичными нерестовыми реками в своих районах. Так, наряду с мощным влиянием на урожайность покатников численности производителей на нерестилищах воздействие метеорологических факторов может многократно изменять урожайность покатников при одном и том же числе производителей (Островский, 2011, 2014). В то же время разный эффект воздействия таких факторов (средний уровень воды в реках, степень прогрева или выхолаживания воздуха осенью, зимой и весной, промерзание нерестилищ и другие) в большей мере должен проявляться в межгодовом аспекте, а не в пределах отдельных районов. Свидетельством этому является показанное нами сходство по срокам и динамике покатной миграции в разных реках того

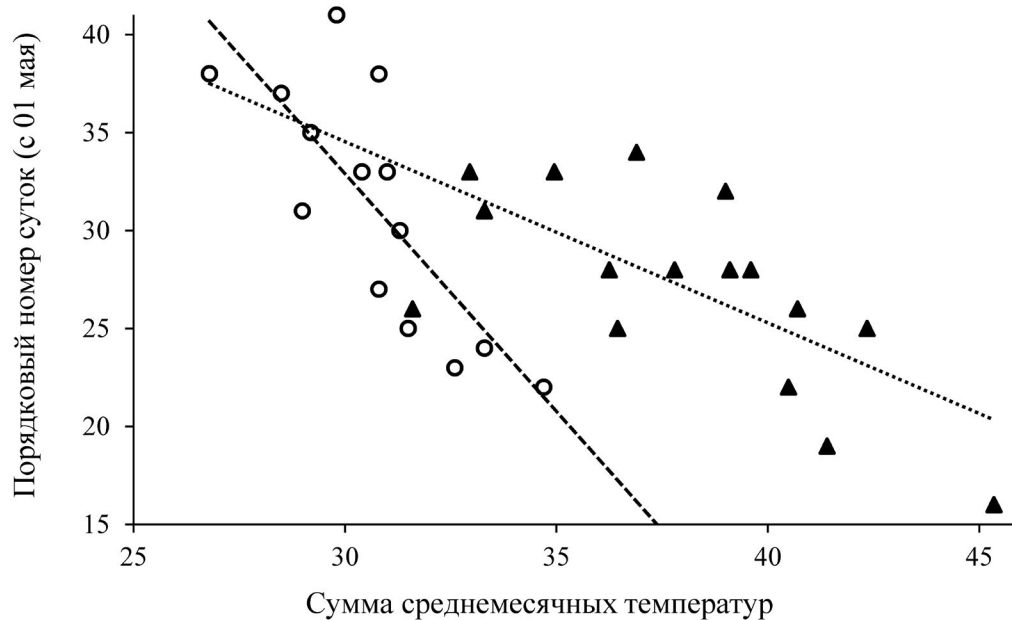


Рис. 8. Связь между изменениями суммы накопленных температур в течение эмбрионально-личиночного развития соответствующих поколений горбуши *Oncorhynchus gorbusha* и датами, на которые приходились 50% скатившихся мальков, в реках Бахура и Вознесенка в 2007–2008, 2012–2023 гг. (○, — — —) и Рыбачья в 2007–2009, 2011–2023 гг. (▲,).

или иного района в одни и те же годы при заметных межгодовых различиях по этим параметрам. Однако к появлению различий в эффективности нереста горбуши в пределах локальных районов вполне могут привести как разная плотность скоплений производителей в реках, так и размыв грунта нерестилищ вследствие мощных осенних дождей осадков. О последствиях воздействия паводков на эффективность нереста горбуши можно судить по результатам ската её молоди с нерестилищ в реках Лазовая и Пугачёвка в 2019 г. В 2018 г. в разгар нереста горбуши в северной части юго-восточного побережья Сахалина и далее по побережью зал. Терпения были зафиксированы экстремально обильные осадки (151 и 162 мм 5 сентября соответственно на Макаровской и Поронайской ГМС), в то время как в южных районах острова при прохождении этого же атмосферного фронта осадки были невелики — 17, 18 и 28 мм соответственно на Ильинской, Долинской и Южно-Сахалинской ГМС. Значение индекса ската молоди этого поколения в р. Лазовая было в 5 раз ниже такового в р. Пугачёвка, водосборный бассейн первой находится вблизи г. Макаров, а второй — вблизи с. Ильинское. Ярким примером последствий разной плотности скоплений производителей на нерестилищах является скат молоди горбуши в 2023 г. из рек Очепуха и Вознесенка. Индекс ската в р. Очепуха, на нерестилищах которой было сравнительно немного производителей (0.70 экз/м²), составил 136.9 тыс. мальков, а в р. Вознесенка при допущенном экстремально большом заходе горбуши (3.81 экз/м²) — всего 17.4 тыс. мальков. Осенью 2022 г. при нересте производителей в этих реках не наблюдалось экстремально больших осадков. В то же время на примере рек Камчатского края показано, что при скоплениях производителей горбуши на нерестилищах свыше 2 экз/м² происходит уже сплошное перекапывание всех имеющихся нерестовых гнёзд. Причём переполнение нерестилищ увеличивало популяционную смертность не только за счёт перекапывания бугров, но и в результате массовой гибели производителей до нереста и откладки икры за границами пригодных нерестилищ (Есин и др., 2012).

Расхождения по индексу ската молоди между реками на северо-восточном побережье Сахалина преимущественно связаны с особенностями воспроизводства горбуши в этом районе. Как уже отмечалось, в его южной части реки соответствуют горбушённому типу, они в среднем короче и имеют горный характер. По результатам синхронных в 1986–1991, 1997–2002 гг. учётов

молоди в реках Мелкая (южная часть побережья) и Даги, индекс ската в первой из них во все годы был выше — в среднем в 1.33 раза (Каев, 2019). Полученные в последние годы данные по другим рекам в южной части побережья (Большая и Малая Хузи, Хой) фактически придают уже закономерный статус обнаруживаемой разнице по эффективности нереста горбуши в реках северной и южной частей данного побережья.

Расчёт суммарной численности молоди горбуши, скатывающейся из всех рек того или иного района, осуществляется умножением числа учтённых в них производителей на среднее значение индекса ската в контрольных реках данного района. Использование первичных данных по заходу горбуши в реки и величине суточных осенних осадков даёт возможность вносить коррективы в эти расчёты, придавая больший статус одному из значений индекса ската (Каев и др., 2020). Понятно, что численность покотников изначально определяется наличием производителей на нерестилищах. Вследствие меняющихся условий развития эмбрионов и личинок корреляция между численностью покотников и последующим возвратом взрослых рыб в 2–4 раза выше, чем в паре родители—потомки (таблица). Тем не менее, она всё же недостаточна для безошибочного прогноза, так как выживаемость разных поколений в течение морского периода жизни у рассматриваемой нами горбуши юго-восточного побережья о-ва Сахалин и о-ва Итуруп изменяется в пределах соответственно от 0.65 до 18.02% и от 0.92 до 10.04% (Каев, Irvine, 2016). Однако сравнительно точная оценка численности поколения при завершении пресноводного периода воспроизводства увеличивает шансы для верной оценки вероятной тенденции изменения запаса, что уже весьма важно для подготовки рыбопромышленного комплекса к предстоящей путине.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В реках региона (восточное побережье о-ва Сахалин и о. Итуруп) наблюдается большое расхождение по срокам покотной миграции молоди горбуши, соответствующее широко известному их смещению на более ранние даты в южном направлении к районам с более тёплым климатом. Действие климатического фактора проявляется также в межгодовых изменениях динамики ската в пределах локальных районов. То есть сроки миграции и её интенсивность определяются не только весенними уровнями и термическим режимом в реках, но и в значительной степени

фенологическим сдвигом биологических процессов в целом за периоды эмбрионального и личиночного развития горбуши. Поэтому зачастую не выявляются чёткие зависимости сроков и динамики покатной миграции от изменений, обычно регистрируемых при изучении параметров её среды (уровень и температура воды). В то же время внутри каждого из локальных районов сроки и динамика ската в разных реках в одни и те же годы довольно схожи, однако в отдельных случаях наблюдаются существенные различия по эффективности воспроизводства. Зачастую причины таких расхождений обусловлены разной плотностью скоплений горбуши на нерестилищах либо размывом нерестовых гнёзд при паводках. Учёт таких обстоятельств весьма важен при расчётах суммарной численности молоди, скатывающейся с нерестилищ рек того или иного района, так как этот показатель представляется более объективным для оценки запасов горбуши, чем численность зашедших в реку производителей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам Сахалинских филиалов Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, принимавшим участие в количественном учёте молоди горбуши, результаты которых использованы в данном исследовании. Отдельную признательность выражаем генеральному директору ООО “Меридиан” А.И. Шушпанову за предоставленные данные по количеству градусо-дней между датами закладки икры горбуши на инкубацию и последующего вылупления по отдельным партиям на лососёвом рыбоводном заводе “Фирсово” в 2014–2022 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Сахалинской области. 1967. М.: ГУГК при СМ СССР, 135 с.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. 2018. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 49. С. 5–50.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2018.49.5-50>
- Воловик С.П. 1967. Методы учёта и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф. 1996. Динамика численности приморской горбуши // Там же. Т. 119. С. 178–193.
- Голованов И.С. 1982. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)

- (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 568–575.
- 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.
- Есин Е.В., Леман В.Н., Сорокин Ю.В., Чалов С.Р. 2012. Популяционные последствия высокочисленного подхода горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к северо-восточному побережью Камчатки в 2009 году // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 446–455.
- Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошнина В.А. и др. 2022. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным о последовательности митохондриального гена СУТВ // Генетика. Т. 58. № 11. С. 1280–1291.
<https://doi.org/10.31857/S0016675822110145>
- Зеленихина Г.С., Ельников А.Н., Точилиная 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.
- Зеленников О.В., Мякишев М.С. 2023. О прогнозировании вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на острове Итуруп // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 2. С. 210–217.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223020315>
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М. 2007. Биологические основы рационального промысла лососей в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 4 (32). С. 713–733.
- 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. 2019. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-восточном побережье острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 672–680.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219060043>
- Каев А.М. 2022. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. Т. 202. № 1. С. 71–91.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-71-91>
- 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., Дзен Г.Н., Сухонос П.С., Бобров И.С. 2020. Оценка численности покатной молоди горбуши в

- реках островов Сахалин и Итуруп в 2019 г. // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 1. С. 82–100.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-82-100>
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Дзен Г.Н. 2024. Суточная и сезонная изменчивость покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в реках Сахалино-Курильского региона // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 3. С. 277–293.
<https://doi.org/10.31857/S0042875224030032>
- 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>
- Канидьев А.Н. 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 216 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. 2022. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2021 году // Бюл. № 16 изучения тихоокеан. лососей на Дальнем Востоке. С. 110–118.
https://doi.org/10.26428/losos_bull16-2022-110-118
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. 2020. Скот молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в р. Малая Хузи (северо-восток о. Сахалин) в 2018 г. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 56. С. 84–92.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.56.84-92>
- 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.
- Котенёв Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. 2015. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 143–161.
- Кровнин А.С., Кивва К.К., Мурый Г.П., Сумкина А.А. 2021. Влияние климатических факторов на межгодовые колебания запасов камчатской горбуши в 2014–2020 гг. // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 35–45.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-35-45>
- Крючков Г.П. 2007. Гидрогеотермический режим речных долин для прогнозирования условий инфильтрационного водоснабжения // Пробл. регион. экологии. № 4. С. 15–18.
- Островский В.И. 2011. Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Иска // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 88–102.
- Островский В.И. 2014. Факторы, влияющие на численность покатной молоди тихоокеанских лососей // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 501–508.
- Островский В.И. 2022. Прогнозирование запасов тихоокеанских лососей при направленной изменчивости условий воспроизводства // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 88–95.
https://doi.org/10.26428/losos_bull16-2022-88-95
- 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 // Изв. ТИНРО. 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>
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1964. Гидрологическая изученность. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 124 с.
- 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 тихоокеан. лососей на Дальнем Востоке. С. 112–115.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 334 с.
- Тарасюк Е.В., Тарасюк С.Н. 2007. Метод масштабных характеристик и его применение для совершенствования биотехники искусственного разведения горбуши. М.: Изд-во ВНИРО, 149 с.
- Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. 2018. Связь питания молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* с обилием зоопланктона в прибрежье залива Простор (о. Итуруп) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 608–616.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050053>
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Чигиринский А.И. 1993. Глобальные природные факторы, промысел и численность тихоокеанских лососевых // Рыб. хоз-во. № 2. С. 19–22.
- Чупахин В.М. 1973. К характеристике естественного воспроизводства горбуши на о. Итуруп // Изв. ТИНРО. Т. 91. С. 55–67.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.

Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. 2019. Ещё раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. Т. 196. С. 3–22.

<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-196-3-22>

Bradford M.J. 1992. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes // Fish. Bull. V. 90. № 3. P. 439–453.

Kaev A.M. 2012. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 1. P. 207–218.

<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9900-5>

Kaev A.M., Irvine J.R. 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region, Russia // NPAFC Bull. № 6. P. 297–305.

<https://doi.org/10.23849/npafcb6/297.305>

Kaev A.M., Klovach N.V. 2014. Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands // NPAFC Doc. № 1501. 11 p.

Montgomery D.R., Beamer E.M., Pess G.R., Quinn T.P. 1999. Channel type and salmonid spawning distribution and abundance // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 3. P. 377–387.

<https://doi.org/10.1139/f98-181>

REGIONAL AND INTERANNUAL VARIABILITY OF THE TEMPORAL CHARACTERISTICS OF THE DOWNSTREAM MIGRATION OF JUVENILE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) IN THE RIVERS OF THE SAKHALIN–KURIL REGION

A. M. Kaev^{1, *}, L. V. Romasenko¹, V. G. Samarskii², P. S. Sukhonos², and I. S. Bobrov²

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

²*Main Basin Management for Fisheries and Water Biological Resource Conservation, Sakhalin Branch, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

*E-mail: kaev@outlook.com

The results of a study of the downstream migration of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in 11 rivers of the Sakhalin and Iturup islands are presented. A large discrepancy has been established in the timing of migration, which corresponds to its known shift to earlier dates in the southern direction. The correlation has been calculated between the air temperature in months with its positive values throughout the periods of embryonic and larval development of pink salmon and the timing of migration of pink salmon juveniles in the rivers of the southeastern coast of the Sakhalin Island ($r = -0.79$, 14 generations) and Iturup Island ($r = -0.68$, 16 generations). The presence of this correlation shows that interannual changes in the timing and dynamics of the downstream migration of pink salmon juveniles within local areas are determined not only by the spring level and thermal regimes in the rivers, but also significantly by the general phenological shift in biological processes throughout the freshwater period of pink salmon development. The timing and dynamics of downstream migration within each local area are quite similar in different rivers in the same years. However, multiple differences can sometimes be observed between them in terms of the efficiency of reproduction, estimated through the downstream migration index (the ratio of the number of juveniles that migrated downstream to the number of spawners that entered the river for spawning). The reasons for such discrepancies are often obvious. They are generally determined by different densities of pink salmon aggregations on spawning grounds or by the destruction of the ground of spawning areas during autumn floods. It is very important to take into account such conditions when calculating the total number of juveniles that migrate downstream from rivers in a certain area, since this index seems to be more objective for estimating pink salmon stocks than the number of parents.

Keywords: juvenile pink salmon, downstream migration, timing, dynamics, abundance, Sakhalin, Iturup.

УДК 597.58.639.32

ПРИСУТСТВУЮТ ЛИ АТЛАНТИЧЕСКИЕ ВИДЫ РОДА *TRACHINOTUS* (CARANGIDAE), *T. FALCATUS* И *T. OVATUS*, В АЗИАТСКОЙ МАРИКУЛЬТУРЕ?

© 2024 г. А. М. Шадрин^{1, *}, А. В. Семенова^{1, 2}, Нгуен Тхи Хай Тхань³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

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

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

Поступила в редакцию 01.11.2023 г.

После доработки 15.01.2024 г.

Принята к публикации 09.02.2024 г.

Согласно многочисленным сведениям в научной литературе и коммерческим предложениям, в настоящее время в марикультуре Тайваня и Юго-Восточной Азии, в частности Вьетнама, культивируют два вида помпано: *Trachinotus blochii* и *T. falcatus*. Также считается, что в хозяйствах материкового Китая выращивают *T. blochii* и *T. ovatus*. Таксономическая идентификация по морфологическим признакам видов помпано из хозяйства в южной части Центрального Вьетнама и результаты применения метода ДНК-баркодинга показали, что один из этих видов действительно является *T. blochii*, а второй – не *T. falcatus*, а *T. anak*. Анализ литературных источников, в которых нет ни одного доказанного (аргументированного) свидетельства как интродукции, так и присутствия *T. falcatus* и *T. ovatus* в настоящее время в Азии, и сравнение выявленных нуклеотидных последовательностей с таковыми, хранящимися в генетических базах данных (GenBank, BOLD), позволили заключить, что эти виды в азиатской марикультуре, скорее всего, отсутствуют, а упоминания о них в многочисленных научных публикациях из этого региона являются результатом ошибочной идентификации *T. anak*.

Ключевые слова: *Trachinotus*, помпано, таксономическая идентификация, ДНК-баркодинг, марикультура Азии, Вьетнам, Китай.

DOI: 10.31857/S0042875224050072 EDN: QYOJDE

В настоящее время таксономический состав объектов марикультуры рода *Trachinotus* (Carangidae) – помпано, культивируемых во Вьетнаме и Китае, не представляется ясным в полной мере. Согласно многочисленным научным публикациям, в хозяйствах региона представлены три вида: *T. blochii* и *T. falcatus* во Вьетнаме и *T. blochii* и *T. ovatus* в Китае.

T. blochii (Lacépède, 1801) ввели в садковую марикультуру Вьетнама в 2003 г. и в настоящее время успешно выращивают в разных частях страны (Thu et al., 2016). Другой вид, также довольно широко распространённый здесь в качестве объекта промышленного разведения, в научной литературе фигурирует под названием *T. falcatus* (Linnaeus, 1758) (Lazado et al., 2015, 2017; Erikson et al., 2019). Эти виды различаются длиной непарных плавников, и на рыбоводных

фермах Вьетнама их называют соответственно длиннопёрый и короткопёрый помпано.

T. blochii в естественной среде обитания широко распространён по всему Индийскому и в западной и центральной частях Тихого океанов, включая острова Самоа, Тонга, Марианские и Маршалловы (Smith-Vaniz, 1984). Коммерческое разведение *T. blochii* началось в Азии в начале 1990-х гг. в Сингапуре и появилось в Китае во второй половине 2000-х. В настоящее время этот вид культивируют и в других азиатских странах, включая Индонезию, Малайзию, Индию, Филиппины и Вьетнам (FAO, 2023a). Воды этих стран являются частью ареала *T. blochii*, и его успешное распространение в марикультуре Азии выглядит вполне естественным.

Ареал *T. falcatus* ограничен Западной Атлантикой от Бермудских островов и Массачусетса до Южной Бразилии и по всей Вест-Индии (Smith-Vaniz, 2002). История появления и распространения именно этого вида в аквакультуре Сингапура, Тайваня и Вьетнама не имеет убедительного подтверждения в виде научных публикаций или других документов, а существующие немногочисленные данные имеют приблизительный и противоречивый характер. В одной из публикаций (Nguyen et al., 2018) указано, что из Флориды *T. falcatus* в 1980-х гг. завезли в аквакультуру Тайваня, а оттуда вид попал в Сингапур и остальную Юго-Восточную Азию, однако авторы не подтверждают эту информацию ссылкой на её источники.

В одном из двух существующих сообщений Продовольственной и сельскохозяйственной организации Объединённых Наций — FAO (FAO, 2023b) указано, что, по данным неизвестного и безымянного источника, интродукцию *T. falcatus* в марикультуру Тайваня выполнил неизвестный оператор, дата не приведена. При этом FAO ссылается на публикацию Ляо с соавторами (Liao et al., 2001), в которой указан год (1997) первого успешного разведения этого вида на Тайване. Другое сообщение FAO (FAO, 2023c) противоречиво информирует о том, что *T. falcatus* интродуцирован в марикультуру Сингапура из Тайваня ещё в 1992 г. и также неизвестным оператором. Таким образом, получается, что *T. falcatus* интродуцировали в Сингапур из Тайваня до того, как там были получены первые положительные результаты по его разведению.

Логично предположить, что причиной интродукции в 1990-е гг. в азиатский регион *T. falcatus* в качестве объекта марикультуры мог послужить удачный опыт его разведения в Западной Атлантике, но успехов не было ни тогда, ни позже. Изучение *T. falcatus* в качестве потенциального объекта марикультуры в районах его естественного ареала начали в 1980-е гг. Тогда исследователи столкнулись с серьёзными проблемами: рыбы не созревали в неволе, и материал для экспериментов по выращиванию молоди отлавливали в естественной среде обитания (Jorg et al., 1985). В проведённых позже исследованиях также отмечена проблема отсутствия маточного стада этого вида в отличие от *T. goodei* и *T. carolinus* (Thouard et al., 1990). При этом на *T. carolinus* к этому времени были уже проведены успешные эксперименты по разведению и выращиванию (Hoff et al., 1972, 1978), что, казалось бы, дела-

ло его более предпочтительным объектом аквакультуры. Позже *T. carolinus* стали рассматривать в качестве перспективного объекта с детально разработанной технологией разведения (Weirich et al., 2021). Информация об успешном разведении *T. falcatus* в омываемых водами Западной Атлантики странах отсутствует и в настоящее время. Экономическое значение вида ограничивается небольшим объёмом коммерческого промысла и рекреационным рыболовством (Crabtree et al., 2002; Holder et al., 2020).

Также определённые сомнения вызывает факт присутствия в марикультуре Азии ещё одного представителя рода — *T. ovatus* (Linnaeus, 1758). Чаще всего название этого вида встречается в многочисленных научных работах (Du, Luo, 2004; Liu, Chen, 2009; Liu X.-W. et al., 2011; Lin et al., 2012; Kou et al., 2015; Ma et al., 2016 a, 2016b; Meng et al., 2017; Zhang X. et al., 2018; Liu B. et al., 2019; Zhang D. et al., 2019; Lei et al., 2021; Liu Y. et al., 2022) и в коммерческих предложениях из Китая. Таких источников настолько много, что мы привели ссылки лишь на их малую часть. Есть публикации о *T. ovatus* и из Вьетнама (Tran et al., 2019). Западная Пацифика не входит в естественный ареал *T. ovatus*, однако существуют публикации, авторы которых (Sun et al., 2013; Xie et al., 2014) обсуждают состояние “естественной популяции” *T. ovatus* в водах Китая, при том что этот вид распространён в Балтийском, Северном, Средиземном и Мраморном морях, в Восточной Атлантике, от британских и скандинавских вод до юга Анголы (Smith-Vaniz, 1986; Fricke et al., 2023) и обоснованных свидетельств его присутствия в Тихом океане нет.

Естественное географическое распространение, габитуальные особенности и отсутствие данных об интродукции в районы Индо-Вест-Пацифики являлись основанием уже высказанных ранее призывов обратить внимание на неверную идентификацию *T. ovatus* в азиатской литературе (Welch, 2013), однако публикации с результатами исследования китайского *T. ovatus* выходят и в настоящее время. Путаница усиливается и тем, что в базах генетических данных размещено множество нуклеотидных последовательностей ДНК “*T. ovatus*” с локализацией в Китае, а в китайской литературе содержится много ошибочных идентификаций *T. anak* или *T. mookalee* как “*T. ovatus*” (Smith-Vaniz, Walsh, 2019).

Таксономический состав объектов рода *Trachinotus* в марикультуре Азии, очевидно, вызывает ряд вопросов. Ни одной научной публи-

кации, достоверно подтверждающей видовую принадлежность исследуемых объектов из этой группы на основании проведённого морфологического анализа, нет.

В дополнение к видам, культивируемым во Вьетнаме, материковом Китае, Тайване и Сингапуре, известным там под названиями “*T. blochii*, *T. falcatus* и *T. ovatus*”, в этом регионе существуют и естественные популяции *T. mookalee* Cuvier, 1832, *T. anak* Ogilby, 1909 и *T. baillonii* (Lacépède, 1801) (Smith-Vaniz, 1999; Smith-Vaniz, Walsh, 2019), представителей которых также необходимо рассматривать при выяснении таксономического состава относящихся к роду *Trachinotus* объектов азиатской марикультуры.

Цель нашего исследования — с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов выявить видовую принадлежность культивируемых во Вьетнаме и Китае объектов марикультуры рода *Trachinotus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала

Сбор материала и его первичную обработку провели на базе Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра в 2012, 2019 и 2020 гг. Источником материала было одно из крупных морских садковых хозяйств, расположенных в зал. Нячанг. Хозяйство специализировалось на разведении нескольких видов рыб, в частности, двух видов рода *Trachinotus* — короткопёрого и длиннопёрого помпано. Перечень выполняемых в нём работ включал инкубацию икры, собранной в садках после нереста производителей, выкармливание личинок и подращивание молоди для пополнения собственного маточного стада и для продажи в другие хозяйства с целью производства товарной рыбы.

Идентификация по морфологическим признакам

Из подробных морфологических описаний видов рода *Trachinotus* (Smith-Vaniz et al., 1995; Lin, Shao, 1999; Smith-Vaniz, 1999, 2002) использовали только те признаки, которые были удобны и достаточны для выполнения задачи по идентификации видов, в естественные ареалы которых входит западная часть Тихого океана (*T. anak*, *T. blochii*, *T. mookalee*, *T. baillonii*), а также *T. falcatus* и *T. ovatus*. В качестве таких признаков

были выбраны: форма первой *supraneurale*, наличие гиперостозных рёбер, форма *supraoccipitale*, число колючих и ветвистых лучей в спинных и анальном плавниках, наличие тёмных пятен на боках тела.

По морфологическим признакам идентифицировали 2 экз. длиннопёрого (*T. blochii*) помпано длиной по Смитту (*FL*) 290 и 330 мм и 2 экз. короткопёрого помпано *FL* 431 и 310 мм, культивируемого как *T. falcatus*. Ещё одного короткопёрого помпано *FL* 298 мм использовали для рентгенографического анализа (метод рентгенографии тотального препарата). Остеологический препарат фрагмента нейрокраниума и части посткраниального скелета получили вывариванием объекта и отделением костных элементов от мягких тканей.

Методы выделения ДНК, полимеразной цепной реакции (ПЦР) и секвенирования

Тотальную ДНК длиннопёрого и короткопёрого (по 2 образца) помпано выделили с использованием набора DiatomPrep 100 (“Изоген”, Россия) по протоколу производителя. Сегмент длиной ~ 650 пар нуклеотидов амплифицировали из области митохондриального гена *COI* с использованием праймеров FF2d и FR1d (Ivanova et al., 2007). Амплификацию проводили в 20 мкл смеси, включающей 10 мкл набора GenPak PCR MasterMix Core kit (“Изоген”, Россия), по 2.5 мкл каждого праймера (0.01 мм) и 5 мкл ДНК-матрицы. Условия проведения ПЦР: I — 5 мин при температуре 95°C; II — 30 с при 94°C, 45 с при 52°C, 60 с при 72°C (35 циклов); III — 10 мин при 72°C.

Фрагменты ДНК очищали и секвенировали в коммерческой лаборатории (Центр коллективного пользования “Геном”). Нуклеотидные последовательности идентифицировали в базе данных GenBank (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) с применением BLAST-поиска и в базе BOLD (<https://www.boldsystems.org>). Пороговым для идентификации видовой принадлежности образцов считали уровень сходства >98%.

Генетический анализ

Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе ClustalW (Thompson et al., 1994). Все новые последовательности депонировали в GenBank (№ ON545978, ON545984, ON554252, ON556552). Двухпараметрическую оценку расстояния Кимуры (K2P) использовали для сравнения последовательностей (Kimura, 1980), генетических

расстояний и кластеризации методом ближайшего соседа (NJ) в программе MEGA 5 (Tamura et al., 2011). Для дополнительного сравнительного анализа использовали уже известные последовательности *COI* шести видов *Trachinotus* из баз данных GenBank и BOLD.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Идентификация особей, культивируемых под названием *T. blochii*, или длиннопёрый помпано (рис. 1а), с использованием морфологических признаков показала, что исследованные экземпляры являются *T. blochii*. Эти рыбы не имели гиперостозных расширений на рёбрах, а первая *supraneurale* была с гиперостозом, за счёт которого представлена в виде плоской, довольно массивной кости, имеющей форму перевёрнутой капли или овального диска, что отличает *T. blochii* от всех остальных рассматриваемых в нашей работе видов (*T. mookalee*, *T. anak*, *T. baillonii*, *T. falcatus* и *T. ovatus*) (Smith-Vaniz et al., 1995). Кроме этого, *maxillare* исследованных рыб достигала только уровня передней границы зрачка, что является дополнительным признаком, отличающим их от *T. anak* и *T. falcatus*, у которых задний край *maxillare* относительно глаза заходит немного дальше (Lin, Shao, 1999; Smith-Vaniz, 2002).

По результатам молекулярно-генетического исследования, образцы, полученные от исследованных *T. blochii* (K2Р между образцами 0.3%), были идентифицированы также как *T. blochii* на основании >98% сходства с 40 гомологичными нуклеотидными последовательностями *COI* в GenBank и BOLD. Почти половина этих последовательностей принадлежит рыбам из аквакультурных хозяйств Китая и Индонезии.

Кроме того, в GenBank и BOLD под названием *T. blochii* содержится ещё 11 нуклеотидных последовательностей рыб из вод Индии и Малайзии, имеющих сходство с нашими образцами на уровне 91.3–91.7%, которые, очевидно, *T. blochii* не являются. Последующий анализ этих данных показал, что эти фрагменты ДНК принадлежат *T. anak* и *T. mookalee*.

Морфологические признаки рыб, культивируемых под названием *T. falcatus*, или короткопёрый помпано (рис. 1б), позволили идентифицировать их как *T. anak*. Первая *supraneurale* исследованных особей имела форму перевёрнутой большой латинской буквы “L” без признаков гиперостоза (рис. 2а), что отличает их

от *T. blochii*. Кроме того, Лин и Шао (Lin, Shao, 1999) в своём описании видов рода, ссылаясь на личное сообщение Smith-Vaniz, отмечают, что *T. anak* имеет яйцевидно-эллипсообразную форму тела, а *T. blochii* высокую яйцевидную и сжатую с боков, что также хорошо видно на рис. 1. *T. blochii* и *T. anak* также различаются длиной непарных плавников, что определило их названия среди местных рыбодоводов. В первом спинном плавнике исследованных экземпляров было шесть коротких колючих лучей в отличие от *T. falcatus*, у которого их только пять (Lin, Shao, 1999; Smith-Vaniz, 1999, 2002).

У исследованного по рентгенограмме молодого экземпляра короткопёрого помпано FL 298 мм на 1-й, 2-й и 3-й парах рёбер были уже сформировавшиеся гиперостозные расширения (рис. 2в), что отличает этот вид от *T. falcatus*, у которых гиперостозные разрастания присутствуют на 2-й, 3-й и 4-й парах рёбер, и от *T. blochii*, у которых гиперостоза на рёбрах нет (Smith-Vaniz et al., 1995; Smith-Vaniz, 2002). Также у исследованных экземпляров короткопёрого помпано *supraoccipitale* была тонкой и лезвиеобразной (рис. 2б) в отличие от симпатрического *T. mookalee*, у особей которого она крупнее, ~ 300 мм, и эта кость имеет хорошо выраженное, массивное дистальное утолщение в виде “колбаски” (sausage-shaped) (Lin, Shao, 1999; Smith-Vaniz, 1999, 2002).

Хозяйство, послужившее источником материала для исследования, ведёт активную хозяйственную и коммерческую деятельность, широко распространяя посадочный материал для культивирования не только в провинции Кханьхоа, но и за её пределами. Можно с уверенностью утверждать, что *T. anak* распространён в аквакультуре района широко.

Сравнительный анализ результатов молекулярно-генетического исследования двух экземпляров *T. anak* (генетические различия между ними отсутствовали) выявил наличие более 50 нуклеотидных последовательностей в GenBank и BOLD с уровнем сходства с нашими образцами 99.37–99.84%. При этом большинство (>80%) из этих гомологичных последовательностей внесены в базы данных под названием *T. ovatus* с исключительно азиатской локализацией, преимущественно из Южно-Китайского моря, 10.0–13.5% были указаны как *T. anak* и ~ 5% как *T. blochii*.

Межвидовая генетическая дифференциация *T. anak* и *T. blochii* хорошо выражена (для наших



Рис. 1. Объекты разведения из садкового хозяйства в зал. Нячанг (Вьетнам): а – *Trachinotus blochii* FL 264 мм, известный у рыбоводов под названием “длиннопёрый помпано”; б – *T. anak* FL 255 мм, культивируемый под названием “*T. falcatus*, или короткопёрый помпано”.

образцов K2P 9.43%), что гарантирует возможность дифференцировки данных видов на основании их генетических характеристик. Аналогичная ситуация наблюдается и с *T. ovatus*. Генетические различия по *COI* между *T. anak* и *T. ovatus* с внешним видом, реально соответству-

ющим виду *T. ovatus* из мест, расположенных в пределах его естественного ареала, т.е. настоящим *T. ovatus* (Costa et al., 2012; Keskin, Atar, 2013; Landi et al., 2014), также довольно велики. Межвидовая генетическая дистанция K2P между нашими образцами *T. anak* и *T. ovatus* из Средиземного

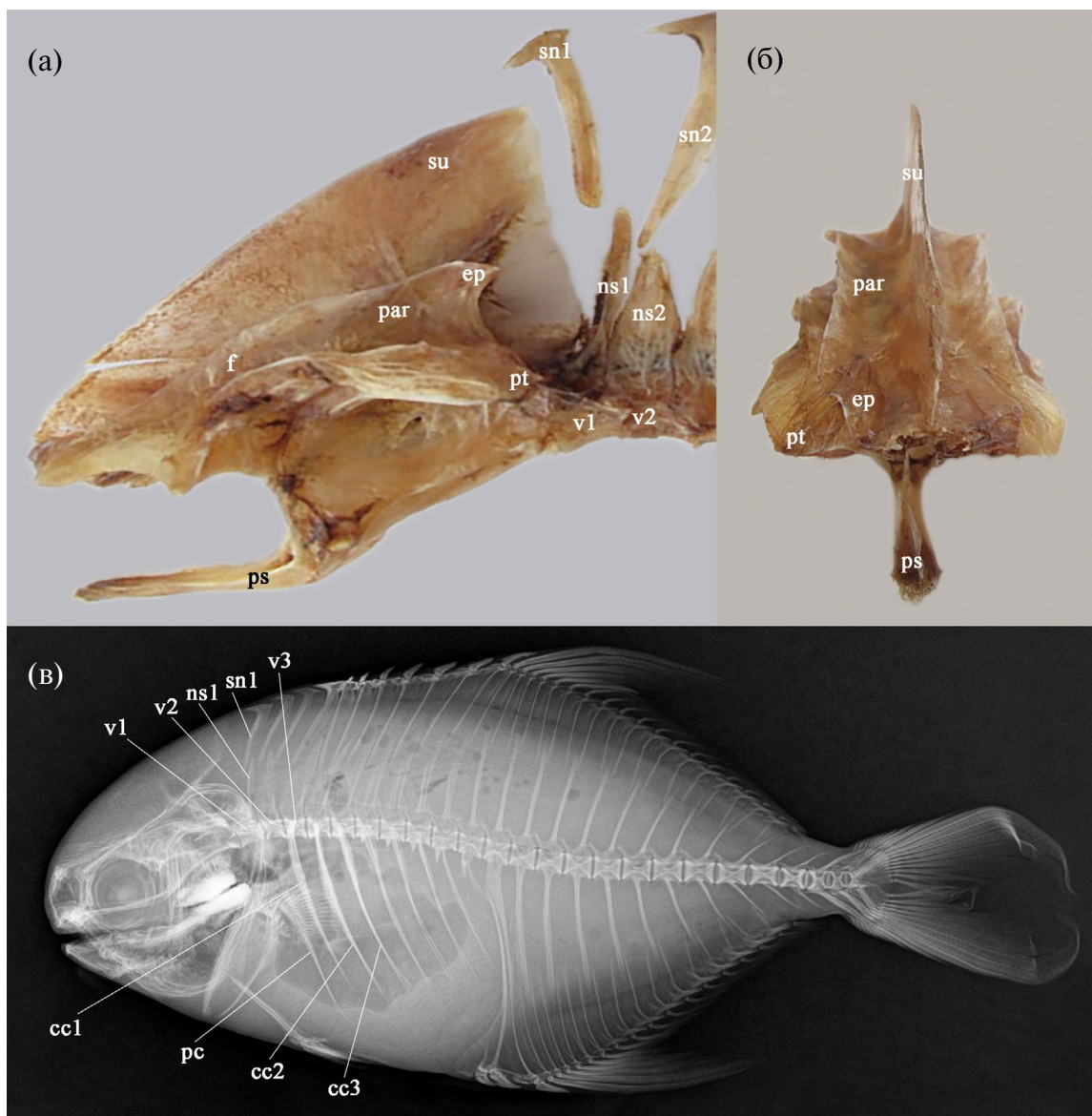


Рис. 2. Элементы скелета *Trachinotus anak* FL 431 мм из морского садкового хозяйства в зал. Нячанг (Вьетнам): а – фрагмент нейрокраниума с элементами посткраниального скелета, вид сбоку, supraneurale 1 без гиперостоза в виде перевёрнутой латинской буквы “L”; б – фрагмент нейрокраниума того же экземпляра, вид сзади, supraoccipitale тонкая и лезвиеобразная; в – рентгенограмма не крупного экземпляра FL 298 мм; отчётливо видны гиперостозные расширения на рёбрах 1, 2 и 3; в 1-м спинном плавнике шесть коротких колючих лучей. cc1–cc3 – corpus costae 1, 2, 3; ep – epioticum, f – frontale; ns1, ns2 – neurale 1, 2; par – parietale, pc – postcleithrum, ps – parasphenoideum, pt – pteroticum; sn1, sn2 – supraneurale 1, 2; su – supraoccipitale; v1–v3 – corpus vertebrae 1, 2, 3.

моря составляет 12.8%. Следовательно, можно уверенно утверждать, что гомологичные нашим (полученным для *T. anak*) нуклеотидные последовательности *COI*, размещённые в базах генетических данных под названием *T. blochii* и *T. ovatus*, являются ошибочно идентифицированными.

В GenBank и BOLD размещены многочисленные последовательности фрагментов *COI* “*T. ovatus*” азиатского происхождения. Неко-

торые из них сопровождаются изображениями исследованных рыб (Zhang, Hanner, 2012), которые, очевидно, не соответствуют названию вида.

У *T. ovatus* характерная внешняя морфология и его невозможно спутать с *T. anak*, *T. blochii*, *T. mookalee* и *T. falcatus*. У него умеренно длинное тело с расположенными на боках тремя–пятью тёмными, вытянутыми вертикально пятнами, а окончания лопастей второго спинного, аналь-

ного и хвостового плавников чёрные. Во втором спинном и анальном плавниках соответственно 23–27 и 22–25 мягких лучей (Smith-Vaniz, Berry, 1981; Bauchot, 2003), что значительно больше, чем у любого другого из рассматриваемых видов рода *Trachinotus*. Ни у одного из трёх внешне

похожих видов (*T. blochii*, *T. mookalee* и *T. anak*) в любом возрасте нет пятен на боках (Smith-Vaniz, 1999; Smith-Vaniz, Walsh, 2019). Все изображения объектов маркикультуры под названием *T. ovatus*, обнаруженные в научных источниках (Sun et al., 2020; Yu et al., 2021) и многочисленных коммер-

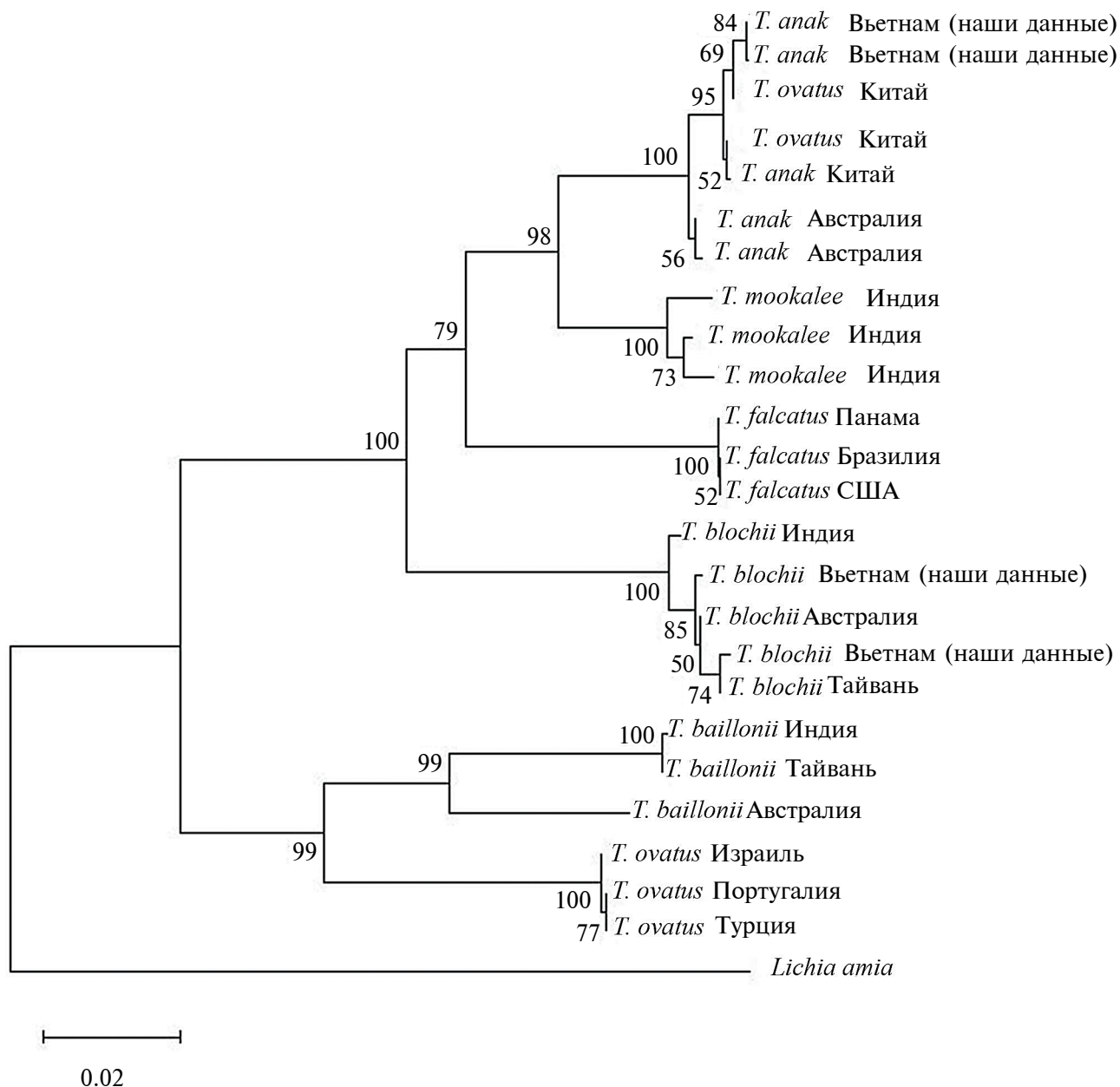


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное по расстояниям Кимуры (K2P) методом ближайшего соседа (NJ) на основании последовательностей *COI* у шести видов рода *Trachinotus* и *Lichia amia* (Sarangidae) в качестве аут-группы. У основания ветвей указаны бутстреп-оценки (в %), определённые по 1000 репликаций. Используемые номера *COI* последовательностей из баз данных (BOLD и GenBank): *T. anak* (BOLD: AAC3391; GenBank: EF609479.1, KP641583.1); “*T. ovatus*” из Китая (GenBank: OL494293.1, OL494296.1); *T. mookalee* (GenBank: KU296862–KU296864); *T. falcatus* (BOLD: AAB9494; GenBank: LIDM1349-08, MW538659.1); *T. blochii* (GenBank: EF609481.1, MW008796.1, KU943808.1); *T. baillonii* (BOLD: AAC0922, AAC0923; GenBank: MZ577580); *T. ovatus* (BOLD: BIM405-15, AZB012-20; GenBank: MT491971.1). Шкала — численные расстояния Кимуры.

ческих предложениях из Юго-Восточной Азии, без сомнения, изображениями этого вида не являются. На этих иллюстрациях, очевидно, представлены *T. blochii* или *T. anak*, которые, как упомянуто выше, реально присутствуют в марикультуре региона и по внешнему виду соответствуют приведённым изображениям.

Взрослые особи *T. baillonii* имеют некоторое сходство с *T. ovatus* прежде всего за счёт наличия трёх–семи чёрных пятен, расположенных вдоль боковой линии. Этот признак отсутствует только у мелких особей $FL < 100–130$ мм (Smith-Vaniz, Walsh, 2019).

По сравнению с *T. ovatus*, у *T. baillonii* заметно более мелкие, округлые и более контрастные пятна по бокам, лопасти второго спинного, анального и хвостового плавников без чёрных кончиков, а спинной и анальный плавники с меньшим числом лучей. То есть этот вид внешне также хорошо узнаваем и отличается от всех видов рода *Trachinotus*, рассматриваемых в работе. Он, как и *T. ovatus*, отсутствует на изображениях, приведённых в научных статьях и коммерческих предложениях из азиатского региона. Информации о разведении этого вида нет. В базах генетических данных для него имеется множество нуклеотидных последовательностей участка *COI* с широкой географической локализацией, но полученных от искусственно культивируемых особей генетических данных нет. Изложенные обстоятельства исключают вероятность присутствия *T. baillonii* и *T. ovatus* в марикультуре Азии.

Как было отмечено ранее, не существует ни одного конкретного и достоверного свидетельства как самого факта интродукции *T. falcatus* в азиатскую марикультуру, так и того, что именно он присутствовал там когда-либо. Наряду с этим в GenBank и BOLD нет ни одной последовательности ДНК из Азии, реально ему соответствующей или размещённой под его названием. При этом в этих базах данных имеются сведения о более 50 фрагментах *COI*, принадлежащих *T. falcatus* исключительно из вод Западной Атлантики, это позволяет заключить, что, скорее всего, *T. falcatus* в азиатской марикультуре отсутствует.

T. mookalee имеет определённое внешнее сходство с реально культивируемыми в Азии *T. blochii* и *T. anak*. Однако немногочисленные нуклеотидные последовательности ДНК, принадлежащие этому виду, часть из которых в генетических базах данных размещена под названием *T. blochii*, имеют исключительно индийское происхождение. Высказанное ранее замечание (Smith-Vaniz,

Walsh, 2019) о том, что “*T. ovatus*” в китайской научной литературе является результатом ошибочной идентификации *T. anak* или *T. mookalee*, на самом деле относится только к *T. anak*, так как нуклеотидных последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы *COI* *T. mookalee* из Китая под названием “*T. ovatus*” в базах данных нет.

Построение филогенетической NJ-дендрограммы на основании нуклеотидных последовательностей *COI* шести видов рода *Trachinotus* (рис. 3) продемонстрировало высокий уровень бутстреп-поддержки результатов кластеризации и значительную генетическую дифференциацию между всеми исследуемыми видами помпано. Так, представители *T. anak* из Австралии, Вьетнама (наши данные) и “*T. ovatus*” из Китая размещены в пределах одной клады со 100%-ной бутстреп-поддержкой. Также отдельные клады со 100%-ной поддержкой были сформированы *T. ovatus* из естественного ареала — Средиземного моря; *T. blochii* из Австралии, Индии и Вьетнама (наши образцы); *T. falcatus* из США и Бразилии; *T. baillonii* из Австралии, Индии и Тайваня; и *T. mookalee* из Индии. Результаты филогенетического анализа убедительно демонстрируют то, что “*T. ovatus*” из Китая и Вьетнама генетически гомологичны нашим образцам и последовательностям *T. anak*, а короткопёрый помпано с вьетнамских ферм не является *T. falcatus*, как предполагалось ранее.

Таким образом, идентификация объектов марикультуры рода *Trachinotus* по морфологическим признакам, их генетическое исследование, анализ состава генетических баз данных и опубликованных источников показали, что не только в садковых хозяйствах зал. Нячанг во Вьетнаме, но и в других районах азиатского побережья Тихого океана, скорее всего, присутствуют только два вида помпано: *T. blochii* и *T. anak*.

Мы присоединяемся к уже высказанной озабоченности (Collins, Cruikshank, 2013; Li et al., 2018) происходящими в настоящее время изменениями состояния молекулярных баз данных, связанными с многочисленными случаями обнаружения в них нуклеотидных последовательностей ДНК под ошибочными научными названиями, что происходит в результате неверной предварительной таксономической идентификации изучаемых образцов. Последующее использование таких данных в научных исследованиях ведёт к заведомо некорректным заключениям. В качестве примера можно привести

факт использования нуклеотидных последовательностей *T. anak* из вод Китая под названием “*T. ovatus*” в исследованиях, опубликованных в авторитетных научных журналах (Xie et al., 2013, 2014; Santini, Garnevale, 2015; Thu et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предварительное изучение различных источников показало, что в научной литературе отсутствуют обоснованные данные об обстоятельствах интродукции *T. falcatus* и других видов рода *Trachinotus* из Атлантики в марикультуру Азии, а также присутствия в последней.

Наше исследование, проведённое с применением морфологических и молекулярно-генетических методов, показало, что в аквакультуре Центрального Вьетнама достоверно присутствуют только два вида рода *Trachinotus* — *T. blochii* и *T. anak*, для которых Западная Пацифика является естественным ареалом. *T. anak* используют в марикультуре Вьетнама под ошибочным названием “*T. falcatus*”. Научные труды, посвящённые “*T. falcatus*”, проводимые во Вьетнаме, с большой вероятностью являются исследованиями *T. anak*. При этом другие представители рода, в естественный ареал которых входит западная часть Тихого океана, очевидно, в марикультуре региона не представлены.

Все многочисленные нуклеотидные последовательности митохондриального гена цитохромоксидазы *COI*, размещённые в международных базах генетических данных GenBank и BOLD и обозначенные как “*T. ovatus*” из Китая, принадлежат *T. anak*. Многочисленные ссылки на *T. ovatus* с азиатским происхождением в научной литературе и коммерческих предложениях из Азии также ошибочны и, очевидно, также относятся к *T. anak*. Вероятнее всего, виды рода *Trachinotus* атлантического происхождения — *T. falcatus* и *T. ovatus* — в азиатском регионе отсутствуют.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при поддержке исследовательской программы Эколан Э 3.1 Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bauchot M.L. 2003. Carangidae // The fresh and brackish water fishes of West Africa. V. 1. Paris: IRD Éditions. P. 464–483.
- Collins R.A., Cruickshank R.H. 2013. The seven deadly sins of DNA barcoding // Mol. Ecol. Resour. V. 13. № 6. P. 969–975.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12046>
- Costa F.O., Landi M., Martins R. et al. 2012. A ranking system for reference libraries of DNA barcodes: application to marine fish species from Portugal // PloS One. V. 7. № 4. Article e35858.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035858>
- Crabtree R.E., Hood P.B., Snodgrass D. 2002. Age, growth, and reproduction of permit (*Trachinotus falcatus*) in Florida waters // Fish. Bull. V. 100. № 1. P. 26–34.
- Du T., Luo J. 2004. Comparison study on artificial breeding between *Trachinotus ovatus* and *Trachinotus blochii* // Mar. Sci. V. 28. № 7. P. 76–78.
- Erikson U., Truong H.T.M., Le D.V. et al. 2019. Harvesting procedures, welfare and shelf life of ungutted and gutted shortfin pompano (*Trachinotus falcatus*) stored in ice // Aquaculture. V. 498. P. 236–245.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.06.085>
- FAO. 2023a. *Trachinotus blochii*. Cultured Aquatic Species Information Programme (https://www.fao.org/fishery/en/culturedspecies/trachinotus_spp/en. Version 10/2023).
- FAO. 2023b. *Trachinotus falcatus* (<https://www.fao.org/fishery/en/introsp/8550/en>. Version 10/2023).
- FAO. 2023c. *Trachinotus falcatus* (<https://www.fao.org/fishery/en/introsp/2681/en>. Version 10/2023).
- 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 10/2023).
- Hoff F., Rowell C., Pulver T. 1972. Artificially induced spawning of the Florida pompano under controlled conditions // Proc. World Maric. Soc. V. 3. № 1–4. P. 53–64.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1972.tb00047.x>
- Hoff F.H., Mountain J., Frakes T., Halscott K. 1978. Spawning, oocyte development and larval rearing of the Florida pompano, *Trachinotus carolinus* // Ibid. V. 9. № 1–4. P. 279–297.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1978.tb00252.x>
- Holder P.E., Griffin L.P., Adams A.J. et al. 2020. Stress, predators, and survival: exploring permit (*Trachinotus falcatus*) catch-and-release fishing mortality in the Florida Keys // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 524. Article 151289.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151289>
- Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Mol. Ecol. Notes. V. 7. № 4. P. 544–548.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>

- Jory D.E., Iversen E.S., Lewis R.H. 1985. Culture of fishes of the genus *Trachinotus* (Carangidae) in the western Atlantic: prospects and problems // J. World Maric. Soc. V. 16. № 1–4. P. 87–94.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1985.tb00190.x>
- Kesk n E., Atar H.H. 2013. DNA barcoding commercially important fish species of Turkey // Mol. Ecol. Resour. V. 13. № 5. P. 788–797.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12120>
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. P. 111–120.
<https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kou H., Xu S., Wang A.-L. 2015. Effect of replacing canola meal for fish meal on the growth, digestive enzyme activity, and amino acids, of ovate pompano, *Trachinotus ovatus* // Isr. J. Aquac. Bamidgeh. V. 67. Article 1144.
<https://doi.org/10.46989/001c.20720>
- Landi M., Dimech M., Arculeo M. et al. 2014. DNABarcoding for species assignment: the case of Mediterranean marine fishes // PloS One. V. 9. № 9. Article e106135.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106135>
- Lazado C.C., Lund I., Pedersen P.B., Nguyen H.Q. 2015. Humoral and mucosal defense molecules rhythmically oscillate during a light–dark cycle in permit, *Trachinotus falcatus* // Fish Shellfish Immunol. V. 47. № 2. P. 902–912.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2015.10.037>
- Lazado C.C., Pedersen P.B., Nguyen H.Q., Lund I. 2017. Rhythmicity and plasticity of digestive physiology in a euryhaline teleost fish, permit (*Trachinotus falcatus*) // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 212. P. 107–116.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.07.016>
- Lei C., Fan B., Tian J. et al. 2021. PPAR γ regulates *fabp4* expression to increase DHA content in golden pompano (*Trachinotus ovatus*) hepatocytes // Brit. J. Nutr. V. 127. № 1. P. 3–11.
<https://doi.org/10.1017/S0007114521000775>
- Li X., Shen X., Chen X. et al. 2018. Detection of potential problematic *Cytb* gene sequences of fishes in GenBank // Front. Genet. V. 9. Article 30. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00030>
- Liao I.C., Su H.M., Chang E.Y. 2001. Techniques in finfish larviculture in Taiwan // Aquaculture. V. 200. № 1–2. P. 1–31.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00692-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00692-5)
- Lin P.-L., Shao K.-T. 1999. A review of the carangid fishes (Family Carangidae) from Taiwan with descriptions of four new records // Zool. Stud. V. 38. № 1. P. 33–68.
- Lin H., Chen X., Chen S. et al. 2012. Replacement of fish meal with fermented soybean meal in practical diets for pompano *Trachinotus ovatus* // Aquac. Res. V. 44. № 1. P. 151–156.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.03000.x>
- Liu C., Chen C. 2009. The biology and cultured technology of Pompano (*Trachinotus ovatus*) // Shandong Fish. V. 26. P. 32–33.
- Liu X.-W., Wang H.-L., Zhang H.-T., Xu D. 2011. Optimum dietary protein to energy ratio in juvenile pompano, *Trachinotus ovatus* // Fish. Sci. V. 30. P. 136–139.
- Liu B., Guo H., Zhu K. et al. 2019. Salinity effect on intestinal microbiota in golden pompano *Trachinotus ovatus* (Linnaeus, 1758) // Isr. J. Aquac. Bamidgeh. V. 71. Article 1538.
<https://doi.org/10.46989/001c.20995>
- Liu Y.-M., Fu Y.-W., Hou T.-L. et al. 2022. *Neobenedenia giirellae* (Monogenea) infection on cultured golden pompano *Trachinotus ovatus* in Zhanjiang, China // Aquaculture. V. 548. Pt. 1. Article 737669.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737669>
- Ma Z., Guo H., Zheng P. et al. 2016a. Effect of salinity on the rearing performance of juvenile golden pompano *Trachinotus ovatus* (Linnaeus 1758) // Aquac. Res. V. 47. № 6. P. 1761–1769.
<https://doi.org/10.1111/are.12633>
- Ma Z., Zhang N., Qin J.G. et al. 2016b. Water temperature induces jaw deformity and bone morphogenetic proteins (BMPs) gene expression in golden pompano *Trachinotus ovatus* larvae // SpringerPlus. V. 5. Article 1475.
<https://doi.org/10.1186/s40064-016-3142-0>
- Meng D., Guo M., Qian Y., Han G. 2017. Occurrence and dietary exposure assessment of PFOS and PFOA in cultured *Trachinotus ovatus* in China // J. Environ. Sci. Health. Pt. B. V. 52. № 9. P. 690–698.
<https://doi.org/10.1080/03601234.2017.1331672>
- Nguyen H.Q., Chu T.C., Nguyen T.T.L., Lund I. 2018. Effects of dietary digestible protein and energy levels on growth performance, feed utilization, and body composition of juvenile permit, *Trachinotus falcatus* (Linnaeus, 1758) // J. World Aquac. Soc. V. 49. № 5. P. 943–952.
<https://doi.org/10.1111/jwas.12433>
- Santini F., Carnevale G. 2015. First multilocus and densely sampled timetree of trevallies, pompanos and allies (Carangoidei, Percomorpha) suggests a Cretaceous origin and Eocene radiation of a major clade of piscivores // Mol. Phylogenet. Evol. V. 83. P. 33–39.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.10.018>
- Smith-Vaniz W.F. 1984. Carangidae // FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean. Fishing Area 51. V. 1. Rome: FAO. Pag. var.
- Smith-Vaniz W.F. 1986. Carangidae // Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. V. II. Paris: UNESCO. P. 815–844.
- Smith-Vaniz W.F. 1999. Carangidae. Jacks and scads (also trevallies, queenfishes, runners, amberjacks, pilotfishes, pampanos, etc.) // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Mugilidae to Carangidae). Rome: FAO. P. 2659–2756.

- Smith-Vaniz W.F. 2002. Carangidae // FAO species identification guide for fishery purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists special publication. № 5. The living marine resources of the Western Central Atlantic. V. 3. Bony fishes. Pt. 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals. Rome: FAO. P. 1426–1466.
- Smith-Vaniz W.F., Berry F.H. 1981. Carangidae. // FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Central Atlantic. Fishing area 34, 47 (in part). V. 1. Rome: FAO. Pag. var.
- Smith-Vaniz W.F., Walsh S.J. 2019. Indo-West Pacific species of *Trachinotus* with spots on their sides as adults, with description of a new species endemic to the Marquesas Islands (Teleostei: Carangidae) // Zootaxa. V. 4651. № 1. P. 1–37.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4651.1.1>
- Smith-Vaniz W.F., Kaufman L.S., Glowacki J. 1995. Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes // Mar. Biol. V. 121. № 4. P. 573–580.
<https://doi.org/10.1007/BF00349291>
- Sun L., Zhang D., Jian S. et al. 2013. Isolation and characterization of 21 polymorphic microsatellites in golden pompano *Trachinotus ovatus* // Conserv. Genet. Resour. V. 5. № 4. P. 1107–1109.
<https://doi.org/10.1007/s12686-013-9942-4>
- Sun J., Liu G., Guo H. et al. 2020. Skeletal anomalies in cultured golden pompano *Trachinotus ovatus* at early stages of development // Dis. Aquat. Organ. V. 137. P. 195–204.
<https://doi.org/10.3354/dao03436>
- Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. V. 28. № 10. P. 2731–2739.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. V. 22. № 22. P. 4673–4680.
<https://doi.org/10.1093/nar/22.22.4673>
- Thouard E., Soletchnik P., Marion J.-P. 1990. Selection of finfish species for aquaculture development in Martinique (F.W.I.) // Aquaculture. V. 89. № 2. P. 193–197.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(90\)90310-J](https://doi.org/10.1016/0044-8486(90)90310-J)
- Thu T.T.N., Hieu T.T.T., Dat N.T., Hung T.Q. 2016. Apparent digestibility of some commercial feeds for snubnose pompano, *Trachinotus blochii* // J. Fish. Environ. V. 40. № 2. P. 11–16.
- Thu P.T., Huang W.-C., Chou T.-K. et al. 2019. DNA barcoding of coastal ray-finned fishes in Vietnam // PLoS One. V. 14. № 9. Article e0222631.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222631>
- Tran T.T.H., Luu T.H.G., Vu T.T. et al. 2019. Identification and genetic assessment of the pompano based on the molecular markers // Vietnam Agric. Sci. J. V. 17. P. 204–215.
- Weirich C.R., Riley K.L., Riche M. et al. 2021. The status of Florida pompano, *Trachinotus carolinus*, as a commercially ready species for U.S. marine aquaculture // J. World Aquac. Soc. V. 52. № 3. P. 731–763.
<https://doi.org/10.1111/jwas.12809>
- Welch A. 2013. Pompano. *Trachinotus carolinus* and *Trachinotus blochii*. Seafood Watch report. Monterey: Monterey Bay Aquarium, 72 p.
- Xie Z., Li S., Yao M. et al. 2013. The complete mitochondrial genome of the *Trachinotus ovatus* (Teleostei, Carangidae) // Mitochondrial DNA. V. 26. № 4. P. 644–646.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2013.836516>
- Xie Z.Z., Huang M.W., Xu W. et al. 2014. Nineteen polymorphic microsatellite markers developed for *Trachinotus ovatus* // Genet. Mol. Res. V. 13. № 4. P. 10518–10522.
<https://doi.org/10.4238/2014.december.12.13>
- Yu C., Hu Z., Han B. et al. 2021. Intelligent measurement of morphological characteristics of fish using improved U-net // Electronics. V. 10. № 12. Article 1426.
<https://doi.org/10.3390/electronics10121426>
- Zhang J., Hanner R. 2012. Molecular approach to the identification of fish in the South China Sea // PLoS One. V. 7. № 2. Article e30621.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030621>
- Zhang X., Zhou H., Chang L. et al. 2018. Study of golden pompano (*Trachinotus ovatus*) freshness forecasting method by utilizing Vis/NIR spectroscopy combined with electronic nose // Int. J. Food Prop. V. 21. № 1. P. 1257–1269.
<https://doi.org/10.1080/10942912.2018.1440239>
- Zhang D.-C., Guo L., Guo H.-Y. et al. 2019. Chromosome-level genome assembly of golden pompano (*Trachinotus ovatus*) in the family Carangidae // Sci. Data. V. 6. № 1. Article 216.
<https://doi.org/10.1038/s41597-019-0238-8>

ARE THERE ATLANTIC SPECIES OF THE GENUS *TRACHINOTUS* (CARANGIDAE), *T. FALCATUS* AND *T. OVATUS*, IN ASIAN MARICULTURE?

A. M. Shadrin^{1, *}, A. V. Semenova^{1, 2}, and Nguyen Thi Hai Thanh³

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

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

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

According to numerous scientific publications and commercial offers, two species of pompano, *Trachinotus blochii* and *T. falcatus*, are currently cultivated in the mariculture in Taiwan and Southeast Asia, particularly, in Vietnam. It is also believed that *T. blochii* and *T. ovatus* are grown in aquatic farms of mainland China. Taxonomic identification by morphological characters of pompano species from a farm in the southern part of Central Vietnam and the results of the DNA barcoding showed that one of these species is indeed *T. blochii*, while the second one is not *T. falcatus*, but *T. anak*. Analysis of the literature data did not reveal any confirmed evidence of either introduction or presence of *T. falcatus* and *T. ovatus* in Asian waters. Moreover, the comparison of the generated nucleotide sequences with the sequences from genetic databases (GenBank and BOLD), allowed us to conclude that these species are unlikely to be present in mariculture, and all the mentions of them in numerous scientific publications from this region are the result of misidentification of *T. anak*.

Keywords: *Trachinotus*, pompano, taxonomic identification, DNA barcoding, Vietnam, China, Asian aquaculture.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.13(265.53)

О ПОИМКЕ ТИХООКЕАНСКОГО САРГАНА *STRONGYLURA ANASTOMELLA* (BELONIDAE) В ЗАЛИВЕ АНИВА (ОХОТСКОЕ МОРЕ) И СВЕДЕНИЯ О ПОИМКАХ ВИДА НА ДРУГИХ ПРИБРЕЖНЫХ УЧАСТКАХ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2024 г. Ю. Н. Полтев^{1, *}, А. П. Прохоров¹

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

*E-mail: poltevyun@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 14.11.2023 г.

После доработки 08.02.2024 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Приведены результаты морфометрических измерений особи тихоокеанского саргана *Strongylura anastomella* длиной тела по Смитту 712 мм из улова ставного невода 08.06.2023 г. в районе устья р. Лютога (зал. Анива). Рассмотрена информация о поимках вида на других участках побережья острова Сахалин.

Ключевые слова: тихоокеанский сарган *Strongylura anastomella*, морфометрия, залив Анива, север Сахалина, Татарский пролив, Охотское и Японское моря.

DOI: 10.31857/S0042875224050084 **EDN:** QYKRBM

Тихоокеанский сарган *Strongylura anastomella* (Valenciennes, 1846) – представитель семейства саргановых (Belonidae), которое включает как морские (эпипелагические и прибрежные) виды, встречающиеся от тропических до умеренно-тёплых вод Атлантического, Индийского и Тихого океанов, так и пресноводные, обитающие в Южной Америке, Пакистане, Индии и Юго-Восточной Азии (Nelson, 2006). Тихоокеанский сарган входит в наиболее многочисленный в семействе род *Strongylura* (14 видов), распространён на западе северной части Тихого океана: в водах Японского и Жёлтого морей и у тихоокеанского побережья Японии от о-ва Хоккайдо до о-ва Кюсю (Collette, 2003). Морской, неритопелагический (0–50 м), низкобореальный, субтропический, приазиатский вид (Соколовский и др., 2014).

На Дальнем Востоке России в летний период встречается в морских водах Приморского края от р. Туманная до р. Самарга (Таранец, 1937; Промысловые рыбы ..., 1949; Самуйлов, 1991; Сяпина, Соколовский, 1999; Колпаков, Барабанщиков, 2001; Епур, 2006; Соколовский и др., 2014). В воды у о-ва Сахалин заходит во время миграций в период летнего прогрева вод (Дылдин и др., 2020).

По опубликованным данным, известно о поимке одной особи ставным неводом в зал. Анива в 5–6 км южнее устья р. Урюм в июле 1991 г. (Дылдин и др., 2020) и одной особи в этом же заливе в 2008 г. (устное сообщение А.А. Антонова – по: Dylidin et al., 2018). В обоих случаях отсутствуют фото рыб и какая-либо биологическая информация о них. Мы впервые приводим данные о поимке тихоокеанского саргана в зал. Анива с предоставлением фото и результатов морфометрических измерений, а также информацию по поимкам вида на участках у западного и северного побережий о-ва Сахалин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В уловах ставного невода в 1.5 км юго-западнее устья р. Лютога (зал. Анива), 08.06.2023 г. были отмечены две особи саргана (рис. 1). Об одной из них известно лишь то, что она была несколько меньшей длины, вторую заморозили и передали в СахНИРО.

Вид идентифицировали по определителю Накабо (Nakabo, 2002). Методика морфометрических измерений основана на ранее опубли-

кованной (Балушкин и др., 2002) с некоторыми изменениями: длина хвостового стебля — от точки пересечения перпендикуляра, восстановленного от основания последнего луча спинного плавника, с горизонтальной осью тела до конца гипуралий; длина рыла — от вершины верхней челюсти до переднего края глазницы по прямой; наибольшая высота тела — перпендикуляр от основания 1-го луча второго грудного плавника к спинной поверхности; антепекторальное расстояние — от вершины верхней челюсти до основания первого луча первого грудного плавника.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно сведениям Накабо (Nakabo, 2002), в водах Японии встречается шесть видов саргановых рыб. Тихоокеанский сарган, как и *S. incisa* и *Ablennes hians*, отличается от *Platybelone platyura* (= *P. argalus platyura*), *Tylosurus crocodilus* (= *T. crocodilus crocodilus*) и *T. melanotus* (= *T. acus melanotus*) отсутствием гребня на латеральной стороне хвостового стебля. У нашего экземпляра такой гребень отсутствовал. Для *A. hians* характерны тёмные вертикальные полосы на теле, а для *S. incisa* — покрытая чешуёй оперculum и крупная чешуя на голове. У изученного нами экземпляра полосы на теле и чешуя на оперculum отсутствовали, чешуя на голове была мелкой — эти признаки свойственны тихоокеанскому саргану. По совокупности указанных выше признаков мы заключили, что выловленная в зал. Анива особь является тихоокеанским сарганом. При этом необходимо отметить, что кроме этого вида в российских дальневосточных водах до настоящего времени ни один другой представитель саргановых отмечен не был.

Сарган оказался самцом общей длиной тела 721 мм (длина по Смитту 712, стандартная — 686 мм), массой 235 г (рис. 2). Морфологические признаки изученного экземпляра представлены в таблице. Желудочно-кишечный тракт был пуст, гонады (55 г) на IV стадии зрелости. Средняя температура поверхностного слоя воды зал. Анива за 1998–2022 гг. в июле составила 14.1, в августе — 17.5°C. Температура поверхностного слоя воды в день поимки саргана на участке постановки ставного невода в зал. Анива не превышала 12.4°C. Известно (Епур, 2006), что тихоокеанский сарган в зал. Петра Великого (бух. Сивучья) нерестится с конца июня по август при температуре 17–23°C, а его нерестовое стадо состоит из особей длиной 70–101 см. Следовательно, проникающие с тёплыми водами в

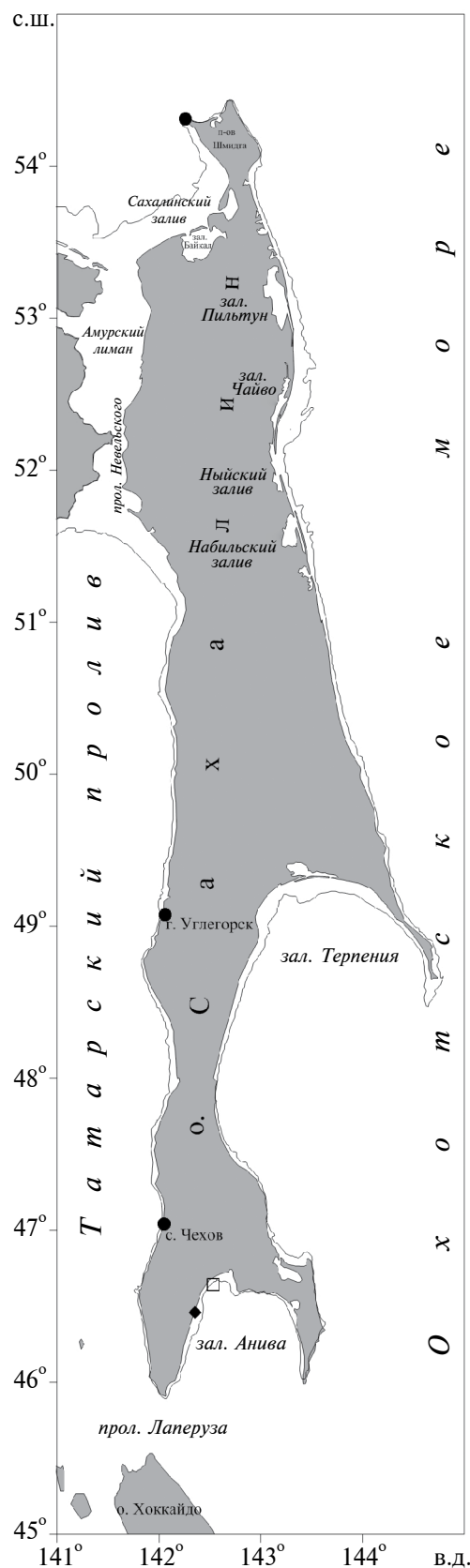


Рис. 1. Места поимок тихоокеанского саргана *Strongylura anastomella* по: (●) — сведениям СМИ, (◆) — Дылдин и др., 2020, (□) — нашим данным; (—) — изобата 20 м.



Рис. 2. Внешний вид пойманного 08.06.2023 г. в зал. Анива самца тихоокеанского саргана *Strongylura anastomella* абсолютной длиной 721 мм.

Пластические и меристические признаки самца тихоокеанского саргана *Strongylura anastomella*, выловленного 08.06.2023 г. в зал. Анива

Признак	Значение
Длина тела, мм:	
– абсолютная	721
– по Смитту	712
– стандартная (<i>SL</i>)	686
В % <i>SL</i>	
Расстояние:	
– антедорсальное	86.5
– антеанальное	76.7
– антепекторальное	27.9
– от вершины верхней челюсти до начала анального сосочка	71.7
Длина:	
– анального сосочка	5.4
– первого грудного плавника	5.7
– хвостового стебля	6.3
Высота хвостового стебля	2.4
Наибольшая высота тела	5.3
Длина головы	26.9
Ширина головы	2.3
Высота головы через середину глаза	3.3
Длина рыла	18.8
Продольный диаметр орбиты	1.8
Длина челюсти:	
– верхней	19.2
– нижней	21.0
Межглазничное расстояние	2.0
Высота плавника:	
– спинного	1.9
– анального	3.0
Длина основания плавника:	
– спинного	12.6
– первого грудного	1.6
– второго грудного	0.8
– анального	15.2
Длина наибольшего луча плавника:	
– спинного	3.0
– первого грудного	5.6
– второго грудного	3.4
– анального	4.1
Меристические признаки	
Число лучей плавнике:	
– спинном	20
– первом грудном	10
– анальном	24
Число позвонков	91

зал. Анива сарганы при прогреве воды до благоприятной для воспроизводства температуры могут здесь нереститься. Длина тела выловленного самца указывает на то, что в текущем году он мог впервые участвовать в нересте. Считаем, что в зал. Анива сарган попал из вод Японии с огибающей северо-западную часть Хоккайдо и доходящей до юго-западной части Сахалина тёплой ветвью Цусимского течения.

Из информационных новостных лент известно, по крайней мере, о трёх поимках саргана в прибрежных водах о-ва Сахалин. Две отмечены у Западного Сахалина – у г. Углегорск 19.07.2016 г.¹ и у с. Чехов 13.07.2022 г.², одна – на севере у п-ова Шмидта 17.10.2019 г.³ Общая длина *TL* саргана, выловленного у с. Чехов, составила 45 см, у п-ова Шмидта – 62 см. Для особи из побережья г. Углегорск указана длина 63 см без уточнения деталей измерения. В районе поимки саргана у с. Чехов 11.07.2022 г. температура поверхности воды составила 20°C, у г. Углегорск 19.07.2016 г. – 18.0°C. Конкретный участок поимки у п-ова Шмидта неизвестен, однако температура прибрежных вод полуострова 17.10.2019 г. варьировала незначительно – от 5.8 до 6.1°C. Согласно опубликованным данным (Соколовский, Соколовская, 1999; Новиков и др., 2002), сарганы встречаются в зал. Петра Великого при минимальной температуре поверхностного слоя воды 11°C. Исходя из этого представляется, что температура воды в прибрежье п-ова Шмидта была для саргана неблагоприятной и, очевидно, в условиях постепенного её дальнейшего снижения рыбу ждала гибель.

Поимка саргана в водах у п-ова Шмидта подтверждает ранее проиллюстрированную на примере северной собаки-рыбы *Takifugu porphyreus* (Полтев, Койнов, 2011) возможность проникновения теплолюбивых рыб из Японского моря в воды у Северо-Восточного Сахалина. Перемещаясь с тёплыми япономорскими водами Татарско-

¹ <http://uglegorsk.news/v-uglegorske-vozele-stelyi-predpolozhitelno-vyilovili-sargana>. Version 11/2023; год поимки установлен по перепечатке новости: <https://citysakh.ru/news/52832>. Version 11/2023.

² <https://astv.ru/news/society/2022-07-13-sahalinec-pojmal-redkuyu-rybu-strelu-s-klyuvom-kak-u-pterodaktilya>. Version 11/2023.

³ <https://sakh.online/news/18/2019-10-17/ryba-s-klyuvom-kronshnepa-napugala-sahalinskih-rybakov-i-shokirovala-uchenyh-187704>. Version 11/2023.

го пролива в северном направлении, пройдя прол. Невельского, распреснённые воды Амурского лимана и Сахалинского залива, и обогнув п-ов Шмидта, они могут оказаться в водах северо-восточного побережья Сахалина. Согласно литературным данным, сарган выдерживает существенное распреснение (Сяпина, Соколовский, 1999; Колпаков, Барабанщиков, 2001) и воды Амурского лимана для него препятствием не являются.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят ведущего научного сотрудника лаборатории океанологии Сахалинского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии Д.М. Ложкина за информацию о температуре поверхностного слоя воды в районе поимок саргана и рыболовецкую бригаду АО «Сампкоэр» за передачу в СахНИРО пойманной особи саргана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкин А.В., Богодист О.Е., Скура К.Э., Терещук О.Ю. 2002. Морфологические исследования нототениеидных рыб Южного океана // Изв. ЗИН РАН. № 5. 33 с.
- Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Великанов А.Я. и др. 2020. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). Новосибирск: Золотой колос, 396 с.
- Енур И.В. 2006. Ихтиофауна бухты Сивучья (залив Петра Великого, Японское море): состав, динамика и роль заповедной акватории в сохранении ее биологического разнообразия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 22 с.
- Колпаков Н.В., Барабанщиков Е.И. 2001. Теплолюбивые виды рыб в водах северного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 422–424.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Полтев Ю.Н., Койнов А.А. 2011. О поимке северной собаки-рыбы *Takifugu porphyreus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) в северо-восточных водах Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 854–859.
- Промысловые рыбы СССР. 1949. Описание рыб (текст к атласу цветных рисунков рыб). М.: Пищепромиздат, 787 с.
- Самуйлов А.Е. 1991. Фауна рыб бухт Киевка и Мелководная и сопредельных участков северо-западной части Японского моря // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 113–121.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1999. Ранний онтогенез дальневосточного саргана *Strongylura anastomella* (Belonidae) из вод залива Петра Великого Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 416–421.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Харин В.Е., Долганов С.М. 2014. Ихтиофауна залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. № 1. С. 71–99.
- Сяпина И.Г., Соколовский А.С. 1999. Опухолоподобные образования у дальневосточного саргана *Strongylura anastomella* в связи с особенностями его поведения // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 5. С. 715–718.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Collette B.B. 2003. Family Belonidae (Bonaparte, 1832) — Needlefishes // Calif. Acad. Sci. Annotated checklists of fishes. № 16. 22 p.
- Dyldin Yu.V., Orlov A.M., Velikanov A.Ya. et al. 2018. An annotated list of the marine and brackish-water ichthyofauna of Aniva Bay (Sea of Okhotsk, Sakhalin Island): 1. Petromyzontidae—Agonidae Families // J. Ichthyol. V. 58. № 4. P. 473–501. <https://doi.org/10.1134/S0032945218040033>
- Nakabo T. 2002. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 867–1749.
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 601 p.

ON THE CAPTURE OF *STRONGYLURA ANASTOMELLA* (BELONIDAE) IN ANIVA BAY (SEA OF OKHOTSK) AND INFORMATION ON ITS CAPTURES IN OTHER COASTAL AREAS OF SAKHALIN ISLAND

Yu. N. Poltev¹, * and A. P. Prokhorov¹

¹Sakhalin branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia

*E-mail: y.poltev@sakhniro.ru

Data of morphometric measurements of *Strongylura anastomella* FL 71.2 cm, which entered the fixed seine set near the mouth of the Lyutoga River on June 8, 2023 are presented. Information on its catches at other coastal sites in Sakhalin waters is considered.

Keywords: *Strongylura anastomella*, morphometry, Aniva Bay, northern Sakhalin, Tatar Strait, Sea of Okhotsk, Sea of Japan.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.33.574.91.591.4

**ПЕРВИЧНОЕ РАССЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ХАРАКТЕРИСТИКИ МИГРИРУЮЩИХ ЛИЧИНОК САХАЛИНСКОГО
ПОДКАМЕНЩИКА *COTTUS AMBLYSTOMOPSIS* (COTTIDAE)
РЕКИ МАЛАЯ ХУЗИ (САХАЛИН)**

© 2024 г. Е. А. Кириллова^{1, 2}, П. И. Кириллов^{2, *}

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

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

*E-mail: pkirillov@sev-in.ru

Поступила в редакцию 09.01.2024 г.

После доработки 04.03.2024 г.

Принята к публикации 02.04.2024 г.

Перемещение личинок сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* из реки в море для раннего нагула — первичное расселение — осуществляется в форме пассивной покатной миграции в первые 1.0–1.5 ч после наступления темноты. Реакция личинок на снижение освещённости обеспечивает их вовлечение в поток и реализацию покатной миграции. Общая продолжительность периода первичного расселения не превышает 3 сут. Длина тела личинок составляет в среднем 7.7 мм, у них сформированы позвонки и остистые отростки, заметны закладки непарных плавников, грудные плавники хорошо развиты.

Ключевые слова: сахалинский подкаменщик *Cottus amblystomopsis*, личинки, первичное расселение, покатная миграция, морфологические особенности, Сахалин.

DOI: 10.31857/S0042875224050097 **EDN:** QXTWLW

Сахалинский подкаменщик *Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904 (Cottidae) — широко распространённый вид в водоёмах о-ва Сахалин и Курильских о-вов, Приморья и о-ва Хоккайдо (Линдберг, Красюкова, 1987; Атлас ..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003; Черешнев, 2003; Сафронов и др., 2012). На Сахалине этот вид отмечен как на восточном, так и на западном побережьях, при этом для протяжённого участка на северо-востоке острова между реками Тымь (Ныйский залив) и Поронай (залив Терпения) сведения о его встречаемости отсутствуют в иктофаунистических сводках (Шедько, Шедько, 2003; Сафронов и др., 2012; Dyldin et al., 2021). Никифоров (2001), однако, утверждал, что вид обычен в Северо-Восточном и Восточном зоогеографических участках, к которым относится вышеуказанная часть побережья. И лишь в 2019 г. мы (Кириллова, Кириллов, 2019) на основании собственных наблюдений указали этот

вид для р. Лангери — водотока, расположенного поблизости (расстояние между устьями 4 км) от рассматриваемого в настоящей работе.

Морфология и биология сахалинского подкаменщика в целом хорошо изучены (Goto, 1975, 1980, 1983, 1990; Черешнев, 2003; Силин, Михеев, 2008; Сафронов и др., 2012). Его видоспецифической особенностью является полупроходной образ жизни — нерест производителей и развитие эмбрионов проходят в нижнем и среднем течении рек, вылупившиеся личинки перемещаются на нагул в эстуарии или морское побережье, где молодь проводит от 3 нед. до 1 мес., а затем возвращается в реки (Goto, 1983, 1990; Черешнев, 2003; Сафронов и др., 2012). Среди исследователей укоренилось представление о том, что первая смена среды обитания подкаменщиком осуществляется благодаря сносу его личинок потоком (flow down, swept downstream to the sea, carrying by the currents into

the sea) (Goto, 1975, 1984, 1990; Черешнев, 2003; Сафронов и др., 2012), однако этот процесс до настоящего времени не исследован. Указывается лишь, что вскоре после вылупления в эстуарии реки личинок подкаменщика становится всё больше и больше и их легко отлавливать планктонной сетью (Goto, 1975).

Цель сообщения — представить новые сведения о первичном расселении личинок сахалинского подкаменщика в одной из рек Сахалина к местам раннего нагула в морском побережье и их некоторые морфологические характеристики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на северо-восточном побережье о-ва Сахалин в р. Малая Хузи (координаты устья 50°19'25" с.ш., 143°47'21" в.д.). Река представляет собой средний по протяжённости (длина русла 32 км) типичный горный водоток (Государственный водный реестр, 2023). В низовье в летнюю межень образуется непостоянный лиман, вода в котором незначительно осолоняется во время приливов.

Личинки сахалинского подкаменщика были обнаружены в периоды учёта покатной молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в 2014, 2015 и 2019 гг. В 2014 и 2015 гг. учётный створ располагался в 0.8 км от устья, в 2019 г. — в 1.4 км. Лов проводили мягкой конусной ловушкой, выполненной из мельничного газа № 10, оснащённой концентрирующим стаканом высотой 15 см (диаметр входного отверстия 10 см) с отверстиями по бокам диаметром 2 мм. Экспозиция ловушки составляла 10 мин. Методика проведения обловов детально описана в работе Павлова с соавторами (2015). Часть отловленных личинок подкаменщика зафиксировали в 4%-ном формальдегиде. Фотографировали личинок портативной фотокамерой, совмещённой с окуляром микроскопа. Для выявления костных закладок элементов скелета зафиксированных особей (10 экз.) окрашивали ализарином-S с последующим просветлением в глицерине, используя стандартные методы (Taylor, van Dyke, 1985; Song, Parenti, 1995). У окрашенных особей измеряли общую длину тела (*TL*) — от переднего края рыла до заднего края плавниковой каймы, длину и высоту головы, горизонтальный диаметр глаза. Принадлежность личинок к семейству Cottidae установили по атласу Макеевой с соавторами (2011). Принимая во внимание то, что в реке обитает только один представитель

указанного семейства — сахалинский подкаменщик, видовую принадлежность которого установили на основании морфологии взрослых особей (Силин, Михеев, 2008) из этого водотока, их распространения в пределах речного бассейна и образа жизни, заключили, что личинки относятся к этому виду.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В р. Малая Хузи сахалинский подкаменщик встречается в нижнем течении на расстоянии не более 3 км от устья (собственные наблюдения). Предположительно в пределах этого участка водотока осуществляется и воспроизводство вида. В 2014 г. мигрирующие личинки сахалинского подкаменщика зарегистрированы в уловах мальковой ловушки 21–23 июля, в 2015 г. — 27 июля, в 2019 г. — 13–15 июля (рис. 1).

Первичное расселение сахалинского подкаменщика во все годы наблюдений проходило в летнюю межень — скорость течения и уровень воды в этот период были минимальны, водоём интенсивно прогревался. В даты, когда личинки сахалинского подкаменщика были обнаружены в потоке, скорость течения составляла 0.35–0.43 м/с. Температура воды в вышеуказанные даты в течение суток варьировала в широких пределах: 12.4–17.4 (в среднем 14.5)°C в 2014 г., 10.3–12.2 (11.3)°C в 2015 г. и 8.7–17.7 (11.2)°C в 2019 г.

Расселение сахалинского подкаменщика было приурочено к наступлению наиболее тёмного времени суток. Личинки в потоке отмечались только после снижения освещённости до значений <0.05 лк. Уловы составляли ~80–130 экз., концентрация покатников в воде — ~150–200 экз./100 м³. Не исключено, что часть личинок могла проходить сквозь отверстия в стакане ловушки. Продолжительность миграции в течение суток составляла 1.0–1.5 ч и завершалась задолго до рассвета. В светлое время суток и в ранние сумерки личинки в потоке отсутствовали. Днём они концентрировались на открытых, хорошо освещённых участках побережья, образуя скопления у поверхности воды. В целом весь период миграции кратковременен — через 3 сут после её начала личинки подкаменщика в уловах ловушки не встречались.

Личинки средней *TL* 7.7 (6.8–9.0) мм (стандартное отклонение 1.87), мигрировавшие из реки в морское побережье, почти прозрачны и малозаметны. У них большой яйцевидный

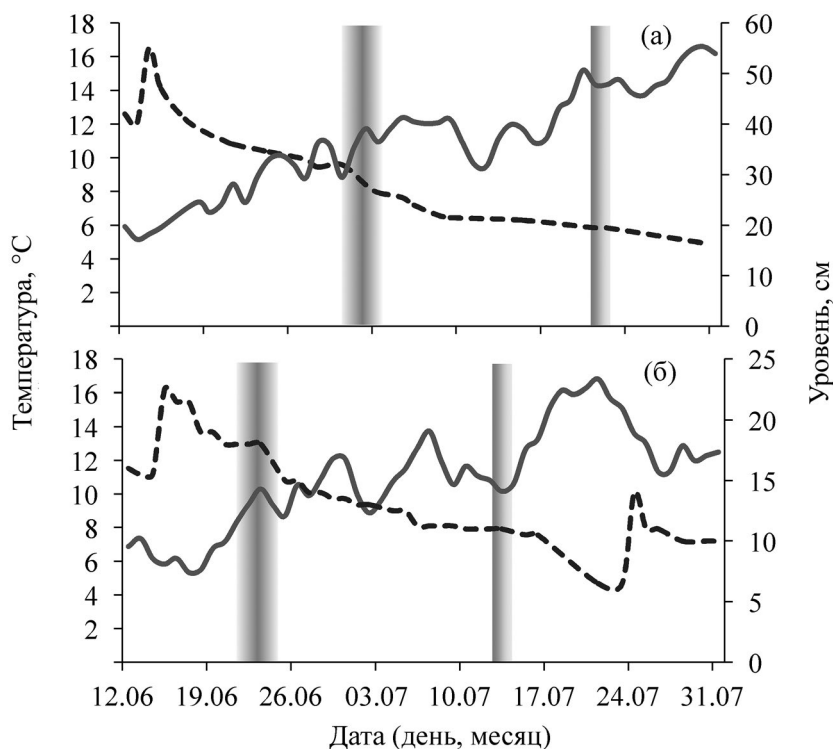


Рис. 1. Сроки покатной миграции (■) и ориентировочные сроки нереста (■) сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* в р. Малая Хузи в 2014 (а) и 2019 (б) гг., сезонная динамика температуры (—) и уровня воды (---) в реке.

желточный мешок (рис. 2а) с одной жировой каплей. В туловищном отделе 10–12 миомеров, в хвостовом — 28–30. Тело окаймлено плавниковой складкой. Заметны сформированные позвонки и остистые отростки, закладки спинного и анального плавников. Развита грудная плавники — крупные, округлой формы (рис. 2б). Хорошо различимы скопление мезенхимы и семь мезенхимных лучей под уростилем (рис. 2а, 2в). На поверхности желточного мешка видны четыре крупных меланофора и три — в области перитонеума над кишечником (рис. 3а, 3б). У исследованных особей число меланофоров над кишечником было неизменно, тогда как меланофоры (4 шт.) на голове присутствовали у половины особей. В нижней части тела, начиная с шестого–седьмого миомера хвостового отдела, расположены ~20 меланофоров постанального вентрального ряда (рис. 3в). Длина головы и высота тела составляют 18% *TL*, горизонтальный диаметр глаза — 43% длины головы.

Личинки проявляли положительную фотореакцию — особи, пойманные в потоке и находящиеся в ёмкости с водой, в ночное время не избегали искусственного освещения (фонарь) и держались у поверхности воды. В дневное время при естественном освещении эти личин-

ки также проявляли положительную реакцию на свет — собирались у поверхности воды вне затенённых участков, игнорировали укрытия (помещённые в ёмкость камни) на дне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно данным Гото (Goto, 1975), эмбриогенез одного из двух морфотипов *C. pozawae* (с икринками небольшого диаметра — small-egg type), которого исследователь впоследствии (Goto, 1980) признал относящимся к виду “сахалинский подкаменщик”, длится 22–23 сут. К сожалению, автор не указывал значения температуры воды в период своих наблюдений. В другом экспериментальном исследовании Гото (Goto, 1983) зарегистрировал нерест сахалинского подкаменщика при температуре воды 7–10°C. Продолжительность развития близкого вида, подкаменщика Черского *C. czerskii*, при температуре воды 9–10°C составляет 21 сут (Савельев и др., 2016). Допустимо предположить, что в р. Малая Хузи длительность эмбриогенеза сахалинского подкаменщика была сопоставима с указанными сроками, учитывая, что в годы наблюдений температура воды в реке в среднем была близка к вышеприведённым значениям. На этом основании можно полагать, что

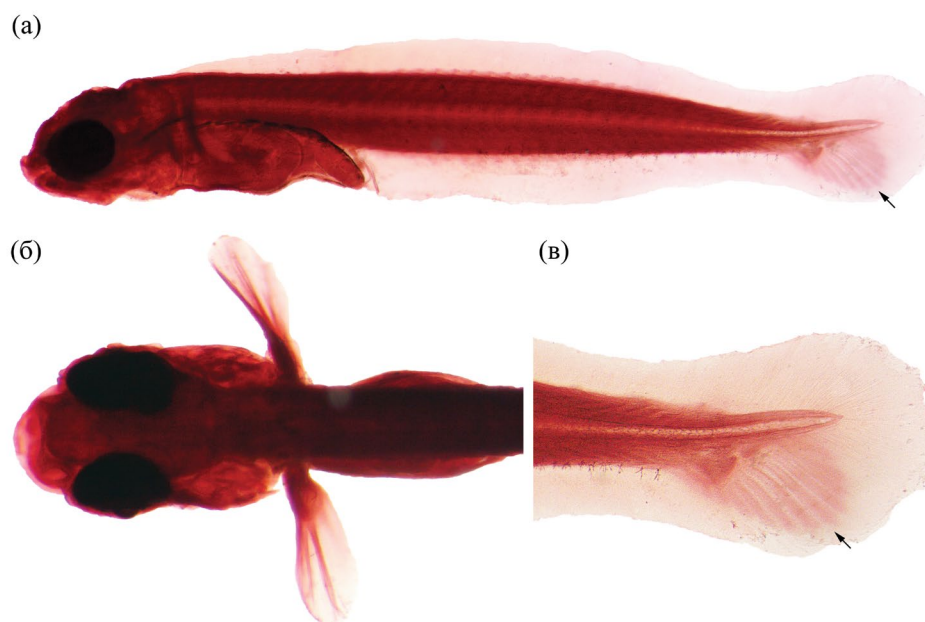


Рис. 2. Личинка сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* TL 8.1 мм, отловленная ночью в потоке в р. Малая Хузи, окрашенная ализарином: а — общий вид; б — голова и туловищный отдел, вид сверху (хорошо видны развитые грудные плавники); в — дистальная часть хвостового отдела; (→) закладка хвостового плавника, видны мезенхимные лучи.

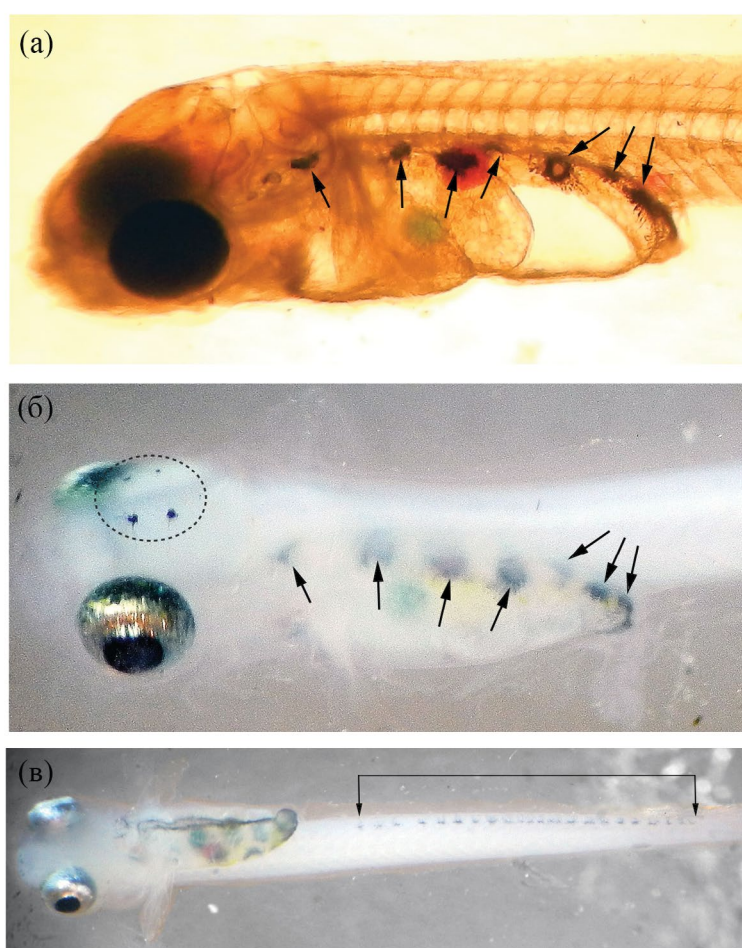


Рис. 3. Пигментация мигрирующих личинок сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* из р. Малая Хузи: а, б — меланофоры на поверхности желточного мешка (↑) и в области перитонеума над кишечником (↓), пунктиром обведены меланофоры на голове; в — меланофоры постанального вентрального ряда.

нерест сахалинского подкаменщика проходит в III декаде июня—начале июля, когда температура воды достигает устойчивых значений в пределах 8–10°C. Сроки нереста подкаменщика определяют последующие сроки первичного расселения его личинок вскоре после вылупления. В 2019 г. прогрев воды наступил в более ранние даты, чем в 2014 г. (рис. 1). В 2014, 2015 и 2019 гг. температура воды в период эмбриогенеза подкаменщика составляла в среднем соответственно 10.9 (7.2–15.2), 8.8 (7.3–10.4) и 10.5 (7.2–13.7)°C. В 2015 г. покатные личинки отмечены позднее, чем в другие годы. В этот год, очевидно, сроки нереста вида сместились, а продолжительность эмбриогенеза несколько увеличилась на фоне более низкой температуры воды.

Приуроченность первичного расселения рассматриваемого вида к тёмному времени суток и относительная однородность морфологических черт мигрирующих личинок позволяют полагать, что процесс осуществляется в форме пассивной покатной миграции. Механизм реализации такой миграции универсален для ранней молоди рыб различных таксономических групп — выход в поток осуществляется благодаря врождённым поведенческим реакциям на изменение освещённости в сочетании с наличием течения (Павлов и др., 2007). Следует также отметить, что поведение отловленных в потоке личинок сахалинского подкаменщика аналогично таковому личинок подкаменщика Черского, наблюдаённому в условиях эксперимента (Савельев и др., 2016).

На основании вышеуказанного можно предположить, что фото- и оптомоторная реакции являются ключевыми для реализации покатной миграции личинок сахалинского подкаменщика (как и для ранней молоди рыб многих других видов): при снижении освещённости до порогового значения (0.05 лк) происходит дезориентация (вследствие утраты зрительных ориентиров) ранней молоди, находящейся в толще воды в прибрежье, повышается её двигательная активность, перемещения рыб приобретают векторизованность по отношению к течению, в итоге особи вовлекаются в поток.

Гото (Goto, 1988, 1990) отмечал, что стратегия амфидромных видов подкаменщиков, заключающаяся в нересте в нижнем течении реки и позволяющая недавно вылупившейся молоди достичь мест нагула до окончания резорбции небольшого желточного мешка, направлена на

выживание как можно большего числа ранней молоди. Выявленный в нашем исследовании характер первичного расселения сахалинского подкаменщика, несомненно, также является адаптацией для достижения вышеуказанной цели. Небольшое расстояние между местами нереста и раннего нагула позволяет личинкам сахалинского подкаменщика при указанной скорости потока достичь низовья реки в течение одной ночи. К тому же в тёмное время суток мигранты незаметны для хищников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Темпоральные особенности первичного расселения и морфологические характеристики личинок сахалинского подкаменщика указывают на то, что их перемещение на нагул в морское побережье вскоре после вылупления осуществляется в форме пассивной покатной миграции. Реакция личинок на снижение освещённости обеспечивает их вовлечение в поток и реализацию покатной миграции. Мигрируют личинки исключительно в тёмное время суток. В целом период первичного расселения непродолжителен и длится не более 3 сут.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.О. Касумяну (МГУ) за рекомендации в процессе подготовки публикации, а также двум анонимным рецензентам за проявленное внимание к рукописи и ценные замечания, которые позволили повысить качество работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при проведении хозяйственно-договорных научно-исследовательских работ в рамках соглашений между ИПЭЭ РАН и некоммерческой организацией “Ассоциация устойчивого рыболовства Северо-Востока Сахалина”. Анализ материала и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 19-14-00015 “Механизмы миграционного поведения рыб и рыбообразных в речных системах. Роль экологических и физиологических факторов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 2. М.: Наука, 259 с.
- Государственный водный реестр РФ. 2023. Река Малая Хузи (<https://goo.su/ddLqjs1>. Version 12/2023).

- Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019. Современный состав ихтиофауны р. Лангери (северо-восток о-ва Сахалин) // Программа и тез. докл. VIII Всерос. конф. “Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова”. Владивосток: Изд-во ФНЦ биоразнообразие ДВО РАН. С. 39.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 383 с.
- Никифоров С.Н. 2001. Ихтиофауна пресных вод Сахалина и её формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 22 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г. 2015. Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) // Биология внутр. вод. № 4. С. 64–75.
<https://doi.org/10.7868/S0320965215040129>
- Савельев П.А., Гнубкина В.П., Енур И.В. 2016. Эмбриональное и раннее личиночное развитие *Cottus czerskii* Berg, 1913 (Scorpaeniformes: Cottidae) // Биология моря. Т. 42. № 2. С. 93–98.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 42–53.
- Сафронов С.Н., Ефанов В.Н., Ольховая Л.В. 2012. Ареал и особенности распределения сахалинского подкаменщика (*Cottus amblystomopsis*) // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. № 1. С. 143–145.
- Силин А.А., Михеев П.Б. 2008. Сахалинский подкаменщик *Cottus amblystomopsis* из реки Тумнин // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 712–715.
- Черешнев И.А. 2003. Новые данные по морфологии и биологии малоизученных бычков-подкаменщиков рода *Cottus* (Cottidae, Scorpaeniformes) о-ва Кунашир // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 368–376.
- Шедько С.В., Шедько М.Б. 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Там же. Вып. 2. С. 319–336.
- Dyldin Y.V., Fricke R., Hanel L. et al. 2021. Freshwater and brackish water fishes of Sakhalin Island (Russia) in inland and coastal waters: an annotated checklist with taxonomic comments // Zootaxa. V. 5065. № 1. P. 1–92.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5065.1.1>
- Goto A. 1975. Ecological and morphological divergence of the freshwater sculpin *Cottus nozawae* Snyder. I. Spawning behavior and process of the development in the post-hatching stage // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 26. № 1. P. 31–37.
- Goto A. 1980. Geographic distribution and variations of two types of *Cottus nozawae* in Hokkaido, and morphological characteristics of *C. amblystomopsis* from Sakhalin // Jpn. J. Ichthyol. V. 27. № 2. P. 97–105.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.27.97>
- Goto A. 1983. Spawning habits and reproductive isolating mechanism of two closely related river-sculpins, *Cottus amblystomopsis* and *C. nozawae* // Ibid. V. 30. № 2. P. 168–175.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.30.168>
- Goto A. 1984. Comparative ecology of young-of-the-year between two amphidromous species of *Cottus* in Hokkaido. 1. Upstream migration and growth // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 35. № 3. P. 133–143.
- Goto A. 1988. Reproductive behavior and homing after downstream spawning migration in the river sculpin, *Cottus hangiongensis* // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 4. P. 488–496.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.34.488>
- Goto A. 1990. Alternative life-history styles of Japanese freshwater sculpins revisited // Environ. Biol. Fish. V. 28. № 1–4. P. 101–112.
<https://doi.org/10.1007/BF00751030>
- Song J., Parenti L.R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves // Copeia. V. 1995. № 1. P. 114–118.
<https://doi.org/10.2307/1446805>
- Taylor W.R., van Dyke G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study // Cybium. V. 9. № 2. P. 107–119.
<https://doi.org/10.26028/cybium/1985-92-001>

**PRIMARY DISPERSION AND SOME MORPHOLOGICAL
CHARACTERISTICS OF MIGRATING LARVAE OF THE SAKHALIN
SCULPIN *COTTUS AMBLYSTOMOPSIS* (COTTIDAE)
IN THE MALAYA KHUZI RIVER (SAKHALIN)**

E. A. Kirillova^{1, 2} and P. I. Kirillov^{2, *}

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

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

**E-mail: pkirillov@sev-in.ru*

Migration of Sakhalin sculpin *Cottus amblystomopsis* larvae from the river to the sea for early rearing – the primary dispersion, occurs in the form of passive downstream migration in the first 1.0–1.5 hours after dark. Reaction of larvae to decrease of illumination ensures their involvement into the flow and the implementation of downstream migration. Total duration of primary dispersion period does not exceed 3 days. Body length of the larvae is on average 7.7 mm, their vertebrae and spinous processes are formed, the anlagen of unpaired fins are noticeable, and pectoral fins are well developed.

Keywords: Sakhalin sculpin *Cottus amblystomopsis*, larvae, primary dispersion, downstream migration, morphological characteristics, Sakhalin.