

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 61 № 5 2021 Сентябрь—Октябрь

Основан в 1953 г.
Выходит 6 раз в год
ISSN: 0042-8752

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

А.О. Касумян (заместитель главного редактора),
М.В. Мина (заместитель главного редактора),
А.М. Орлов (заместитель главного редактора)

Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов,
А.В. Балускин, А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),
М.Р. Кларк (Новая Зеландия), Б. Коллетт (США),
А.Н. Котляр, К.В. Кузицин, Е.В. Микодина,
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек,
С.А. Мурзина, Н.Н. Немова, Д.А. Павлов,
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов,
Й.Ш. Христиансен (Норвегия), В.П. Шунтов

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

Адрес редакции: 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Телефон: 495-958-12-60

Журнал “*Вопросы ихтиологии*” реферируется в Реферативном журнале ВИНИТИ,
Russian Science Citation Index (Clarivate Analytics)

Москва

ООО «Объединённая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2021
© Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
2021
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2021

Подписано к печати 09.12.2020 г. Дата выхода в свет 10.02.2020 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

Учредители: Российская академия наук, Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ №ФС77-80520
от 23 марта 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-068-20 ООО «Объединённая редакция»,

109028, г. Москва, Подкопаевский пер., д. 5, каб. 6

Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 61, Номер 5, 2021

К систематике звездочётовых рода <i>Uranoscopus</i> индо-тихоокеанских вод с описанием трёх новых видов (Uranoscoridae)	
<i>А. М. Прокофьев</i>	499
Новые находки редких психролютовых рыб (Psychrolutidae) в Охотском море	
<i>П. А. Савельев</i>	524
Проблемы таксономии и диагностики пескарей рода <i>Gobio</i> (Cyprinidae) Урала, Сибири, Казахстана и бассейна реки Амур	
<i>А. Л. Мартынова, Е. Д. Васильева</i>	529
Новые данные о распространении трёх филогенетических линий арктического гольца <i>Salvelinus alpinus</i> (Salmonidae) в областях их контакта на севере Восточной Сибири	
<i>Н. В. Гордеева, С. С. Алексеев, А. Ф. Кириллов, В. И. Романов, М. Ю. Пичугин</i>	545
Жилой кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> в азиатской части ареала. К вопросу о пресноводной компоненте в структуре вида	
<i>Е. А. Кириллова, П. И. Кириллов, А. М. Малютина, К. В. Кузицин, М. А. Груздева, Д. С. Павлов</i>	553
Исследование аномалий осевого скелета у обыкновенной плотвы <i>Rutilus rutilus</i> (Cyprinidae) системы реки Ангара	
<i>Ю. П. Толмачева, А. С. Сапожников, С. Ю. Петухов</i>	576
Выявление экологических факторов, влияющих на миграцию кумжи <i>Salmo trutta</i> в Шетландских водах вверх по течению	
<i>К. Э. Хо, С. Э. Уэбб, С. Ангус, Дж. Бир, Дж. Г. Уильямсон, Л. Джеймисон, А. Л. Миллер</i>	583
Влияние уровня воды на выход анабаса <i>Anabas testudineus</i> на сушу и особенности его перемещений	
<i>Е. Д. Павлов, Д. С. Павлов, Е. В. Ганжа, В. В. Костин, Чан Дык Зьен</i>	584
Возраст и рост красноморской зубатой барабули <i>Parupeneus forsskali</i> из залива Искендерун, северо-восточная часть Средиземного моря	
<i>Дж. Туран, А. Эргенлер, А. Догду, Ф. Туран</i>	590
Морфологические изменения эпидермальных клеток у рыб с хронической аносмией и энуклеацией	
<i>Г. В. Девицина</i>	591
Содержание кортизола и активность Na^+/K^+ -АТФазы при адаптации молоди горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae) к изменению солёности среды	
<i>Н. Н. Немова, Е. И. Кяйвярайнен, Н. Л. Рендаков, К. М. Никерова, Д. А. Ефремов</i>	599

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Описание личинок <i>Champsodon fimbriatus</i> (Champsodontidae) из центральных вод Северной Пацифики	
<i>Я. Ю. Большакова, С. А. Евсеенко, Д. В. Большаков</i>	607
О поимке микижи <i>Parasalmo mykiss</i> на острове Кунашир	
<i>А. М. Каев, Л. В. Ромасенко</i>	608

Новые данные о встречаемости саргана *Belone belone* (Belonidae) в Норвежском, Баренцевом и Белом морях

А. В. Долгов, В. Б. Забавников

612

Репродуктивные отношения белого гольца и мальмы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) низовой реки Камчатка

Е. В. Есин, Н. О. Мельник, Е. С. Бочарова, Г. Н. Маркевич

616

К СИСТЕМАТИКЕ ЗВЕЗДОЧЁТОВЫХ РОДА *URANOSCOPIUS* ИНДО-ТИХООКЕАНСКИХ ВОД С ОПИСАНИЕМ ТРЁХ НОВЫХ ВИДОВ (*URANOSCORIDAE*)

© 2021 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 09.02.2021 г.

После доработки 05.04.2021 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Приведен обзор звездочётов рода *Uranoscopus* Индо-Тихоокеанского региона. На основании изучения оригинальных материалов П. Бликера установлено, что название *U. oligolepis* до сих пор неправомерно применялось к другому виду, описываемому в настоящей работе как *U. alius* sp. nov. Типовая серия *U. oligolepis* оказалась представленной двумя видами. В качестве лектотипа выбран экземпляр из вод Японии, принадлежащий к виду, известному под названием *U. chinensis*, над которым название *U. oligolepis* имеет приоритет. Два сохранившихся паралектотипа *U. oligolepis* (от Явы и Суматры) оказались конспецифичными виду *U. cognatus*. Впервые охарактеризована онтогенетическая изменчивость этого вида. Из вод Индии описываются два новых вида – *U. batrachops* и *U. oculoscirrhis* sp. nov. Предложено распределить известные виды рода на пять видовых групп; ещё три вида занимают обособленное положение. Впервые составлена таблица для определения видов рода *Uranoscopus* Индо-Пацифики.

Ключевые слова: звездочётные, *Uranoscopus*, таксономия, номенклатура, новые виды, определительная таблица.

DOI: 10.31857/S0042875221050155

Род *Uranoscopus* Linnaeus, 1758 в настоящее время включает 27 валидных видов (Fricke et al., 2021), населяющих тропические и умеренные воды Восточной Атлантики (включая Средиземное и Чёрное моря) и Индо-Пацифики на восток до Океании, с центром видового разнообразия в тропической Индо-Вост-Пацифике (Красное море, северная часть Индийского океана и воды Индо-Австралийского архипелага). Систематика рода весьма слабо разработана, из-за чего определение видов может вызывать серьёзные затруднения, до сих пор нередки и описания новых видов (Randall, Arnold, 2012; Fricke, 2018; Прокофьев, 2020). Обобщающие работы по индо-тихоокеанским видам отсутствуют, а по регионам они исследованы крайне неравномерно. Достаточно подробно изучены виды фауны Японии (Kishimoto, 1987; Yamada, 2002) и Красного моря (Brüss, 1986, 1987a, 1987b; Randall, Arnold, 2012). Обзор фауны Индо-Австралийского архипелага (De Beaufort, Chapman, 1951) является устаревшим, он содержит неполный перечень видов и непригодную для практического использования определительную таблицу, однако имеется сравнительно недавняя работа Кишимото (Kishimoto,

2001) для тропической Западной Пацифики, содержащая определительную таблицу, карты ареалов, сведения по прижизненной окраске и иллюстрации каждого вида. Составленный в этой работе ключ является весьма практичным, однако пониманию ряда видов препятствует отсутствие морфологических описаний (не предусмотренных форматом данной работы). Сведения по фауне австралийских вод очень неполны. В обзоре Мееса (Mees, 1960) для фауны Австралии указаны только широко распространённый индо-пацифический вид *U. cognatus* Cantor, 1850 и описанный от Квинсленда проблематичный *U. terraereginae* Ogilby, 1910, позднее признанный синонимом *U. affinis* Cuvier, 1829 (Kishimoto, 2001). Однако исходя из карт ареалов, приводимых Кишимото (Kishimoto, 2001), в водах Северной и/или Северо-Западной Австралии можно ожидать нахождения всех девяти видов, указываемых для тропической Западной Пацифики. Хуже всего изучены звездочёты северной и западной части Индийского океана за пределами Красного моря, даже перечни видов, известных из этого региона (Heemstra, 1984; Fricke et al., 2013; Fricke, 2018), противоречивы. По-видимому, только три из де-

вяти обитающих здесь видов (*U. affinis*, *U. cognatus* и *U. oligolepis sensu Kishimoto* (2001)) являются общими с западной частью Тихого океана. Некоторые авторы (Fricke et al., 2013; Vilasri, 2013) предпочитают отделять западнотихоокеанские популяции *U. affinis* в отдельный вид *U. tosae* (Jordan et Hubbs, 1925); следуя Кишимото (Kishimoto, 2001), я считаю эти виды конспецифичными. Из шести остающихся видов один (*U. dollfusi* Brüss, 1987), очевидно, является красноморским экспатриантом, проникающим в Персидский и Оманский заливы, тогда как прочие (*U. archionema* Regan, 1921; *U. crassiceps* Alcock, 1890; *U. filibarbis* Cuvier, 1829; *U. guttatus* Cuvier, 1829 и *U. marmoratus* Cuvier, 1829) являются чисто индоокеанскими. Четыре последних из перечисленных видов обитают в Аравийском море и у южной оконечности Индостана, из них *U. guttatus* проникает на юг до Сейшельских о-вов (Fricke, 2018). *U. archionema*, синонимами которого являются *U. haplostoma* Regan, 1921 и, по-видимому, *U. duvalii* Bottard, 1889 (Fricke et al., 2021), встречается южнее, от Сейшельского плато (собственные данные), о-ва Реюньон (тип *U. duvalii*) и побережья Кении до Южной Африки (Heemstra, 1986; Fricke et al., 2013). Таким образом, имеется два центра видообразования звездочётов рода *Uranoscopus* в Индо-Пацифике: красноморско-индийский (обитающего южнее *U. archionema* тоже следует отнести к этому центру, так как морфологически он исключительно близок к *U. crassiceps* и, очевидно, является его дериватом; с другой стороны, сюда нельзя причислять атлантико-средиземноморский вид *U. scaber* Linnaeus, 1758, проникающий в Красное море) и западнотихоокеанский (от Южной Японии до Северной Австралии). Часть эндемичных красноморско-индийских видов представляются родственными западнотихоокеанским (см. обсуждение видовых групп), а часть, по-видимому, имеет автохтонное происхождение.

Более 20 лет назад я запланировал детальное исследование морфологии и систематики рода *Uranoscopus*, которое, к сожалению, до сих пор осталось не реализованным из-за ограниченности и нерепрезентативности материала по группе в отечественных коллекциях, полного отсутствия какой-либо централизованной поддержки музейных поездок и занятости в других проектах. За истёкшее время ряд задач, поставленных в рамках данного проекта, был решён другими исследователями. Так, были детально охарактеризованы остеология и миология всех родов и (остеология) более чем половины видов семейства (Vilasri, 2013) и описана часть выявленных новых видов (Fricke, 2018; Vilasri et al., 2019). Поскольку в обозримом будущем мне не приходится ожидать завершения данного проекта в том объёме, в котором он был запланирован, я решил суммировать в настоящем сообщении ряд номенклатурных и

таксономических решений по некоторым проблемным видам рода, описать три новых вида из Индийского океана и упорядочить разнообразие рода путем выделения надвидовых группировок. Также предлагается таблица определения всех индо-пацифических видов рода, попыток составления которой до сих пор никто не предпринимал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные экземпляров новых и переописываемых видов приведены в соответствующих разделах видовых описаний. Этот материал хранится в коллекциях Института океанологии РАН, Москва – ИО РАН; Британского музея, Лондон, Великобритания (Natural History Museum, London – BMNH); Центра биоразнообразия, Лейден, Нидерланды (The Naturalis Biodiversity Center, Leiden – RMNH). Для сравнения изучены следующие материалы из коллекций Зоологического института РАН (ЗИН РАН), ИО РАН и Парижского музея естественной истории (Muséum national d'Histoire naturelle – MNHN): голотипы *U. arafurensis* (MNHN 2019-0258), *U. filibarbis* (MNHN A-3098), *U. guttatus* (MNHN A-3097), *U. marmoratus* (MNHN 0000-5254) и *U. sulphureus* (MNHN 0000-5152), 43 экз. *U. affinis* SL 23–160 мм, 9 экз. *U. oligolepis* (= *U. chinensis*) SL 30 и 97–180 мм, 5 экз. *U. japonicus* SL 140–220 мм и 35 экз. *U. kishimotoi* SL 40–130 мм из вод Японии, Китая, Вьетнама и Индонезии (ИО РАН, ЗИН РАН), 7 экз. *U. archionema* SL 90–240 мм из западной части Индийского океана (ИО РАН), 2 экз. *U. albesca* SL 52 и 92 мм (ЗИН № 41008, район Дакара) и 40 экз. *U. scaber* SL 90–210 мм из Чёрного моря и вод Западной Африки (ИО РАН). Кроме того, по фотографиям изучены голотипы *Zalescopus tosae* № 58835 и *Z. satsumae* № 58839 из коллекции Музея Фильда, Чикаго, США (Field Museum of Natural History, Chicago – FMNH), голотип *U. turbisquamatus* № 29458 из коллекции биологического факультета Университета Коти, Япония (Kochi University – BSKU) и два экземпляра “*U. oligolepis*” SL 40.5 и 45.0 мм от Новой Гвинеи (вероятно, мальки *U. affinis*), упоминаемые в работе (Fricke, 2018) и любезно присланные Р. Фрике (Лауда-Кёнигсхофен, Германия) (Ronald Fricke, Lauda-Königshofen, Germany). Сведения о других видах взяты из литературных источников (Brüss, 1986, 1987a, 1987b; Kishimoto, 1984, 2001; Randall, Arnold, 2012; Fricke et al., 2013; Smith, 2016; Fricke, 2018). Методика изучения и терминология соответствуют принятым ранее (Brüss, 1987a; Kishimoto, 1987, 2001). Внутренним краем supracleithrum называется сторона выступающей наружу части кости, обращённая медиально; расположенные на ней шипы именуются внутренними; шип, которым оканчивается наиболее выступающая назад часть supracleithrum, называется задним. Вслед за

Кишимото (Kishimoto, 2001. Fig. 9), я называю шипы, расположенные по латеральному краю pelvis, базиптеригиальными, по медиальному — клейтральными (название, вероятно, объясняется их положением на вершине pelvis, помещающейся между плечевыми поясами). Если последний луч в вертикальных плавниках разделён до основания, он указан как $1\frac{1}{2}$. Счётные признаки, различающиеся на разных сторонах тела одной и той же рыбы, разделены знаком “/”. В формуле *C* строчными римскими цифрами приводится число дополнительных (procurrent) лучей, прописными — основных неветвистых, арабскими — ветвистых. В тексте используются следующие сокращения: *SL*, *TL* — соответственно стандартная и общая длина; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *vert.* — число позвонков (туловищных + хвостовых); *loc. tur.* — типовая территория; НИС, НПС — соответственно научно-исследовательское и научно-промысловое судно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономические описания

Uranoscopus oligolepis Bleeker, 1879

(рис. 1)

Uranoscopus asper (non Temminck et Schlegel): Bleeker, 1853. P. 27.

Uranoscopus oligolepis: Bleeker, 1879. P. 55 (pars: Япония).

Uranoscopus chinensis: Guichenot in Sauvage, 1882. P. 169.

Uranoscopus flavipinnis: Kishimoto, 1987. P. 4. Fig. 2; Pietsch, Kishimoto, 1989. P. 748 (синонимия с *U. chinensis*).

Uranoscopus chinensis auctorum.

М а т е р и а л. Лектотип RMNH 5941 (выделен здесь), *SL* 110 мм (рис. 1а), Нагасаки, Япония.

О п и с а н и е. *D* $V + 13$, *A* $12\frac{1}{2}$, *P* 16, *V* $i + 4$, *C* $v + I + 5 + 5 + I + iv$; *vert.* 25 (10 + 15). Ширина головы в 1.15 раза больше её высоты. Покровные кости с грубым бугорчато-ямчатым (крышечные кости — с гребенчато-бугорчатым) орнаментом. Межглазничная ямка широкая (ширина в 1.9 раза меньше длины), параллельносторонняя, U-образная, с широко закруглённой вершиной, слегка заходящей за линию, соединяющую задние края орбит. Обе ноздри трубковидные. Два массивных преорбитальных шипа, из которых задний крупнее (рис. 1б). Супраорбитальные гребни плоские, надвисочные гребни едва намечены; париетальные гребни хорошо выражены, поверхность крыши черепа между ними вдавлена, бугорки не развиты; затылочные доли крупные, лопастевидные (рис. 1в, 1д). Верхняя губа с короткими, нижняя с более длинными простыми усиковидными выр-

стами (рис. 1г). Пластинка maxillare с продольными гребнями. В челюстях острые конические зубы, на праемахиллария близ симфиза расположенные в три неправильных ряда, назад переходящих в один; на dentalia соответственно в два, далее назад — в один ряд, задние зубы клыковидные. Зубы на сошнике образуют два отдельных поперечно вытянутых зубных пятна, около трёх неправильных рядов; на нёбных костях однорядные, но некоторые зубы выбиваются из ряда. Прелингвальный вырост в виде короткого треугольного лепестка, возможно, его дистальный конец, оборван (рис. 1г). На глазном яблоке (рис. 1б) и нижней челюсти нет усиковидного придатка. Нижний край праеорегкулум с четырьмя шипами, suboregculum с одним направленным вниз шипом. Дорсальный край орегкулум слабо восходящий. Кожный край жаберной крышки практически ровный, лишь в своей верхней части волнистый. Supracleithrum оканчивается острым задним шипом и несёт крупный острый треугольный шип на внутреннем крае (рис. 1в). Клейтральный шип сравнительно короткий (4.4 раза в длине головы). У верхнего конца основания *P* имеется кожная лопасть. Базиптеригиальных шипов одна пара. Верхнезадний край *P* прямой, его седьмой—восьмой лучи наибольшие. Чешуя на боках тела образует ~38/42 косых рядов (с левой стороны чешуйные ряды инвертированы в задней трети тела (рис. 1е), с правой — несколько рядов непосредственно у основания *C*), которые доходят вперёд до заднего края плечевого пояса. Преддорсальная область и участок между боковыми линиями и основанием *D* голые, с единичными чешуйками под основанием колючей части *D* (рис. 1в). Затылочная комиссура с очень коротким срединным ответвлением (рис. 1д); поры восходящей части боковой линии открываются на очень коротких вентральных ответвлениях. Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые; продольные кожные гребешки на брюхе не выражены. Экземпляр полностью депигментирован, сохранилась только чёрная окраска колючей части *D*.

И з м е р е н и я суммированы в таблице.

Uranoscopus cognatus Cantor, 1849

(рис. 2, 3)

Uranoscopus cognatus: Cantor, 1849. P. 1003.

Uranoscopus oligolepis: Bleeker, 1879. P. 55 (pars: Суматра, Ява, Амбоина).

М а т е р и а л. Голотип BMNH 1860.3.19.397а, сухой гербарный образец, *SL* 98 мм (по сухому образцу), Пенанг. Паралектотипы *U. oligolepis* RMNH 4883, *SL* 65 мм, Ява; RMNH 4884, *SL* 83 мм, Суматра, Зондский пролив, коллектор П. Бликер. ИО РАН № 3630, *SL* 22 мм, 02°03' с. ш. 105°37' в. д., НИС “Витязь”, рейс 54, ст. 6227, трал Сигсби, глубина 73 м, 22.02.1973 г.

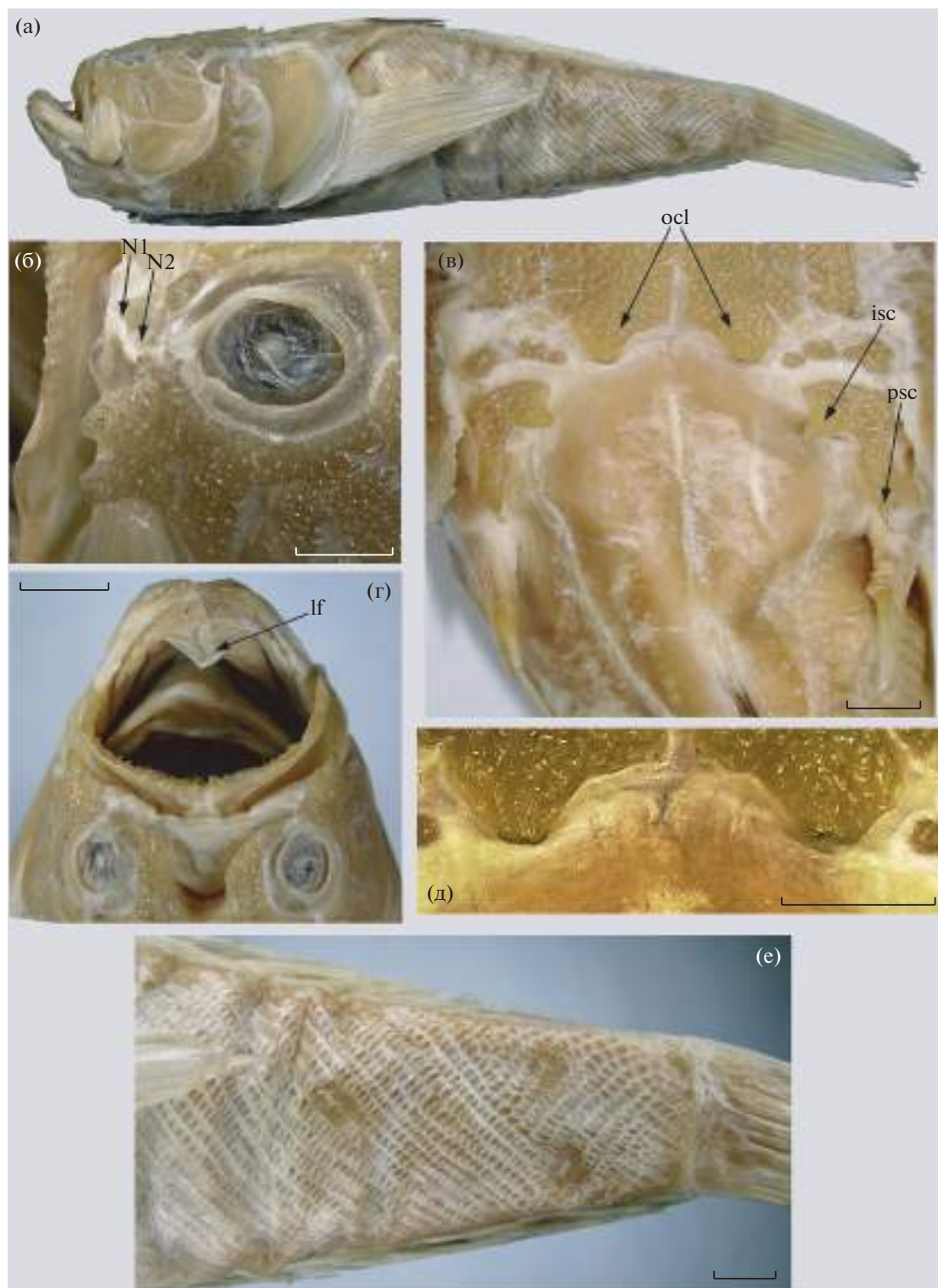


Рис. 1. *Uranoscopus oligolepis*, лектотип RMNH 5941, *SL* 110 мм: а – общий вид, б – глаз и преорбитальная область, в – затылочная часть черепа и предорсальная область, г – прелингвальный вырост, д – затылочные доли, е – чешуя в задней части тела. lf – прелингвальный вырост; N1, N2 – передняя и задняя ноздри; isc, psc – внутренний и задний супраклейтральные шипы, ocl – затылочные доли. Масштаб, мм: б – 3; в, г – 4.5; д, е – 6.

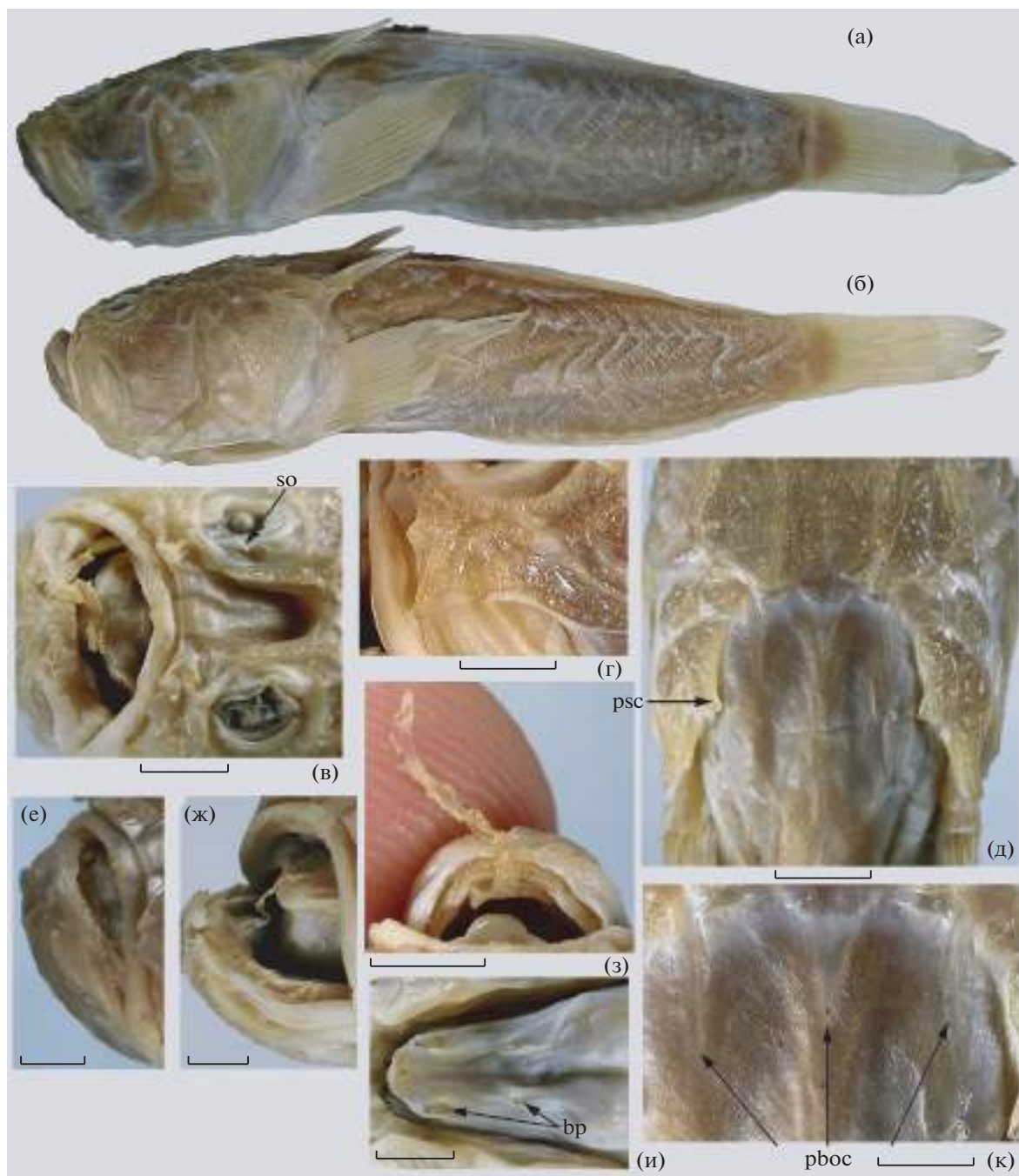


Рис. 2. *Uranoscopus cognatus*: RMNH 4884, SL 83 мм (а, в–ж, и, к) и RMNH 4843, SL 65 мм (б, з), паралектотипы *U. oligolepis*: а, б – общий вид; в – глаза и межглазничная ямка, г – преорбитальные шипы, д – затылочная часть черепа и предорсальная область, е – выросты губ; ж, з – прелингвальный вырост, и – pelvis, к – затылочная комиссура. br – базиптеригиальные шипы, pboc – задние ветви затылочной сейсмочувствительной комиссуры, so – супраокулярный усик, остальные обозначения см. на рис. 1. Масштаб, мм: в, е, ж – 4; г – 3.5; д, з – 5; и – 2; к – 2.5.

Д и а г н о з. Вид рода *Uranoscopus* с двумя парами базиптеригиальных шипов, с умеренно широкой межглазничной ямкой (ширина в 2.5–3.4 раза меньше длины, увеличивается с ростом), с тремя задними ветвями затылочной комиссуры, 54–57 поперечными рядами чешуй, с усиковидным выростом на верхнем крае глазного яблока.

О п и с а н и е¹. $DV + 14 (IV + 14 \frac{1}{2})$, $A 13 \frac{1}{2}$, $P 16$, $V i + 4$, $C v + I + 5 + 5 + I + iv(v)$; $vert. 25 (10 + 15)$.

¹ Составлено по паралектотипам *U. oligolepis*, первыми даны признаки экземпляра SL 83 мм, за ними в скобках – отличающиеся признаки экземпляра SL 65 мм. Отличающиеся признаки, доступные для оценки у голотипа *U. cognatus*, приведены в квадратных скобках.

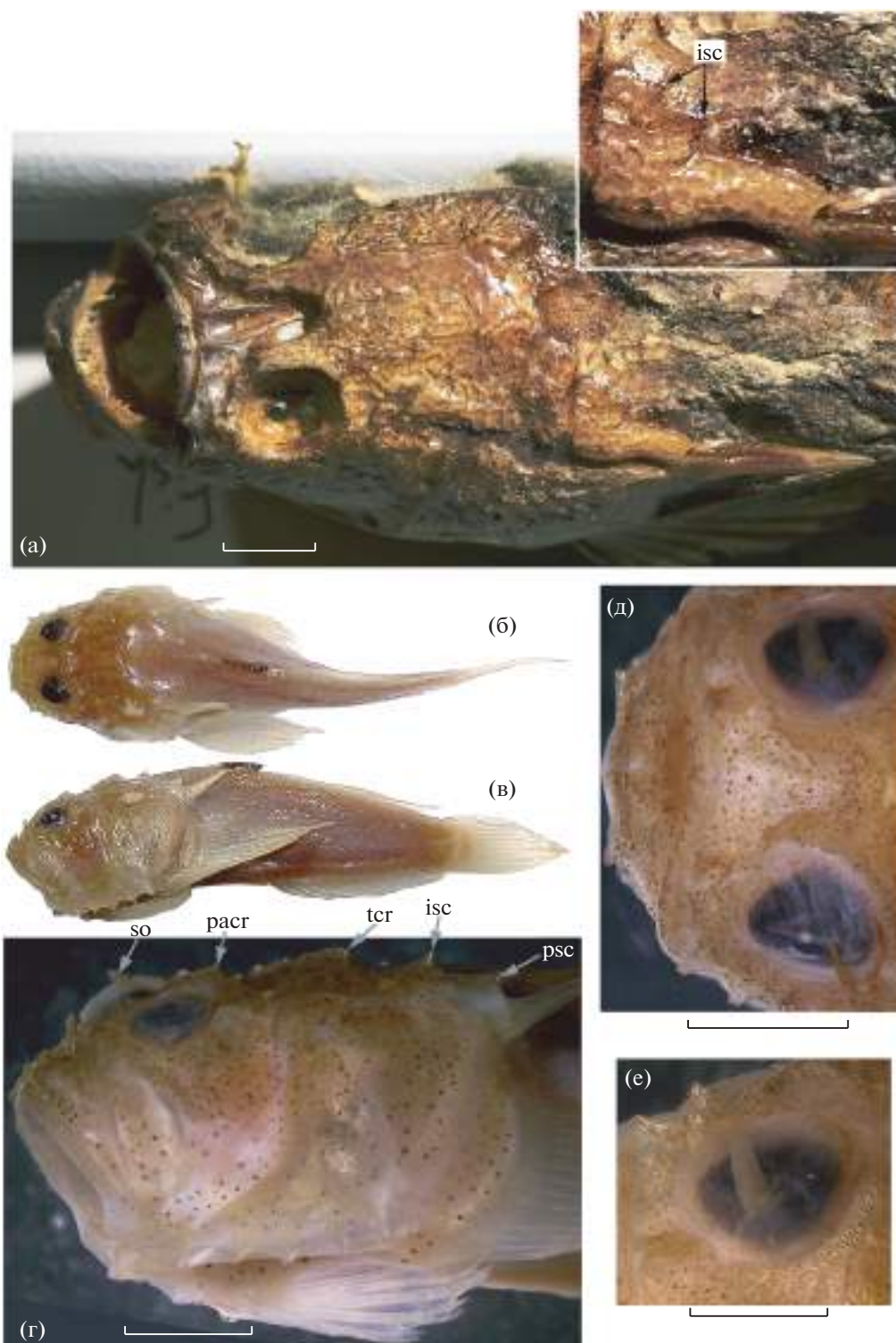


Рис. 3. *Uranoscopus cognatus*, голотип BMNH 1860.3.19.397a, верх головы (на врезке показана область supracleithrum) (а), и малёк ИО РАН № 3630, *SL* 22 мм (б–е): б, в – общий вид (б – сверху, в – сбоку); г – голова сбоку, д – межглазничная ямка, е – ошипление lacrimale и супраокулярный усик. pacr, tcr – соответственно парietальные и надвисочные гребни; остальные обозначения см. на рис. 1, 2. Масштаб, мм: а – 5; г, д – 2; е – 1.5.

Голова и тело отчётливо сжатые с боков, ширина головы равна или в 1.15 раза меньше её высоты (рис. 2а, 2б, 3а). Глаза не выступают над верхним профилем черепа, но латерально виден лишь нижний край орбит (рис. 2а). Покровные кости головы не покрыты кожей, с грубым гребенчато-бугорчатым орнаментом. Межглазничная ямка слабо или умеренно сужена (её ширина в 3.4 (3.1) раза меньше длины [у голотипа — примерно в 2.5 раза]), с широко закруглённой вершиной, слегка заходящей за линию, соединяющую задние края орбит [у голотипа немного не доходит до этой линии] (рис. 2в, 3а). У экземпляра *SL* 83 мм боковые стороны межглазничной ямки почти параллельны друг другу, тогда как у экземпляра *SL* 65 мм и у голотипа они отчётливо сходящиеся кзади. Обе ноздри трубковидные, передняя с ветвящимся придатком на вершине (рис. 2в). Преорбитальных шипов три, средний из них длинный и заострённый; первый и третий слабо развиты (рис. 2г) [у голотипа шипы выглядят более отчётливыми, но, возможно, это связано с тем, что образец сухой]. Супраорбитальные гребни простого строения, надвисочные и париетальные гребни хорошо выражены, поверхность крыши черепа между париетальными гребнями отчётливо желобовидно вдавлена; задние концы париетальных гребней образуют небольшие бугорки [у голотипа гребни на костях крыши черепа неотчётливые, дорсальная поверхность головы плоская]; затылочные доли слабо (*SL* 83 мм) (рис. 2д) или совсем не выражены. Нижняя губа несёт многочисленные выросты, в срединной трети раздвоенные у самых вершин или с короткими боковыми ответвлениями (у экземпляра *SL* 65 мм — только слегка раздвоенные); верхняя губа гладкая (рис. 2е). Верхний край *maxillare* с бугорковидным выступом примерно на середине длины; пластинка *maxillare* с резкими продольными гребнями. В челюстях острые конические зубы, в заднем отделе зубного ряда на *dentale* сильно увеличенные, клыковидные. На *praemaxillaria* зубы расположены в два отдельных ряда (у лектотипа непосредственно у симфиза — в три), зубы внутреннего ряда примерно в полтора раза крупнее наружных. На нижней челюсти в присимфизной части зубы в два, далее назад — в один ряд. Зубы на сошнике сидят в двух отдельных овальных зубных пятнах, как и на нёбных костях, мелкие. Прелингвальный вырост лентовидный, его боковые края фестончатые (рис. 2ж, 2з), будучи прижатым назад, немного не достигает (*SL* 83 мм) или слегка заходит за задний край межглазничной ямки. Верхний край глазного яблока с усиковидным придатком (рис. 2в); на нижней челюсти усика нет. Нижний край *praeorerculum* с четырьмя шипами, *suborerculum* с одним направленным вниз шипом. Дорсальный край *orerculum* у экземпляра *SL* 83 мм слегка восходящий, верхне-

задний угол кости закруглён; у экземпляра *SL* 65 мм — практически прямой, с отчётливо оттянутым верхнезадним углом; у голотипа — слабо наклонный к закруглённому верхнезаднему углу. Кожный край жаберной крышки с мелкими выростами, в нижней его трети постепенно сходящими на нет. *Supracleithrum* оканчивается коротким задним шипом, его внутренний край без развитых шипов (рис. 2д) [у голотипа — с двумя маленькими, но отчётливыми шипами (рис. 3а)]. Клейтральный шип очень длинный (2.4 (2.6) раза в длину головы), острый. У верхнего конца основания *P* имеется кожная лопасть. Базиптеригиальных шипов две пары (рис. 2и), передняя пара длиннее задней; клейтральные шипы *pelvis* недоразвиты у обоих экземпляров [имеются у голотипа].

Колючая и мягкая части *D* разделены. *P*, прижатый к телу, заходит за основание третьего—четвертого луча *A*. Верхнезадний край *P* прямой, лучи с шестого по восьмой наибольшие; длина лучей *V* прогрессивно увеличивается от первого луча к четвёртому, третий и пятый лучи примерно одинаковой длины. *S* усечённый. Тело покрыто циклоидной чешуёй, образующей на боках 57 (54) косоугольных рядов, вперёд не доходящих до заднего края плечевого пояса [у голотипа чешуйный покров сохранился очень плохо и точное число рядов не может быть подсчитано, но их число, по-видимому, было меньше 60]. Преддорсальная область и участок между боковыми линиями и основанием *D* абсолютно голые, без чешуи (рис. 2д, 2к). Поры боковой линии на её восходящем участке открываются на коротких ответвлениях; затылочная комиссура с тремя задними ветвями (рис. 2к), достигающими назад уровня заднего шипа *supracleithrum*. Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые. Брюхо с многочисленными тонкими продольными кожными гребешками.

Оба лейденских экземпляра депигментированы, сохранилась только чёрная окраска колючей части *D*. У голотипа окраска верха тела однотонно-коричневая, низ светлее, нижняя часть *P* и *S* жёлтая, колючая часть *D* чёрная, перепонка мягкой части *D* и *A*, по-видимому, слабо или совсем не пигментирована.

Измерения суммированы в таблице.

Малёк *SL* 22 мм (рис. 3б—3е). *DV* + 14, *A* 13½, *P* 16, *V* 1 + 4, *C* 6 + 1 + 5 + 5 + 1 + 4. Ширина головы в 1.18 раза меньше её высоты; ширина межглазничной ямки вдвое меньше длины, её вершина не достигает линии, соединяющей задние края орбит, боковые стороны параллельны друг другу (рис. 3д). Передняя ноздря в виде длинной трубочки, несущей на вершине несколько бугорковидных выступов, будучи прижата вперёд, достигает переднего края верхней губы. Задняя ноздря в виде полутрубки, в полтора раза короче передней, с двумя короткими выростами на вершине.

Морфометрические признаки рассматриваемых в статье видов рода *Uranoscopus*

Признак	<i>U. oligolepis</i> , лектотип RMNH 5941	<i>U. cognatus</i>			<i>U. batrachops</i> сп. нов., голотип ИО РАН № 3631	<i>U. ailius</i> sp. nov., голотип ИО РАН № 3632	<i>U. oculocirrhis</i> сп. нов., голотип ИО РАН № 3633
		RMNH 4884	RMNH 4883	ИО РАН № 3630			
<i>SL</i> , мм	110	83	65	22	82	115	108
		B % SL					
Длина головы	36.4	33.70	35.40	40.90	34.15	38.3	38.90
Высота головы	24.6	22.90	23.10	25.00	21.95	22.6	23.15
Максимальная ширина головы	28.2	19.90	23.10	29.55	21.95	27.8	29.60
Максимальная высота тела	27.3	23.50	23.10	22.70	26.80	23.5	25.00
Минимальная высота тела	11.8	12.05	11.50	11.40	11.60	10.9	11.10
Длина хвостового стебля	11.8	9.00	6.90	9.10	11.00	12.2	13.90
Первое преддорсальное расстояние	36.4	36.15	35.40	43.20	39.00	40.9	44.40
Второе преддорсальное расстояние	50.9	50.60	46.15	54.55	51.20	56.5	58.30
Преанальное расстояние	52.7	55.40	49.20	56.80	54.90	59.1	55.60
Превентральное расстояние	20.0	15.70	15.40	22.70	15.85	18.3	15.70
Длина <i>P</i>	29.1	24.10	29.20	31.80	24.40	27.0	25.90
Длина <i>V</i>	24.6	16.90	18.50	20.50	15.85	23.5	22.20
Длина <i>C</i>	24.6	24.10	27.70	25.00	35.40	27.0	25.50
Длина рыла	3.6	2.40	3.10	3.40	3.70	4.8	4.20
Горизонтальный диаметр глаза	5.5	5.40	5.40	8.20	6.10	6.1	6.90
Ширина костного межглазничного промежутка	8.2	4.20	6.15	8.00	4.90	7.8	8.80
Длина межглазничной ямки	7.3	7.20	7.70	9.10	7.90	7.4	8.30
Ширина межглазничной ямки на уровне середины глаза	3.9	3.00	2.50	4.60	1.80	5.2	5.10
Преорбитальная длина	5.0	4.20	6.15	6.80	4.90	5.2	5.60
Ширина промежутка между верхними краями жаберных отверстий	22.7	19.30	20.00	20.50	18.30	20.0	18.50
Расстояние между вершинами заглоточных долей (при их отсутствии, задними концами парietальных гребней)	8.2	6.00	5.40	9.10	6.10	5.2	5.60
Длина клейтрального шипа	8.2	13.90	13.85	11.40	14.60	9.6	9.70
Длина прелингвального выроста	3.2+	10.90	15.40	25.00	2.40	0	25.90

Скульптура покровных костей головы слабая, гребенчато-ячеистая, но гребни и бугорки на костях сильно развиты. Передний конец *frontale* образует отчётливый шипик у передневерхнего края орбиты; задневерхний костный край орбиты приподнят в виде валика; надвисочные гребни ребровидные, париетальные гребни высокие и оканчиваются треугольными выступами (рис. 3г). Все гребни головы несут тупые бугорки. Инфраорбитальные кости несут сильные тупые бугорки, имеющие вид шипиков (рис. 3е). Хорошо развит шипик в области головки *hyomandibulare* и у вершин нижнечелюстных гребней. Нижняя губа с множественными короткими выростами, на верхней имеется только один бугорковидный вырост на симфизе *praemaxillaria*. Прелингвальный вырост лентовидный, с фестончатыми боковыми краями, назад достигает заднего края черепа. Верхний край глазного яблока с крупным усиковидным придатком, длина которого составляет около половины диаметра глаза (рис. 3г–3е). Дорсальный край *operculum* с отчётливо оттянутым кверху верхнезадним углом. Клейтральные шипы *pelvis* и две пары базиптеригиальных шипов хорошо развиты. *P*, прижатый к телу, достигает основания пятого луча *A*. *S* слабо закруглённый. Чешуя совершенно не развита. Затылочная комиссура с тремя очень короткими задними ветвями. В остальном соответствует описанным выше более крупным экземплярам, измерения приведены в таблице. По сравнению с более крупными экземплярами малёк выделяется более крупной головой, большей величиной глаза, гораздо более длинным прелингвальным выростом, большей величиной межглазничного промежутка и ямки, преорбитальной длиной и расстоянием между задними концами париетальных гребней, более задним положением *D* и несколько более длинными парными плавниками.

Пигментация представлена трудноразличимыми (видна только под бинокляром) буроватыми хроматофорами на дорсолатеральной поверхности тела, множественными точечными чёрными меланофорами на верхней и боковых сторонах головы, в преддорсальной области, в основании *P* и в верхней половине боков туловища назад примерно до конца прижатого к телу *P* и единичными – на боковых сторонах хвостового стебля. Плавники не окрашены (рис. 3б, 3в). Ноздри и прелингвальный вырост не пигментированы, супраокулярный усик буроватый.

Номенклатурные замечания

Хорошо известный в литературе вид *U. cognatus* характеризуется трубковидными ноздрями, из которых передняя несёт на вершине пучок филламентов, а у задней задняя стенка гораздо выше передней, и двумя парами базиптеригиальных от-

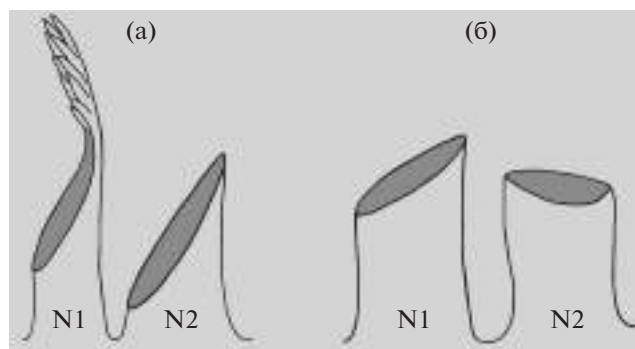


Рис. 4. Форма носовых трубочек (схематично) *Uranoscopus cognatus* (а) и *U. oligolepis* (б), обозначения см. рис. 1.

ростков (Kishimoto, 2001)²; последний признак уникален в пределах семейства и справедливо рассматривается в качестве аутапоморфии (Vilasri, 2013). Строение ноздрей также специфично – как наличие дистальных филламентов у передней ноздри, так и форма задней, поскольку у других видов, имеющих трубковидную заднюю ноздрю (*U. chinensis*, *U. kishimotoi*), и передняя, и задняя её стенки примерно равной высоты (рис. 4). Два синтипа *U. oligolepis* от Суматры и Явы по этим и ряду других признаков полностью соответствуют виду *U. cognatus*. Третий синтип (от Японии) безусловно не конспецифичен остальным и определён мною, как *U. chinensis*. Первописание Бликера (Bleeker, 1879) основано на четырёх экземплярах длиной (общей?) от 81 до 148 мм от Суматры, Явы, Амбоины и Японии. Амбонский экземпляр, по-видимому, утрачен, а три других хранятся в коллекции RMNH с пометкой “синтипы”. В Каталоге рыб (Fricke et al., 2021) типовой статус этих экземпляров указан под вопросом. Я считаю сомнения в типовой принадлежности данных рыб малообоснованными. Размеры экземпляров (83, 103 и 139 мм *TL*) не слишком отличаются от указанных в первописании, а расхождения могут быть объяснены временем хранения и/или методикой измерений. Основным диагностическим признаком *U. oligolepis* признаётся малое число рядов чешуй на боках тела (38). Этот подсчёт совпадает со сделанным мною для синтипа RMNH 5941 из Нагасаки, однако столь низкое число рядов является несомненной аберрацией и обусловлено реверсией чешуй в задней части тела (рис. 1е). Это явление нередко у видов *Uranoscopus*, хотя в других известных мне случаях выраже-

² Еще два признака (редукция супраклейтральных шипов и скошенный назад верхний край жаберной крышки), приводимые Кишимото (Kishimoto, 2001) для этого вида, по моим данным, подвержены индивидуальной изменчивости и не пригодны в диагностических целях. Кроме того, на наличие супраклейтральных шипов (“scapular spines”) указано уже в первописании *U. cognatus* (Cantor, 1849. P. 1005).

но в значительно меньшей степени. Таким образом, данный признак не имеет диагностической значимости, но он свидетельствует о том, что экземпляр RMNH 5941 входит в типовую серию и что основной диагностический признак вида у Бликера основан именно на нём. У двух других синтипов из вод Зондских островов число рядов чешуй заметно большее (52–57). В первоописании Бликера также указана окраска верхнебоковой поверхности тела как состоящая из нерегулярных розоватых или розово-жёлтых пятен, что соответствует таковой у *U. chinensis*. Прочие признаки, указанные в первоописании *U. oligolepis*, не имеют диагностической ценности. Учитывая, что экземпляр RMNH 5941 в наибольшей степени согласуется с первоописанием, я выделяю его в качестве лектотипа вида *U. oligolepis*, и это название оказывается старшим синонимом *U. chinensis* и валидным названием для данного вида (*U. flavipinnis* Kishimoto, 1987 = *U. chinensis* Guichenot, 1882 = *U. oligolepis* Bleeker, 1879). Паралектотипы RMNH 4883 и 4884 отнесены к виду *U. cognatus*.

Следует отметить, что на конспецифичность *U. asper* sensu Bleeker (1853) виду *U. flavipinnis* (= *U. chinensis*) указал еще Кишимото (Kishimoto, 1987), однако работу Бликера 1853 г. с первоописанием *U. oligolepis* и отождествлением с этим видом его "*U. asper*" Кишимото не обсуждал. Позднее Кишимото (Kishimoto, 2001) применял название "*U. oligolepis*" для вида, называемого мною *U. alius* sp. nov. и не имеющего ничего общего с типовой серией *U. oligolepis*. В коллекции RMNH имеется рукописная этикетка Р. Брюсса (R. Brüss) с выделением экземпляра RMNH 5941 в качестве лектотипа *U. oligolepis*, однако это не было опубликовано.

Uranoscopus batrachops Prokofiev, sp. nov.

(рис. 5)

Материал. Голотип ИО РАН № 3631, *SL* 82 мм (рис. 5а), Индия, у устья р. Хугли, глубина 20 морских саженей (36.6 м), оттертрал, получено с экспериментального индийского траулера (Калькутта), НИС "Витязь", рейс 33, проба 741, 23.02.1961 г.

Диагноз. Вид рода *Uranoscopus* с двумя парами базиптериговых шипов, с очень узкой межглазничной ямкой (ширина в 4.4 раза меньше длины при *SL* 82 мм), с шестью задними ветвями затылочной комиссуры, с около 65 поперечными рядами чешуй, без усиковидного выроста на глазном яблоке.

Описание. *D* IV + 14, *A* 14, *P* 17 (i + 15 + ii), *V* i + 4, *C* vi + I + 5 + 5 + I + v; *vert.* 25 (10 + 15).

Голова и тело заметно сжатые с боков, ширина головы равна её высоте. Глаза расположены дорсолатерально, верхний край глаз выступает над

верхним профилем черепа. Покровные кости головы не покрыты кожей, с грубым бугорчатым и гребенчато-бугорчатым орнаментом. Межглазничная ямка узкая (её ширина в 4.4 раза меньше длины), с широко закруглённой вершиной, немного не достигающей линии, соединяющей задние края орбит (рис. 5б). Передняя ноздря трубковидная, на вершине несёт пучок усиковидных придатков на узком основании; задняя открывается полутрубкой, у которой передний край заметно ниже заднего; высота трубочки передней ноздри без придатка в 1.5 раза больше таковой задней ноздри (рис. 5г). Преорбитальных шипов 3/4, антеромедиальный угол *lacrimal* справа выступает в виде маленького шипа; второй (справа третий) шип намного длиннее остальных, последующий за ним шип едва намечен (рис. 5д). Гребни и бугорки крыши черепа плохо выражены, хорошо заметны лишь париетальные гребни, которые в задней половине более отчётливы (рис. 5ж); поверхность крыши черепа плоская; затылочные доли не развиты. Нижняя губа несёт около 22 выростов, большей частью коротко разветвлённых на вершине (некоторые – с двумя боковыми веточками, самые крайние – бугорковидные); верхняя губа гладкая, лишь посередине симфиза имеется короткий выступ, по бокам которого сидят несколько коротких усиковидных выростов (рис. 5д). Верхний край *maxillare* с бугорковидным выступом на уровне нижнего края инфраорбитальных костей, пластинка – с тонкими продольными гребнями. В челюстях острые конические зубы, более крупные на *dentalia*, чем на *praemaxillaria*. На *praemaxillaria* непосредственно у симфиза зубы наиболее крупные, расположены в три нечётких ряда, далее назад зубы сидят в два чётко разделённых ряда, в наружном они крупнее и более расставлены. Нижнечелюстные зубы у симфиза в два ряда, далее назад однорядные. Зубы на сошнике мелкие, конические, образуют два разделённых, поперечно вытянутых зубных пятна, в которых они сидят в два ряда; на нёбных костях зубы более крупные, в один ряд, по четыре с каждой стороны. Прелингвальный вырост короткий, треугольный, с нитевидно оттянутой вершиной, конец которой, будучи прижатым кпереди, достигает края нижней губы (рис. 5в). Усиковидных придатков на глазном яблоке и на нижней челюсти нет (рис. 5д, 5ж). Нижний край *praepreoperculum* с четырьмя расставленными шипами, *suboperculum* с одним направленным вниз шипом. Дорсальный край *operculum* прямой. Кожный край жаберной крышки с мелкими выростами, в нижней его трети сходящими на нет. *Supracleithrum* оканчивается коротким задним шипом и несёт два шипа на внутреннем крае (рис. 5ж), из которых передний короче заднего. Клейтральный шип очень длинный (2.3 раза в длине головы), острый. У верхнего конца основания *P* имеется

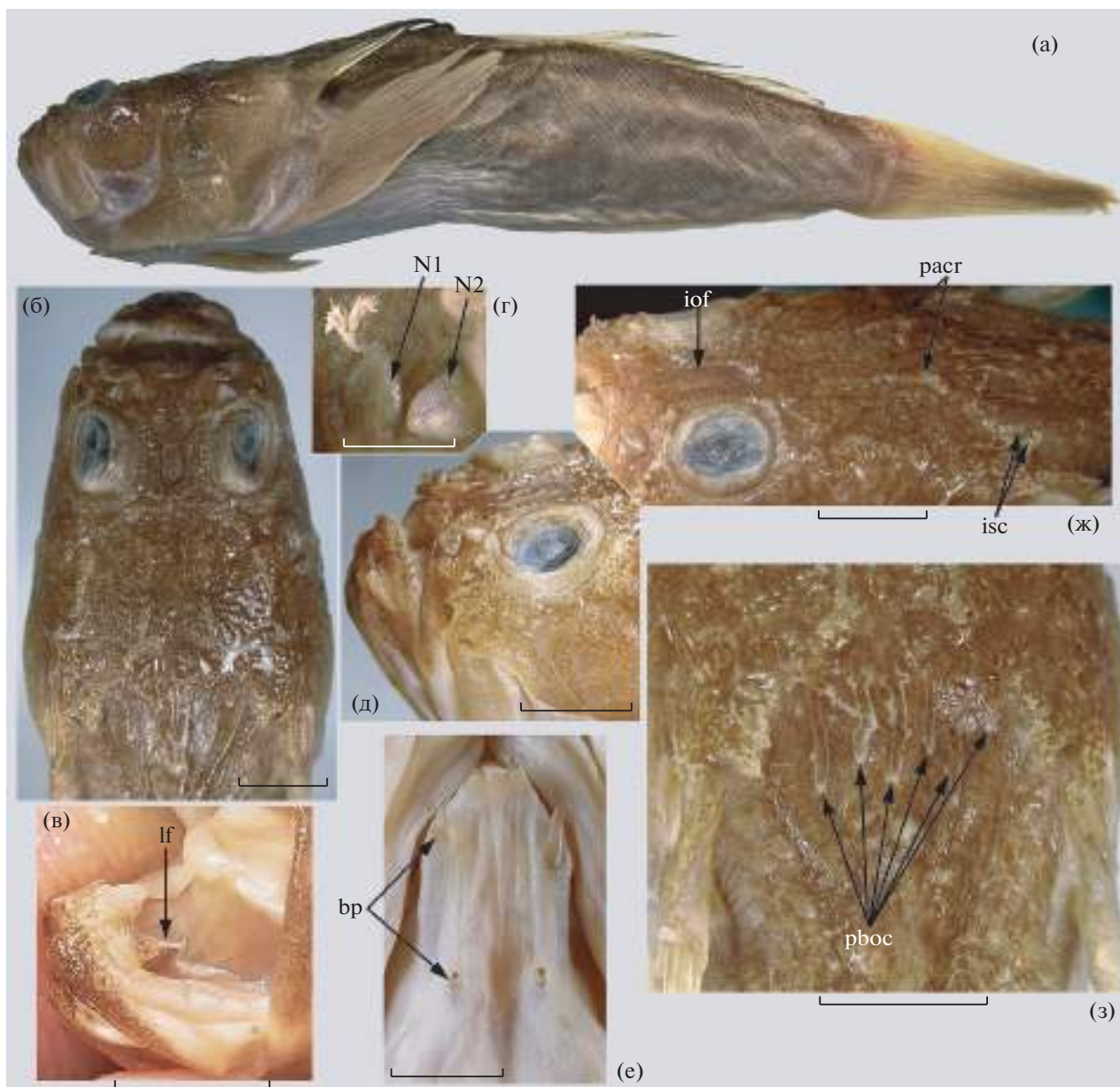


Рис. 5. *Uranoscopus batrachops* sp. nov., голотип ИО РАН № 3631, SL 82 мм: а — общий вид, б — голова сверху, в — прелингуальный вырост, г — ноздри, д — глаз и преорбитальная область, е — pelvis, ж — верх головы дорсолатерально, з — затылочная комиссура. iof — межглазничная ямка, остальные обозначения см. на рис. 1–3. Масштаб, мм: а, б, г–е, з — 5; в — 2, ж — 3.

хорошо выраженная кожистая лопасть. Базиптеригиальных шипов две пары (рис. 5е), передняя пара длиннее задней.

Колючая и мягкая части *D* соприкасаются. *P*, прижатый к телу, достигает вертикали, проходящей между основаниями второго и третьего лучей *A*. Верхнезадний край *P* прямой, слабо выраженный за счёт того, что наибольшие лучи этого плавника — с пятого по седьмой, вершина плавника плавно закруглена. Длина лучей *V* прогрессивно увеличивается от первого луча к четверто-

му, третий и пятый лучи равны и немного короче четвертого. *S* усечённый. Тело покрыто мелкой циклоидной чешуёй, образующей на боках около 65 косых рядов, вперёд не доходящих до заднего края плечевого пояса. Преддорсальная область и участок между боковыми линиями и основанием *D* абсолютно голые, без чешуи. Поры боковой линии на её восходящем участке (до начала мягкой части *D*) открываются на хорошо развитых дорсальных и вентральных ответвлениях; затылочная комиссура с шестью длинными задними вет-

вами (рис. 5з). Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые. Брюхо с многочисленными тонкими продольными кожрыми гребешками.

Окраска верхней части головы и тела коричневая, однотонная, снизу светлеющая; вентральная поверхность головы, грудь и брюхо чисто-белые. Перепонка колючей части *D* интенсивно-чёрная, лучи мягкой части *D* и дистальный конец *C* затемнены; перепонка и лучи *P* с мелкими точечными меланофорами, значительно лучше развитыми в нижней половине плавника; *V* и *A* совершенно не пигментированы. Ротожаберная полость светлая, прелинвальный филламент с меланофорной пигментацией. Трубочки обеих ноздрей пигментированы не сильнее окружающей их поверхности рыла.

Измерения см. в таблице.

Этимология. Название (от греч. “batrachos” (лягушка) и “ops” (глаз)) отражает характерно выступающие в профиль глаза у нового вида.

Сравнительные замечания. Новый вид отличается от *U. cognatus* сильнее выступающими вверх глазами, более узкой межглазничной ямкой (1.8% против 2.5–3.0% *SL* при *SL* < 85 мм), отсутствием супраокулярного усика, шестью (против трёх) задними ветвями затылочной комиссуры, формой прелинвального выроста и более мелкой чешуёй (65 рядов против 52–57). В литературе эти два вида, по-видимому, не разделяли. Результаты изучения митогенома *U. cognatus* из вод Малайзии и Таиланда показали, что поддержка кластеризации выборок из разных районов низкая (Gan et al., 2019), что может быть связано со сборной природой материала. Голотип *U. cognatus* (BMNH 1860.3.19.397a) представляет собой сухой гербарный образец (левая сторона тела), на котором большинство вышеописанных отличий установить невозможно. Однако голотип *U. cognatus* имеет явно более широкую межглазничную ямку (рис. 3а, 5б) и более крупную чешую (хотя точное число рядов чешуй подсчитать невозможно, их явно меньше 60). На этих основаниях название *U. cognatus* не может быть применено к описываемому виду.

Uranoscopus alius Prokofiev, sp. nov.

(рис. 6)

Uranoscopus oligolepis (non Bleeker, 1879): Kishimoto, 2001. P. 3523, 3528.

Материал. Голотип ИО РАН № 3632, *SL* 115 мм (рис. 6а), банка Сая-де-Малья, НПС “Профессор Месяцев”, рейс 12, трал 10.

Диагноз. Вид рода *Uranoscopus* с одной парой базиптерициальных отростков, без чешуи на верхней стороне тела между ветвями боковой линии, с простой задней ноздрей, с одним внутренним супраклейтральным шипом, четырьмя или пятью преоперкулярными шипами, слабыми, но

отчётливыми поперечным постокулярным, парие-тальными и надвисочными гребнями крыши черепа, без затылочных долей, с 46 поперечными рядами чешуй на боках тела, с боковыми краями *relvis*, расходящимися к вершине, без рисунка на дорсальной стороне тела (у выцветших коллекционных экземпляров точечные меланофоры концентрируются в нижних двух третях боков тела и в базальной трети *P*).

Описание. *DV* + 13, *A* 13 ½, *P* 17 (i + 15 + ii), *Vi* + 4, *Cv* + I + 5 + 4 + I + iv; *vert.* 24 (10 + 14). Ширина головы в 1.2 раза больше её высоты. Покровные кости головы не покрыты кожей, с грубым бугорчатым и гребенчатым орнаментом. Межглазничная ямка широкая (её ширина только в 1.4 раза меньше длины), коническая, с широко закруглённой вершиной, не достигающей линии, соединяющей задние края орбит. Передняя ноздря трубковидная, задняя открывается овальным отверстием с немного приподнятыми краями. Преорбитальных шипов три, средний из них значительно длиннее остальных, первый шип отчётливый, третий – едва намечен; антеромедиальный край *lacrimal* перед орбитой образует валиковидный выступ, не продолжающийся в шип (рис. 6б). Гребни и бугорки крыши черепа низкие и слабые, поверхность крыши черепа плоская; затылочные доли не развиты, но задняя часть парие-тальных гребней приподнята, образуя невысокие выступы. Надвисочные гребни почти столь же отчётливы, как и парие-тальные. Супраорбитальный гребень не образует выступа у верхнезаднего края орбиты или позади него; эти гребни соседних сторон соединены поперечным посторбитальным гребнем (рис. 6в–6д). Нижняя губа несёт около 35 выростов, длинных, с простыми вершинами в средних двух третях, бугорковидных в боковых третях губы; верхняя губа несёт около 22 бугорковидных выростов, которые лишь непосредственно у симфиза *praemaxillaria* приобретают вид коротких усиков (рис. 6е). В челюстях острые конические зубы; на *praemaxillaria* они расположены в два разобшённых ряда, во внутреннем ряду зубы явно крупнее. Нижнечелюстные зубы в один ряд, непосредственно у симфиза – в два. Зубы на сошнике в три ряда, образуют два разделённых, поперечно вытянутых зубных пятна; на нёбных костях – однорядные. Нет никаких следов прелинвального выроста. Усиковидных придатков на глазном яблоке и на нижней челюсти нет (рис. 6в–6д). Нижний край *praoperculum* слева с четырьмя, справа с пятью шипами, *suboperculum* с одним направленным вниз шипом. Дорсальный край *operculum* восходящий от sustentивной головки к верхнезаднему углу. Кожный край жаберной крышки с мелкими выростами. *Supracleithrum* оканчивается острым шипом и несёт ещё один заострённый шип на внутреннем крае (рис. 6в). Клейтральный шип длинный и

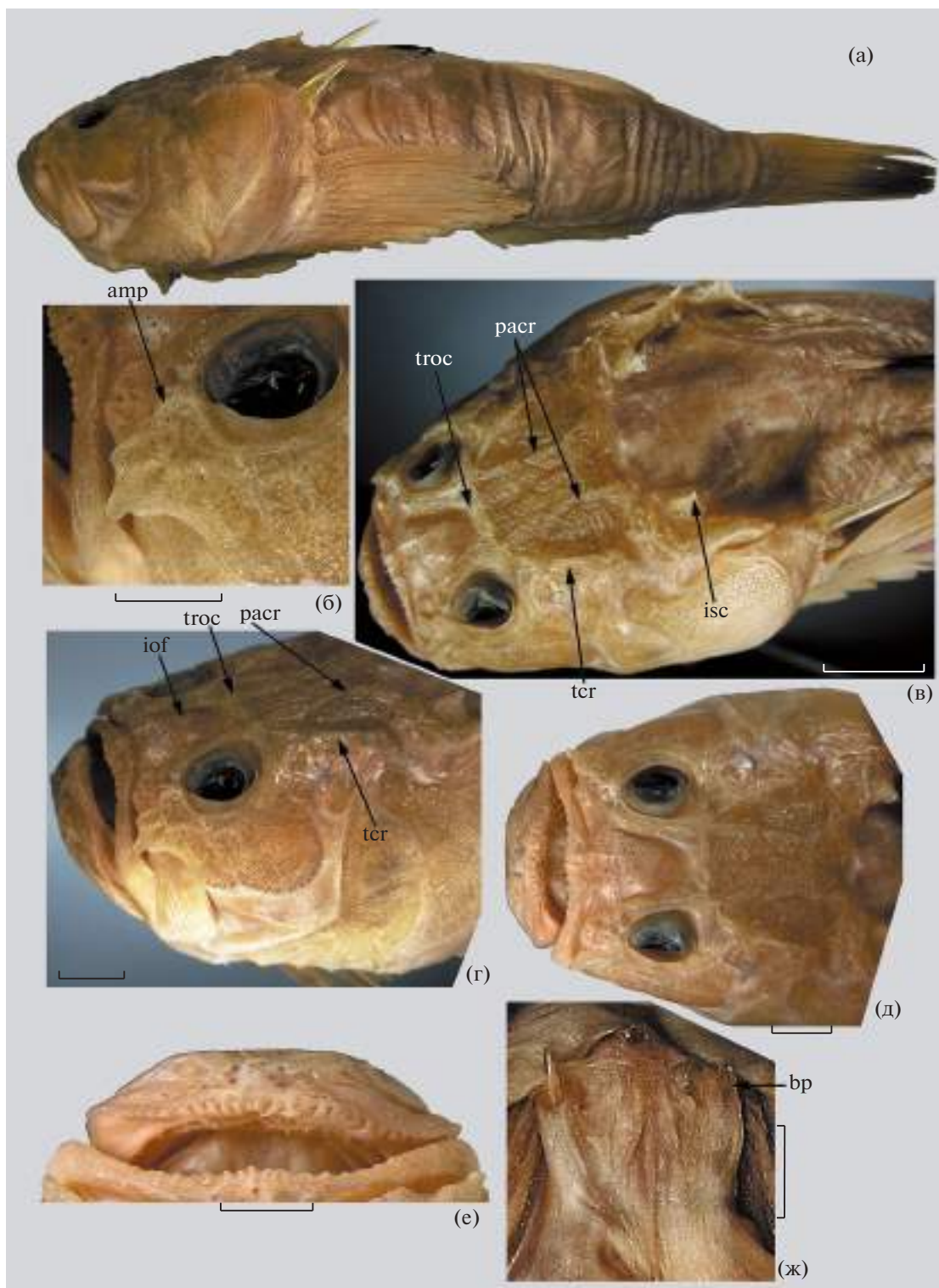


Рис. 6. *Uranoscopus alius* sp. nov., голотип ИО РАН № 3632, *SL* 115 мм: а – общий вид, б – глаз и преорбитальная область, в – голова и преддorsальная область сверху, г – голова дорсолатерально, д – крыша черепа и межглазничная ямка, е – выросты губ, ж – pelvis. amp – антеромедиальный выступ lacrimale, troc – поперечный заглазничный гребень, остальные обозначения см. на рис. 1, 3, 5. Масштаб, мм: б, г–ж – 5; в – 10.

острый. У верхнего конца основания *P* имеется небольшая кожистая лопасть. Базиптеригиальных шипов одна пара (рис. 6ж).

Колючая и мягкая части *D* снаружи разделены небольшим промежутком (около трети длины орбиты). *P*, прижатый к телу, достигает вертикали основания четвёртого луча *A*. Верхнезадний край *P* прямой, вершина плавника плавно закруглена, лучи с седьмого по девятый самые длинные. Длина лучей *V* прогрессивно увеличивается от первого луча к четвёртому, третий и пятый лучи равны и немного короче четвёртого. *S* усечённый. Тело покрыто циклоидной чешуёй, образующей на боках около 46 косых рядов на левой стороне (с правой стороны чешуйные ряды инвертированы в задней трети туловища), вперёд не доходящих до заднего края плечевого пояса. Предорсальная область и участок между боковыми линиями и основанием *D* абсолютно голые, без чешуи (рис. 6в). Поры боковой линии на её восходящем участке (до начала мягкой части *D*) открываются на коротких дорсальных и вентральных ответвлениях; затылочная комиссура с тремя короткими задними ветвями, не достигающими линии, проведённой через вершины внутренних супраклейтральных шипов соседних сторон. Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые. Брюхо с многочисленными тонкими продольными кожными гребешками.

Окраска. Голотип обесцвечен, лишь при увеличении на боках тела видна лишь очень мелкая тёмная меланофорная пигментация, меланофоры в нижней половине боков тела заметно более крупные, но редкие. Преорбитальная область и вершина нижней челюсти в разреженных чёрных точках. Плавники, кроме дистальной половины *S* и колючей части *D*, не пигментированы, но в основании *P* имеются многочисленные, не различимые невооружённым глазом точечные меланофоры (в дистальных двух третях *P* они совершенно отсутствуют). Дистальный конец *S* затемнён, лучи и перепонки четырёх передних колючих лучей *D* (кроме основания) интенсивно-чёрные.

Измерения см. в таблице.

Этимология. Название вида от латинского “*alius*” – другой, не тот, который нужен, в связи с тем, что ранее к нему применялось название *U. oligolepis*, в действительности принадлежащее иному, притом совершенно непохожему виду.

Сравнение. Новый вид очень похож на *U. marmoratus* Cuvier, 1829 (рис. 7), однако при непосредственном сравнении голотипов были выявлены следующие различия: у нового вида супраорбитальные гребни совершенно плоские, тогда как у *U. marmoratus* они образуют отчётливые бугорки позади глаз (рис. 7а); затылочные доли совершенно отсутствуют; задний край maxillare спрямлён, тогда как у *U. marmoratus* он отчётливо

скошен к нижнезаднему углу (рис. 7а); выросты верхней губы бугорковидные или сосочковидные (усиковидные у *U. marmoratus*) (рис. 6е, 7б); pelvis расширен кпереди, а не наоборот (рис. 6ж, 7г); чешуйные ряды на боках не доходят до заднего края плечевого пояса и их число заметно меньшее (~46 против ~58). В настоящее время оба голотипа обесцвечены, однако на дорсальной поверхности голотипа *U. marmoratus* прослеживаются остатки тёмного рисунка, отграничивающего крупные белые пятна (рис. 7в). В первоописании даётся следующая характеристика прижизненной окраски голотипа *U. marmoratus*: “tout le dos est marbré de taches rondes, pâles, serrées et un peu mêlées, sur un fond brun” – вся спина пятнистая с круглыми, светлыми, плотно сидящими и слегка смешанными пятнами на коричневом фоне (Cuvier, 1829. P. 305). Кишimoto описывает прижизненную окраску для своего “*U. oligolepis*” как «однотонно-оливково-коричневую» (Kishimoto, 2001. P. 3528). У голотипа *U. aliis* sp. nov. никаких следов пигментации на дорсальной поверхности тела не прослеживается.

Uranoscopus oculocirrhis Prokofiev, sp. nov.

(рис. 8)

Материал. Голотип ИО РАН № 3633, *SL* 108 мм (рис. 8а), 17°09′–17°07′ с. ш. 71°53′–71°51′ в. д., 118–133 м, НИС “Витязь”, рейс 33, станция 4863, проба 344, оттертрал, длина троса 500 м, время лова 11:55–12:30, 07.12.1960 г.

Диагноз. Вид рода *Uranoscopus* с одной парой базиптеригиальных отростков, с регулярными рядами чешуй между колючей частью *D* и боковой линией и небольшим участком чешуи в предорсальной области (рис. 8б), с простой задней ноздрей, с одним внутренним супраклейтральным шипом, четырьмя преоперкулярными шипами, без затылочных долей, с однорядными нижнечелюстными зубами, длинным лентовидным прелингвальным выростом и с усиковидным выростом на верхнем крае глазного яблока (рис. 8в).

Описание. *D* V + 12, *A* 12, *P* 18 (i + 16 + i), *V* i + 4, *C* vi + I + 5 + 4 + I + v; *vert.* 24 (10 + 14). Ширина головы в 1.3 раза больше её высоты. Покровные кости головы не покрыты кожей, с грубым бугорчатым и гребенчатым орнаментом. Межглазничная ямка конической формы (ширина в 1.6 раза меньше длины) с широко закруглённой вершиной, достигающей линии, соединяющей задние края орбит. Передняя ноздря трубковидная, задняя в виде продольно вытянутой щели с приподнятыми краями. Преорбитальных шипов три, средний из них значительно длиннее примерно равных и слабо обозначенных первого и третьего (рис. 8г); антеромедиальный край lacrimale образует маленький бугорок перед орбитой. Супраорбитальные гребни на frontalia образуют

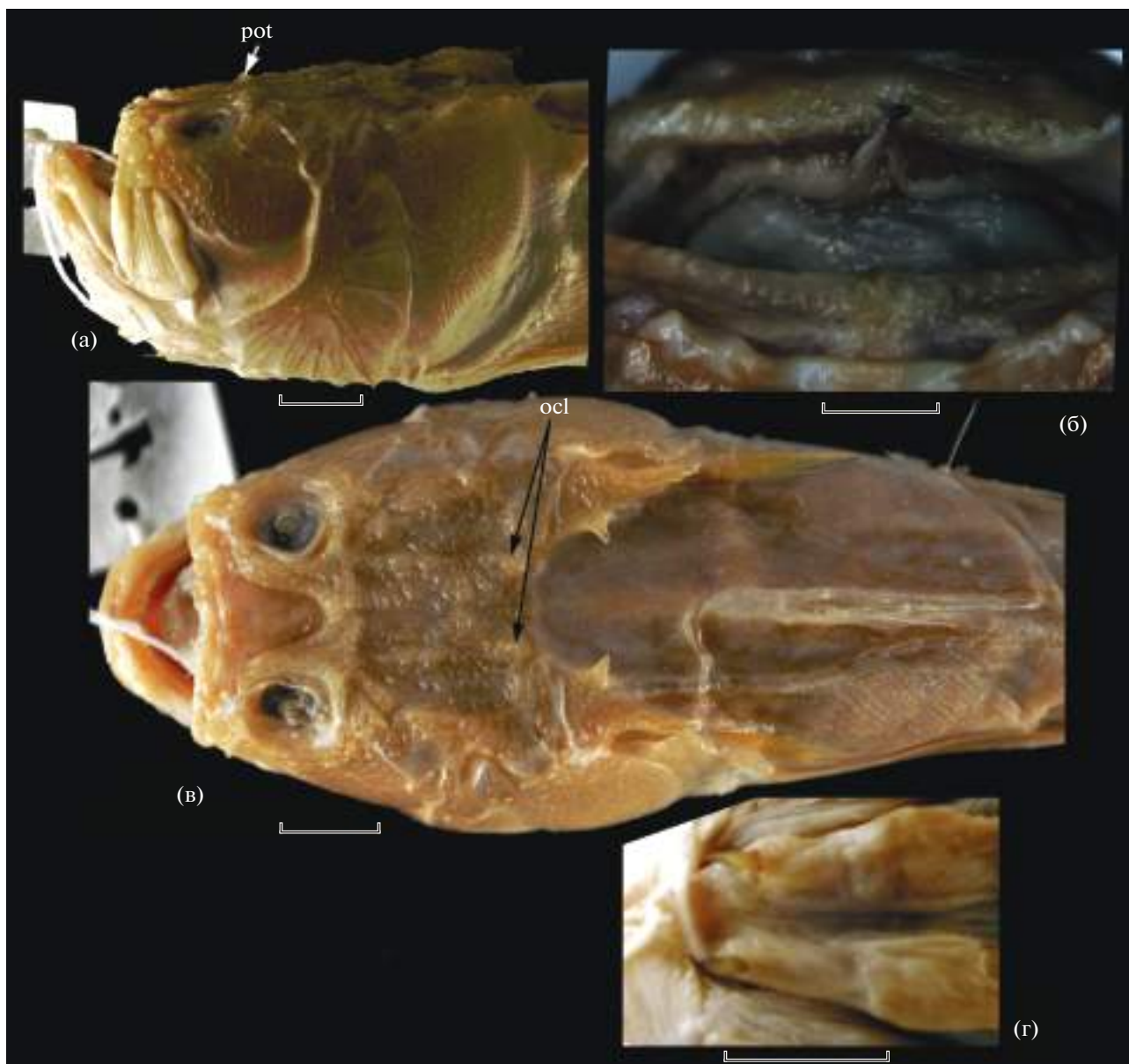


Рис. 7. *Uranoscopius marmoratus*, голотип MNHN 0000-5254: а – голова сбоку, б – выросты губ и прелингвальный вырост, в – голова и предорсальная область сверху, г – pelvis. pot – заглазничный бугорок, остальные обозначения см. на рис. 1. Масштаб, мм: а, б, г – 5; в – 2.5.

небольшие, но отчётливые бугорки кзади и кнутри от орбит, не соединенные поперечным гребнем; отграниченное вдавление в заглазничной части frontalia не выражено; надвисочные и парietальные гребни отчётливые, поверхность крыши черепа между ними слабо вогнута; затылочные доли не развиты. Нижняя губа несет 24 длинных ресницевидных выроста с простыми вершинами; верхняя губа гладкая (рис. 8д). В челюстях острые конические зубы; на praemaxillaria они расположены в два разобщённых ряда, во внутреннем ряду зубы заметно крупнее. Нижнечелюстные зубы однорядные. На сошнике острые конические зу-

бы образуют два разделённых, поперечно вытянутых зубных пятна (до трёх рядов зубов в ширину); на нёбных костях такие же зубы в один ряд. Прелингвальный вырост (рис. 8д) длинный (1.5 раза в длине головы), лентовидный, в основании расширенный, в базальной трети своей длины с хорошо развитой по краям бахромой. Конец извлечённого из пасти и прижатого назад прелингвального выроста достигает заднего края нейрокrania. На глазном яблоке имеется усиковидный придаток, длина которого в 4.5 раза меньше диаметра глаза (рис. 8в). Нижний край praeperculum с четырьмя шипами, suboperculum с од-

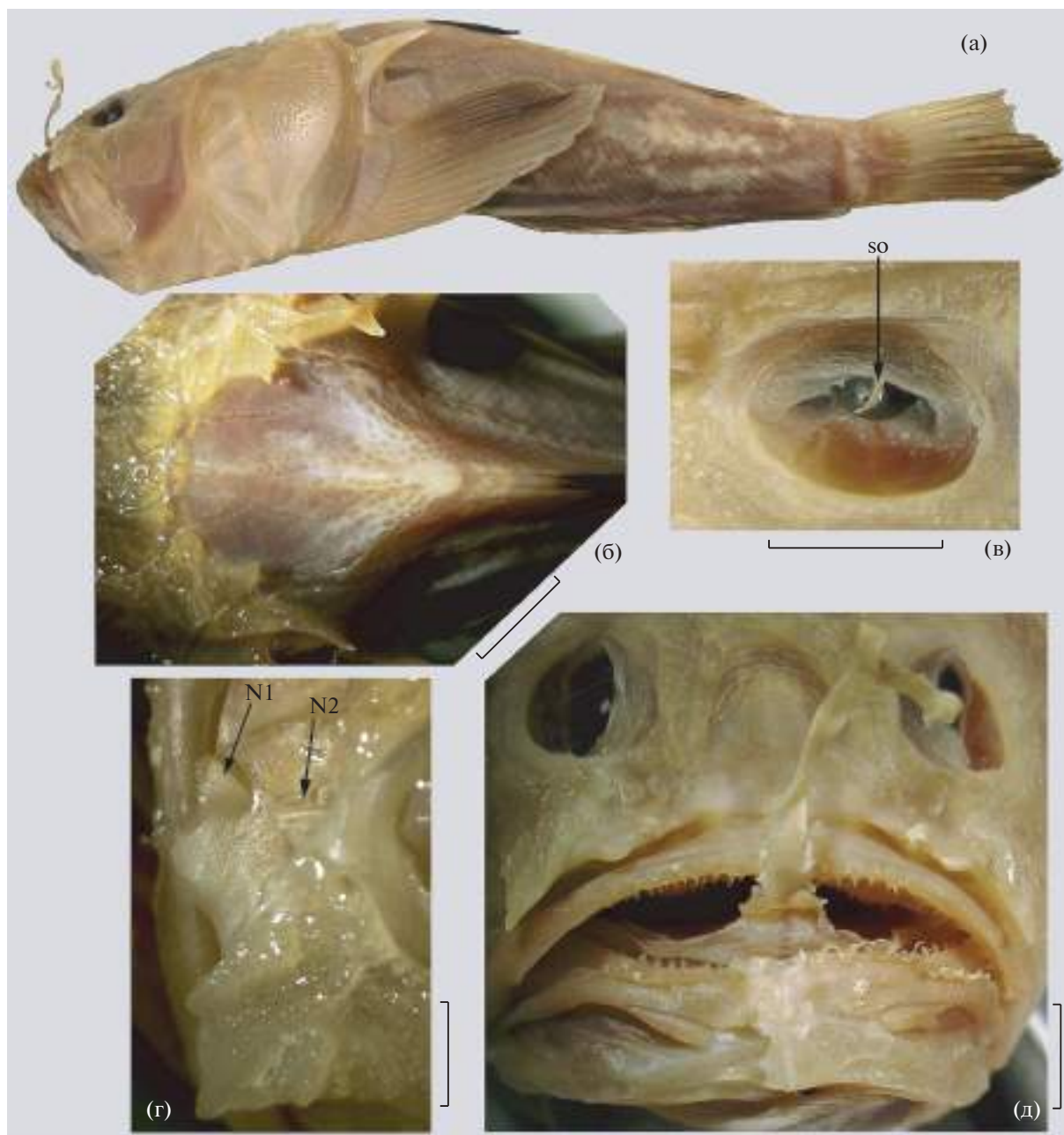


Рис. 8. *Uranoscopus oculoscirrhus* sp. nov., голотип ИО РАН № 3633, *SL* 108 мм: а – общий вид, б – затылочный край черепа и предорсальная область, в – супраокулярный усик, г – преорбитальная область, д – выросты губ и прелингвальный вырост. Обозначения см. на рис. 1, 2. Масштаб, мм: б – 10, в – 2.5; г, д – 5.

ним направленным вниз шипом. Дорсальный край *operculum* восходящий от суставной головки к верхнезаднему углу. Кожный край жаберной крышки с мелкими выростами в верхней половине. *Supracleithrum* оканчивается острым задним шипом, верхний край которого зазубрен, и несёт один сильный шип на внутреннем крае (рис. 8б). Клейтральный шип длинный и острый. У верхнего конца основания *P* имеется короткий кожный гребень. Базиптеригиальных шипов одна пара.

Колючая и мягкая части *D* снаружи соприкасаются, последний колючий луч отстоит от предшествующих, на равном расстоянии от предпоследнего и от первого луча мягкой части *D*. *P*, прижатый к телу, достигает вертикали основания пятого луча *A*. Верхнезадний край *P* прямой, вершина плавника плавно закруглена, девятый луч самый длинный. Длина лучей *V* прогрессивно увеличивается от первого луча к четвёртому, третий и пятый лучи незначительно короче четвёр-

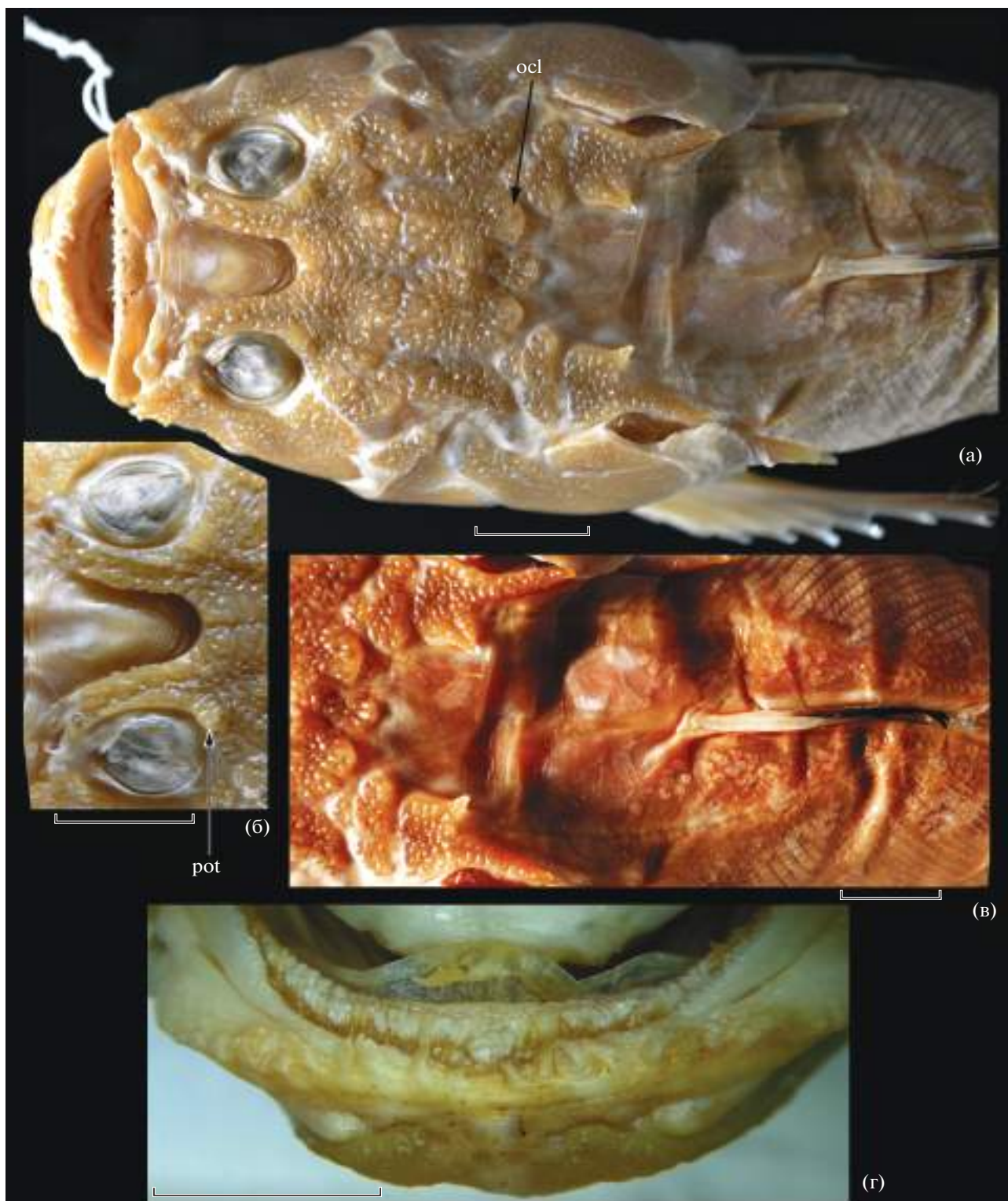


Рис. 9. *Uranoscopus guttatus*, голотип MNHN A-3097: а – голова и предорсальная область сверху, б – область глаз и межглазья, в – затылочный край черепа и верх туловища (применён красный светофильтр для лучшей визуализации остатков пигментации), г – прелингвальный вырост. Обозначения см. на рис. 1, 7. Масштаб, мм: а–в – 10, г – 5.

того. Концы верхних лучей *S* обломаны, поэтому форму заднего края плавника с уверенностью установить нельзя, вероятно, он был усечённым или

слабо закруглённым. Тело покрыто циклоидной чешуёй, образующей на боках 49 косых рядов, начинающихся от заднего края плечевого пояса.

Предорсальная область в передней половине абсолютно голая, в задней покрыта округлой, врастающей в кожу чешуёй, образующей пятновидное скопление по срединно-спинной линии (рис. 8б). Поры боковой линии на её восходящем участке (до начала мягкой части *D*) открываются на хорошо развитых дорсальных и вентральных ответвлениях (самые передние из них наиболее длинные); затылочная комиссура с тремя длинными задними ветвями, оканчивающимися заметно позади линии, соединяющей вершины внутренних супраклейтральных шипов соседних сторон. Канал боковой линии под мягкой частью *D* идёт непосредственно под основаниями плавниковых лучей. Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые. Брюхо с многочисленными тонкими продольными кожными гребешками.

О к р а с к а. Голотип сильно выцвел, сохранилась лишь тёмная пигментация верхней части *P* (пропадающая к основанию плавника) и дистальной части *C*. Перепонка между первым—четвёртым лучами колючей части *D* интенсивно-чёрная, основание первого луча белое. Нижняя половина боков тела и плавники с очень мелкой точечной меланофорной пигментацией, наиболее выраженной на мягкой части *D* и на *A*.

И з м е р е н и я см. в таблице.

Э т и м о л о г и я. Название вида от латинских “oculus” и “cirrhus” — глаз и усик, по характерному признаку нового вида — наличию надглазничного усика.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с *U. guttatus* Cuvier, 1829 (рис. 9), также описанным из вод Индии. Оба вида отличаются от прочих представителей рода, имеющих одну пару базиптеригиальных отростков и развитые супраклейтральные шипы, степенью развития чешуи на спине между боковыми линиями. Только у этих двух видов чешуя между боковой линией и колючей частью *D* образует регулярные ряды, тогда как в предорсальной области либо полностью отсутствует (*U. guttatus*), либо представлена нерегулярными чешуйками (*U. oculocirrhis* sp. nov.) (рис. 8б, 9а, 9в). У остальных видов чешуя либо хорошо развита между боковыми линиями, включая предорсальную область (хотя может и не доходить до заднего края черепа), либо совсем отсутствует или представлена единичными вросшими чешуйками. Как вариация, чешуя может быть в сходной степени развита только у *U. kishimotoi*, однако этот вид, имеющий три преоперкулярных шипа, трубковидную заднюю ноздрю и выемчатый верхнезадний край *P*, ничего общего с описываемым не имеет. Помимо наличия чешуи в предорсальной области новый вид отличается от *U. guttatus* наличием супраокулярного усика, отсутствием затылочных долей, длинным прелингвальным выростом (у *U. guttatus* он не достигает верхней губы:

рис. 9г), отсутствием белых пятен на дорсальной поверхности тела (у голотипа *U. guttatus*, хранящегося, по меньшей мере, с начала XIX века, они до сих пор прослеживаются: рис. 9в) и, возможно, меньшим числом поперечных рядов чешуи (49 против 55). От видов *U. affinis*-complex, у которых наблюдается изменчивость в степени развития чешуйного покрова в предорсальной области (но в её задней части чешуя всегда перекрывается в отличие от нового вида), *U. oculocirrhis* sp. nov. отличается наличием супраокулярного усика, отсутствием затылочных долей и однорядными нижнечелюстными зубами (против не менее двух рядов в передней половине челюсти). Кроме того, у красноморских видов данного комплекса (*U. dahlakensis* и *U. marisrubri*) короткий прелингвальный вырост присутствует только на ранних стадиях онтогенеза (Brüss, 1987a, 1987b).

Видовые группы в составе *Uranoscopus*

В составе рода *Uranoscopus* в настоящее время описано 43 номинальных вида, из которых 27 считаются валидными (Fricke et al., 2021). Очевидно, что при таком разнообразии внутри рода можно выделить отдельные совокупности видов, более близких друг другу, чем к другим подобным совокупностям. Выделение таких совокупностей (в данном случае они называются “группами видов”) позволяет упорядочить классификацию больших по объёму родов и использовать более дробную систему в филогенетических и зоогеографических построениях. Путём ранжирования таксономически значимых признаков, использованных для составления приводимой ниже определительной таблицы, виды рода *Uranoscopus* могут быть объединены в следующие группы.

Группа видов “cognatus”. Характеризуется наличием двух пар базиптеригиальных отростков (очевидно, аутопоморфия), включает *U. batrachops* sp. nov. и *U. cognatus* Cantor, 1849. Ареалы этих видов не установлены, так как ранее они смешивались друг с другом (см. описания видов).

Группа видов “sulphureus”. Характеризуется специфическим строением supraoccipitale, выступающим назад в виде одной крупной лопасти (рис. 10а), и отсутствием преорбитальных и супраклейтральных шипов. По-видимому, монофилетическая линия, включающая три вида (*U. fuscomaculatus*, *U. rosette* и *U. sulphureus*) из Красного моря, вод Индо-Австралийского архипелага и Океании.

Группа видов “affinis”. Чешуя на спине имеется как между боковыми линиями, так и перед началом *D*, в промежутке между боковой линией и основанием колючей части *D* образует правильные ряды. Ранее такие виды выделялись в отдельный род *Zalescopus* Jordan et Hubbs, 1925 (Jordan,

Hubbs, 1925; Линдберг, Красюкова, 1969), сведённый Меесом (Mees, 1960) в синонимы *Uranoscopus*. Виды группы “*affinis*” распадаются на две совокупности (подгруппы). Одну из них составляют виды, имеющие выемку верхнезаднего края *P* (*U. albesca* Regan, 1915, *U. arafurensis* Prokofiev, 2020, *U. bauchotae* Brüß, 1986, *U. brunneus* Fricke, 2018 и *U. dollfusi* Brüß, 1986). Объём этой подгруппы соответствует группе видов “*albesca*” в понимании Фрике (Fricke, 2018), за исключением *U. kishimotoi* Fricke, 2018, принадлежащего к группе видов “*japonicus*”. Среди этих видов резко выделяется *U. brunneus*, характеризующийся меньшим числом лучей *A*, бóльшим числом шипов праеоперкулум, внутреннего края *supracleithrum* и поперечных рядов чешуй на боках тела, антеро-медиальным выступом *lacrimal*, переходящим в отчётливый шип (Fricke, 2018. Fig. 2B), тогда как у других видов он лишь выступает в виде валика или бугорка перед глазом, а также наличием тёмного червевидного рисунка на дорсальной поверхности тела (у остальных видов она однотонная). Виды подгруппы “*albesca*” имеют дизъюнктивный ареал — один вид (*U. albesca*) обитает в водах Западной Африки, два вида (*U. bauchotae* и *U. dollfusi*) известны из Красного моря (*U. dollfusi* проникает в Оманский и Персидский зал.) и два (*U. arafurensis* и *U. brunneus*) — из восточной части Индо-Австралийского архипелага.

Вторую подгруппу составляют четыре вида, характеризующиеся прямым верхнезадним краем *P* и хорошо развитой чешуёй в предорсальной области перед началом *D*. Различия между этими видами не вполне ясны. Красноморские эндемики (*U. dahlakensis* и *U. marisrubri*) легко могут быть отличены друг от друга по признакам, приводимым Брюссом (Brüß, 1986, 1987a, 1987b), наиболее существенные из которых суммированы в нижеприведенной определительной таблице, однако в надёжности этих признаков возникают сомнения при учёте изменчивости, наблюдаемой у широко распространенного индо-вест-пацифического вида *U. affinis*. Единственным отличием обоих красноморских видов от *U. affinis*, не подверженным изменчивости среди всех морфотипов последнего, является редукция у взрослых особей красноморских видов прелингвального выроста. Степень развития чешуи в предорсальной области, пропорции тела и детали скульптуры головы у *U. affinis* сильно варьируют, у отдельных ювенильных особей *SL* < 40 мм чешуя на спине между боковыми линиями вообще не прослеживается. У молоди *U. affinis* на спине различим густой сетчатый тёмный рисунок, иногда сохраняющийся и у взрослых рыб (ЗИН № 22846) (рис. 10б). Столь значительная изменчивость, не имеющая аналогов среди других видов рода, не позволяет исключить сборной природы вида *U. affinis* в его настоящем понимании. Типовой территорией (loc. typ.)

U. affinis является Индийский океан (“mer des Indes” — Cuvier, 1829). Номинальные виды *U. tosaе* (Jordan et Hubbs, 1925) (loc. typ.: зал. Тоса, Япония) и *U. terraereginae* Ogilby, 1910 (loc. typ.: Квинсленд, Австралия) рассматриваются в качестве младших синонимов *U. affinis* (Kishimoto, 2001). Сюда же следует отнести номинальный вид *U. satsumae* (Jordan et Hubbs, 1925) (loc. typ.: Кагосима, Япония). Нужно отметить, что в последнее время некоторые авторы (Fricke et al., 2013; Vilasri, 2013; Fricke, 2018) употребляют название *U. tosaе* в качестве валидного, не приводя для этого никаких оснований. У меня не получилось разделить индо- и западнотихоокеанские популяции, так как все варианты изменчивости были прослежены на материале из Южно-Китайского моря³. С другой стороны, нельзя исключить возможности перекрывания ареалов нескольких близких видов, в настоящее время объединяемых под названием *U. affinis sensu* Kishimoto (2001), в Западной Пацифике. Для решения этого вопроса необходимо изучение материала со всего ареала данного вида. В этой связи интересно отметить, что голотип *U. tosaе* имеет предорсальную область, полностью покрытую чешуёй, тогда как у голотипа *U. satsumae* она не доходит до заднего края черепа.

Четвёртый вид комплекса, *U. kaianus*, характеризуется белопятнистым рисунком дорсальной поверхности тела, чем он напоминает виды следующих двух групп. Однако пятнышки у этого вида неправильной формы, большей частью представляют собой участки белого пигмента разнообразной конфигурации (Günther, 1880. Pl. XIX. Fig. A). Кишимото (Kishimoto, 2001) указывает на то, что у части особей белопятнистый рисунок может заменяться на сетчатый и такие экземпляры трудноотличимы от *U. affinis*. По другим признакам *U. kaianus* очень близок к *U. affinis* (Kishimoto, 1984).

Группа видов “guttatus”. Эта группа представлена видами *U. guttatus* и *U. oculocirrhis* sp. nov., характеризующимися редукцией или полным отсутствием чешуи перед началом *D* при её нормальном развитии под основанием колючей части этого плавника. Окраска *U. guttatus* характеризуется наличием на дорсальной поверхности тела белых пятен на тёмном фоне, что сближает этот вид с центральными видами группы “*japonicus*” (прижизненная окраска *U. oculocirrhis* sp. nov. не известна, у фиксированного экземпляра какого-либо рисунка не прослеживается). Виды ограничены в распространении северной частью Индийского океана. Группа “*guttatus*” является морфологически промежуточной между группами

³ Фрике с соавторами (Fricke et al., 2013) указывают *U. affinis* как индоокеанский, а *U. tosaе* как западнотихоокеанский вид, но в более поздней работе Фрике (Fricke, 2018) приводит *U. affinis* как для Тихого, так и для Индийского океана.

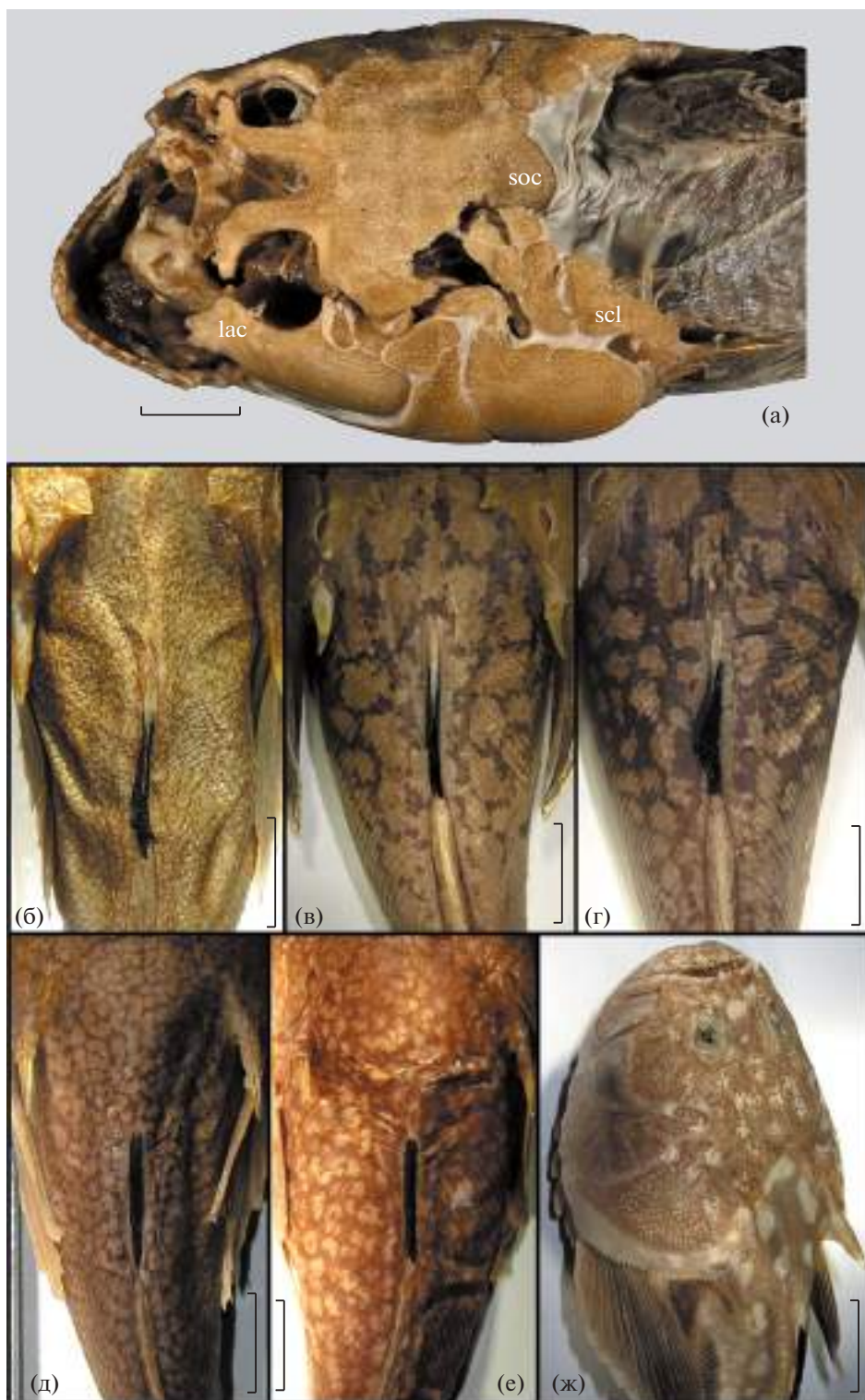


Рис. 10. *Uranoscopus* spp.: а – *U. sulphureus*, голотип MNHN 0000-5152, голова и плечевой пояс сверху; б–е – рисунок дорсальной стороны туловища (б – *U. affinis*, ЗИН № 22846, Нагасаки; в, г – *U. bicinctus*, ИО РАН б/№, Нячанг; д – *U. kishimotoi*, ЗИН № 38218, Тонкинский зал.; е – *U. japonicus*, ЗИН № 22844, Нагасаки); ж – *U. archionema*, ИО РАН б/№, Сейшельские о-ва, голова и предорсальная область дорсолатерально. lac – lacrimale, scl – supracleithrum, soc – supraoccipitale. Масштаб, мм: а, б–г, е – 20; д, ж – 10.

“*affinis*” и “*japonicus*”, а если описанный выше белопятнистый тип окраски возник в эволюции однократно, её правильнее будет объединить с группой “*japonicus*”.

Группа видов “*japonicus*”. Характеризуется целиком бесчешуйным пространством между боковыми линиями или сохранением лишь единичных вросших чешуй в задней части участка между боковой линией и колючей частью *D* и включает большинство оставшихся индо-тихоокеанских (*U. alius* sp. nov., *U. archionema* Regan, 1921, *U. bicinctus* Temminck et Schlegel, 1843, *U. crassiceps* Alcock, 1890, *U. japonicus* Houttuyn, 1782, *U. kishimotoi* Fricke, 2018, *U. oligolepis* Bleeker, 1879 и *U. marmoratus* Cuvier, 1829) и два восточноатлантических вида (*U. cadenati* Poll, 1959 и *U. polli* Cadenat, 1951). Большинство составляющих группу видов имеют рисунок из крупных белых пятен на дорсальной стороне тела. Полностью однотонная окраска верха свойственна только *U. alius* sp. nov. У двух видов (*U. bicinctus* и *U. kishimotoi*) расчленяющий рисунок верха из тёмного и светлого компонентов не образует чётко оформленных белых пятен. *U. bicinctus* морфологически хорошо обособлен от остальных и по окраске не имеет аналогов в пределах рода. Этот вид характеризуется крупнопетлистым тёмным рисунком на светлом фоне в преддорсальной области (рис. 10в). Однако у части крупных особей тёмный рисунок становится настолько сильно выраженным, что замещает собой фон, а остатки светлого фона преобразуются в округлые пятна (рис. 10г). У *U. kishimotoi* тёмный и светлый компоненты образуют червевидный рисунок, который сначала очень похож на рисунок соразмерной молодежи *U. affinis* (*SL* < 40 мм), а с ростом преобразуется в сетчато-пятнистый, где светлый компонент начинает преобладать и приобретает вид нерегулярных белых пятен в узкой сети тёмного пигмента (рис. 10д). Преобразования рисунка, наблюдаемые у *U. bicinctus* и *U. kishimotoi*, можно рассматривать как промежуточный путь к формированию белопятнистого рисунка (рис. 10е, 10ж). Однако в онтогенезе белопятнистых видов этот этап выявить не удалось. Онтогенетическая изменчивость белопятнистого рисунка, прослеженная на материале по *U. archionema* и *U. oligolepis*, показывает, что у обоих видов молодёжь имеет более крупные пятна, чем взрослые рыбы, тогда как густота их распределения варьирует индивидуально. Означает ли это, что белопятнистый рисунок возникал в эволюции разными путями неоднократно или промежуточный этап попросту выпадает в онтогенезе указанных видов, неясно.

В целом следует отметить, что предложенное разделение видов рода *Uranoscopus* на группы отчасти формально. Монофилия групп “*cognatus*” и “*sulphureus*” сомнений не вызывает, однако насколько естественными являются группы видов

“*affinis*”, “*guttatus*” и “*japonicus*” можно будет сказать только после нахождения дополнительных признаков, подтверждающих их монофилию. Редукция чешуйного покрова на спине между ветвями боковой линии могла возникать неоднократно, и количественное выражение степени редукции чешуи в преддорсальной области варьирует если не в пределах вида (с учётом того, что *U. affinis* sensu Kishimoto (2001) может представлять собой комплекс близких видов), то в пределах группы точно. Особенности рисунка дорсальной стороны тела, возможно, связаны с филогенезом, но этот признак представляется слишком пластичным, чтобы реконструировать филогению только по нему. Однако в совокупности эти два признака позволяют достаточно уверенно распределить известные виды, поэтому для практических целей выделение групп “*affinis*”, “*guttatus*” и “*japonicus*” представляется обоснованным. Виды *U. filibarbis* Cuvier, 1829, *U. turbisquamatus* (Okamura et Kishimoto, 1993) и атлантический *U. scaber* Linnaeus, 1758 занимают обособленное положение и не могут быть отнесены к какой-либо из выделенных выше групп.

Единственной попыткой установить филогенетические отношения между видами рода *Uranoscopus* на основании, прежде всего, остеологических и миологических признаков является анализ Виласри (Vilasri, 2013). Однако он смог изучить только 12 видов рода (*U. albesca*, *U. archionema*, *U. bicinctus*, *U. cognatus*, *U. crassiceps*, *U. filibarbis*, *U. japonicus*, “*U. oligolepis*”⁴, *U. polli*, *U. scaber*, *U. tosae* и *U. turbisquamatus*), а из 30 признаков, на которых основана его кладограмма (Vilasri, 2013. Fig. 76), 24 являются гомоплазиями, мозаично распределёнными среди видов других родов семейства, либо трактуются как реверсии; три признака являются аутапоморфиями отдельных видов (*U. archionema*, *U. cognatus*, *U. filibarbis*) и ничего не говорят об их родстве, а два признака (положение верхнего края жаберной щели относительно *supracleithrum* (признак 99) и наличие/отсутствие прелингвального выроста (признак 112)), по моему мнению, не являются пригодными. Первый из этих признаков мозаично распределён в пределах семейства, а среди *Uranoscopus* узкие жаберные щели, не доходящие до *supracleithrum*, якобы характеризуют вид *U. cognatus*. Однако мне не удалось найти различий по этому признаку между исследованными экземплярами группы «*cognatus*» и другими видами рода. Наличие или отсутствие прелингвального выроста настолько мозаично распределено в пределах рода, что оба состояния признака, вполне

⁴ Поскольку Виласри (Vilasri, 2013) принимает в качестве валидных видов как *U. chinensis*, так и *U. oligolepis* и указывает у изученных им экземпляров “*U. oligolepis*” только одну пару базиптеригиальных отростков (“pelvic spurs”), совершенно очевидно, что под этим названием он приводит какой-то другой вид звездочётов.

вероятно, могут возникать в одной и той же филогенетической линии. Выделение двух главных филетических линий *Uranoscopus*, по Виласри (узел 16 на его кладограмме), основывается на двух гомоплазиях (одна из которых редуцирующая) и одной реверсии, что вряд ли можно считать убедительным. На кладограмме (Vilasri, 2013. Fig. 76) виды *U. japonicus* и *U. polli* оказываются в одной кладе с *U. albesca* и *U. tosaе* и уклоняющимися видами *U. cognatus* и *U. turbisquamatus*, противопоставляясь кладе, включающей другие виды группы “*japonicus*” (*U. archionema*, *U. bicinctus*, *U. crassiceps*, “*U. oligolepis*”?) и уклоняющийся вид *U. filibarbis*. При этом два чрезвычайно близких между собой и трудноразличимых вида, возможно, представляющие собой северную и южную форму одного вида (*U. crassiceps* и *U. archionema*), на кладограмме оказываются разделёнными совершенно несхожим видом *U. filibarbis*. Ни одно из промежуточных ветвлений древа *Uranoscopus* у Виласри не поддерживается аутопоморфиями. В связи с этим схема родственных отношений в пределах рода *Uranoscopus*, предложенная Виласри, представляется мне чрезвычайно дискуссионной.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНДО-ПАЦИФИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *URANOSCOPIUS*

1(4) Базиптерициальных шипов две пары. Задняя ноздря в виде полутрубки, у которой задняя стенка заметно выше передней (рис. 4а) [спина между боковыми линиями абсолютно голая; чешуя ниже боковой линии образует косые ряды на всем протяжении] **2**

2(3) Ширина межглазничной ямки в 4.4 раза меньше длины; косых рядов чешуй на боках тела около 65; надглазничный усик отсутствует; от затылочной комиссуры отходят шесть задних ветвей; прелингвальный вырост короткий, треугольный, с нитевидной оттянутой вершиной *U. batrachops* sp. nov.

3(2) Ширина межглазничной ямки в 2.5–3.4 раза меньше длины; косых рядов чешуй на боках тела 54–57; надглазничный усик имеется; от затылочной комиссуры отходят три задние ветви; прелингвальный вырост лентовидный *U. cognatus*

4(1) Базиптерициальных шипов одна пара; если задняя ноздря трубковидная, то её передняя и задняя стенки равной высоты (рис. 4б)..... **5**

5(8) Чешуя на боках тела не образует косых рядов, а если они имеются, то только в передней половине тела, тогда чешуя вперёд не доходит до уровня вершины клейтрального шипа [спина между боковыми линиями голая; на внутреннем крае supracleithrum один острый шип] **6**

6(7) Чешуя не образует косых рядов на всём протяжении; субоперкулярный шип отсутствует; на нижней челюсти нет усика; тело максимально высокое у начала *D*, постепенно понижается к основанию *C*, его максимальная высота 3.4–4.8 раза в *SL* *U. turbisquamatus*

7(6) Чешуя образует косые ряды в передней части тела, нарушающиеся перед вертикалью середины длины основания *A* и дорсолатерально; субоперкулярный шип хорошо развит; на симфизе нижней челюсти имеется усик; тело прогонистое, практически на всем протяжении одинаковой высоты (по облику напоминает звездочётов рода *Xenoccephalus*), его максимальная высота 4.8 раза в *SL* *U. filibarbis*

8(5) Чешуя на боках тела образует косые ряды на всём или почти на всём протяжении (лишь непосредственно близ основания *C* они иногда могут быть спутаны); вперёд чешуйные ряды доходят или не доходят до заднего края плечевого пояса, но всегда заходят за вертикаль вершины клейтрального шипа **9**

9(14) Задний край крыши черепа (supraoccipitale) выступает назад как крупная, широко закруглённая лопасть, парные затылочные доли не развиты (рис. 10а); передненижний край lacrimale образует тупой выступ или вовсе без него; внутренний край supracleithrum имеет вид закруглённой лопасти или туповершинного выступа, задний конец supracleithrum без отчётливого шипа, самое большее в виде небольшого тупого выступа (рис. 10а); на голове и теле имеются чёткие тёмные пятна [спина между боковыми линиями голая; прелингвальный вырост лентовидный] **10**

10(11) Прелингвальный вырост без нитевидных филламентов в основании; тело более прогонистое, его максимальная высота около 4.5 раза в *SL* [пятна на боках тела не образуют кольцевидных структур] *U. fuscomaculatus*

11(10) Прелингвальный вырост с многочисленными длинными нитевидными филламентами в основании; тело более высокое, его максимальная высота менее 4.1 раза в *SL*..... **12**

12(13) Пятна на боках тела не образуют кольцевидных структур; на нижней челюсти только один ряд сильных клыковидных зубов; от восточной Индонезии до о-вов Самоа и Гавайских..... *U. sulphureus*

13(12) Пятна на боках тела собраны в розетковидные кольца; близ симфиза нижней челюсти зубы в два ряда, далее назад – в один; Красное море..... *U. rosette*

14(9) Задний край крыши черепа более или менее прямой или образует парные затылочные лопасти (рис. 1в); передненижний край lacrimale с отчётливыми шипами; внутренний край supracleithrum с одним или несколькими шипами, зад-

ний конец — с острым шипом; на теле не бывает обособленных тёмных пятен 15

15(30) Предорсальная область по средней линии полностью покрыта чешуёй хотя бы в задней половине (у молоди *U. affinis* при *SL* менее 40 мм может совсем отсутствовать (соразмерные экземпляры других видов мне не известны, а в литературе не описаны), тогда прелингвальный вырост лентовидный, с бахромой по краям на всём протяжении; преоперкулярных шипов более трёх, на спине нет округлых светлых пятен, затылочные доли хорошо развиты), между боковой линией и основанием колючей части *D* чешуя всегда имеется; надглазничный усик всегда отсутствует 16

16(17) В *A* 12 лучей; косых рядов чешуй на теле 62; восемь шипов на праеорскулум и пять — на внутреннем крае супраклеитрум; перед наибольшим преорбитальным шипом два хорошо сформированных шипа (Fricke, 2018. Fig. 2B); *P* однотонно тёмно-коричневые [верхнезадний край *P* с выемкой; верхнебоковая поверхность тела с тёмным червевидным рисунком] *U. brunneus*

17(16) В *A* 13–14 лучей; косых рядов чешуй на теле 40–60 (если более 55, то верхнезадний край *P* прямой); четыре–шесть шипов на праеорскулум и от одного до трёх — на внутреннем крае супраклеитрум; перед наибольшим преорбитальным шипом только один отчётливый шиповидный выступ (Прокофьев, 2020. Рис. 2б); *P* двухцветные или светлые (до светло-коричневых) 18

18(23) Верхнезадний край *P* с выемкой; затылочные доли слабо или совсем не выражены 19

19(20) Предорсальная область сплошь (до заднего края черепа) покрыта хорошо развитой чешуёй; *P* двухцветные, их нижняя половина пигментирована гораздо сильнее верхней [колючая и мягкая части *D* разделены промежутком; прелингвальный вырост в 1.2 раза короче глаза, дистально расширен и на вершине усечён]; Арафурское море *U. arafurensis*

20(19) Чешуя в передней половине предорсальной области редуцирована; *P* однотонные, от прозрачных до светло-коричневых; Красное море и (*U. dollfusi*) Оманский и Персидский зал..... 21

21(22) Колючая и мягкая части *D* соединены; прелингвальный выступ широкий и короткий, соизмерим с диаметром глаза; ширина головы 30.5–33.5% *SL* *U. dollfusi*

22(21) Колючая и мягкая части *D* разделены; прелингвальный выступ длиннее, около трети длины головы; ширина головы 28.5–30.0% *SL* *U. bauchotae*

23(18) Верхнезадний край *P* прямой; затылочные доли обычно хорошо развиты (уменьшаются с ростом; не описаны для *U. kaianus*) (*U. affinis*-complex: см. “Обсуждение”)..... 24

24(27) Вне Красного моря; колючая и мягкая части *D* разобщены или соприкасаются; прелингваль-

ный вырост длинный, лентовидный, с бахромой по краям, хорошо развит у всех возрастов 25

25(26) Верх и бока при *SL* более 60 мм, как правило, коричневатые, однотонные, у молоди часто с тонким тёмным червевидным рисунком, редко присутствующим и у крупных рыб (*SL* 125 мм (рис. 10б)); широко распространён в Индо-Вест-Пацифике..... *U. affinis*

26(25) Верхнебоковая поверхность тела в рассеянных белых пятнышках, изредка замещающихся тонким сетчатым рисунком (Kishimoto, 2001); Индо-Австралийский архипелаг *U. kaianus*

27(25) Красноморские эндемики; колючая и мягкая части *D* всегда разобщены; прелингвальный вырост выражен только у молоди 28

28(29) Чешуя на спине между боковыми линиями столь же крупная, как и ниже их, организована в ряды; верх тела однотонный *U. dahlakensis*

29(28) Чешуя на спине между боковыми линиями более мелкая, чем на боках тела и ниже их, не образует правильных рядов; верх тела с сетчатым рисунком *U. marisrubri*

30(15) Чешуя перед началом *D*, как правило, полностью отсутствует; если участок чешуи всё же имеется, то присутствует надглазничный усик; чешуя между боковой линией и основанием колючей части *D* имеется или отсутствует 31

31(32) Имеется участок чешуи перед началом *D*, чешуя между основанием колючей части *D* и боковой линией хорошо развита; верхний край глазного яблока с усиком; задняя ноздря простая; прелингвальный вырост длинный, лентовидный, с короткой бахромой в основании, достигает заднего края черепа *U. oculocirrhis* sp. nov.

32(31) Чешуя перед началом *D* полностью отсутствует; нет надглазничного усика (как вариация, зачаточный усик отмечен у молоди *U. archionema*); прелингвальный вырост обычно короткий или совсем отсутствует, а если длинный и лентовидный (у *U. bicinctus* и молоди *U. oligolepis*), то чешуя между основанием колючей части *D* и боковой линией редуцирована или отсутствует (у молоди *U. oligolepis*, кроме того, задняя ноздря трубковидная, а бахрома в основании прелингвального выроста часто с длинными выростами) 33

33(34) Чешуя между боковой линией и основанием колючей части *D* хорошо развита, столь же крупная, как и на боках тела, образует правильные ряды; надглазничный гребень образует у верхнезаднего края орбиты небольшой выступ (рис. 9б) [затылочные доли хорошо развиты; преоперкулярных шипов четыре или пять; задняя ноздря простая; прелингвальный вырост (рис. 9г) короткий, в основании широкий, дистально лентовидный, достигает только края нижней челюсти; прижизненная окраска верхней поверхности

туловища представлена округлыми белыми пятнами на тёмном фоне] *U. guttatus*

34(33) Чешуя между боковой линией и основанием колючей части *D* полностью отсутствует или единичная, редуцированная, врастающая в кожу (наиболее развита у *U. kishimotoi*, отличающегося трубковидной задней ноздрей и тремя преоперкулярными шипами); надглазничный гребень не образует выступа у верхнезаднего края орбиты (кроме *U. marmoratus*; как вариация, может быть обнаружен у молоди *U. archionema*) **35**

35(36) На теле два крупных седловидных тёмных пятна под колючим и задней частью мягкого отдела *D*, сохраняющихся даже на старых и выцветших коллекционных экземплярах; предорсальная область с крупнопетлистым тёмным сетчатым рисунком; прелингвальный вырост длинный, лентовидный, непигментированный (при жизни ярко-оранжевый); задняя ноздря простая *U. bicinctus*

36(35) На теле никогда не бывает поперечных седловидных пятен, а на спине перед *D* — крупнопетлистого рисунка; если прелингвальный вырост длинный (у молоди *U. oligolepis*), то он пигментирован, а задняя ноздря трубковидная **37**

37(40) Три преоперкулярных шипа (как очень редкое исключение у *U. japonicus* отмечено четыре); верхнезадний край *P* с выемкой [окраска верха тела никогда не бывает однотонной] **38**

38(39) Задняя ноздря щелевидная; прелингвальный вырост у молоди в виде широкого пластинчатого придатка с бахромой по краям (Kishimoto, 1987. Figs. 3D, 3E), у взрослых — самое большее в виде маленького треугольного выступа; чешуя выше боковой линии совершенно отсутствует или единичная; окраска верха представлена округлыми белыми пятнами или нерегулярным белопятнисто-мраморным рисунком, тёмные участки достаточно широкие, чтобы рисунок воспринимался как светлый на тёмном фоне (рис. 10е); позвонков 26, изредка 27 *U. japonicus*

39(38) Задняя ноздря трубковидная; прелингвальный вырост короткий или отсутствует у особей всех возрастов; чешуи выше боковой линии сравнительно многочисленные, но вросшие в кожу и различимые с трудом; в окраске верха белый цвет преобладает над тёмным, так что она воспринимается как тонкий червевидный тёмный рисунок на белом фоне (рис. 10д); позвонков 25 *U. kishimotoi*

40(37) Преоперкулярных шипов четыре или пять, редко шесть (как исключение, семь у *U. crassiceps*: Fricke et al., 2013); верхнезадний край *P* прямой **41**

41(42) Задняя ноздря трубковидная; прелингвальный вырост у молоди длинный, заходит за глаз, с ростом значительно сокращается в длине, но сохраняет лентовидную форму (Kishimoto, 1987. Figs. 3A–3C) [верх тела в округлых или неправильной формы белых пятнах, иногда частич-

но сливающихся или приобретающих розетковидную форму, промежутки между пятнами не превышают размера пятен] *U. oligolepis*

42(41) Задняя ноздря в виде простой поры; прелингвальный вырост, если лентовидный (у молоди *U. archionema*), то не достигает глаза, обычно зачаточный или отсутствует у особей всех возрастов **43**

43(44) Затылочные доли хорошо развиты, конические [надвисочные гребни отчётливо выражены; имеются развитые заглазничные бугорки (рис. 7а); верх тела в белых пятнах на тёмном фоне] *U. marmoratus*

44(43) Затылочные доли зачаточные или отсутствуют **45**

45(46) Надвисочные гребни низкие, но отчётливые; супраорбитальные гребни соседних сторон сзади соединяются поперечным посторбитальным гребнем (рис. 6в, 6г); нет бугорков или выступов у задневерхнего края орбиты; боковые стороны *pelvis* расходящиеся к вершине (рис. 6ж); прижизненная окраска верха однотонная (Kishimoto, 2001), у сильно выцветших фиксированных рыб меланофоры концентрируются в нижних двух третях боков тела, на *P* присутствуют только в его базальной трети [диаметр глаза 6.1 раза укладывается в длине головы, межглазничный промежуток — 0.78 раза в диаметре глаза] *U. alius sp. nov.*

46(45) Надвисочные и поперечный посторбитальный гребни не развиты (рис. 10ж); внутренний край *infraorbitalia*-3 и/или 4 нередко образует небольшой или едва намеченный лопастевидный выступ, но развитых заглазничных бугорков нет; боковые стороны *pelvis* параллельны друг другу; прижизненная окраска верха с крупными округлыми белыми пятнами, хорошо сохраняющимися у фиксированных рыб (рис. 10ж); у сильно выцветших экземпляров меланофоры равномерно распределены на боках тела, на *P* присутствуют на всём его протяжении (у *U. archionema*; достоверно не установлено для *U. crassiceps*, но, судя по прижизненной окраске, у этого вида меланофоры должны концентрироваться в дорсальной половине плавника) **47**

47(48) Диаметр глаза 5.4–6.8 (как правило, более 5.5) раза укладывается в длине головы, ширина межглазничного промежутка — 0.59–0.75 раза в диаметре глаза; *P* в дорсальной половине тёмный, в вентральной — светлый (при жизни — жёлтый); у берегов Индии и Аравийского п-ва *U. crassiceps*

48(47) Диаметр глаза 4.0–6.2 (как правило, менее 5.5) раза укладывается в длине головы, ширина межглазничного промежутка — 0.8–1.0 раза в диаметре глаза; *P* равномерно тёмный со светлым дистальным краем; у берегов Восточной Африки и прилежащих островов и на подводных поднятиях *U. archionema*

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен Э. Дондорп (Esther Dondorp, The Naturalis Biodiversity Center, Leiden – RMNH), Дж. Маклейну (James MacLaine, Natural History Museum, London – BMNH), Г. Дюамелю, Дж. Пфлигеру и З. Габси (Guy Duhamel, Jonathan Pfliger, Zora Gabsi, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris – MNHN), Х. Эндо (Hiromitsu Endo, Kochi University – BSKU) и Р. Фрике (Ronald Fricke, Lauda-Königshofen, Germany) за предоставление материалов, находящихся в их ведении, рентгенограмм и фотографий рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № 0089–2021–0006; описание онтогенетической изменчивости и новых видов поддержано Российским научным фондом, грант № 19–14–00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1969. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 3. Teleostomi. XXIX. Perciformes. 1. Percoidei (XC. Сем. Serranidae – CXLIV. Сем. Champsodontidae). Л.: Наука, 479 с.
- Прокофьев А.М. 2020. Новый вид звездочётов (Uranoscopidae) из Арафурского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 499–506.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220050094>
- De Beaufort L.F., Chapman W.M. 1951. The fishes of the Indo-Australian Archipelago. IX. Percomorphi (concluded), Blennioidea. Leiden: A.J. Reprints Agency, i–xi + 484 p.
- Bleeker P. 1853. Nalezingen op de ichthyologie van Japan // Verh. Bat. Gen. V. 25. P. 1–56.
- Bleeker P. 1879. Révision des espèces insulindiennes du genre *Uranoscopus* L. // Versl. Akad. Amsterdam. Ser. 2. V. 13. [1878]. P. 47–59
- Brüss R. 1986. Two new species of *Uranoscopus* Linnaeus, 1758, from the Red Sea: *U. dollfusi* n. sp. and *U. bauchotae* n. sp. // Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Ser. 4. V. 8. Sect. A. № 4. P. 955–967.
- Brüss R. 1987a. XIII. *Uranoscopus marisrubri* n. sp. aus dem zentralen und nördlichen Roten Meer (Pisces: Perciformes: Uranoscopidae) // Senckenberg. Biol. Bd. 68. Hf. 1/3. S. 38–48.
- Brüss R. 1987b. *Uranoscopus dahlakensis* n. sp. und Neunachweis vom *U. scaber* Linnaeus 1758 im Roten Meer (Pisces: Perciformes: Uranoscopidae) // Ibid. Bd. 68. Hf. 1/3. S. 49–57.
- Cantor T.E. 1849. Catalogue of Malayan fishes // J. Asiatic Soc. Bengal. V. 18. Pt. 2. P. i–xii + 983–1443.
- Cuvier G. 1829. Le Règne Animal, distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. V. 2. Paris: Chez Déterville, i–xv + 1–406 pp.
- Fricke R. 2018. Two new species of stargazers of the genus *Uranoscopus* (Teleostei: Uranoscopidae) from the western Pacific Ocean // Zootaxa. V. 4476. № 1. P. 157–167.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. 2021. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Available (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2021).
- Fricke R., Jawad L.A., Al-Kharusi L.H., Al-Mamry J.M. 2013. New record and redescription of *Uranoscopus crassiceps* Alcock, 1890 (Uranoscopidae) from Oman, Arabian Sea, northwestern Indian Ocean, based on adult specimens // Cybium. V. 37. № 3. P. 143–147.
- Gan H.M., Syahadah M.Y.N.I., Vilasri V. et al. 2019. Four whole mitogenome sequences of yellowtail stargazers (*Uranoscopus cognatus* Cantor 1849) from East Peninsular Malaysia and West Coast of Thailand // Mitochondrial DNA. Part B. V. 4. № 1. P. 256–258.
<https://doi.org/10.1080/23802359.2018.1536473>
- Günther A. 1880. Report on the shore fishes procured during the voyage of H. M. S. Challenger in the years 1873–1876 // Zoology. V. 1. Pt. 6. P. 1–82.
- Heemstra P.C. 1984. Uranoscopidae. Stargazers / Eds. Fischer W., Bianchi G. // FAO Spec. Ident. Sheets Fish. Purp. Western Indian Ocean. Fishing area 51. Rome: FAO, no pagination.
- Heemstra P.C. 1986. Family no. 230: Uranoscopidae / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. // Smiths' Sea Fishes. Berlin et al.: Springer-Verlag. P. 735–736.
- Jordan D.S., Hubbs C.L. 1925. Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922 // Mem. Carnegie Mus. V. 10. № 2. P. 93–346.
- Kishimoto H. 1984. Redescription and lectotype designation of the stargazer, *Uranoscopus kaianus* Günther // Copeia. № 4. P. 1009–1011.
- Kishimoto H. 1987. A new stargazer, *Uranoscopus flavipinnis*, from Japan and Taiwan with redescription and neotype designation of *U. japonicus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 1. P. 1–14.
- Kishimoto H. 2001. Uranoscopidae Stargazers / Eds. Carpenter K.E., Niem V. // FAO Spec. Ident. Guide Fish. Purp. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 6. Bony fishes. Part 4. (Labridae to Latimeriidae), estuarine crocodiles, sea turtles, sea snakes and marine mammals. Rome: FAO. P. 3519–3531.
- Mees G.F. 1960. The Uranoscopidae of Western Australia (Pisces, Perciformes) // J. R. Soc. West. Aust. V. 43. Pt. 2. P. 46–58.
- Pietsch T.W., Kishimoto H. 1989. *Uranoscopus chinensis* Guichenot in Sauvage, 1882, a senior synonym of *Uranoscopus flavipinnis* Kishimoto, 1987 (Teleostei: Uranoscopidae) // Copeia. № 3. P. 748–750.
- Randall J.E., Arnold R.J. 2012. *Uranoscopus rosette*, a new species of stargazer (Uranoscopidae: Trachinoidei) from the Red Sea // Aqua Internat. J. Ichthyol. V. 18. № 4. P. 209–218.
- Sauvage H.E. 1882. Description de quelques poissons de la collection du Muséum d'histoire naturelle // Bull. Soc. Philomath. Paris. Ser. 7. V. 6. P. 168–176.
- Smith W.L. 2016. Uranoscopidae Stargazers / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N. // FAO Spec. Ident. Guide Fish. Purp. The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4. Part 2. Bony fishes (Perciformes to Tetraodontiformes) and sea turtles. Rome: FAO. P. 2786–2792.
- Vilasri V. 2013. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes) // Mem. Grad. Sci. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 55. № 1/2. P. 1–106.
- Vilasri V., Ho H.-C., Kawai T., Gomon M.F. 2019. A new stargazer, *Ichthyscopus pollicaris* (Perciformes: Uranoscopidae), from East Asia // Zootaxa. V. 4702. № 1. P. 49–59.
- Yamada U. 2002. 303. Uranoscopidae stargazers / Ed. Nakabo T. // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. English Edition. Tokyo: Tokai Univ. Press. V. 1. P. 1075–1076.

УДК 597.58.591.9

НОВЫЕ НАХОДКИ РЕДКИХ ПСИХРОЛЮТОВЫХ РЫБ (PSYCHROLUTIDAE) В ОХОТСКОМ МОРЕ

© 2021 г. П. А. Савельев*

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

*E-mail: tomthumb@mail.ru

Поступила в редакцию 15.01.2021 г.

После доработки 25.01.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2021 г.

Сообщается о находках двух редких видов психролютовых рыб (Psychrolutidae) в Охотском море. *Psychrolutes dolganovi* обнаружен на глубине 142 м у о-ва Уруп (южные Курильские о-ва); ранее вид был известен только по голотипу, собранному у тихоокеанского побережья о-ва Итуруп; в Охотском море отмечен впервые. *P. pustulosus* собран на глубинах 205–400 м у средних Курильских о-вов и в северо-западной части Охотского моря на глубинах 240–294 м. Приведена определительная таблица видов рода *Psychrolutes*, обитающих в северной части Тихого океана.

Ключевые слова: *Psychrolutes dolganovi*, *P. pustulosus*, ареал, зоогеография, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875221050167

Род *Psychrolutes*, в понимании Нельсона (Nelson, 1982; Jackson, Nelson, 1998), включает 12 видов, более половины из которых обитают в Северной Пацифике (Nelson, 1982; Fricke, 1990; Mecklenburg et al., 2002; Nakabo, 2002; Парин и др., 2014). В водах Охотского моря известны *P. dolganovi* Mandrytsa, *P. paradoxus* Günther, *P. pustulosus* (Schmidt), *P. phricus* Stein et Bond (Мандрица, 1993; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000). Среди перечисленных видов лишь *P. phricus* достигает полной длины (TL) 70 см и считается обычным, в то время как предельные размеры других видов не превышают 120 мм, отчего они сравнительно редко улавливаются тралами и драгами, поэтому остаются слабо изученными с позиций морфологии и зоогеографии. Наиболее полно изучен недавно переописанный пупырчатый психролют *P. pustulosus* (Назаркин и др., 2014). Ареал этого вида охватывает северную часть Японского моря и Охотское море, включая южные Курильские о-ва (Yabe et al., 1995; Назаркин и др., 2014). Сообщается о нахождении этого вида в водах Западной Камчатки, средних и северных Курильских о-вов (Шейко, Фёдоров, 2000), но фактически эти данные не подтверждены, а материал, очевидно, не сохранился. Другой, по-видимому, самый редкий представитель семейства в северной части Тихого океана, – психролют Долганова *P. dolganovi* (Mandrytsa) – с момента описания известен по единственному экземпляру SL 35.5 мм, пойманному у южных Курильских о-вов.

Настоящая работа посвящена описанию новых находок этих двух редких представителей семейства Psychrolutidae в водах Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В ходе двух экспедиций в Охотское море, проведённых в августе–сентябре 2013 г. на РКМРТ “Акваресурс” (А) (промысловый донный трал 27.1/24.4) и июне–августе 2019 г. на НИС “Академик Опарин” (АО) (бим-трал), получены новые данные о распространении и экологии *P. dolganovi* и *P. pustulosus*.

В тексте приняты следующие сокращения: SL – стандартная длина; D, A, P, V, C – соответственно спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; каналы сейсмодатчика системы: CSO – надглазничный, CIO – подглазничный, CPO – заглазничный, CT – затылочный, CPM – предкрышечно-нижнечелюстной, CLL – туловищный, CC – корональная пора; ZIN – коллекция Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), MIMB – музей Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН (Владивосток). Число позвонков и лучей в непарных плавниках подсчитано по рентгенограммам, выполненным с помощью рентген-аппарат Faxitron MX-20.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Psychrolutes dolganovi (Mandrytsa) –
психролот Долганова

(рис. 1)

Материал. МІМВ 40773 – 1 экз. *SL* 29 мм, НИС АО, ст. 7, 28.06.2019 г., Охотское море, Курильские о-ва, о. Уруп, 45°52' с.ш. 149°37' в.д., глубина 142 м, валуны; коллектор П.А. Савельев.

Описание. На теле три отчётливые широкие тёмные полосы на светлом фоне, одна из которых опускается от *D1* на основании *P*, вторая – от *D2* на *A*, третья находится на хвостовом плавнике (рис. 1а, 1б). По дистальному краю светлого грудного плавника проходит тёмная широкая поперечная полоса. Через орбиту глаза, не затрагивая глаз, идёт узкая тёмная полоса от её передне-нижнего края к верхнезаднему. В *C* 12 основных неветвистых лучей. Перитонеум светлый (рис. 1в). Имеются небольшие надглазничные усики.

Счётные признаки: *DX* 17, *A* 13, *P* 18, *VI* 3, *C* 8 + 6 + 6 + 5; жаберных тычинок 0 + 7; жаберных лучей семь, из которых три передних более длинные, чем следующие четыре; число позвонков с уростилем 14 + 21 = 35; 14 пар ерipleuralia, из которых две передние пары толще следующих. Pleuralia отсутствуют. В *CLL* 13 пор. На верхней части головы число пор редуцировано: отсутствуют поры в лобной и затылочной комиссурах, *CT*, *CSO* между носовой и лобной костями и в области соединения *CIO* и *CPM*. Число пор как у типа: *CPM* 8, *CIO* 5, *CSO* 1.

Измерения, в % *SL*: длина головы 44.8, длина рыла 12.4, горизонтальный диаметр орбиты 8.6, заглазничное расстояние 23.8, межглазничное расстояние 13.8, длина верхней челюсти 17.2, длина нижней челюсти 18.9, антедорсальное расстояние 43.4, антепекторальное расстояние 42.1, антевентральное расстояние 31.4, антеанальное расстояние 53.4, длина хвостового стебля 9.7, наибольшая высота тела 20.7, высота хвостового стебля 8.9, расстояние от основания брюшного плавника до анального отверстия 25.2, расстояние от анального отверстия до начала анального плавника 15.6, длина грудного плавника 34.8, длина основания грудного плавника 16.2, длина брюшного плавника 23.1, длина основания спинного плавника 52.7, наибольшая высота спинного плавника 8.2, длина основания анального плавника 16.9, длина хвостового плавника 27.6, высота жаберной щели 18.9.

Прижизненная окраска. Верхняя часть головы и затылочная область до начала спинного плавника сверху белые с едва заметным жёлто-оранжевым оттенком в области рыла, покрыты мелкими коричневыми крапинками. Область перепонки жаберной крышки светло-жёлтая. Фоновая окраска туловища желтовато-оранжевая,

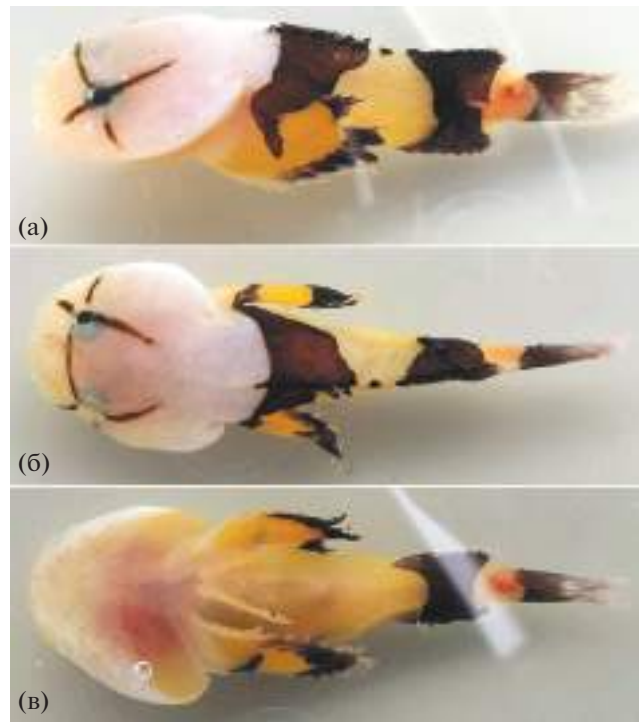


Рис. 1. Психролот Долганова *Psychrolutes dolganovi* МІМВ 40773, *SL* 29 мм, вид: сбоку (а), сверху (б), снизу (в).

туловище пересечено двумя широкими тёмно-коричневыми полосами. Первая косо опускается от 2–8-го луча *D1* к верхней части основания *P*, покрывая основания нескольких верхних лучей. Вторая полоса покрывает 12–20-й лучи *D2*, откуда переходит на весь анальный плавник. Тёмно-коричневая полоса проходит по дистальному краю *P*. Хвостовой плавник тёмно-коричневый в передней части. Дистальные части лучей *P*, *D2*, *A*, *C* белые. Окраска головы экземпляра МІМВ 40773 несколько отличается от описанной у голотипа ZIN 50136. Назад от 4-й поры *CIO* через глаз проходит узкая продольная тёмная полоса. Другая подобная полоса проходит поперечно через оба глаза к 6-й поре *CPM*. В месте пересечения в области глаза обе полосы образуют крестовидный рисунок, отсутствующий у типа. У фиксированного экземпляра жёлто-оранжевые тона окраски исчезли; тёмные полосы сохранились.

Замечания. Экземпляр МІМВ 40773 в целом соответствует первоописанию, но совсем не имеет бугорков на коже, вероятно, по причине размерной изменчивости этого признака (голотип крупнее). Сочетание уникальной окраски из трёх контрастных тёмных полос на светлом фоне тела (две на туловище и одна на хвостовом плавнике), особенной окраски головы и наличия надглазничных усиков отличают *P. dolganovi* от представителей рода *Psychrolutes*, обитающих в северной части

Тихого океана. По строению хвостового плавника (числу основных лучей, форме и взаимному расположению костей гипурального комплекса, форме отростков 2-го предхвостового позвонка) проявляется наибольшее сходство с *P. paradoxus* и *P. pustulosus* (Jackson, Nelson, 1998; Назаркин и др., 2014).

Распространение и экология. Известен из вод Курильских о-вов, где обнаружен у тихоокеанского побережья о-ва Итуруп (ZIN 50136: 28.09.1987 г., 44°37'48" с.ш. 146°55' в.д.) и у охотоморского побережья о-ва Уруп на глубинах 142–200 м. Новая находка позволяет рассматривать вид в составе фауны Охотского моря. Пойман вместе с *Kasatkia memorabilis* Soldatov et Pavlenko, *Bryozoichthys lysimus* (Jordan et Snyder), *Icelus gilberti* Taranetz, *Thyriscus anoplus* Gilbert et Burke. Из сопутствующих форм важнейшее место в улове занимали формирующие донное сообщество массовые виды губок класса Demospongiae: *Lissodendoryx oxeota* Koltun, *Mycale adhaerens* (Lambe), *Wigginsia wigginsii* de Laubenfels, *Monanchora pulchra* (Lambe), *Haliclona* spp., *Homaxinella subdola* (Bowerbank).

Вероятно, *P. dolganovi* является самым мелким из психролютовых, его длина (*SL*) не превышает 35.5 мм.

***Psychrolutes pustulosus* (Schmidt) –
пупырчатый психролют**

(рис. 2)

М а т е р и а л. МІМВ 40774 – 1 экз. *SL* 34 мм, НИС АО, ст. 22, 03.07.2019 г., Охотское море, Курильские о-ва, о. Симушир, 47°15' с.ш. 152°10' в.д., глубина 205–222 м, гравий, коллектор П.А. Савельев; МІМВ 40775 – 1 экз. *SL* 52 мм, НИС АО, ст. 81, 16.08.2019 г., Охотское море, Курильские о-ва, о. Райкоке, 48°20' с.ш. 153°11' в.д., глубина 241–400 м, галька и валуны, коллектор П.А. Савельев; МІМВ 40776 – 4 экз. *SL* 41–85 мм, РКМРТ А, ст. 165, 14.09.2013 г., Охотское море, 57°00' с.ш. 144°40' в.д., глубина 264 м, коллектор П.А. Савельев; МІМВ 40777 – 5 экз. *SL* 47–67 мм, РКМРТ А, ст. 166, 14.09.2013 г., Охотское море, 57°00' с.ш. 145°00' в.д., глубина 240 м, коллектор П.А. Савельев; МІМВ 40778 – 2 экз. *SL* 66 и 67 мм, РКМРТ А, ст. 170, 16.09.2013 г., Охотское море, 56°45' с.ш. 144°41' в.д., глубина 287 м, коллектор П.А. Савельев; МІМВ 40779 – 1 экз. *SL* 61 мм, РКМРТ А, ст. 182, 20.09.2013 г., Охотское море, 56°30' с.ш. 144°20' в.д., глубина 294 м, коллектор П.А. Савельев; МІМВ 40780 – 2 экз. *SL* 60 и 69 мм, РКМРТ А, ст. 184, 21.09.2013 г., Охотское море, 56°30' с.ш. 145°00' в.д., глубина 264 м, коллектор П.А. Савельев.

С ч ё т н ы е п р и з н а к и (в скобках среднее значение и стандартное отклонение). *D1* VII–VIII (7.3 ± 0.49), *D2* 17–19 (18.1 ± 0.83), *A* 15–16 (15.4 ± 0.51), *P* 15–17 (15.9 ± 0.49), *VI* 3, *C* 4–5 + 7 + 7 + 4–5; жаберных тычинок 2–4 + 10–14 (14.2 ± 1.48),

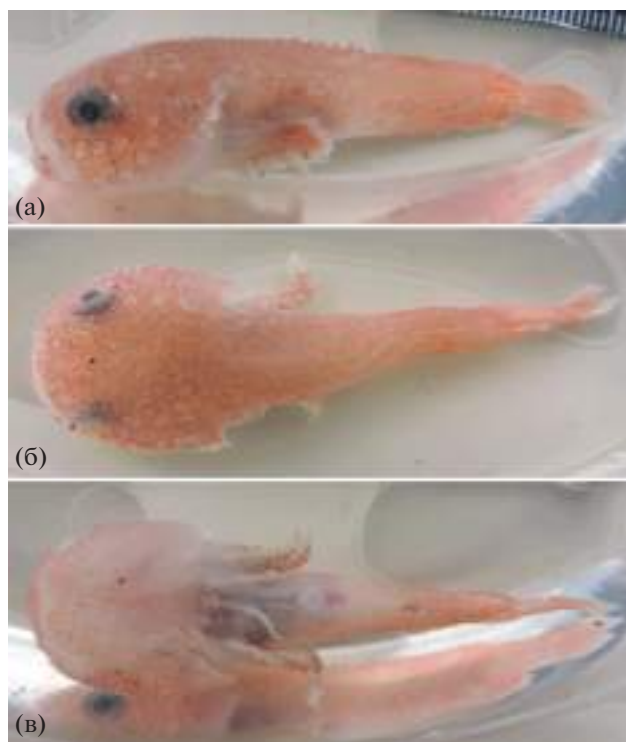


Рис. 2. Пупырчатый психролют *Psychrolutes pustulosus* МІМВ 40775, *SL* 52 мм.; вид: сбоку

жаберных лучей семь, позвонков (с уростилем) 11–13 + 19–22 = 32–34 (32.9 ± 0.69). В *CLL* 10–13 (11.0 ± 1.08) очень крупных пор. Все каналы на голове обычно имеют поры, их число максимальное в роде *Psychrolutes*: *CSO* 2, *CC* 0–1 (0.9); *CIO* 7–8 (7.1 ± 0.26), *CPO* 2–3 (2.9 ± 0.26); *CT* 0–3 (1.1 ± 1.06), *CPM* 9 (на подбородке две поры). Диаметр некоторых пор *CPM* и *CLL*, расположенных ближе к основанию *C*, не уступает диаметру зрачка.

О к р а с к а. При жизни верхняя часть тела и плавники розовые, иногда с примесью серого, брюхо и несколько нижних лучей *P* светлые белорозовые, перитонеум тёмно-серый (рис. 2). Фиксированные экземпляры светло-серые или белые с тёмно-серым перитонеумом.

З а м е ч а н и я. У рыб из северной части Охотского моря кожные бугорки менее выражены, чем у особей из вод Курильских о-вов: у первых бугорки расположены ниже и реже. Прослеживается размерная изменчивость кожных бугорков, хорошо развитых на голове, брюхе, лучах непарных плавников у крупных экземпляров в сравнении с мелкими, у которых кожные бугорки развиты очень слабо и заметны лишь на основании *P* (МІМВ 40774 – *SL* 34 мм) или отсутствуют (МІМВ 40776 – *SL* 41 мм).

Распространение и экология. Новые находки расширяют ареал вида в северо-западной

части Охотского моря почти до о-ва Ионы, а в водах Курильских о-вов к северу до о-ва Райкоке. В водах средних Курильских о-вов на станции 22 *P. pustulosus* в улове сопутствовали *Artediellus ingens* Nelson, *B. lysimus*, *Eumicrotremus fedorovi* Mandryt-sa, *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks, *T. anoplus*; на станции 81 — *Palmoliparis beckeri* Balushkin, *Puzanovia rubra* Fedorov, *Sebastolobus macrochir* (Günther) и губки *Clathria bitoxifera* (Koltun), *Halichondria* sp., *Latrunculia oparinae* Samaai et Krasokhin, *Melonanchora tetradentifera* Koltun, *Megaciella* sp., *Mycale* sp., *Suberites* sp. В северо-западной части Охотского моря на всех станциях вместе с пупырчатым психролютом пойманы *Lycogrammoides schmidti* Soldatov et Lindberg (16.1% по численности от рассчитанной плотности распределения в экз/км²), *Malacocottus zonurus* Bean (15.8), *Icelus armatus* (Schmidt) (6.8), *Lycodes pectoralis* Toyoshima (6.5), *L. macrochir* Schmidt (6.4), *Artediellina antilope* (Schmidt) (4.9), *Careproctus rastrinus* Gilbert et Burke (4.4), *Bathyraja parmifera* (Bean) (4.1), *Dasycottus setiger* Bean (3.6), *C. macrodiscus* Schmidt (2.9), *Bothrocarina microcephala* (Schmidt) (2.8), *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) (1.4). В нескольких уловах в больших объёмах попадалась губка *Aphrocalistes* sp. (класс Hexactinellida).

Ниже приведена определительная таблица видов рода *Psychrolutes*, обитающих в северной части Тихого океана от Юго-Восточной Японии до тихоокеанского побережья Северной Америки, составленная на основании собственных и литературных данных (Jordan, Starks, 1895; Nelson, 1980, 1982; Nelson et al., 1985; Fricke, 1990; Mecklenburg et al., 2002; Nakabo, 2002; Назаркин и др., 2014).

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА PSYCHROLUTES СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

1 (10) Окраска тела однотонная или почти однотонная за исключением дистальной части лучей *P*, окраска которых может слегка отличаться от основной; отчётливые контрастные тёмные полосы на теле отсутствуют; некоторые виды достигают *SL* 600 мм.

2 (5) Кожа покрыта мелкими бугорками (могут отсутствовать у рыб *SL* < 40 мм); усики на коже головы отсутствуют; перепонки *D* и *A* переходят на основание *C*, хвостовой стебель не выражен; *P* 14–18; *SL* < 100 мм.

3 (4) В корональной и затылочной комиссурах имеются крупные поры; задняя пора туловищного канала находится на основании *C*; грудной плавник достигает начала основания *A*; жаберных тычинок 10–18 (Охотское море и северная часть Японского; 208–620 м).....*P. pustulosus*

4 (3) В корональной и затылочной комиссурах поры отсутствуют; последняя пора туловищного

канала находится на лучах *C*; грудной плавник доходит до середины основания *A*; жаберных тычинок 8–13 (юго-западная часть Берингова моря, Командорские и Алеутские о-ва, по тихоокеанскому побережью Северной Америки на юг до Пьюджет Саунд (США); 0–225 м) *P. sigalutes*

5 (2) Бугорки на коже отсутствуют; голова может быть покрыта мелкими усиками; *D* и *A* не связаны перепонкой с основанием *C*, хвостовой стебель хорошо выражен; *P* 19–26 (обычно 22–25); *SL* до 400–600 мм.

6 (7) Рот небольшой, верхняя челюсть не достигает вертикали переднего края глаза; на подбородке одна пора (зал. Тоса (восточное побережье Японии), Новая Зеландия; 945–1043 м).....*P. microporos*

7 (6) Рот большой, верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза; на подбородке две поры.

8 (9) Голова покрыта мелкими усиками; имеются поры туловищного канала сейсмочувствительной системы (от тихоокеанского побережья Северной Японии до Южной Калифорнии, США; 480–2800 м)*P. phrictus*

9 (8) Усики на голове и поры туловищного канала сейсмочувствительной системы отсутствуют (от зал. Тоса до префектуры Миэ (Восточная Япония), Южная Африка; 550–1010 м)*P. macrocephalus*

10 (1) Окраска тела не однотонная, имеются контрастные полосы или пятна разной формы; длина тела не превышает *SL* ≤ 70 мм.

11 (12) Тело пересекают три широкие ясно очерченные тёмные полосы на светлом фоне; задняя треть *P* тёмная, за исключением кончиков лучей; по крайней мере одна тёмная узкая полоса косо проходит через орбиту глаза от её передненижнего к верхнезаднему краю; *P* 18 (Курильские о-ва; 142–200 м).....*P. dolganovi*

12 (11) Окраска иная; на теле имеются тёмные полосы и пятна разной формы; задняя треть *P* светлая; *P* 19–23 (обычно 22) (Японское, Охотское и Берингова моря, по тихоокеанскому побережью Северной Америки на юг до Пьюджет Саунд, США; 0–240 м)*P. paradoxus*

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю участников экспедиции на РКМРТ “Акваресурс” и 56-го рейса НИС “Академик Опарин” за помощь с разбором уловов, в том числе В.А. Шилова (ННЦМБ ДВО РАН), предоставившего информацию о таксономическом составе губок. Признателен О.С. Воскобойниковой (ЗИН РАН) за критический анализ рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспедиция на Курильские о-ва была организована при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации и подержана грантом 13.1902.21.0012, номер соглашения 075-15-2020-796.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мандрица С.А. 1993. Новый вид рода *Gilbertidia* от Курильских островов (Scorpaeniformes, Psychrolutidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 2. С. 288–290.
- Назаркин М.В., Воскобойникова О.С., Баланов А.А. 2014. Распространение, морфология и таксономическое положение *Psychrolutes pustulosus* (Schmidt, 1937) (Scorpaeniformes: Psychrolutidae) // Биология моря. Т. 40. № 3. С. 190–200.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi—Миноги. Класс Chondrichthyes—Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali—Цельноголовые. Класс Osteichthyes—Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Fricke R. 1990. A new species of psychrolutid fish from Western Australia // Jpn. J. Ichthyol. V. 36. № 4. P. 404–409. <https://doi.org/10.11369/jji1950.36.404>
- Jackson K.L., Nelson J.S. 1998. *Ambophthalmos*, a new genus for “*Neophrynichthys*” *angustus* and “*Neophrynichthys*” *magnicirrus*, and the systematic interrelationships of the fat-head sculpins (Cottoidei, Psychrolutidae) // Can. J. Zool. V. 76. № 7. P. 1344–1357. <https://doi.org/10.1139/z98-053>
- Jordan D.S., Starks E.C. 1895. The fishes of Puget Sound // Proc. Calif. Acad. Sci. V. 2. № 5. P. 785–852.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Nakabo T. 2002. Psychrolutidae. Tadpole sculpins // Fishes of Japan with pictorial keys to the species / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 651–653, 1528–1530.
- Nelson J.S. 1980. *Psychrolutes sio*, a new psychrolutid fish (Scorpaeniformes) from the southeastern Pacific // Can. J. Zool. V. 58. № 3. P. 443–449. <https://doi.org/10.1139/z80-058>
- Nelson J.S. 1982. Two new South Pacific fishes of the genus *Ebinania* and contributions to the systematics of Psychrolutidae (Scorpaeniformes) // Ibid. V. 60. № 6. P. 1470–1504. <https://doi.org/10.1139/z82-196>
- Nelson J.S., Chirichigno N., Balbontsín F. 1985. New material of *Psychrolutes sio* (Scorpaeniformes, Psychrolutidae) from the eastern Pacific of South America and comments on the taxonomy of *Psychrolutes inermis* and *Psychrolutes macrocephalus* from the eastern Atlantic of Africa // Ibid. V. 63. № 2. P. 444–451. <https://doi.org/10.1139/z85-063>
- Yabe M., Tsutsui D., Shimokawa T., Kinoshita T. 1995. A psychrolutid fish, *Psychrolutes pustulosus*, collected from the southwestern Okhotsk Sea off Hokkaido, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 42. № 2. P. 200–202.

УДК 597.554.3.591.4

ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ И ДИАГНОСТИКИ ПЕСКАРЕЙ РОДА *GOBIO* (CYPRINIDAE) УРАЛА, СИБИРИ, КАЗАХСТАНА И БАССЕЙНА РЕКИ АМУР

© 2021 г. А. Л. Мартынова¹, Е. Д. Васильева², *

¹Гимназия № 1 им. Н.Т. Антошкина, Кумертау, Республика Башкортостан, Россия

²Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 31.08.2020 г.

После доработки 21.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

На основе анализа морфологической изменчивости пескарей из шести популяций в бассейне р. Урал и сравнения полученных данных с морфологическими особенностями пескарей бассейнов рек Волга, Нура, Амур и рек Сибири пескари Урала отнесены к виду *Gobio volgensis*. Для этого вида представлен уточнённый и расширенный диагноз. Для сибирского пескаря *G. sibiricus* обозначен лектотип из пробы синтипов из Минусинской протоки Енисея. На основе анализа собственных данных и сведений литературы сделан вывод о необходимости молекулярно-генетических исследований локальных популяций пескарей в бассейне р. Кама, прежде всего, р. Чусовая; специальные генетические и морфологические исследования необходимы также для видовой идентификации пескарей из р. Нура.

Ключевые слова: *Gobio volgensis*, *G. sibiricus*, морфология, видовая идентификация, видовой диагноз, лектотип.

DOI: 10.31857/S004287522105012X

Филогенетические исследования, основанные на изменчивости последовательностей митохондриального гена цитохрома *b* (Yang et al., 2006) и совокупности четырёх локусов митохондриальных и ядерного генов (Tang et al., 2011), подтвердили монофилию подсемейства Gobioninae — мелких карповых (Cyprinidae) пресноводных рыб Евразии, называемых пескарями и характеризующихся высоким морфологическим и экологическим разнообразием. В составе подсемейства выделены три монофилетические группы: группа *Hemibarbus–Squalidus*, триба Sarcocheilichthyini и триба Gobionini; последняя триба представлена двумя филетическими линиями, в одну из которых вошли виды монофилетических родов *Gobio* Cuvier, 1816 и *Romanogobio* Bănărescu, 1961 (Tang et al., 2011). Наибольшим видовым разнообразием среди пескарей характеризуется род *Gobio*, в котором в настоящее время признают 48 валидных видов (Fricke et al., 2020).

Типовой вид рода — обыкновенный пескарь *G. gobio* (Linnaeus, 1758) — ранее считался высоко полиморфным и широко распространённым видом с ареалом, протянувшимся от Пиренейского п-ова до Дальнего Востока (Берг, 1949а; Насека, 1998) или до сибирских рек Лена и Колыма (Bănărescu et al., 1999; Богущкая, Насека, 2004). При этом разные авторы различали от 10 (Берг,

1949а) до 19 (Bănărescu, Nalbant, 1973) подвидов и локальных внутривидовых форм *G. gobio*, многим из которых в дальнейшем был автоматически присвоен видовой статус вследствие использования филогенетической концепции вида в практической систематике рыб (Kottelat, 1997). Кроме этого, в начале XXI в. был описан ряд новых видов из разных водоёмов Европы (Васильева и др., 2004, 2005; Doadrio, Madeira, 2004; Kottelat, Persat, 2005; Mendel et al., 2008), Малой Азии (Naseka et al., 2006; Turan et al., 2012, 2016, 2017, 2018) и из Китая (Fricke et al., 2020). Видовая самостоятельность некоторых из восстановленных и вновь описанных таксонов была подтверждена генетическими исследованиями (Doadrio, Madeira, 2004; Yang et al., 2006; Mendel et al., 2008; Tang et al., 2011; Takács et al., 2014; Aksu, Bektaş, 2019; Sheraliev et al., 2020; Zangl et al., 2020).

В то же время локальные популяции пескарей Сибири, Казахстана и бассейна Амура остаются плохо изученными, с дискуссионным таксономическим статусом или с необоснованной таксономической интерпретацией, основанной на предшествующих данных литературы. Прежде всего, это касается пескарей из р. Нура и других рек Центрального Казахстана, которых Берг (1949а) включал в подвид *G. gobio lepidolaemus* Kessler, 1872, а последующие авторы относят к сибирскому пескарю, рассматриваемому то в каче-

стве вида (или подвида) *G. cynocephalus* Dybowski, 1869 (Волгин, Упадышев, 1982; Тагаев, Жапарова, 2018), то вида *G. sibiricus* Nikolsky, 1936 (Kottelat, 2006; Тагаев, Жапарова, 2019; Seraliev et al., 2020). Генетические исследования по пескарям из бассейна Нуры, рек Сибири и р. Урал не проводились, а морфологические описания либо скудны, либо вообще отсутствуют, как в случае пескарей Уральского бассейна.

Цель настоящей работы — оценить видовой статус пескарей бассейна р. Урал на основе исследования морфологической изменчивости локальных популяций и анализа доступных данных (собственных и литературных) по пескарям рек Сибири и бассейнов Волги, Нуры и Амура.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов рыб проводили летом 2019 г. в шести реках бассейна р. Урал. В качестве орудий лова использовали сеть Киналева с площадью раскрытия 0.75 м² из безузловой дели с ячейей 5 мм. В каждой пробе отбирали материал для генетического анализа, фиксируя отрезанные грудные плавники в 96°-ном этиловом спирте; для последующих морфологических исследований рыб фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, а затем, после отмывки водой, пробы переводили в 70%-ный раствор спирта. Все материалы поступили на хранение в коллекцию Зоологического музея МГУ (ЗММУ). Номера и описания проб даны ниже.

Р-24338 — 26 экз., р. Большой Кизил (приток р. Урал), отмель в 2 км выше по течению от с. Кизильское, Челябинская обл., 52°44'53" с.ш. 58°51'45" в.д. Р-24339 — 21 экз., р. Урал, отмели в 2 км от устья р. Б. Кизил, с. Кизильское, Челябинская обл., 52°44'24" с.ш. 58°55'20" в.д. Р-24340 — 27 экз., р. Сакмара (приток р. Урал), стремнина в 1.5 км ниже по течению от моста у с. Юлдыбаево, Зилаирский район, Республика Башкортостан, 52°20'42" с.ш. 57°51'03" в.д. Р-24341 — 22 экз., р. Миндяк (приток р. Урал), в 1 км выше по течению от д. Галиахмерово, Учалинский район, Республика Башкортостан, 54°00'55" с.ш. 58°51'31" в.д. Р-24342 — 28 экз., р. Большой Юшатырь (приток р. Салмыш, впадающей в р. Сакмара), пережат в 1.2 км ниже по течению от с. Новокалтаево, Куургазинский район, Республика Башкортостан, 52°23'50" с.ш. 55°37'34" в.д. Р-24344 — 19 экз., р. Большой Ик (приток р. Сакмара), отмель перед мостом у с. Назаркино, Кугарчинский район, Республика Башкортостан, 52°44'24" с.ш. 58°55'20" в.д.

Помимо проб из бассейна р. Урал, 11–24.07.2019 г. были собраны, а затем изучены две пробы из бассейна Волги и одна проба из бассейна Оби: ЗММУ Р-24336 — 18 экз., р. Белая (приток Камы, бассейн Волги), окрестности с. Арский камень, Белорецкий район, Республи-

ка Башкортостан, 53°51'41" с.ш. 58°16'07" в.д.; Р-24337 — 17 экз., р. Дёма (приток р. Белая, бассейн Камы), окрестности с. Чиряштамак, Миякинский район, Республика Башкортостан, 53°39'50" с.ш. 54°32'36" в.д.; Р-24343 — 11 экз., р. Уй (приток р. Тобол, бассейн Оби), окрестности с. Тунгатарово, Учалинский район, Республика Башкортостан, 54°36'15" с.ш. 59°43'33" в.д.

Во всех пробах анализировали морфологические признаки, обычно используемые в исследованиях по таксономии и морфологической изменчивости пескарей рода *Gobio* (Bănărescu et al., 1999; Васильева и др., 2004; Kottelat, Persat, 2005; Kottelat, Freyhof, 2007). Все измерения выполнены одним оператором электронным штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по схеме “от точки до точки”. На основе полученных измерений рассчитаны 35 морфометрических индексов.

Статистическая обработка данных выполнена с применением пакетов программ STATISTICA (Version 10) и Microsoft Excel 2010. Сравнение признаков по уровню изменчивости осуществляли на основе коэффициента вариации (*CV*). Величину различий между всеми анализируемыми популяциями оценивали на основе значений коэффициента различий *CD* (Майр и др., 1956). Для оценки размерной изменчивости пропорций тела использовали коэффициент корреляции Пирсона (*r*) между признаком и стандартной длиной тела (*SL*). Все расчёты проводили в статистической среде R (Кабаков, 2014; Мاستицкий, Шитиков, 2015).

Отдельные морфологические признаки, представлявшие значимыми для идентификации видов, анализировали на следующих материалах из коллекции ЗММУ.

Gobio gobio s. stricto: Р-5775 — 1 экз., Ладожское озеро; Р-9423 — 1 экз., р. Темза, Великобритания; Р-23331 — 5 экз., р. Скавинка у Радзишов, Польша.

G. volgensis Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková, 2008: Р-21861 — голотип, Московская область, р. Москва (бассейн Волги) у г. Старая Руза; Р-21865 — 4 экз., паратипы, Московская область, р. Москва (бассейн Волги) у г. Звенигород; Р-21910 — 4 экз., паратипы, Московская область, р. Москва (бассейн Волги) у г. Звенигород.

G. gobio sibiricus: Р-1593 — 31 экз., синтипы, р. Нура, у впадения в оз. Джаныбек, Акмолинская область, Казахстан; Р-1626 — 17 экз., синтипы, Минусинская протока, Енисей, Красноярский край.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическая характеристика пескарей бассейна р. Урал

Согласно полученным результатам теста Шапиро–Уилка распределения значений пластиче-

ских признаков во всех девяти выборках пескарей (бассейны Урала, Волги и Оби) не отличались от нормального ($p < 0.05$). Наряду с этим число особей в изучаемых выборках и случайный способ их формирования позволяют считать все выборки репрезентативными. Значения пластических индексов для каждой выборки представлены в табл. 1. В пределах каждой выборки наибольшая изменчивость у пескарей бассейна р. Урал выявлена по относительной длине усика (величины CV варьируют в диапазоне 6.9–15.2) и индексу диаметра глаза (в % io) (CV 7.9–10.4); наименьшая изменчивость наблюдалась по индексам, определяющим положение спинного, анального и брюшных плавников (CV 1.1–4.6).

Размерная изменчивость выявлена в общей сложности для восьми пластических признаков. Достоверная ($p < 0.05$) положительная корреляция с длиной тела (SL) наблюдалась в выборке из р. Урал в районе с. Кизильское по признакам hc/c , ao/c и wc/c ($r =$ соответственно 0.51, 0.71 и 0.62) и в выборке из р. Большой Юшатырь по индексу lb/c ($r = 0.38$), а отрицательная для индексов H/SL , h/SL , hD/SL , lD/SL в выборке из р. Сакмара ($r = -0.58, -0.54, -0.38, -0.41$), по индексу aD/SL в выборках из рек Сакмара ($r = -0.53$) и Большой Ик ($r = -0.61$), по индексу $P-V/SL$ в выборке из р. Миндяк ($r = -0.46$), по индексам hA/SL и c/SL в выборках из рек Сакмара ($r = -0.64, -0.41$) и Большой Кизил ($r = -0.57, -0.39$), по индексу lA/SL в выборках из рек Большой Кизил ($r = -0.56$) и Большой Юшатырь ($r = -0.41$) и по индексу o/SL в выборках из рек Большой Кизил ($r = -0.47$), Большой Юшатырь ($r = -0.42$), Сакмара ($r = -0.55$) и Урал ($r = 0.53$). Как правило, крупные пескари отличаются от мелких меньшим горизонтальным диаметром глаза и более низким и коротким анальным плавником; анальное отверстие у них смещено ближе к основанию брюшных плавников.

При попарном сравнении выборок пескаря из разных рек достоверные различия (по t_{st}) чаще всего наблюдались по максимальной высоте тела (H/SL), горизонтальному диаметру глаза (o/SL , o/c , o/io), высоте головы (hc/c , Hc/c), положению анального отверстия ($V-an/SL$, $V-an/V-A$) и толщине хвостового стебля (w/SL , w/h). Как правило, различия между популяциями невелики: CD редко достигал величины 1.28, соответствующей формально подвидовому уровню. Обычно относительно высокие значения CD наблюдались между выборками, различавшимися по размерному составу особей, и могли быть обусловлены размерной изменчивостью характеристик. Так, при сравнении по высоте тела более мелких пескарей из выборки из р. Урал с более крупными из рек Миндяк и Сакмара величина CD составляла соответственно 1.30 и 1.60; аналогично пескари из двух последних выборок отличались от других более мелких и самых низкотелых пескарей из

р. Большой Ик: CD соответственно 2.00 и 2.19; при сравнении пескарей из р. Большой Ик с пескарями из р. Большой Юшатырь $CD = 1.72$. В свою очередь, пескари из р. Большой Юшатырь, имевшие самые высокие средние значения высоты головы (hc/c и Hc/c), существенно отличались от пескарей из р. Большой Кизил с самыми низкими значениями высоты головы ($CD = 1.80, 1.55$); по индексу Hc/c существенные различия выявлены также между пескарями из рек Большой Юшатырь и Сакмара ($CD = 1.29$), а по индексу hc/c – между пескарями из рек Большой Кизил и Урал ($CD = 1.34$). По величине диаметра глаза (o/c) существенные различия выявлены между пескарями из р. Большой Ик (с самым высоким средним значением индекса, соответствующим мелким размерам особей) и самыми крупными пескарями из р. Сакмара ($CD = 1.45$). Пескари из р. Большой Кизил, имевшие минимальную среднюю величину ширины головы, существенно отличались от пескарей из рек Большой Юшатырь ($CD = 2.91$), Миндяк (1.81), Сакмара (1.43) и Урал (1.54).

Выборки пескарей из рек Урал (у с. Кизильское) и Большой Кизил наиболее сходны между собой по пластическим признакам, что можно объяснить близостью мест лова (9 км по руслу рек) и сходством выборок по размерному составу особей. Очевидно, подобием размерного состава обусловлено наблюдаемое сходство по пластическим признакам между самыми удалёнными друг от друга (1570 км) выборками наиболее крупных пескарей из рек Сакмара и Миндяк. Из меристических признаков небольшие достоверные различия выявлены в отдельных случаях по числу ветвистых лучей в грудном плавнике и чешуй в боковой линии. С учётом выявленной изменчивости морфологических признаков в разных выборках составлено представленное ниже описание пескарей бассейна р. Урал.

D III 7(8), A II (5)6(7), P I 13–16(17), V I 6–8; II 39–43, чаще 41. Между началом спинного плавника и боковой линией у изученных особей $\frac{1}{2}5$ – $\frac{1}{2}6$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – 4 – $\frac{1}{2}4$, на хвостовом стебле – $\frac{1}{2}2$ /1/2 $\frac{1}{2}$; вокруг хвостового стебля 12 рядов чешуй. Тело вальковатое, хвостовой стебель удлинённый, тонкий (рис. 1). Антедорсальное расстояние больше постдорсального. Нижняя часть брюха, от головы до анального отверстия, уплощённая. Наибольшая высота тела чаще превосходит высоту хвостового стебля в 2.0–2.6 (в среднем 2.37) раза; нередко встречаются особи, у которых высота тела больше длины хвостового стебля. Основание спинного плавника в 1.4–2.0 (1.7) раза меньше его высоты; основание анального плавника в 1.6–2.4 (1.9) раза меньше его высоты. Края спинного и анального плавников слабо вогнутые. Парные плавники относительно короткие: грудные плавники не достигают осно-

Таблица 1. Морфометрические характеристики пескарей рода *Gobio* из рек бассейнов Урала, Волги и Оби

Признак	Бассейн Урала						Бассейн Волги			Бассейн Оби
	Большой Ик (n = 19)	Большой Кизил (n = 26)	Большой Юшатырь (n = 28)	Миндяк (n = 22)	Сакмара (n = 27)	Урал (n = 21)	Белая (n = 18)	Дёма (n = 17)	Уй (n = 11)	
<i>TL</i> , мм	95.4–119.1 105.5 ± 1.29	92.0–124.7 105.2 ± 1.76	94.3–123.7 103.5 ± 1.28	106.3–139.0 116.2 ± 1.58	100.8–137.4 123.8 ± 1.70	86.3–114.4 100.8 ± 1.57	100.7–135.8 111.1 ± 1.79	88.7–128.4 115.5 ± 2.74	99.1–126.2 109.0 ± 2.47	
<i>SL</i> , мм	77.8–98.0 87.8 ± 1.12	77.7–105.2 88.7 ± 1.53	76.0–101.7 86.0 ± 1.10	88.1–117.5 97.4 ± 1.45	86.5–117.4 104.0 ± 1.54	72.7–100.1 85.7 ± 1.48	85.0–114.5 93.0 ± 1.56	73.1–107.6 96.4 ± 2.35	81.4–104.8 90.6 ± 2.16	
В % <i>SL</i>										
<i>H</i>	15.0–17.4 16.2 ± 0.16	15.7–19.5 17.8 ± 0.18	17.1–20.6 18.7 ± 0.14	17.7–20.0 18.9 ± 0.14	17.7–21.3 19.6 ± 0.17	16.3–18.8 17.2 ± 0.14	17.9–19.7 18.9 ± 0.12	17.4–19.5 18.5 ± 0.14	18.9–20.7 20.0 ± 0.21	
<i>h</i>	6.6–8.1 7.4 ± 0.10	7.3–8.1 7.7 ± 0.05	7.0–8.4 7.7 ± 0.07	7.0–8.5 7.7 ± 0.08	7.3–8.8 7.9 ± 0.07	7.2–8.2 7.6 ± 0.06	7.6–8.4 8.0 ± 0.06	7.8–8.8 8.2 ± 0.06	9.0–9.8 9.4 ± 0.08	
<i>lpc</i>	16.5–19.7 18.0 ± 0.21	15.8–22.1 19.2 ± 0.35	16.9–22.2 19.4 ± 0.22	17.1–22.2 19.5 ± 0.30	17.0–22.3 19.9 ± 0.28	17.3–20.8 19.1 ± 0.23	19.2–22.7 20.6 ± 0.23	17.5–23.1 20.3 ± 0.37	17.9–20.1 19.3 ± 0.21	
<i>aD</i>	46.6–51.3 48.6 ± 0.30	44.4–51.5 48.3 ± 0.33	45.3–50.6 47.9 ± 0.25	47.1–52.6 49.3 ± 0.28	45.6–52.6 48.9 ± 0.32	43.2–49.8 47.0 ± 0.38	46.8–50.3 48.7 ± 0.22	47.2–49.4 48.6 ± 0.17	45.5–49.5 48.1 ± 0.34	
<i>pD</i>	34.0–38.8 36.3 ± 0.30	33.9–40.4 37.5 ± 0.34	36.5–41.1 38.5 ± 0.25	34.9–41.0 38.2 ± 0.32	35.8–42.0 38.8 ± 0.32	36.0–40.6 37.8 ± 0.27	37.5–40.9 39.3 ± 0.26	36.0–40.2 38.0 ± 0.36	37.3–40.7 38.9 ± 0.35	
<i>aV</i>	47.4–53.0 50.5 ± 0.35	46.5–52.7 49.9 ± 0.34	48.5–53.0 51.4 ± 0.20	48.2–53.4 51.0 ± 0.29	47.6–56.3 51.5 ± 0.41	48.0–52.9 50.6 ± 0.33	47.6–52.3 50.3 ± 0.31	46.9–52.1 49.7 ± 0.33	49.2–52.2 50.8 ± 0.31	
<i>aA</i>	66.6–72.9 69.8 ± 0.44	65.4–74.8 69.9 ± 0.51	67.5–73.1 70.8 ± 0.28	69.6–72.5 71.5 ± 0.16	67.3–74.5 70.8 ± 0.40	66.1–72.5 69.7 ± 0.39	69.6–72.2 70.8 ± 0.16	69.6–71.7 70.7 ± 0.15	70.0–71.9 70.9 ± 0.20	
<i>P-V</i>	24.1–26.5 25.3 ± 0.16	23.0–27.8 25.6 ± 0.22	22.2–26.2 24.7 ± 0.18	23.7–27.5 26.0 ± 0.20	23.2–29.0 26.1 ± 0.34	22.4–27.6 25.0 ± 0.29	24.3–26.8 25.5 ± 0.17	22.2–25.9 24.2 ± 0.28	23.3–27.1 25.4 ± 0.33	
<i>V-A</i>	19.8–23.4 21.0 ± 0.21	18.6–23.6 21.2 ± 0.29	18.7–22.8 20.5 ± 0.21	20.4–22.8 21.7 ± 0.14	18.7–22.6 20.5 ± 0.19	19.8–23.2 21.5 ± 0.19	19.8–22.6 21.4 ± 0.19	19.4–23.0 21.3 ± 0.26	19.8–22.9 21.2 ± 0.26	
<i>IP</i>	18.1–21.0 19.5 ± 0.21	16.9–20.8 19.1 ± 0.20	16.9–22.0 19.3 ± 0.24	16.7–20.9 18.4 ± 0.24	16.5–20.8 18.7 ± 0.22	17.3–20.6 18.8 ± 0.18	17.1–19.6 18.6 ± 0.18	17.5–20.3 18.6 ± 0.20	17.9–21.8 20.1 ± 0.39	
<i>IV</i>	14.3–16.3 15.3 ± 0.12	13.6–16.0 14.9 ± 0.14	13.6–16.3 14.9 ± 0.13	13.6–15.8 14.9 ± 0.13	13.6–16.4 15.0 ± 0.15	13.6–15.9 14.5 ± 0.15	13.3–15.8 14.8 ± 0.15	13.8–15.9 14.9 ± 0.15	15.5–17.7 16.6 ± 0.22	
<i>hD</i>	19.1–21.9 20.3 ± 0.16	18.5–21.3 20.1 ± 0.15	19.3–23.2 21.3 ± 0.18	19.6–22.9 20.9 ± 0.19	19.1–22.9 20.7 ± 0.20	19.5–22.0 20.6 ± 0.16	19.6–22.6 20.9 ± 0.18	20.2–23.4 21.4 ± 0.20	20.9–23.0 22.1 ± 0.25	

Таблица 1. Продолжение

Признак	Бассейн Урала						Бассейн Волги			Бассейн Оби
	Большой Ик (<i>n</i> = 19)	Большой Кизил (<i>n</i> = 26)	Большой Юшатырь (<i>n</i> = 28)	Миндяк (<i>n</i> = 22)	Сакмара (<i>n</i> = 27)	Урал (<i>n</i> = 21)	Белая (<i>n</i> = 18)	Дёма (<i>n</i> = 17)	Уй (<i>n</i> = 11)	
<i>ID</i>	10.4–13.5 11.9 ± 0.18	10.9–14.0 12.0 ± 0.16	11.4–14.3 12.8 ± 0.14	11.0–14.0 12.8 ± 0.16	11.1–14.5 12.7 ± 0.16	11.0–14.0 12.5 ± 0.17	11.5–13.6 12.6 ± 0.14	12.5–13.7 13.2 ± 0.08	12.4–13.9 13.2 ± 0.19	
<i>hA</i>	14.4–17.6 16.1 ± 0.19	13.3–17.0 15.2 ± 0.18	13.4–18.1 15.9 ± 0.21	13.8–16.5 15.2 ± 0.15	13.8–17.2 15.5 ± 0.17	14.5–17.4 15.7 ± 0.16	13.9–16.6 15.3 ± 0.19	14.3–16.4 15.3 ± 0.16	15.8–18.1 17.0 ± 0.22	
<i>IA</i>	6.9–9.2 7.9 ± 0.14	6.3–9.6 7.6 ± 0.18	7.7–9.9 8.6 ± 0.10	7.5–9.4 8.2 ± 0.11	6.7–9.4 8.0 ± 0.12	7.5–9.0 8.2 ± 0.09	7.1–9.0 8.0 ± 0.12	7.3–8.7 8.1 ± 0.10	7.5–9.2 8.4 ± 0.14	
<i>V-an</i>	10.4–14.8 12.3 ± 0.25	10.8–14.3 12.6 ± 0.19	10.8–14.0 12.2 ± 0.15	10.6–14.1 12.2 ± 0.18	9.4–13.5 10.8 ± 0.19	10.9–14.0 12.9 ± 0.17	11.0–13.3 12.2 ± 0.16	10.6–13.9 12.2 ± 0.27	10.0–12.7 10.9 ± 0.22	
<i>w</i>	6.4–8.1 7.2 ± 0.11	6.0–8.5 7.1 ± 0.12	7.1–9.1 7.9 ± 0.09	7.1–9.2 8.1 ± 0.11	7.0–9.1 8.0 ± 0.10	6.8–8.2 7.4 ± 0.09	8.0–9.3 8.5 ± 0.10	7.3–9.1 8.2 ± 0.13	8.1–9.6 8.7 ± 0.16	
<i>c</i>	25.5–29.2 27.1 ± 0.24	25.0–28.0 26.4 ± 0.15	26.4–29.3 27.8 ± 0.15	25.0–28.8 26.6 ± 0.22	25.9–30.7 28.1 ± 0.22	25.2–28.0 26.6 ± 0.17	25.5–28.3 26.9 ± 0.17	25.6–27.8 26.8 ± 0.15	26.6–28.1 27.3 ± 0.16	
<i>o</i>	5.5–6.7 6.1 ± 0.09	4.5–6.2 5.5 ± 0.09	5.4–6.6 6.0 ± 0.07	4.4–6.4 5.3 ± 0.10	4.7–6.0 5.2 ± 0.07	5.3–6.0 5.6 ± 0.04	5.2–6.1 5.7 ± 0.07	5.3–6.3 5.9 ± 0.06	4.8–5.7 5.3 ± 0.08	
Индексы, %										
<i>hD/ID</i>	150.5–198.9 170.4 ± 2.49	146.4–189.2 168.0 ± 2.05	151.0–182.0 166.3 ± 1.57	149.6–180.8 164.0 ± 1.75	146.4–181.1 163.7 ± 1.52	153.6–182.2 165.3 ± 1.91	152.9–178.4 166.0 ± 1.59	153.7–170.9 163.2 ± 1.13	157.0–179.8 167.1 ± 1.91	
<i>hA/IA</i>	177.0–223.9 203.8 ± 3.22	162.8–234.0 201.1 ± 4.28	166.7–211.8 185.1 ± 2.13	167.9–204.3 185.4 ± 2.30	171.7–238.7 195.2 ± 3.28	172.4–208.1 191.1 ± 1.87	165.9–228.3 192.0 ± 3.99	169.3–209.1 189.0 ± 2.36	184.3–230.0 203.3 ± 4.30	
<i>IV/V-A</i>	65.5–78.4 73.3 ± 0.83	58.3–81.9 70.6 ± 1.17	63.9–83.9 72.6 ± 0.97	61.5–74.8 68.6 ± 0.78	66.5–81.5 73.0 ± 0.78	59.8–74.0 67.4 ± 0.80	60.4–74.5 69.2 ± 0.94	64.4–81.0 70.2 ± 1.02	68.8–85.1 78.4 ± 1.37	
<i>V-an/V-A</i>	51.1–65.4 58.5 ± 0.85	52.8–66.5 59.7 ± 0.70	53.3–66.7 59.4 ± 0.60	49.3–62.7 56.2 ± 0.68	44.1–68.5 52.6 ± 1.04	54.3–64.7 59.9 ± 0.66	53.6–62.8 57.2 ± 0.58	52.4–62.8 57.2 ± 0.77	48.4–55.4 51.6 ± 0.64	
<i>IP/P-V</i>	70.1–86.7 77.3 ± 1.12	65.3–84.1 74.8 ± 1.01	64.7–93.3 78.2 ± 1.24	60.6–84.1 70.9 ± 1.17	62.7–85.7 71.9 ± 1.27	65.6–84.2 75.4 ± 1.14	65.0–79.5 72.8 ± 0.97	67.6–86.5 77.1 ± 1.45	66.7–93.5 79.5 ± 2.46	
<i>w/h</i>	85.5–107.5 98.5 ± 1.44	77.8–107.9 92.4 ± 1.53	94.2–114.9 101.6 ± 0.92	94.6–120.0 106.2 ± 1.60	89.5–115.8 101.5 ± 1.24	83.8–108.3 96.3 ± 1.17	97.5–118.1 106.2 ± 1.54	88.9–109.1 99.7 ± 1.51	85.0–98.8 92.7 ± 1.50	

Таблица 1. Окончание

Признак	Бассейн Урала						Бассейн Волги		Бассейн Оби
	Большой Ик (<i>n</i> = 19)	Большой Кизил (<i>n</i> = 26)	Большой Юшатырь (<i>n</i> = 28)	Мишьяк (<i>n</i> = 22)	Сакмара (<i>n</i> = 27)	Урал (<i>n</i> = 21)	Белая (<i>n</i> = 18)	Дёма (<i>n</i> = 17)	Уй (<i>n</i> = 11)
<i>h</i>	24.7–30.0 27.2 ± 0.30	26.4–30.9 29.2 ± 0.22	25.1–29.4 27.9 ± 0.23	25.6–31.4 28.8 ± 0.29	25.9–31.6 28.2 ± 0.28	25.6–31.5 28.7 ± 0.31	28.1–31.9 29.8 ± 0.25	28.3–32.0 30.6 ± 0.28	31.9–36.6 34.5 ± 0.44
<i>Hc</i>	49.5–59.0 54.8 ± 0.64	46.2–57.7 51.2 ± 0.56	53.9–62.8 58.8 ± 0.39	52.2–58.8 54.3 ± 0.38	49.3–57.7 53.4 ± 0.42	52.4–59.6 56.1 ± 0.52	53.2–59.0 55.6 ± 0.36	52.2–59.2 55.6 ± 0.57	54.4–62.3 59.0 ± 0.75
<i>hc</i>	42.0–55.9 49.3 ± 0.90	39.1–48.6 44.2 ± 0.48	49.4–57.8 52.8 ± 0.43	43.5–53.1 47.0 ± 0.58	40.8–51.3 47.1 ± 0.58	45.6–53.1 50.2 ± 0.43	45.6–53.7 49.0 ± 0.52	44.5–55.6 50.2 ± 0.79	45.2–55.1 50.3 ± 0.86
<i>ao</i>	44.8–55.2 48.9 ± 0.79	43.5–53.1 47.0 ± 0.48	41.8–50.8 45.8 ± 0.39	44.6–51.0 47.9 ± 0.41	40.8–53.4 46.2 ± 0.54	43.7–50.0 46.3 ± 0.39	39.9–47.7 44.3 ± 0.55	43.0–48.4 46.3 ± 0.38	41.8–46.0 43.9 ± 0.39
<i>o</i>	19.7–24.5 22.4 ± 0.31	17.2–24.5 20.9 ± 0.34	19.7–24.1 21.6 ± 0.23	17.1–22.5 19.8 ± 0.34	16.9–21.5 18.7 ± 0.23	19.4–23.8 21.2 ± 0.27	19.6–23.4 21.2 ± 0.30	19.6–23.5 21.8 ± 0.26	17.5–21.0 19.5 ± 0.33
<i>po</i>	36.8–43.2 39.5 ± 0.41	34.6–43.3 39.1 ± 0.44	38.2–43.5 41.1 ± 0.27	36.9–41.5 39.2 ± 0.26	36.2–44.0 39.6 ± 0.37	37.1–45.4 40.4 ± 0.44	36.2–43.9 40.5 ± 0.57	37.5–44.0 40.8 ± 0.50	39.7–45.2 42.5 ± 0.49
<i>wc</i>	47.2–62.8 56.5 ± 0.98	43.6–54.5 48.9 ± 0.49	57.3–66.7 62.9 ± 0.44	53.4–61.6 57.5 ± 0.48	50.4–64.9 58.1 ± 0.76	52.0–64.0 57.6 ± 0.69	55.9–62.3 59.4 ± 0.49	55.9–65.2 61.0 ± 0.62	56.7–70.6 64.1 ± 1.42
<i>io</i>	19.8–27.6 22.9 ± 0.43	20.6–25.5 22.9 ± 0.25	21.2–27.4 24.1 ± 0.29	20.1–25.8 23.4 ± 0.33	22.3–26.0 23.8 ± 0.20	19.9–26.9 22.8 ± 0.37	24.3–27.7 25.9 ± 0.26	22.6–27.8 25.2 ± 0.33	25.5–29.9 27.9 ± 0.45
<i>lb</i>	18.7–26.6 23.1 ± 0.63	15.3–28.5 22.0 ± 0.66	17.6–26.3 21.3 ± 0.48	16.5–27.9 22.6 ± 0.64	14.9–24.8 20.1 ± 0.44	16.4–21.7 19.0 ± 0.29	16.0–27.5 21.0 ± 0.72	20.6–27.7 23.4 ± 0.56	19.8–33.2 24.2 ± 1.07
<i>o/io</i>	83.1–113.7 98.4 ± 2.32	75.8–112.2 91.6 ± 1.75	77.3–107.8 90.0 ± 1.50	69.6–105.7 85.0 ± 1.89	69.0–94.9 78.6 ± 1.19	78.9–112.2 93.4 ± 1.77	73.1–90.2 82.2 ± 1.12	76.9–96.6 86.9 ± 1.39	63.7–79.4 70.0 ± 1.41

В % с

Индекс, %

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение и его ошибка, *n* – число особей. Обозначения признаков: *TL* – общая длина тела, *SL* – стандартная длина тела, *H* – наибольшая высота тела у начала спинного плавника, *h* – высота хвостового стебля, *hpc* – длина хвостового стебля; *aD*, *pD*, *aV*, *aA*, *P-V*, *V-A* – антедорсальное, постдорсальное, антеанальное, пектоанальное, вентроанальное расстояния; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавника, *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавника, *lD*, *lA* – длина основания спинного и анального плавника, *V-an* – расстояние от основания брюшных плавников до анального отверстия, *w* – толщина хвостового стебля у последнего луча анального плавника, *c* – длина головы, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *Hc* – наибольшая высота головы, *hc* – высота головы на уровне середины глаза, *ao* – длина рыла, *po* – заглазничное расстояние, *wc* – ширина головы, *io* – ширина лба, *lb* – длина усика.



Рис. 1. Внешний вид пескаря рода *Gobio* из р. Большой Юшатырь (бассейн р. Урал).

вания брюшных плавников; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника, но достигают анального отверстия. Нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей, как правило, далее $2/3$ длины чешуйки (рис. 2а), в единичных случаях практически до её заднего конца. Анальное отверстие у большинства особей расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников. Однако у наиболее крупных особей анальное отверстие иногда располагается ближе к основанию брюшных плавников.

Голова небольшая, её длина, как правило, составляет $< 1/3 SL$; длина рыла больше заглазничного расстояния. Рот нижний; профиль рыла впереди ноздрей круто опускается вниз. Нижняя губа прервана посередине, по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой (рис. 2б). Усики относительно короткие, редко доходят до середины глаза. Глаз большой, его горизонтальный диаметр нередко превышает ширину лба. Горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников, без чешуи.

Прижизненная окраска у пескарей бассейна Урала в целом светлая: тело выше боковой линии светло-бурого цвета, брюхо белое. Вдоль боковой линии проходит ряд округлых, нередко соединяющихся друг с другом, чёрных пятен; у отдельных особей пятна слабо выражены. На спинном и хвостовом плавниках чёрные крапинки. Грудные плавники со слабым оранжевым оттенком. Индивидуальная изменчивость выражена в окраске спины (более тёмная или светлее), а также в характере тёмных пятен вдоль линии бока: крупные или мелкие, одиночные или сливающиеся в полосу, яркие или бледные. Число пятен варьирует от 7 до 13, чаще встречается 9–10 пятен.

Сравнительный анализ пескарей из системы Урала и популяций бассейнов Волги, Амура и рек Сибири и Казахстана

Следует отметить, что в настоящей работе мы проводили сравнение пескарей Урала с пескаря-

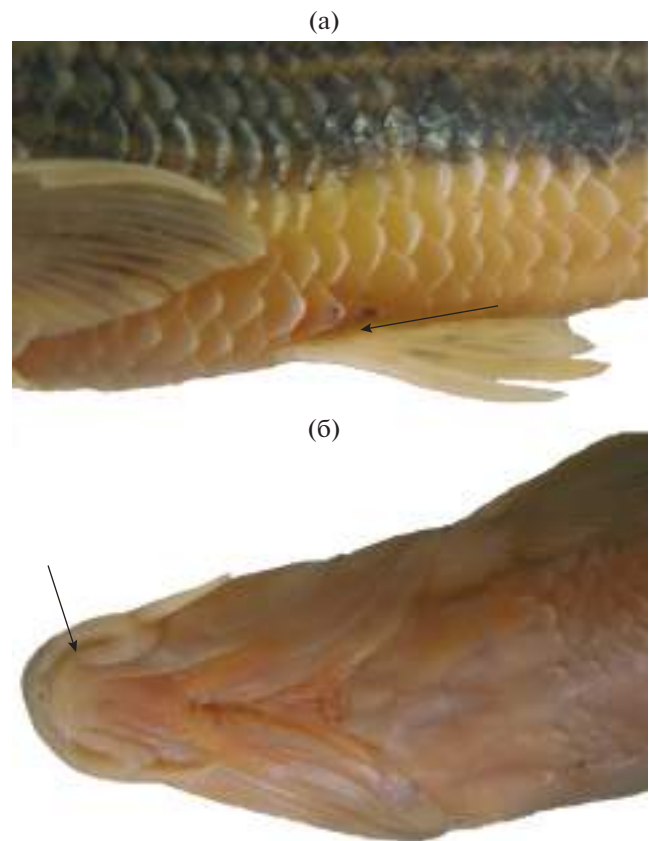


Рис. 2. Пескарь рода *Gobio* из р. Сакмара (приток р. Урал): а – аксиллярные брюшные чешуйки ((→) – мембрана, соединяющая чешуйку с основанием брюшных плавников), б – нижняя губа ((→) – выемка) и чешуйный покров на груди и на горле.

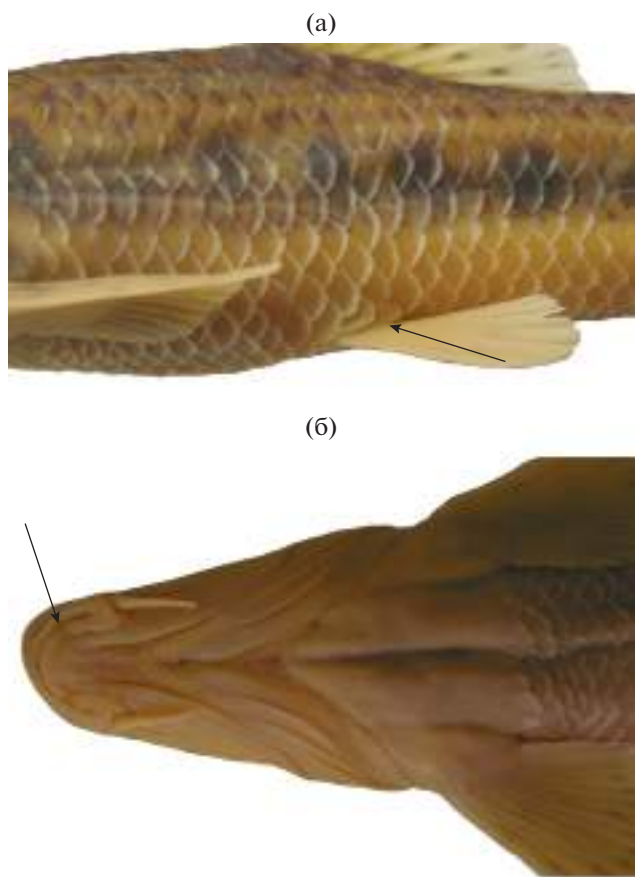


Рис. 3. Голотип *Gobio volgensis*, ЗММУ P-21861: а – аксиллярные брюшные чешуйки (→) – мембрана, соединяющая чешуйку с основанием брюшных плавников), б – нижняя губа ((→) – выемка) и чешуйчатый покров на груди и на горле.

ми рода *Gobio* из указанных бассейнов, ранее относимых к обыкновенному или сибирскому пескарю; маркакольский пескарь *G. acutipinnatus* Menshikov, 1939 из Восточного Казахстана, большеголовый пескарь *G. macrocephalus* Mori, 1930, обитающий на Дальнем Востоке, амурский *G. soldatovi* Berg, 1914 и описанный из бассейна р. Лена *G. gobio tungussicus* Borisov, 1928, которого в настоящее время либо сводят в синонимы *G. soldatovi* (Богуцкая, Насека, 2004; Bogutskaya et al., 2008; Froese, Pauly, 2019), либо считают самостоятельным видом *G. tungussicus* (Dyldin et al., 2020; Fricke et al., 2020), в работе не рассматриваются.

По всем внешним морфологическим признакам пескари р. Урал наиболее сходны с пескарями из бассейна Волги, откуда был описан новый вид *G. volgensis*, и соответствуют его опубликованному диагнозу (Mendel et al., 2008). Среди морфометрических характеристик не выявлено ни одного индекса, по которому бы все выборки пескарей из системы Урала существенно отличались от волжских пескарей (табл. 1). Только по шести признакам

при сравнении некоторых выборок $CD > 1.28$: по наибольшей высоте тела самые низкотелые пескари из р. Большой Ик отличаются существенно от обеих волжских выборок ($CD = 2.26, 1.77$), а пескарю из р. Урал – от выборки из р. Белая ($CD = 1.49$), по длине хвостового стебля – выборка из р. Большой Ик от выборки из р. Белая ($CD = 1.35$), по толщине хвостового стебля – выборка из р. Белая от уральских пескарей из рек Большой Ик, Большой Кизил и Урал ($CD = 1.42, 1.38, 1.40$), по индексу h/c – выборки из рек Дёма и Большой Ик ($CD = 1.37$), по ширине головы – выборка из р. Большой Кизил от обеих волжских ($CD = 2.30, 2.39$) и по числу чешуй в боковой линии – выборки из рек Большой Кизил и Дёма ($CD = 1.60$).

Помимо сходства по морфометрическим характеристикам, у типовых экземпляров волжского пескаря, как и у пескарей Урала, между началом спинного плавника и боковой линией $\frac{1}{2}5\text{--}\frac{1}{2}6$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – $\frac{1}{2}4$, на хвостовом стебле – $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$; вокруг хвостового стебля 12 рядов чешуй; края спинного и анального плавников слабо вогнутые; нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей $\sim \frac{2}{3}$ длины чешуйки (рис. 3а); нижняя губа по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой (рис. 3б). У изученных нами особей из выборки волжского пескаря из р. Дёма (P-24337) между началом спинного плавника и боковой линией $\frac{1}{2}6$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – 4, на хвостовом стебле – $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$; соединительная мембрана достигает $\sim \frac{3}{4}$ длины аксиллярной чешуйки, а по остальным характеристикам они не отличаются от типовых экземпляров *G. volgensis* и пескарей р. Урал. По форме нижней губы все изученные пескари Волги и Урала четко дифференцируются от обыкновенного пескаря *G. gobio*, у которого задние части нижней губы узкие и не отделяются выемкой (рис. 4а).

Исследованная популяция обского пескаря из р. Уй (P-24Т343) существенно отличается от всех выборок пескарей из бассейнов Урала и Волги по высоте хвостового стебля: по индексу h/SL во всех попарных сравнениях наблюдается хиатус (табл. 1), CD варьирует от 2.30 (с выборкой из р. Дёма) до 3.46 (с выборкой из р. Большой Кизил), по индексу h/c хиатус наблюдается со всеми уральскими выборками, с волжскими перекрывание незначительное, CD варьирует от 1.51 (с выборкой из р. Дёма) до 2.65 (с выборкой из р. Большой Ик). В меньшей степени выражены различия между обскими пескарями и уральскими и волжскими по длине парных плавников ($IP/SL, IV/SL, IP/P-V, IV/V-A$) высоте анального плавника, расстоянию между брюшными плавниками и аналь-

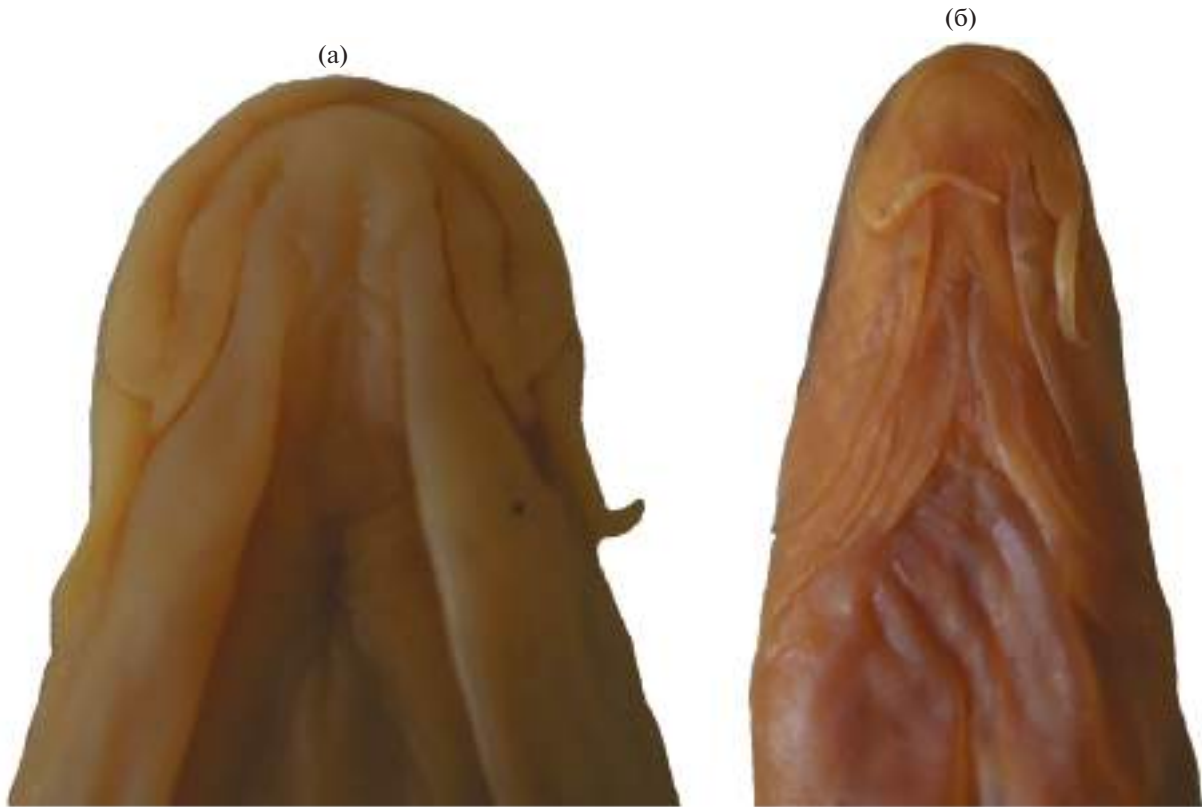


Рис. 4. Форма нижней губы у *Gobio gobio* из р. Темза, ЗММУ P-9423 (а) и одного из синтипов *G. gobio sibiricus* из р. Нура, P-1593 (б).

ным отверстием ($V-an/SL$, $V-an/V-A$), соотношению толщины и высоты хвостового стебля и горизонтального диаметра глаза и межглазничного расстояния. Существенные различия наблюдаются по индексу o/io с волжскими и уральскими выборками, кроме выборок из рек Миндяк и Сакмара ($CD = 1.29-1.92$), по индексу io/c со всеми уральскими выборками кроме р. Большой Юшатырь ($CD = 1.49-1.80$), по индексу IV/SL с выборками из рек Миндяк, Урал и Белая ($CD = 1.33, 1.50, 1.34$), по индексам $V-an/SL$ и $IV/V-A$ с выборкой из р. Урал ($CD = 1.28$ и 1.34), по индексу w/SL – с выборками из рек Большой Ик, Большой Кизил, Урал ($CD = 1.44-1.49$), по индексу $V-an/V-A$ – с выборками из рек Большой Кизил, Большой Юшатырь, Урал ($CD = 1.42-1.61$), по индексам Hc/c и wc/c – с выборкой из р. Большой Кизил ($CD = 1.46$ и 2.11) и по числу лучей в грудном плавнике – с выборками из рек Сакмара и Белая ($CD = 1.54$ и 1.91).

У изученных особей из обской выборки между началом спинного плавника и боковой линией $\frac{1}{2}5-6$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – 4, на хвостовом стебле – $(3)\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$, вокруг хвостового стебля 12(14) рядов чешуй; соединительная мембрана на аксиллярной чешуйке развита в разной степени: у

одной особи заметна только в начальной части, у другой – по всей её длине, но у большинства достигает примерно до $\frac{2}{3}$ длины чешуйки; чешуя на горле у большинства особей доходит лишь до заднего края основания грудных плавников, но иногда (20%) – до переднего края основания плавников; по форме нижней губы пескари из р. Уй не отличаются от уральских и волжских.

У изученных синтипов *G. gobio sibiricus* из Минусинской протоки р. Енисей (P-1626) величина индекса h/c от 35.5 до 36.9%; между началом спинного плавника и боковой линией $(\frac{1}{2}5)\frac{1}{2}6$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – $\frac{1}{2}3-4$, на хвостовом стебле – $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}(3\frac{1}{2})$, вокруг хвостового стебля 12(13) рядов чешуй; соединительная мембрана на аксиллярной чешуйке достигает от $\frac{2}{3}$ её длины до конца чешуйки; чешуя на горле доходит лишь до заднего края основания грудных плавников; на нижней губе слабая выемка между задней и передней частью, по-видимому, из-за того, что в результате длительного хранения рыбы заметно подсохли. Синтипы этого же таксона из р. Нура в Казахстане (P-1593) отличаются преобладанием $\frac{1}{2}5$ рядов чешуй между началом спинного плавника и боковой линией, $\frac{1}{2}3$ рядов между основанием брюшных плавников и боковой ли-

нией и отсутствием выраженной выемки на нижней губе (рис. 46); в пробе попадаются особи, у которых чешуя на горле доходит до переднего края основания грудных плавников.

Сравнение результатов настоящей работы с немногочисленными данными литературы свидетельствует о том, что пескарей бассейна Урала и Волги можно дифференцировать от пескарей из рек Сибири, Казахстана и бассейна Амура по соотношению высоты хвостового стебля и длины головы (индекс h/c); по всем остальным морфометрическим характеристикам разделение групп популяций невозможно. При этом следует заметить, что отношение высоты хвостового стебля к длине головы в качестве диагностического признака использовалось только для европейских видов рода *Gobio* (Kottelat, Freyhof, 2007); в настоящей работе мы по литературным данным вычисляли индекс h/c на основе средних выборочных значений индексов h/SL и c/SL (табл. 2). В число сибирских популяций мы включили и пескарей из верхнего течения р. Лена и её притока р. Анга, которые по морфологическим признакам (число чешуй в боковой линии 41–45, длина брюшных плавников 11.9–15.9 (14.2 ± 0.16)% SL , наибольшая высота тела 15.1–21.0 (18.4 ± 0.24)% SL) (Богданов, Петухов, 2017) отличаются от ленского пескаря *G. gobio tungussicus*, характеризующегося наличием 32–39 чешуй в боковой линии, брюшными плавниками, достигающими до анального отверстия, и наибольшей высотой тела 18.7–25.5% SL (Берг, 1949а; Калашников, 1978).

Согласно полученным данным, у пескарей из бассейна Урала и Волги величина индекса $h/c < 30\%$ (исключение составляет только выборка из р. Чусовая в бассейне Камы), тогда как у пескарей из рек Сибири, Казахстана и бассейна Амура $h/c > 30\%$ (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые исследования убедительно свидетельствуют в пользу конспецифичности пескарей рода *Gobio* из бассейнов Волги и Урала и их обособленности от популяций Сибири, Казахстана и бассейна Амура. В этой связи следует заметить, что ещё Берг (1949б. С. 1259) включал Волгу и Урал в Волжский участок Понто-Каспийско-Аральской провинции Средиземноморской подобласти Голарктической зоогеографической области и отмечал, что фауна р. Урал “не представляет заметных отличий от Волги”. Как указывал Чибилёв (1987), верховья многих рек рассматриваемых бассейнов очень близки друг к другу, а в горной части на Волго-Уральском междуречье существуют озёра, имевшие ещё недавно сток в оба бассейна, известны здесь и бифуркации верховьев – раздвоения русел. Таким образом, по результатам настоящей работы ареал вида *G. volgen-*

sis следует расширить за счёт включения в него наряду с бассейном Волги также и бассейн Урала. Составленный на основании полученных данных уточнённый и расширенный диагноз вида представлен ниже.

Gobio volgensis Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková in Mendel et al., 2008

Д и а г н о з. D (II) III 7–8; A II (III) (5)6–7; V I (II) 6–8; P I 13–16(17); II 39–43, чаще 41–42. Между началом спинного плавника и боковой линией у изученных особей $\frac{1}{2}5$ – $\frac{1}{2}6$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – 4– $\frac{1}{2}4$, на хвостовом стебле – $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$; вокруг хвостового стебля 12 рядов чешуй; эпителиальные гребни на спинных чешуях отсутствуют. Антедорсальное расстояние больше постдорсального; анальное отверстие у большинства особей расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников; наибольшая высота тела чаще превосходит высоту хвостового стебля в 2.0–2.6 раза; высота хвостового стебля составляет $< 30\%$ c ; парные плавники относительно короткие: грудные плавники не достигают основания брюшных плавников, их средняя длина составляет от 70.9 до 84.8% величины пектоцентрального расстояния; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника; края спинного и анального плавников слабо вогнутые; нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей, как правило, далее $\frac{2}{3}$ длины чешуйки, в единичных случаях – практически до её заднего конца. Голова небольшая, её длина обычно $< 1/3SL$; длина рыла больше заглазничного расстояния; усики умеренно длинные: обычно заходят за передний край глаза, но редко доходят до его середины; длина усиков варьирует от 14.9 до 28% c ; глаз большой, его горизонтальный диаметр нередко превышает ширину лба; горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников без чешуи; нижняя губа прервана посередине, по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой; вдоль боковой линии проходит ряд округлых, нередко соединяющихся друг с другом чёрных пятен; на спинном и хвостовом плавниках чёрные крапинки; $2n = 50$ (24 мета, 24 субмета, 2 субтело-ахроцентрических хромосом), $NF = 98$.

G. volgensis был описан как новый вид, морфологически сходный с видом *G. gobio* s. stricto, исходя из выявленных между ними генетических различий (Mendel et al., 2008); высокий уровень генетической дивергенции был выявлен также между *G. volgensis*, *G. gobio* и *G. cynocephalus*, представленным пробой из р. Зея в бассейне Амура.

Таблица 2. Некоторые морфометрические признаки пескарей рода *Gobio* из разных речных бассейнов по данным литературы

Бассейн	Локалитет	n, экз.	SL, мм	Индекс, %			Источник информации
				h/SL	c/SL	h/c	
Обь	р. Сосьва	25	$\frac{-}{96.8}$	$\frac{8.1-9.3}{8.8 \pm 0.06}$	$\frac{24.0-27.0}{25.6 \pm 0.16}$	34.4	Зиновьев, Богданов, 2017
	Пруды Барабинской ГРЭС	10	$\frac{-}{91.9 \pm 8.40}$	$\frac{-}{9.4 \pm 0.18}$	$\frac{-}{26.7 \pm 0.42}$	35.2	Волгин, Упадышев, 1982
Енисей	р. Шушь	21	$\frac{74.5-113.2}{93.7 \pm 3.54}$	$\frac{6.5-8.4}{7.3 \pm 0.14}$	$\frac{19.7-22.3}{20.9 \pm 0.20}$	34.9	Петрова, 2013а
	р. Енисей	26	$\frac{-}{96.3 \pm 2.00}$	$\frac{-}{8.9 \pm 0.08}$	$\frac{-}{25.6 \pm 0.23}$	34.8	Гундризер, 1975 – цит. по: Волгин, Упадышев, 1982
Лена	реки Лена, Анга	28	$\frac{49.2-105.0}{93.5 \pm 3.92}$	$\frac{7.5-9.9}{8.6 \pm 0.10}$	$\frac{24.1-28.7}{26.1 \pm 0.18}$	33.0	Богданов, Петухов, 2017
Нура	р. Нура	38	$\frac{-}{8.9 \pm 0.12}$	$\frac{-}{8.9 \pm 0.12}$	$\frac{-}{24.3 \pm 0.17}$	36.5	Никольский, 1936
	р. Нура	8	$\frac{-}{9.4 \pm 0.12}$	$\frac{-}{9.4 \pm 0.12}$	$\frac{-}{27.6 \pm 0.22}$	34.0	Митрофанов, 1988
	р. Шерубай-Нура	23	$\frac{-}{9.0 \pm 0.44}$	$\frac{-}{9.0 \pm 0.44}$	$\frac{-}{29.2 \pm 1.06}$	30.8	Беккожаева, Мамилов, 2015
Оз. Карасор	р. Каркаралы	22	$\frac{89-108}{99.3 \pm 1.00}$	$\frac{9.4-10.9}{10.1 \pm 0.10}$	$\frac{24.5-27.7}{26.2 \pm 0.19}$	38.6	Тагаев, Жапарова, 2019
		21	$\frac{58.0-115.6}{74.7 \pm 4.30}$	$\frac{7.4-11.8}{8.3 \pm 0.37}$	$\frac{25.6-30.5}{27.4 \pm 0.42}$	30.3	Петрова, 2013б
Амур	р. Шилка	50	$\frac{76-160}{100.8 \pm 2.56}$	$\frac{6.1-10.5}{8.0 \pm 0.12}$	$\frac{20.6-27.5}{23.9 \pm 0.23}$	33.5	Карасев, 1987
		40	$\frac{76-115}{90.4 \pm 1.40}$	$\frac{6.1-11.6}{8.4 \pm 0.18}$	$\frac{20.9-27.5}{24.7 \pm 0.26}$	34.0	То же
	р. Ингода	30	$\frac{85-146}{114.3 \pm 2.79}$	$\frac{7.3-8.7}{8.0 \pm 0.07}$	$\frac{20.0-23.4}{22.3 \pm 0.13}$	35.9	»
		68	$\frac{60-130}{-}$	$\frac{7-10}{8.3}$	$\frac{22-27}{24.6}$	33.7	Никольский, 1956
Кама	р. Межевая Утка	46	$\frac{-}{94.0}$	$\frac{6.9-8.6}{7.5 \pm 0.01}$	$\frac{24.0-27.12}{5.9 \pm 0.13}$	29.0	Зиновьев, Пушкин, 2015 – цит. по: Зиновьев, Богданов, 2017
	р. Чусовая	49	$\frac{-}{95.3}$	$\frac{6.7-9.2}{8.0 \pm 0.08}$	$\frac{22.7-27.1}{24.8 \pm 0.14}$	32.3	Костарев, 2003
Волга	р. Сура	14	$\frac{-}{7.8 \pm 0.09}$	$\frac{7.0-8.2}{7.8 \pm 0.09}$	$\frac{26.1-28.82}{7.5 \pm 0.21}$	28.4	Ручин, Насека, 2003

Последующий анализ полиморфизма митохондриального гена *COI* подтвердил видовую самостоятельность *G. volgensis*, *G. gobio* s. stricto (объединяются в одну кладу) и группы популяций, определяемых как *G. sibiricus* из Оби, Иртыша и Балхаша (Sheraliev et al., 2020). Более того, был подтвержден высокий уровень генетической дивергенции амурского пескаря *G. synocephalus* s.

stricto как сестринской группы объединённой клады, формирующейся всеми остальными исследованными видами рода (Sheraliev et al., 2020. Fig. 4, где гаплотип амурского пескаря ошибочно указан как *Gobio conocephalus*).

Подтверждение самостоятельного видового статуса *G. gobio*, *G. volgensis*, *G. sibiricus* и *G. synocephalus* генетическими методами опережает раз-

витие системы их морфологических диагностических признаков. В настоящей работе впервые показано, что форма нижней губы позволяет идентифицировать виды *G. volgensis* и *G. gobio*: задние части нижней губы узкие и не отделяются выемкой от передней части у *G. gobio* и утолщённые и расширенные задние части губы, отделённые выемкой, — у *G. volgensis*. По соотношению высоты хвостового стебля и длины головы *G. volgensis* дифференцируется от сибирских и амурских пескарей: <30% у первого вида и >30% у пескарей Сибири и Амура.

Однако, по данным литературы (Костарев, 2003), в бассейне Камы мы обнаружили выборку пескарей, по соотношению средней высоты хвостового стебля и средней длины головы сходную с пескарями Сибири и отличающуюся от других волжских популяций (табл. 2). Река Чусовая (левый приток Камы), в которой была собрана указанная выборка, берёт начало на восточных склонах Уральского хребта, пересекает его и затем протекает по его западному склону. По мнению Зиновьева и Богданова (2017), это допускает наличие в ней рыб сибирского происхождения. Костарев (1973, 2003), изучавший разные участки р. Чусовая (почти от истоков до Чусовского залива), считал, что фауна рыб в ней состоит из видов трёх групп различного генезиса: типичных представителей понто-каспийского или предгорного комплексов (большинство видов), рыб с переходными или промежуточными признаками между европейскими и сибирскими таксонами и рыб сибирского происхождения, к которым он относил пескаря. Берг (1949б) приводил сведения о соединении бассейна Камы с бассейнами северных рек — Северной Двины и Печоры. Стоком рек бассейна Печоры в Каму по соединявшимся речным долинам в эпоху скандинавского равнинного оледенения он объяснял наличие тайменя *Hucho taimen* (Pallas, 1773) в Каме и в верхней Печоре. В то же время он отмечал, что верхняя Печора связана с Обью через отдельные притоки Илыча (бассейн Печоры) и Сосьвы (бассейн Оби) (Берг, 1949б).

Сведения о морфологии пескарей из р. Чусовая крайне скудны, однако рыбы в этой выборке заметно отличаются от *G. gobio* s. stricto из рек Рейн и Рона (Kottelat, Persat, 2005) несколько меньшей длиной головы (22.7–27.1 против 26.6–28.6% *SL* у рыб сходных размеров), более коротким антедорсальным расстоянием (44.2–49.6 против 48.2–51.3% *SL*) и отношением длины хвостового стебля к его высоте (2.82 против 2.0–2.7). Рассчитанное нами соотношение средней высоты хвостового стебля к средней длине головы пескарей из р. Чусовая (32.3%) укладывается в диапазон значений в диагнозе обыкновенного пескаря (30–34%) (Kottelat, Freyhof, 2007). Очевидно, что для выяснения видовой принадлежности пескарей из р. Чусовая необходимы специальные ис-

следования, прежде всего молекулярно-генетические, тем более что выборка пескарей из притока р. Чусовая — Межевая Утка — по морфометрическим характеристикам (Зиновьев, Богданов, 2017) не отличается от других популяций бассейна Волги.

Подвид *G. gobio sibiricus* был описан на основе двух выборок, особи которых являются синтипами данного таксона: проба из Минусинской протоки р. Енисей (P-1626) и проба из р. Нура (P-1593). Енисейская проба по всем морфологическим характеристикам сходна с выборкой из р. Уй в бассейне Оби. В то же время синтипы *G. gobio sibiricus* из р. Нура отличаются от пескарей из бассейнов Енисея и Оби формой нижней губы, преобладанием $\frac{1}{5}$ рядов чешуй между началом спинного плавника и боковой линией, а также $\frac{1}{3}$ рядов чешуй между основанием брюшных плавников и боковой линией. Как отмечал Берг (1949б. С. 1263), р. Нура, впадающая в бессточное оз. Кургальджин и имеющая временные соединения с Ишимом (приток Иртыша), населена сибирскими рыбами с небольшой примесью форм, свойственных бассейну Аральского моря: “туркестанский пескарь *Gobio gobio lepidolaemus* и колюшка *Pungitius platygaster aralensis*”. Соответственно он считал, что подвид *G. gobio sibiricus* был основан на смешанном по происхождению материале и включал название таксона, основанное на енисейских пескарях, в синонимы *G. gobio cynocephalus*, а название, основанное на материале из р. Нура, — в синонимию *G. gobio lepidolaemus* (Берг, 1949а). Бэнэреску и Налбант (Bănărescu, Nalbant, 1973) считали, что особи из Нуры являются переходной формой между *G. g. sibiricus* и *G. g. lepidolaemus*, но относили их к первому подвиду.

Выявленные нами различия между пескарями из Енисея и Нуры свидетельствуют в пользу заключения о том, что они относятся к разным видам. Поэтому в настоящей работе для фиксации названия *G. sibiricus* для популяций пескарей Енисея и других рек Сибири, как это было принято в предшествующих публикациях (Bănărescu, Nalbant, 1973; Kottelat, 2006; Парин и др., 2014), ниже дано обозначение лектотипа из числа синтипов в выборке из бассейна Енисея (P-1626).

***Gobio sibiricus* Nikolsky, 1936 — сибирский пескарь**

Лектотип — ЗММУ P-24392, Енисей, Минусинская протока (Российская Федерация, Красноярский край, Минусинский район), 09–10.06.1902 г., коллектор П. Сушкин (рис. 5а).

TL 106 мм, *SL* 88.5 мм, *D* II 7½, *A* II 5, *VI* 8, *II* 42; между началом спинного плавника и боковой линией $\frac{1}{6}$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией — 4, на хвостовом стебле — $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$; вокруг хвостового стебля 13 рядов чешуй; эпителиальные гребни на спинных

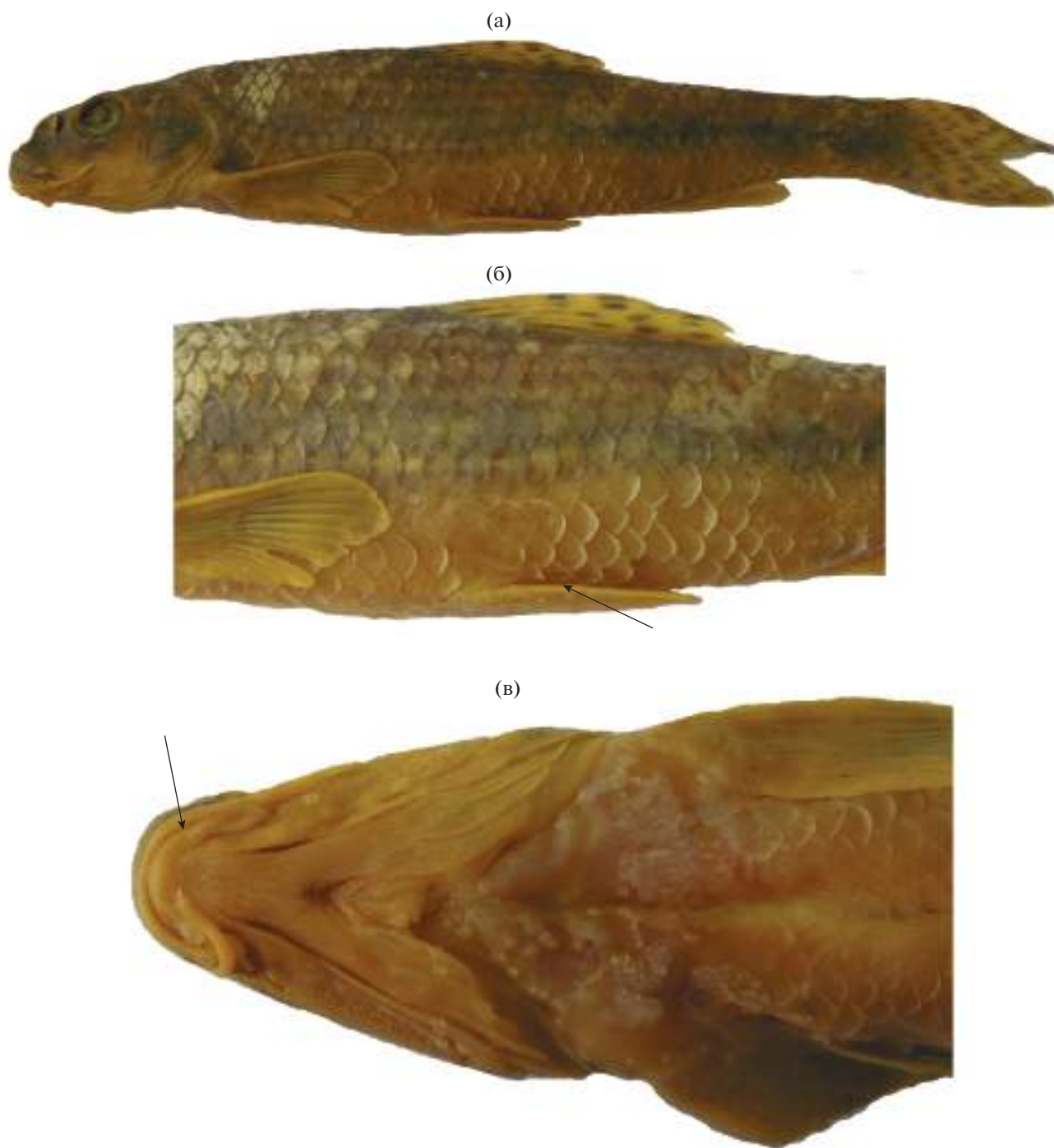


Рис. 5. Лектотип *Gobio sibiricus*, P-24392 (а), его аксиллярные брюшные чешуйки ((→) — мембрана, соединяющая чешуйку с основанием брюшных плавников) (б) и форма нижней губы ((→)— выемка) (в).

чешуях отсутствуют. Антедорсальное расстояние (47.7% *SL*) больше постдорсального (38.6% *SL*); анальное отверстие расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников; высота хвостового стебля (9.4% *SL*) составляет 36.4% длины головы и 48.3% длины хвостового стебля (19.4% *SL*). Грудные плавники

не достигают основания брюшных плавников; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника; края спинного и анального плавников слабо вогнутые; нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей далее 3/4 длины чешуйки (рис. 5б).

Голова небольшая, её длина 25.8% *SL*; длина рыла (41.7% *c*) чуть меньше заглазничного расстояния (42.5% *c*); усики заходят за передний край глаза (их длина 25.9% *c*); горизонтальный диаметр глаза (22.4% *c*) меньше ширины лба (26.3% *c*); горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников без чешуи; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой (рис. 5в); на спинном и хвостовом плавниках ряды чёрных крапинок; тёмные пятна вдоль боковой линии плохо заметны. В результате хранения экземпляр сильно пересушен, как и остальные рыбы в пробе Р-1626.

После выделения лектотипа остальные 16 экз. пробы Р-1626 (Васильева, 2019) получают статус паралектотипов; особи из пробы Р-1593 из р. Нура перестают быть синтипами; типовым местонахождением таксона становится Минусинская протока Енисея.

В число диагностических признаков *G. sibiricus* на данный момент следует включить форму нижней губы, по которой, как отмечено выше, этот вид отличается от *G. gobio* (задняя часть губы отделена от передней небольшой выемкой у первого вида, отсутствующей у второго), и соотношение высоты хвостового стебля и длины головы, позволяющее дифференцировать сибирского (>30%) и волжского (<30%) пескарей. Берг (1949а) для дифференциации сибирского и обыкновенного пескаря использовал длину хвостового стебля (21–22 против 24–25% *SL*). Однако эти характеристики базировались на смешанном в видовом отношении материале, поскольку в понимании Берга сибирский пескарь (подвид *G. gobio synocephalus*) объединял пескарей из бассейна Амура и рек Сибири, а обыкновенный пескарь – собственно *G. gobio s. stricto*, ряд описанных в последние годы европейских видов и волжского пескаря. Согласно современным данным, длина хвостового стебля у *G. gobio s. stricto* варьирует от 18.8 до 24.0% *SL* (Kottelat, Persat, 2005), а у пескарей из рек Сибири – от 12.6 до 27.7% *SL* (Волгин, Упадышев, 1982; Петрова, 2013а; Богданов, Петухов, 2017; Зиновьев, Богданов, 2017; настоящая работа). Таким образом, длину хвостового стебля нельзя использовать для дифференциации сибирского и обыкновенного пескарей. Никольский (1956) считал сибирского и амурского пескарей разными подвидами *G. gobio* и дифференцировал их на основе числа чешуй в боковой линии: в среднем 42.1 у пескаря из Енисея и 45.2 у пескаря из Амура. Однако в последующих исследованиях выявлена значительная изменчивость признака в популяциях обоих видов: диапазон варьирования числа чешуй у сибирского пескаря 39–42, а средних значений – 40.8–41.8 (Волгин, Упадышев, 1982; Петрова, 2013а; настоящая работа), у амурского пескаря – соответственно 37–50 и 40.8–45.2 (Карасев, 1987; Петрова, 2013б). По-

этому число чешуй в боковой линии также не подходит для идентификации сибирского пескаря. В силу скудности опубликованных морфологических описаний для разработки диагнозов этого вида и амурского пескаря необходимы дальнейшие исследования с учётом изменчивости их локальных популяций.

Таксономическое положение пескарей из р. Нура остаётся неясным. Их конспецифичность с туркестанским пескарем представляется сомнительной, поскольку одним из важных диагностических признаков этого вида является “горло обыкновенно сплошь покрытое чешуёй от межжаберного промежутка до основания грудных плавников” (Берг, 1949а. С. 639. Рис. 393), в то время как у пескарей из р. Нура горло обычно голое. Кроме этого, по данным Берга (1949а), у туркестанского пескаря усики длинные, обыкновенно доходят до вертикали заднего края глаза, а у изученных нами пескарей из пробы Р-1593 в случайной выборке 10 экз. *SL* 80.0–102 мм усик обычно (70%) доходил не далее чем до середины глаза и только в одном случае (10%) оканчивался чуть впереди его заднего края. По данным Берга (1949а), хвостовой стебель у туркестанского пескаря высокий и короткий, его длина превышает высоту в 1.8–2.2 раза, а у пескарей из р. Нура варьирует в более широком диапазоне – 1.6–2.4 раза (Никольский, 1936; Беккожаева, Мамилов, 2015; настоящая работа). Поэтому для видовой идентификации пескарей из р. Нура необходимы специальные генетические и морфологические исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Л.Е. Мартынову за помощь в организации и проведении экспедиций для сбора материала, а также анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб проведены Е.Д.Васильевой в рамках государственного задания МГУ № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беккожаева Д.К., Мамилов Н.Ш. 2015. Морфобиологическая характеристика и современное состояние сибирского пескаря *Gobio synocephalus* Dybowski, 1869 из реки Шерубай-Нура // Вестн. КазНУ. Сер. экол. № 2/2 (44). С. 494–498.
- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Берг Л.С. 1949б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 929–1382.

- Богданов Б.Э., Петухов С.Ю. 2017. Морфобиологическая характеристика сибирского пескаря *Gobio synocephalus* верхнего течения реки Лены // Гидробиол. журн. Т. 53. № 2. С. 55–61.
- Богуцкая Н.Г., Насека А. М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Васильева Е.Д. 2019. Типовые экземпляры рыб в Зоологическом музее имени М.В. Ломоносова // Зоол. исслед. № 21. 168 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Куза Т.И. 2004. К таксономии пескарей рода *Gobio* (Gobioninae, Cyprinidae) Европы: новый вид пескаря *Gobio kubanicus* sp. nova из бассейна реки Кубань // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 766–782.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Болтачев А.Р. 2005. Таксономические отношения пескарей (*Gobio*, Gobioninae, Cyprinidae) Крымского полуострова // Там же. Т. 45. № 6. С. 768–781.
- Волгин М.В., Упадышев Е.Э. 1982. Сибирский пескарь в прудах-охладителях Барабинской ГРЭС // Изв. СО АН СССР. Вып. 1. С. 103–106.
- Зиновьев Е.А., Богданов В.Д. 2017. О возможности наличия сибирских форм рыб в бассейне Камы // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 62–68.
- Кабаков Р. 2014. R в действии. Анализ и визуализация данных в программе R. М.: ДМК Пресс, 588 с.
- Калашиников Ю.Е. 1978. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск: Наука, 191 с.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.
- Костарев Г.Ф. 1973. О генезисе ихтиофауны р. Чусовой // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 4. С. 611–617.
- Костарев Г.Ф. 2003. О наличии сибирских форм рыб в р. Чусовой // Биология и экология рыб Прикамья. Вып. 1. С. 77–85.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Иностран. лит-ра, 352 с.
- Мастяцкий С.Э., Шитиков В.К. 2015. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. М.: ДМК Пресс, 496 с.
- Митрофанов В.П. 1988. Род *Gobio* Cuvier, 1817 — пескарь // Рыбы Казахстана. Т. 3. Алма-Ата: Наука. С. 5–23.
- Насека А. М. 1998. Подсемейство Gobioninae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 81–87.
- Никольский Г.В. 1936. Материалы к познанию географической изменчивости пескарей *Gobio gobio* (L.) Северо-восточного Казахстана и Западной Сибири // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 3. С. 457–473.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Петрова А.В. 2013а. Морфологическая характеристика пескарей р. Шушь (басс. р. Енисей) // Матер. IX Всерос. науч.-тех. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых “Молодежь и наука” Красноярск: Сиб. федерал. ун-т. (<http://conf.sfu-kras.ru/sites/mn2013/section093.html>)
- Петрова А.В. 2013б. Морфологическая характеристика пескаря *Gobio synocephalus* Dybowski, 1869 (Cyprinidae: Gobioninae) бассейна реки Зeya // Амур. зоол. журн. Т. 4. С. 460–463.
- Ручин А.Б., Насека А.М. 2003. Морфологическая характеристика двух симпатрично обитающих пескарей из реки Суры (Мордовия) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 334–337.
- Тагаев Д.А., Жанарова А.Т. 2018. Пескари рода *Gobio* (Pisces: Cyprinidae) Центрального и Восточного Казахстана: история описания, систематика и современное состояние изученности // Вестн. Евраз. нац. ун-та им. Л.Н. Гумилева. Сер. биол. науки. № 3 (124). С. 90–96. <https://doi.org/10.32523/2616-7034-2018-124-3-90-96>
- Тагаев Д.А., Жанарова А.Т. 2019. Изменчивость пластических признаков сибирского пескаря (*Gobio sibiricus* Nikolskii, 1936) из р. Каркаралы (Центральный Казахстан) // Вестн. Карагандин. ун-та. Сер. биология, медицина, география. № 2 (94). С. 86–92.
- Чибилёв А.А. 1987. Река Урал. Историко-географические и экологические очерки о бассейне реки Урала. Л.: Гидромедиаиздат, 166 с.
- Aksu I., Bektaş Y. 2019. Mitochondrial phylogeny and biogeography of the genus *Gobio* (Teleostei: Cyprinidae) in Turkey // Zool. Middle East. V. 65. № 2. P. 128–141. <https://doi.org/10.1080/09397140.2019.1586126>
- Bănărescu P., Nalbant T.T. 1973. Pisces, Teleostei. Cyprinidae (Gobioninae) // Das Tierreich. Lief. V. 93. P. 1–304.
- Bănărescu P.M., Šorić V.M., Economidis P.S. 1999. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) // The freshwater fishes of Europe. V. 5. Cyprinidae 2 / Ed. Bănărescu P.M. Wiebelsheim: Aula-Verlag. P. 81–134.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwat. V. 19. № 4. P. 301–366.
- Doadrio I., Madeira M.J. 2004. A new species of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Actynopterygii, Cyprinidae) from the Iberian Peninsula and southwestern France // Graellsia. V. 60. № 1. P. 107–116. <https://doi.org/10.3989/graelisia.2004.v60.i1.197>
- Dyldin Yu.V., Hanel L., Fricke R. et al. 2020. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 45. P. 47–116.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2020)
- Froese R., Pauly D. (Eds.). 2019. FishBase. (www.fishbase.org. Version 12/2019).
- Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // Biologia, Bratislava. V. 52. Suppl. 5. P. 1–271.
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.

- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kottelat M., Persat H. 2005. The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae) // *Cybum*. V. 29. № 3. P. 211–234.
- Mendel J., Lusk S., Vasil'eva E.D. et al. 2008. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Cyprinidae, Pisces) and its contribution to taxonomy // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 47. № 3. P. 1061–1075.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.03.005>
- Naseka A.M., Erk'akan F., Küçük F. 2006. A description of two new species of the genus *Gobio* from Central Anatolia (Turkey) (Teleostei: Cyprinidae) // *Zoosystemat. Rossica*. V. 15. № 1. P. 185–194.
- Sheraliev B., Allayarov S., Peng Z. 2020. First records of *Gobio nigrescens* and *Gobio sibiricus* (Cypriniformes: Gobionidae) from the Amu Darya River basin, Uzbekistan // *J. Appl. Ichthyol.* V. 36. № 2. P. 235–239.
<https://doi.org/10.1111/jai.14019>
- Takács P., Bihari P., Erös T. et al. 2014. Genetic heterogeneity reveals on-going speciation and cryptic taxonomic diversity of stream-dwelling gudgeons (Teleostei, Cyprinidae) in the Middle Danubian hydrosystem (Hungary) // *PLoS ONE*. V. 9. № 5. Article e97278.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097278>.
- Tang K.L., Agnew M.K., Chen W.-J. et al. 2011. Phylogeny of the gudgeons (Teleostei: Cyprinidae: Gobioninae) // *Mol. Phyl. Evol.* V. 61. P. 103–124.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.05.022>
- Turan D., Ekmekçi F.G., Luskova V., Mendel J. 2012. Description of a new species of genus *Gobio* from Turkey (Teleostei: Cyprinidae) // *Zootaxa*. V. 3257. № 1. P. 56–65.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3257.1.4>
- Turan D., Japoshvili B., Aksu İ., Bektaş Y. 2016. Description of two new species of the genus *Gobio* (Teleostei: Cyprinidae) from the Black Sea coast of Turkey // *Zool. Middle East*. V. 62. № 2. P. 112–124.
<https://doi.org/10.1080/09397140.2016.1182779>
- Turan D., Kaya C., Bayçelebi E. et al. 2017. *Gobio baliki*, a new gudgeon from Turkey (Teleostei: Cyprinidae) // *Zootaxa*. V. 4350. № 2. P. 284–290.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4350.2.4>
- Turan D., Kaya C., Bayçelebi E. et al. 2018. Description of *Gobio fahrettini*, a new gudgeon from Lake Ilgın basin, Central Anatolia (Teleostei: Gobionidae) // *Ichthyol. Explor. Freshw.* V. 28. № 4. P. 365–373.
<https://doi.org/10.23788/IEF-1073>
- Yang J., He Sh., Freyhof J. et al. 2006. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // *Hydrobiologia*. V. 553. P. 255–266.
<https://doi.org/10.1007/s10750-005-1301-3>
- Zangl L., Daill D., Gessl W. et al. 2020. Austrian gudgeons of the genus *Gobio* (Teleostei: Gobionidae): a mixture of divergent lineages // *J. Zool. Systemat. Evol. Res.* V. 58. P. 327–340.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12340>

УДК 597.553.2.575.17

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ТРЁХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* (SALMONIDAE) В ОБЛАСТЯХ ИХ КОНТАКТА НА СЕВЕРЕ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. Н. В. Гордеева¹, С. С. Алексеев^{2, *}, А. Ф. Кириллов³, В. И. Романов⁴, М. Ю. Пичугин^{2, 5}

¹Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

²Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

³Якутский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ЯкутскНИРО, Якутск, Россия

⁴Томский государственный университет, Томск, Россия

⁵Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 27.07.2020 г.

После доработки 10.11.2020 г.

Принята к публикации 11.11.2020 г.

С целью изучить распространение выделенных по митохондриальной ДНК филогенетических линий арктического гольца *Salvelinus alpinus* в области их контакта на севере Восточной Сибири проанализированы нуклеотидные последовательности контрольной области мтДНК гольцов из десяти заполярных популяций на участке от Енисея до Лены. На плато Путорана отмечены гаплотипы атлантической и сибирской подгрупп евроазиатской филогенетической группы, в бассейне р. Хатанга – атлантической, в дельте Лены – сибирской подгруппы и берингийской группы. На Путоране и в дельте Лены найдены гаплотипы сибирской подгруппы, ранее отмечавшиеся в других районах Восточной Сибири. Новые данные вкпе с литературными позволяют уточнить ареалы трёх филогенетических линий и границы областей их перекрытия, а также свидетельствуют о широкой симпатрии гаплотипов атлантической и сибирской подгрупп в водоёмах Таймырского района и подтверждают близкое родство гольцов сибирской подгруппы из всех основных областей её распространения.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus*, филогеография, филогенетические группы, контрольная область мтДНК, симпатрия, Восточная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0042875221050076

У арктического гольца *Salvelinus alpinus* и близких к нему видов/форм выделены пять филогенетических групп гаплотипов контрольной области митохондриальной ДНК (мтДНК) – атлантическая, сибирская, акадийская, арктическая и берингийская (Brunner et al., 2001). Первые две группы мы объединяем в евроазиатскую группу и рассматриваем в качестве её подгрупп (Гордеева и др., 2018). Гольцы с гаплотипами этих групп/подгрупп имеют викарирующие частично перекрывающиеся ареалы (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017; Гордеева и др., 2018; Salisbury et al., 2019). Области их перекрытия представляют особый интерес как зоны послеледниковых вторичных контактов и гибридизации этих плейстоценовых линий (Osinov et al., 2015, 2017). Были изучены зоны контакта берингийской и арктической групп на северо-западе Северной Америки (Moore et al., 2015) и на северо-востоке Евразии (Esin et al., 2017; Олейник и др.,

2017; Осинов и др., 2018); арктической, атлантической и акадийской на Лабрадоре и Ньюфаундленде (Moore et al., 2015; Salisbury et al., 2019). На севере Восточной Сибири известны области вторичного контакта атлантической и сибирской, сибирской и берингийской групп/подгрупп (Радченко, 2003, 2004; Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2015, 2017; Гордеева и др., 2018). Генетические исследования гольцов из этих труднодоступных областей основываются на небольшом числе особей и популяций и нуждаются в значительном расширении.

Согласно первоначальному описанию (Brunner et al., 2001), атлантическая группа распространена в Евразии на восток до Кольского п-ова, а сибирская – на запад до Финляндии и Шпицбергена. Столь западное положение границы между ареалами групп было обусловлено тем, что авторы включали во вторую несколько описанных ими гаплотипов, которые позже были переведены в первую группу (Гордеева и др., 2018). С учё-

том этого перевода и новых данных уточнённый ареал сибирской подгруппы ограничен континентальными водоёмами Восточной Сибири; его западной границей на сегодняшний день является плато Путорана (Brunner et al., 2001; Osinov et al., 2017), а восточной границей ареала атлантической – бассейн Хатангской губы (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009). В промежутке между Хатангой и Кольским п-овом гольцы атлантической подгруппы найдены в бассейне Пясины, в том числе на Путоране (Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017; Гордеева и др., 2018), на Полярном Урале и на Новой Земле (Гордеева и др., 2018).

В трёх водоёмах Таймырского Долгано-Ненецкого района у гольцов обнаружены гаплотипы обеих филогенетических линий: в оз. Лама (по данным рестрикционного анализа участка АТФаза6/ND4L: Радченко, 2003; по данным анализа последовательностей гена цитохрома *b*: Радченко, 2004; Osinov et al., 2015; контрольной области мтДНК: Osinov et al., 2017), в оз. Кунгасалах и в р. Новая (Alekseyev et al., 2009). Всё это показывает, что в Таймырском регионе находится зона вторичного контакта атлантической и сибирской подгрупп (Osinov et al., 2015, 2017), но её точные границы пока не очерчены.

Это же относится к расположенной восточнее, в прибрежных районах от Анабара до Лены, зоне контакта арктических гольцов с гаплотипами сибирской подгруппы и арктических гольцов с интрогрессированным от северной мальмы *S. malma malma* гаплотипом берингийской группы (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018). В ней гаплотипы обеих линий встречаются совместно в одном озере в бассейне Оленёкской губы; в бассейне Анабара и в районе дельты Лены они отмечены в разных озёрах. Аналогичные области, в которых происходил захват арктическим гольцом или близким к нему гольцом Таранца мтДНК северной мальмы, обнаружены в Колымско-Охотском регионе (Радченко, 2003, 2004; Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2017; Осинин и др., 2018), и на Камчатке (Esin et al., 2017).

Цель настоящей работы – привести новые данные о распространении арктических гольцов с мтДНК-гаплотипами трёх филогенетических линий в зонах их вторичных контактов на севере Восточной Сибири для уточнения границ этих зон и расширения сведений о филогеографии вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал (39 экз. арктического гольца) собран в десяти заполярных водоёмах Восточной Сибири (таблица; рис. 1а). Он включает сборы авторов в бассейне Хатанги, на плато Путорана (рис. 1б) и в дельте Лены (рис. 1в) в 1991 и 2018–2020 гг., а

также пробы из последних двух районов, собранные экспедициями кафедры ихтиологии МГУ в 1975–1976 гг. и при участии второго и последнего авторов в 1979 г.

Изученные водоёмы значительно различаются по своим характеристикам (таблица). Три включённых в настоящую работу озера в дельте Лены (Булкурка-2, Дальнее и Переходное), а также ранее обследованные озёра Гусинка и Булкурка (Alekseyev et al., 2009) – небольшие низко расположенные безымянные (названия даны нами и членами экспедиции МГУ) термокарстовые водоёмы, находящиеся на ~50-километровом участке вдоль Оленёкской протоки. В этих озёрах обитают мономорфные популяции арктического гольца, представленные крупной формой. Озеро в отрогах Хараулахского хребта (бассейн зал. Нелёлова), на топографических картах обозначаемое как Ладаннах-Кюеле, приводится в работе Савваитовой и Максимова (1980) под местным названием Форелевое. Приведённые в работе Борисова (1932) координаты и описание не оставляют сомнения в том, что это озеро Аранастах, гольца которого он на полвека раньше описал как отдельный вид – якутский голец *S. jacuticus*. В нём отмечены крупная и мелкая формы гольца (Савваитова, Максимов, 1980), но принадлежность изученного экземпляра к одной из них неизвестна.

Озёра плато Путорана – крупные глубокие горные водоёмы ледниково-тектонического происхождения, в сборах из них представлены разные формы гольца, совместно обитающие в озёрах региона: из оз. Хантайское – длиннотычиночный и “тыптушка”, из оз. Аян – “гигант”, озёрно-речной и “путоранчик”, из оз. Собачье – голец Дрягина и молодь “богандиской палии”. Последняя отнесена к этой форме потому, что поймана на предустьевом участке притока озера р. Хоронен, в котором нерестится только она (у гольца Дрягина и третьей формы из оз. Собачье – пучеглазки – нерест озёрный; их заходы в реку не отмечены). К этой же форме принадлежат экземпляры из озёр Глубокое и Кета. Баяджяга (бассейн Хатанги) – небольшое озеро, населённое крупной формой гольца.

Гольцов отлавливали жаберными сетями с ячейкой 10, 20, 25, 30 и 40 мм. ДНК выделяли из фиксированных 96%-ным этанолом жировых плавников, кусочков мышечной ткани или семенников с помощью коммерческого набора Diatom DNA Prep 100 (ООО “Лаборатория Изоген”). Секвенировали фрагмент 534–543 пар оснований (п.о.), включающий весь левый участок контрольной области мтДНК гольцов, используя праймеры и условия, описанные ранее (Alekseyev et al., 2009). Редактирование хроматограмм и выравнивание последовательностей проводили в программе Geneious

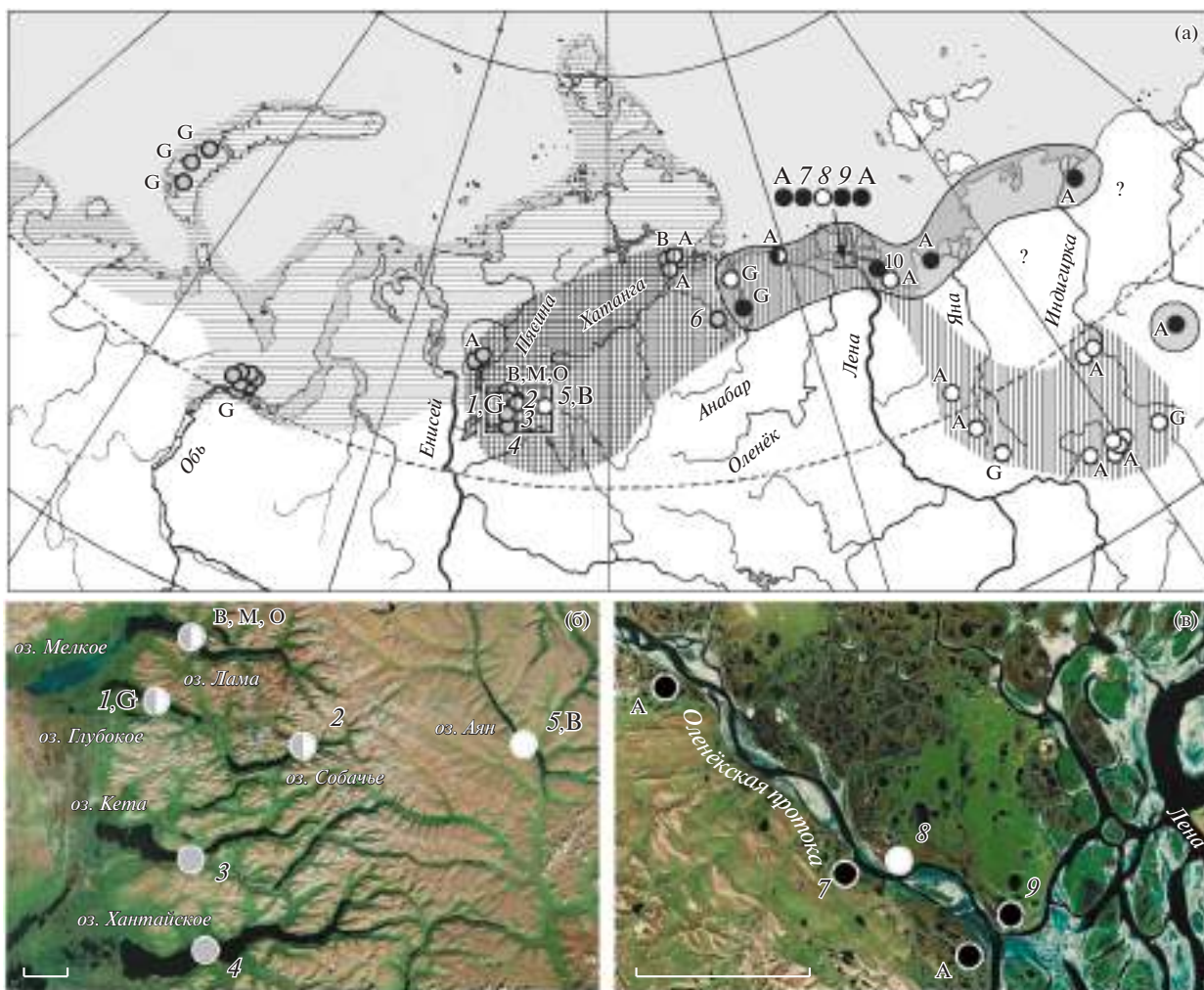


Рис. 1. Распространение трёх филогенетических линий гаплотипов контрольной области мтДНК арктического гольца *Salvelinus alpinus* на севере Сибири: а – карта-схема региона с ареалами групп и подгрупп гаплотипов мтДНК; б, в – спутниковые снимки западной части плато Путорана (б) и участка Оленёкской протоки дельты Лены (в). Местоположение популяций, в которых проводилось изучение мтДНК: 1–10 – наши данные; В – Brunner et al., 2001; А – Alekseyev et al., 2009; М – Moore et al., 2015; О – Osinov et al., 2017, G – Гордеева и др., 2018); (●) и (■) – атлантическая подгруппа евроазиатской группы (включая гаплотипы SIB1-3,5,9); (○) и (▨) – сибирская подгруппа евроазиатской группы; (●) и (□) – берингийская группа (арктические гольцы с гаплотипами, интрогрессированными от северной мальмы); “?” – нет данных. Водоёмы: 1 – оз. Глубокое, 2 – оз. Собачье и р. Хоронен, 3 – оз. Кета, 4 – оз. Хантайское, 5 – оз. Аян, 6 – оз. Баяджяга, 7 – оз. Дальнее, 8 – оз. Переходное, 9 – оз. Булкурка-2, 10 – оз. Ладаннах-Кюеле (Форелевое, Аранастах). Масштаб: 20 км.

(Kearse et al., 2012). Последовательности, изученные в настоящей, а также в нашей предыдущей работе (Гордеева и др., 2018) перекрываются с последовательностями, изученными в работах: Brunner et al. (2001), Alekseyev et al. (2009), Moore et al. (2015), Osinov et al. (2017) на 499–507 п.о. Последовательности, впервые выявленные в настоящем исследовании, помещены в базу GenBank под номерами MT586474 (BER24), MT586475 (ATL32) и MT586476 (SIB35). Поскольку в литературе встречаются одинаковые (в пределах перекрывающегося участка последовательности) гаплотипы с разными названиями и разные с одинаковыми,

мы используем названия, первыми размещённые в базе GenBank/NCBI, и в случаях дублирующих названий указываем в скобках первую букву фамилии первого автора. Для проверки принадлежности ранее не изучавшихся гольцов из озёр Баяджяга и Булкурка-2 к *S. alpinus* у них оценили диагностически важные меристические признаки – число жаберных тычинок (*sp.br.*) и пилорических придатков (*pc*). Морфоэкологические данные по гольцам из остальных изученных озёр приведены в ряде работ (Борисов, 1932; Савваитова, Максимов, 1980; Романов, 1983, 1996, 2003; Савваитова, 1989; Павлов и др., 1994; Павлов, 1997; Пичугин, 2009).

Характеристика водоёмов, объём исследованного материала и обнаруженные гаплотипы контрольной области мтДНК у гольца *Salvelinus alpinus*

№	Водоём	Район	Бассейн	Координаты		Длина*, км	Ширина*, км	Глубина*, м	Высота над уровнем моря, м	Год	Форма гольца	Гаплотип	n, экз.
				с.ш.	в.д.								
1	Оз. Глубокое	П	Глубокая → оз. Мелкое → Норильская → оз. Пясино → Пясино	69°16'	90°10'	44.5	6.0	185	49	1975	“Боганидская палия”	SIB10	1
2	Оз. Собачье	П	Муксун → оз. Глубокое → ... → Пясино	69°02'	91°15'	46.0	3.7	162	69	1991	Голец Дрягина	ATL32	1
	Р. Хоронен (приток оз. Собачье)			69°08'	91°55'	—	—	—	—	1991	“Боганидская палия”	SIB20	2
3	Оз. Кета	П	Рыбная → Норильская → оз. Пясино → Пясино	68°41'	90°26'	96.0	13.3	180	93	1976	То же	ATL21(М)	1
4	Оз. Хантайское	П	Хантайка → Енисей	68°17'	90°30'	110.0	18.0	420	73	2019	Длиннотычи-ночный	ATL21(М)	9
5	Оз. Аян	П	Аян → Хета → Хаганга	69°10'	94°00'	55.0	3.2	256	470	2020	“Тыпушка”	ATL21(М)	2
											“Гигант”	SIB4	2
											Озёрно-речной	SIB4	1
											“Путоранчик”	SIB4	7
6	Оз. Баяджяга	Х	Попигай → Хаганга	72°11'	110°51'	1.1	0.9	—	—	2018	Крупная	ATL32	5
7	Оз. Дальнее	ДЛ	Оленёкская протока	72°20'45"	125°40'	1.0	0.6	~3	~7	1979	То же	BER10	1
8	Оз. Переходное	ДЛ	То же	72°20'30"	125°50'	0.4	0.3	~15	~6	1979	»	SIB10	1
											»	SIB35	1
9	Оз. Булкурка-2	ДЛ	»	72°18'	126°10'	1.2	1.1	—	~5	2018	»	BER10	4
10	Оз. Ладаннах-Кюеле (Форелевое, Аранастах)	ДЛ	зал. Нейлова	71°48'	128°36'	1.2	0.7	4.5	68	1979	Крупная или мелкая	BER24	1
	Всего												39

Примечание. Районы: П – плато Путорана, Х – район Хаганги и Хаганской губы, ДЛ – район дельты Лены; *приведены максимальные значения; название гаплотипа ATL21 дано по: Moore et al., 2015 (обозначено буквой М в скобках), он соответствует гаплотипу ATL20 по: Osipov et al., 2017; SIB4 соответствует SIB31 по: Moore et al., 2015 и SIB34 по: Алексеев и др., 2019; n – число особей.

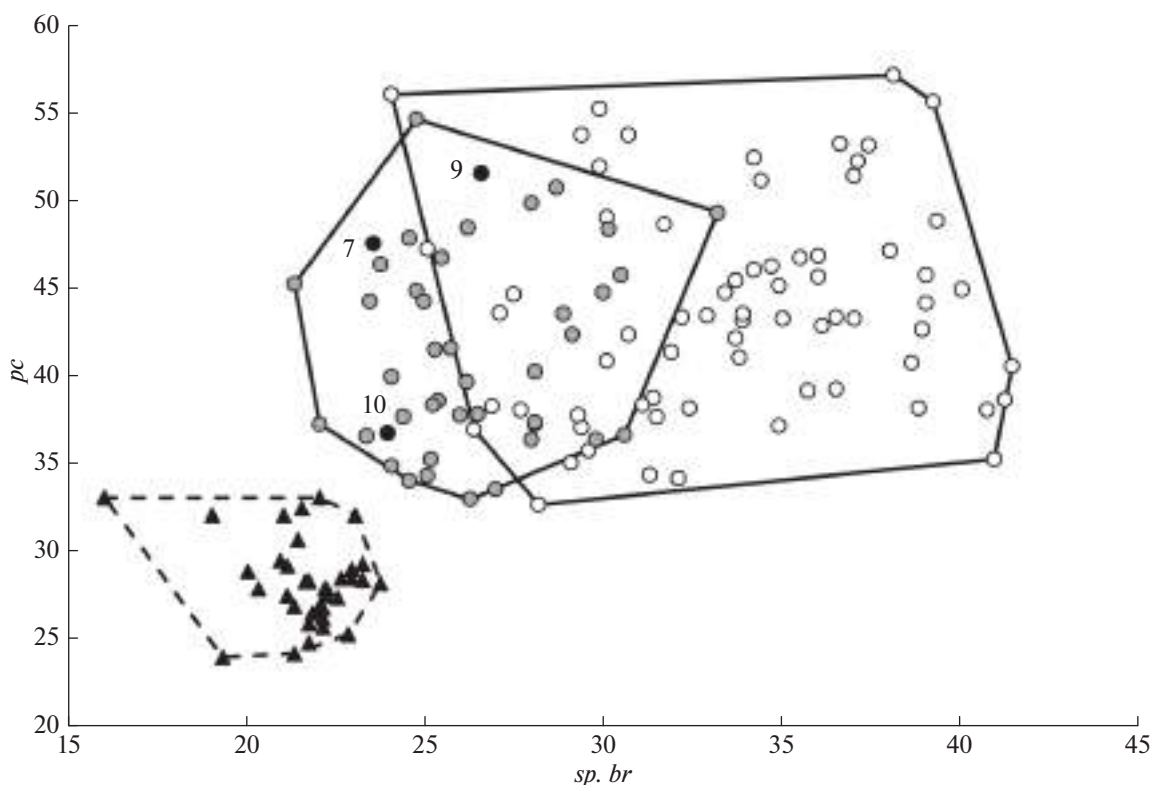


Рис. 2. Соотношение среднего числа жаберных тычинок (*sp.br.*) и среднего числа пилорических придатков (*pc*) в разных популяциях и у разных форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* Европы и Сибири ((—○—) — атлантическая, (—○—) — сибирская подгруппа евроазиатской группы гаплотипов; (●) — берингийская группа гаплотипов, гольцы из озёр (см. на рис. 1) 7, 9 и 10 в районе дельны Лены) и северной мальмы *S. malma malma* Чукотки и Камчатки ((-▲-) — берингийская группа гаплотипов), по собственным данным и данным литературы: Борисов, 1932; Есипов, 1952; Колушев, 1967; Nilsson, Filipsson, 1971; Balon, Penczak, 1980; Савваитова, Максимов, 1980; Черешнев, 1982; Klemetsen, 1984; Черешнев и др., 1989; Первозванский, Шустов, 1999; Есин, Маркевич, 2017.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено 16 изменчивых сайтов, включая одну делецию, и восемь гаплотипов — три новых (ATL32, SIB35 и BER24) и пять опубликованных ранее: ATL21(M) (Moore et al., 2015), SIB4 (Brunner et al., 2001), SIB10, SIB20 и BER10 (Alekseyev et al., 2009). ATL21(M) соответствует гаплотипу ATL20(O) (Osinov et al., 2017), SIB4 — гаплотипам SIB31 (Moore et al., 2015) и SIB34 (Алексеев и др., 2019).

В районе дельты Лены в области контакта сибирской подгруппы и берингийской группы в оз. Переходное найдены сибирские гаплотипы SIB10 и новый SIB35; в озёрах Дальнее и Булкурка-2 — берингийский гаплотип BER10; в оз. Ладаннах-Кюеле — новый берингийский гаплотип BER24. Следует подчеркнуть, что ранее в северных прибрежных районах Восточной Сибири отмечался только один сибирский (SIB25) и один берингийский (BER10) гаплотипы (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018). Оз. Переходное находится в близком соседстве с озёрами, в которых отмечен гаплотип BER10, — в частности, всего в 6 км от оз. Дальнее. Фенотипически гольцы из озёр Даль-

нее, Булкурка-2 и Ладаннах-Кюеле являются арктическими гольцами, а не северной мальмой, поскольку в отличие от неё имеют в среднем не менее 23.5 жаберных тычинок и 34 пилорических придатка и укладываются в пределы варьирования этих диагностических признаков у арктического гольца (рис. 2).

В области перекрытия ареалов атлантической и сибирской подгрупп в оз. Баяджяга (бассейн Хатанги) обнаружен атлантический гаплотип ATL32, в оз. Хантайское у двух форм гольца (длиннотычиночного и “тыптушки”) — гаплотип ATL21(M), отмеченный в оз. Лама (Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017). Это соответственно самая восточная и самая южная точки распространения атлантической подгруппы в Восточной Сибири. Оз. Баяджяга находится вблизи границы ареала гольцов с гаплотипами берингийской группы, отмеченными в соседнем бассейне Анабара (Гордеева и др., 2018). Длиннотычиночные гольцы Хантайского озера имеют наибольшее число жаберных тычинок среди всех арктических гольцов атлантической подгруппы (*sp.br.* 30–38 (33.1)): Ро-

манов, 2003) и сходны по этому признаку с гольцами из некоторых забайкальских популяций, принадлежащими к сибирской подгруппе, например, с гольцами мелкой формы из оз. Токко (*sp.br.* 31–37 (33.6): Алексеев и др., 2021). В свете полученных данных это сходство можно квалифицировать как случай параллелизма, хотя нельзя исключить возможность замещения мтДНК гольцов сибирской группы на мтДНК атлантической в результате интрогрессивной гибридизации.

В оз. Собачье у 1 экз. гольца Дрягина найден гаплотип AТL32, а у 2 экз. “боганидской палии” — сибирский SIB20, ранее отмечавшийся только в Забайкалье (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018). В оз. Глубокое у “боганидской палии” обнаружен гаплотип SIB10. Учитывая, что ранее (Гордеева и др., 2018) в этом озере отмечен атлантический гаплотип AТL22(M), список водоёмов с симпатрическими гаплотипами двух подгрупп популяций ещё двумя озёрами. Важно отметить, что в этих трёх озёрах Норило-Пясинской системы (Лама, Собачье и Глубокое) и их притоках сибирские гаплотипы отмечены у “боганидской палии”, а атлантические (включая SIB9) — у других форм (голец Дрягина, пучеглазка, горный голец (Brunner et al., 2001; Osinov et al., 2017; Гордеева и др., 2018; настоящая работа)). Соответствие этих форм двум филогенетическим линиям, пока выявляемое у единичных особей, представляет большой интерес, но нуждается в проверке на более представительном материале. В оз. Кета такое соответствие не прослеживается, поскольку у изученного экземпляра “боганидской палии” обнаружен атлантический гаплотип AТL21(M). Впрочем, нельзя исключить ошибку в определении формы гольца, которую, к сожалению, невозможно проверить, поскольку экземпляр не сохранился.

В оз. Аян у всех форм нами отмечен сибирский гаплотип SIB4, ранее найденный у 2 экз. “путоранчика” из этого озера Бруннером с соавторами (Brunner et al., 2001) и Муром с соавторами (Moore et al., 2015). В последней работе он обозначен как SIB31, хотя полностью идентичен участку длиной 499 п.о. в последовательности, изученной Бруннером и его соавторами (550 п.о.). SIB4 соответствует гаплотипу SIB34 крупной формы гольца из оз. Малое Леприндо в Забайкалье (Алексеев и др., 2019). Таким образом, на сегодняшний день у гольцов Таймыра и Забайкалья известно три общих гаплотипа (SIB4, SIB10, SIB20).

Гаплотип SIB10 теперь обнаружен во всех основных районах распространения сибирской подгруппы: в Забайкалье, в бассейнах верхне-среднего течения Яны и Индигирки, в дельте Лены и на Таймыре (Путоране). По-видимому, этот наиболее широко распространённый гаплотип сибирской подгруппы является для неё предковым (Гордеева и др., 2018). Полагаем, что сибир-

ская подгруппа сформировалась в первой половине неоплейстоцена в гигантском Лено-Вилуйском ледоозере (оз. Лена, Якутское “море”), которое возникло на территории Восточной Сибири в периоды плейстоценовых оледенений в результате перекрывания северного стока Лены сползавшим с Верхоянского хребта ледником (Еникеев, 2009). Озеро имело сток в бассейн Енисея через Вилую-Нижнюю Тунгуску и подходило близко к основным внутренним горным районам Восточной Сибири, в настоящее время населённым арктическим гольцом (Становое и Оймяконское нагорья, хребты Верхоянский, Сетте-Дабан, Сунтар-Хаята), а также к северным прибрежным районам. Связь его с Путораной осуществлялась через бассейн Нижней Тунгуски и низовья Енисея. Расселяясь по огромному озеру, гольцы имели возможность быстро и беспрепятственно достичь этих районов и обосноваться в них. Распространение сибирской подгруппы, очевидно, происходило практически исключительно за счёт пресноводных гольцов, и в этом состоит её отличие от атлантической, распространявшейся преимущественно за счёт проходных. Гаплотип SIB10, видимо, возник и распространился именно в Лено-Вилуйском озере, а в разных районах от него произошли уникальные для этих районов гаплотипы.

Таким образом, в северной части ареала арктического гольца на участке от Енисея до Лены выявлены новые митохондриальные гаплотипы трёх филогенетических линий — берингийской группы, атлантической и сибирской подгрупп евроазиатской группы, а также новые популяции гольцов с гаплотипами этих линий; продемонстрированы более широкие границы распространения атлантической подгруппы и зоны перекрытия её ареала с ареалом сибирской в бассейне Хатанги и в районе плато Путорана. Получены новые свидетельства того, что в Норило-Пясинских озёрах (возможно, за исключением оз. Кета) сибирская подгруппа представлена “боганидской палией”, а атлантическая — другими отмеченными в них формами. Обнаружение на севере трёх южных гаплотипов сибирской группы подтверждает ранее сделанный вывод (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018) об общем происхождении и близких филогенетических связях арктических гольцов сибирской подгруппы из разных областей Восточной Сибири.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны К.А. Савваитовой, В.А. Максимову, В.Р. Филину и С.Ш. Багирян-Михайловой (МГУ) за организацию и проведение экспедиций МГУ по сбору материала в 1975–1979 гг.; А.А. Ломову (МГУ) за его хранение и передачу авторам; С.В. Максимову, С.Д. Павлову и Ю.В. Чеботаревой (МГУ) за помощь в полевых работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00092), Н.В. Гордеевой – в рамках раздела государственного задания ИОГен РАН № 0112-2019-0001, С.С. Алексеевым – в рамках раздела государственного задания ИБР РАН № 0088-2021-0019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 4. С. 430–447. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>
- Алексеев С.С., Самусенко 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>
- Борисов П.Г. 1932. Новый вид гольца – *Salvelinus jacuticus* n. sp. // *Материалы к ихтиофауне бассейна р. Лены*. М.: Изд-во АН СССР. С. 1–42.
- Гордеева Н.В., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. и др. 2018. Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) (Salmonidae) в европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 6. С. 659–669. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050107>
- Еникеев Ф.И. 2009. Плейстоценовые оледенения восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // *Геоморфология*. Т. 2. С. 33–49. <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-49>
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части северной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Есинов В.К. 1952. Рыбы Карского моря. Л.: Изд-во АН СССР, 147 с.
- Колушев А.И. 1967. К морфологии и систематическому положению палии озера Кольского п-ова // *Тр. Карел. отд. ГОСНИОРХ*. Т. 5. Вып. 1. С. 269–273.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. 2017. Вторичный контакт между двумя дивергентными линиями гольцов рода *Salvelinus* в Северо-Западной Пацифике // *Генетика*. Т. 53. № 11. С. 1297–1310. <https://doi.org/10.7868/S001667581711008X>
- Осинов А.Г., Павлов Д.А., Волков А.А. 2018. К вопросу о происхождении озёрных гольцов *Salvelinus alpinus* complex из бассейнов Колымы и Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 3. С. 313–330. <https://doi.org/10.7868/S0042875218030086>
- Павлов С.Д. 1997. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 37. № 4. С. 465–474.
- Павлов С.Д., Савваитова К.А., Максимов В.А. 1994. О взаимоотношениях симпатрических группировок арктических гольцов в озере Собачье (Норило-Пясинская водная система) // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 148–151.
- Первозванский В.Я., Шустов Ю.А. 1999. Карликовая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Верхний Нерис (Паанаярвский национальный парк, Карелия) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 1. С. 131–132.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // Там же. Т. 49. № 2. С. 240–253.
- Радченко О.А. 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озерных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // Там же. Т. 43. № 4. С. 553–561.
- Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // *Генетика*. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- Романов В.И. 1983. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // *Вопр. географии Сибири*. Вып. 14. С. 73–88.
- Романов В.И. 1996. К вопросу о популяционной структуре гольцов (р. *Salvelinus*) озера Кета // *Матер. конф. “Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири”*. Томск. С. 97–98.
- Романов В.И. 2003. Морфологические особенности массовых форм гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // *Вестн. ТПУ*. Сер. естеств. и точные науки. Вып. 4 (36). С. 66–72.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1980. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озёр дельты Лены // *Зоол. журн*. Т. 59. № 12. С. 1820–1830.
- Черешнев И.А. 1982. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) восточной Чукотки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 22. Вып. 6. С. 922–936.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Нейман М.Ю. 1989. Первые данные по биологии проходной мальмы бассейна р. Чегитунь (арктическое побережье восточной Чукотки) // Там же. Т. 29. Вып. 1. С. 68–83.
- 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>
- Balon E.K., Penczak T. 1980. The dwarfed charr of Dösener See, an alpine lake in Austria // *Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 773–794.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. V. 55. № 3. P. 573–586.

[https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0573:hpoacs\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0573:hpoacs]2.0.co;2)

Esin E.V., Bocharova E., Mugue N.S., Markevich G.N. 2017. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: a legacy of the last glaciations // *J. Fish Biol.* V. 91. № 2. P. 628–644.

<https://doi.org/10.1111/jfb.13378>

Kearse M., Moir R., Wilson A. et al. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // *Bioinformatics.* V. 28. № 12. P. 1647–1649.

<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>

Klemetsen A. 1984. The Arctic charr speciation problem as seen from northern Norway // *Proc. Int. Symp. "Biology of the Arctic charr"*. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 65–77.

Moore J.-S., Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // *J. Biogeogr.* V. 42. № 11. P. 2089–2100.

<https://doi.org/10.1111/jbi.12600>

Nilsson N.-A., Filipsson O. 1971. Characteristics of two discrete populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in a north Swedish lake // *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drott.* V. 51. P. 90–108.

Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linnean Soc.* V. 116. P. 63–85.

<https://doi.org/10.1111/bij.12559>

Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al. 2017. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // *Polar Biol.* V. 40. P. 777–786.

<https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4>

Salisbury S.J., McCracken G.R., Keefe D. et al. 2019. Extensive secondary contact among three glacial lineages of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Labrador and Newfoundland // *Ecol. Evol.* V. 9. № 4. P. 2031–2045.

<https://doi.org/10.1002/ece3.4893>

УДК 597.553.2.574.32.591.94

ЖИЛОЙ КИЖУЧ *ONCORHYNCHUS KISUTCH* В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА. К ВОПРОСУ О ПРЭСНОВОДНОЙ КОМПОНЕНТЕ В СТРУКТУРЕ ВИДА

© 2021 г. Е. А. Кириллова¹ *, П. И. Кириллов¹, А. М. Малютина²,
К. В. Кузицин^{1,2}, М. А. Груздева², Д. С. Павлов^{1,2}

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

²Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: ekirilova@sevin.ru

Поступила в редакцию 24.08.2020 г.

После доработки 15.09.2020 г.

Принята к публикации 16.09.2020 г.

Представлены новые данные по жилому кижучу *Oncorhynchus kisutch* из водоёмов Камчатки и о-ва Беринга (Командорские о-ва): описана типично резидентная жизненная форма в озёрах Курильское и Большое Лисинское; приведена биологическая характеристика карликовых (неотенических) самцов кижуча из бассейна р. Коль (Западная Камчатка). На основе собственных материалов и данных литературы проанализированы состав и структура пресноводных группировок кижуча. Новые находки жилого кижуча указывают на более широкое, чем считалось ранее, его распространение в азиатской части ареала. Пресноводная компонента в популяциях кижуча неоднородна и представлена тремя вариантами: 1) изолированные озёрные популяции (типично резидентная форма), 2) формирующие единый репродуктивный комплекс с проходными рыбами озёрно-речные особи (типично резидентная форма) обоих полов либо только самцы, 3) карликовые (неотенические) самцы, обитающие в реках, не имеющих озёр в своём бассейне. Рассматривается гипотеза о том, что появление и распространение резидентных форм кижуча в азиатской части ареала может быть следствием масштабных изменений климата Северной Пацифики, продолжающихся в настоящее время. Наличие у кижуча полиморфных пресноводных группировок можно рассматривать как проявление широкой нормы реакции вида, обеспечивающей усложнение структуры отдельных популяций, появление дополнительных элементов в их составе и, следовательно, повышение их устойчивости и приспособленности к динамичной среде обитания.

Ключевые слова: кижуч *Oncorhynchus kisutch*, типично резидентная форма, карликовые самцы, структура вида, распространение, азиатское побережье Северной Пацифики.

DOI: 10.31857/S0042875221050118

Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* широко распространены в Северной Пацифике благодаря способности адаптироваться к динамично меняющимся условиям среды, заключающейся в реализации разных типов жизненной стратегии (анадромной или резидентной) и существовании разнообразных жизненных форм (Waples et al., 2001; Quinn, 2005; Павлов, Савваитова, 2008, 2010; Glubokovsky, Marchenko, 2019). Внутривидовая дифференциация у разных видов тихоокеанских лососей выражена в разной степени. Сложная внутривидовая структура свойственна эволюционно более древним представителям рода, сохранившим тесную трофическую связь с пресными водами (McPhail, 1997; Waples et al., 2001, 2008; Животовский, 2015; Glubokovsky, Marchenko, 2019). К числу видов, имеющих сложную внутривидовую структуру, относится и кижуч *O. kisutch*.

Он воспроизводится в различных водоёмах, условия для нереста и нагула в которых очень разнообразны – от крупных речных и озёрно-речных систем до небольших рек и родниковых ручьёв. На всём ареале, на азиатском и американском побережьях Тихого океана, кижуч реализует преимущественно анадромную жизненную стратегию (Берг, 1948; Shapovalov, Taft, 1954; Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991; Behnke, 2002; Quinn, 2005; Зорбиди, 2010; Волобуев, Марченко, 2011).

Сведения о наличии пресноводной компоненты в структуре вида – жилого (резидентного) кижуча – появились в середине XX в. и до начала 1980-х гг. были единичными (Правдин, 1940; Грибанов, 1948; Двинин, 1949; Шмидт, 1950; Forerster, Ricker, 1953; Rounsefell, 1958; Куренков, 1977; Куренков и др., 1982). В конце XX–начале

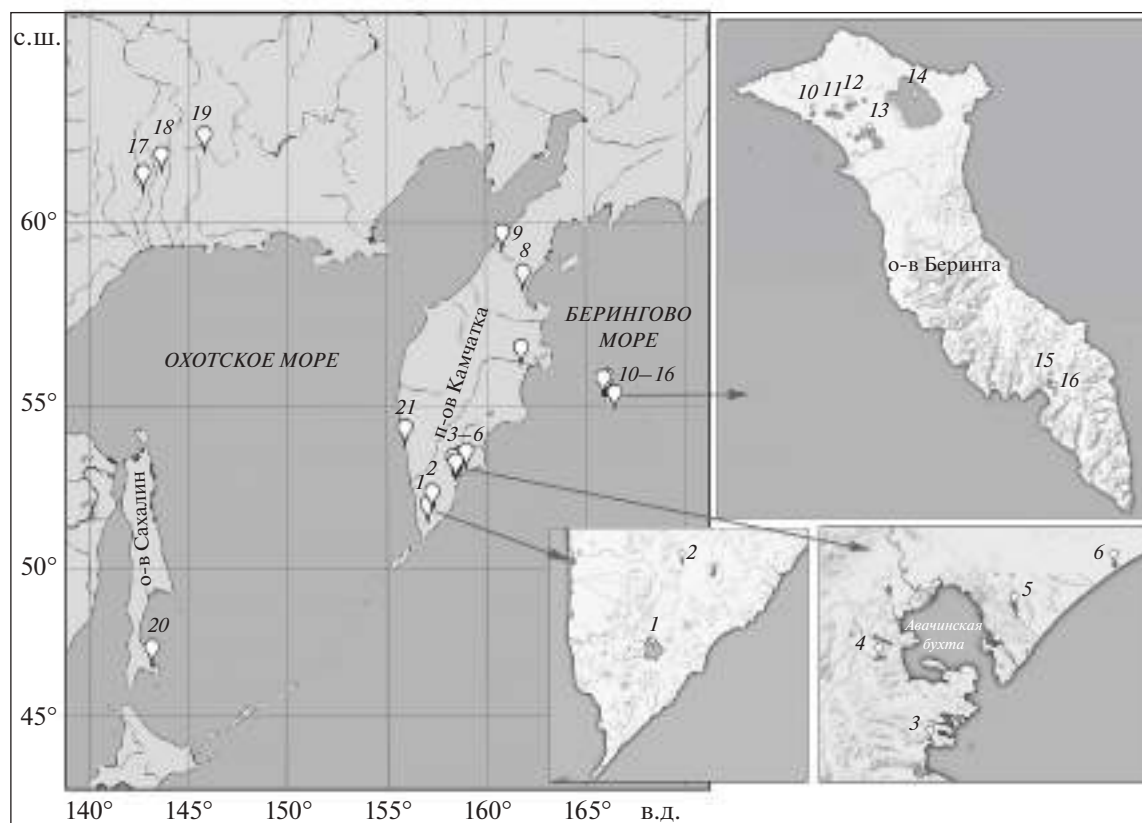


Рис. 1. Распространение жилого кижуча *Oncorhynchus kisutch* в азиатской части ареала (по литературным и собственным данным): 1 – оз. Курильское, 2 – оз. Голыгинское, 3 – оз. Малое Саранное, 4 – оз. Дальнее, 5 – оз. Халактырское, 6 – оз. Котельное, 7 – оз. Азабачье, 8 – озёра в бассейне р. Хайлюля, 9 – оз. Аяогытгын, 10 – оз. Китовое, 11 – оз. Лодыгинское, 12 – оз. Шангинское, 13 – оз. Гаванское, 14 – оз. Саранное, 15–16 – озёрно-речная система Лисинская (Большое и Малое Лисинское озёра), 17 – оз. Корраль, система Уегинских озёр, бассейн р. Охота; 18 – оз. Берёзовое, бассейн р. Ульбея; 19 – система озёр Хэл-Дэги, бассейн р. Иня; 20 – оз. Тунайча, 21 – р. Коль.

XXI вв. стало появляться всё больше данных, показавших широкую встречаемость жилого кижуча. Следует отметить, что подавляющее большинство находок жилого кижуча относится к азиатской части ареала (рис. 1). На американском побережье до настоящего времени он известен в оз. Култус, в провинции Британская Колумбия, Канада (Foerster, Ricker, 1953) и в оз. Бочарова, бассейн р. Эгиджик, Аляска (Rounsefell, 1958). В азиатской части ареала изолированные популяции жилого кижуча выявлены на Камчатке в озёрах Котельное и Малое Саранное (Куренков и др., 1982), а также в утративших связь с рекой малых озёрах в бассейне р. Хайлюля (Зорбиди и др., 2006). Жилые рыбы, обитающие симпатрично с проходными, описаны на Камчатке в озёрах Дальнее (Введенская, Куренков, 1988), Голыгинское (Токранов и др., 2004; Зорбиди и др., 2006), Аяогытгын (бассейн р. Лесная) (Красная книга ..., 2018); отмечены в оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) (Горшков, 1977). На Командорских о-вах жилой кижуч обитает в озёрах Саранное, Лодыгинское и Гаванское (Куренков, 1977; Куренков

и др., 1982), Шангинское и Китовое (Красная книга ..., 2006, 2018). Также он обнаружен в ряде озёрно-речных систем на материковом побережье Охотского моря: озёрах Корраль (бассейн р. Охота) (Волобуев, Рогатных, 1982; Волобуев, Марченко, 2011), Берёзовое (бассейн р. Ульбея) (Волобуев, Рогатных, 1982; Волобуев, Марченко, 2011) и в озёрах системы Хэл-Дэги (бассейн р. Иня) (Волобуев, Рогатных, 1982). В то же время в обширной литературе, посвящённой биологии кижуча, до настоящего времени не были описаны резидентные карликовые, или неотенические (Берг, 1948, 1961; Смирнов, 1975; Иванков, Броневский, 1978), самцы в диких популяциях. При этом для кижуча искусственного воспроизводства известен случай обнаружения созревающих самцов возраста 1+ (2 экз.) в рыбноводном ручье на территории Адо-Тымовского рыбноводного завода, расположенного в бассейне р. Тымь (о. Сахалин) (Христофоров, 1986).

В 2013 г. мы впервые достоверно установили существование жилого кижуча в оз. Курильское на юге Камчатки (Кириллова и др., 2014). В 2014–

2016 г. он впервые обнаружен в озёрно-речной системе Лисинская на о-ве Беринга, Командорские о-ва (Малютина и др., 2019). В 2002–2008 гг. в бассейне р. Коль на западе Камчатки впервые нами обнаружены резидентные карликовые самцы кижуча (Павлов и др., 2009).

Новые находки жилого кижуча определили цель настоящей работы: провести ревизию представлений о разнообразии кижуча и дать характеристику его пресноводной компоненты — разнообразных внутривидовых группировок, приуроченных к пресноводным водоёмам. Задачи исследования включают морфобиологическую характеристику новых находок жилого кижуча и их сравнительный анализ с литературными и архивными материалами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в оз. Курильское (бассейн р. Озёрная) на юге Камчатки, в озёрно-речной системе Лисинская на о-ве Беринга и в р. Коль, Западная Камчатка (рис. 1).

Курильское озеро расположено на юге п-ова Камчатка. Озеро относится к кратерному типу, площадь его поверхности 77 км², максимальная глубина 316 м, средняя глубина 195.2 м (Остроумов, 1985; Николаев, Николаева, 1991). Береговая линия развита слабо — коэффициент извилистости составляет 1.68 (Крохин, Крогиус, 1937), в ландшафте отсутствуют закрытые бухты и глубоко врезанные в сушу заливы. Озеро даёт начало р. Озёрная, впадающей в Охотское море. Из многочисленных притоков оз. Курильское только десять имеют значение как нерестово-нагульные для лососёвых рыб (Крохин, Крогиус, 1937; Остроумов, 1970; Бугаев, Кириченко, 2008). Курильское озеро является нерестово-нагульным водоёмом для крупнейшего в Азии стада нерки *O. nerka* (Крохин, Крогиус, 1937; Остроумов, 1970; Бугаев, 1995; Бугаев, Кириченко, 2008). Также в озёрно-речной системе многочисленна мальма *Salvelinus malma*, в небольшом количестве заходят горбуша *O. gorbusha* и кета *O. keta*.

Малая озёрно-речная система Лисинская расположена в юго-западной части о-ва Беринга. Она состоит из двух озёр (Большое Лисинское и Малое Лисинское), соединённых протокой, шести крупных притоков и вытекающей р. Лисинская, впадающей в Тихий океан. Притоки озёр — короткие, бурные реки, их истоки расположены в горных распадках южной части острова. Площадь поверхности озёр соответственно 1.25 и 0.15 км², их максимальная глубина ~ 5 м. Берега озёр пологие, дно имеет конусовидный профиль с наибольшей глубиной в центре. Дно озёр каменистое или галечное с участками россыпи гравия. По всей площади дна озёр есть многочисленные выходы холодных (~4°C в течение всего года) грунтовых

вод. В соответствии с классификацией нерестово-нагульных озёр по характеру их происхождения и типу питания Большое и Малое Лисинские озёра представляют собой обширный лимнокрен (Остроумов, 1985). Протока между озёрами имеет длину 850 м, ширину ~ 4 м, глубину 0.3–0.4 м, дно сложено гравием и галькой и представляет собой сплошное поле выходов холодных грунтовых вод. Вытекающая из оз. Малое Лисинское река имеет длину 3 км, ширину в устье 5 м, среднюю глубину 0.5 м, скорость течения 1.2 м/с. В озёрно-речной системе Лисинская обитают кижуч, нерка, горбуша и мальма.

Река Коль — крупный водоток длиной 122 км (Государственный водный реестр, 2020) на западном побережье п-ова Камчатка. На всём своём протяжении река имеет горный или предгорный характер. В среднем и нижнем течении хорошо развита система придаточных водоёмов. В русле многочисленны древесные завалы и заломы. В реку впадают 14 крупных притоков. Подробное описание водотока приведено ранее (Павлов и др., 2009).

При сборе и анализе полевого материала применяли комплексный подход, предполагающий использование как стандартных (Правдин, 1966), так и оригинальных методик (Павлов и др., 2001, 2016; Кузищин, 2010). Для отлова половозрелых рыб использовали разнообразные орудия лова: закидной невод, ставные сети с разным шагом ячеи, удебные снасти. Для отлова молоди использовали мальковые ловушки (вентери), мальковые невода и электроловы Smith-Root 24L в шадящем режиме (Bird, Cowx, 1993). Применение электролова было целесообразно для проведения тотального облова реперных участков русла без умерщвления рыб и определения видового состава, плотности и биомассы рыб на данном участке (Zippin, 1956; Reynolds et al., 2003; Kouřil et al., 2009). Для оценки морфобиологических показателей молоди из улова неселективно отбирали репрезентативные выборки объёмом от 200 до 500 экз.

Для определения морфобиологических характеристик рыб подвергали полному биологическому анализу, включавшему измерение длины по Смитту (*FL*) и массы тела, определение стадии зрелости гонад (Правдин, 1966). При вскрытии отмечали цвет мускулатуры, состояние брюшной полости и внутренних органов (наличие паразитов, патологий), описывали состав пищевого комка.

Для оценки внутривидовой дифференциации выполнен морфометрический анализ части рыб по модифицированной схеме, принятой для лососёвых рыб (Павлов и др., 2001): оценивали 25 пластических и 10 меристических признаков. Для описания пропорций тела рыб значения пластических признаков выражены в % *FL* (Правдин, 1966). Для устранения размерной изменчивости и снижения влияния аллометрии в росте

рыб на расчёты при описании фенотипического разнообразия значения пластических признаков преобразованы в индексы Рейста (Reist, 1985, 1986, 1987). Морфометрические данные обработаны методами универсального статистического анализа (Лакин, 1980). Для выявления морфологических различий между кижучем разных группировок проведён кластерный анализ (методом невзвешенных попарных средних, в качестве меры расстояния принято Евклидово расстояние). Для оценки фенотипического разнообразия выборок применяли дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных. Статистический анализ проводили средствами программы Statistica 12.0.

Для сравнительного анализа привлечены морфометрические данные по кижучу разных жизненных форм — типично анадромной и карликовой анадромной, или каюркам (precocious (dwarf) anadromous, — по: Glubokovsky, Marchenko, 2019. P. 516), а также по молоди без признаков смолтификации (пестряток) из р. Коль и оз. Курильское, собранной нами в 1995–2019 гг. Кроме того, использованы архивные данные кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ. Места сбора, объём используемого и привлечённого материала представлены в соответствующих таблицах и на рисунках.

При определении возраста и расчёте темпа роста использовали чешую с неразрушенным центром. С помощью гидравлического пресса (давление 200 Па, температура 85°C) изготавливали отпечатки чешуи на акрилатетатных пластинках. При помощи системы цифровой обработки изображений (image-capture system, микроскоп Leica DMLS с набором объективов кратностью от $\times 2.5$ до $\times 10$, цифровая камера Canon X500-D) получали высококачественное электронное изображение отпечатков чешуи в виде файлов в формате TIFF. Ширину годовых зон (с точностью до 0.001 мм) и число склеритов в годовых зонах измеряли средствами компьютерной программы Image Pro Plus 4.1. Число склеритов просчитывали вдоль профиля, по которому измеряли годовые зоны (Бугаев, 1995; Кузищин и др., 1999, Павлов и др., 2001). При указании биографической группы рыб использовали схему Правдина (1966) для лососёвых рыб, где первая цифра обозначает число лет, проведённых в пресной воде, вторая цифра — число лет, прожитых в море (S) или в озере (L).

Реконструкцию жизненного цикла проводили с помощью микрохимического анализа отолитов: определяли соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} в трансектах от центра до края отолита, что позволяет точно определять длительность пребывания особи в пресных, солоноватых и морских водах (Kalish, 1990; Zimmerman, Reeves, 2000; Зиммерман и др., 2003; Кузищин и др., 2003; Павлов и др., 2013).

Для количественного определения микроэлементного состава отолитов применяли метод рентгенофлуоресцентного (РФА) микроанализа, выполняемого посредством энергодисперсионного спектрометра Tornado M4 (“Bruker AXS”, Германия). Метод ранее успешно был апробирован на других видах рыб, включая представителей Salmonidae. Подробное его описание, методика подготовки препаратов отолитов и построение трансект жизненного цикла представлены в работе Павлова с соавторами (2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жилой кижуч озера Курильское

В августе–сентябре половозрелый проходной кижуч образует скопления на участках акватории озера, примыкающих к устьям крупных притоков (реки Этамынк и Выченкия); рыбы держатся на удалении 20–50 м от берега. На этих участках были обнаружены три особи жилого кижуча. Две из них были пойманы в 2013 г.: первая *FL* 250 мм и массой 195.4 г — 09 сентября вблизи устья р. Выченкия; вторая *FL* 490 мм и массой 1320 г — 27 сентября вблизи устья р. Этамынк. Третья особь *FL* 335 мм (масса не установлена) поймана также вблизи устья р. Этамынк 02.11.2019 г. Все обнаруженные особи жилого кижуча — самцы с семенниками IV стадии зрелости. На момент поймки две первые особи питались: в желудках обнаружены полупереваренные останки рыб длиной ~ 65–70 мм, личинки и имаго насекомых (Diptera); кишечник был заполнен полупереваренными остатками пищи. Данные о наличии пищи в пищеварительном тракте третьей особи отсутствуют. При этом у всех особей проходного кижуча ($n = 25$ экз.), пойманных в приустьевой зоне у нерестовых притоков, в желудках и кишечниках не было следов пищи. Мускулатура жилых особей кижуча светло-розовая, у более крупных она более яркая; у проходных рыб — насыщенного красного или красно-оранжевого цвета. В полости тела жилых рыб отсутствовали жировые отложения, в отличие от проходных рыб. У особей жилого кижуча внутренние органы (желудок, пилорические придатки, кишечник, печень) и полость тела были в высокой степени заражены паразитами, среди которых выявлены типично пресноводные организмы: нематоды *Cucullanus truttae* и скребни *Neoechinorhynchus* sp.

У жилого кижуча тело высокое (22–23% *FL*), массивное, овальное в передней части, а хвостовой отдел сжат с боков. Наибольшая высота тела перед спинным плавником, на уровне 1/2 пекто-вентрального расстояния (*P–V*). За спинным плавником тело уплощено с боков и клиновидно сужено к хвостовому плавнику. Хвостовой стебель низкий (7–8% *FL*) и сжат с боков, его длина

составляет 18% *FL*. Грудные плавники длинные и заострённые на вершине, достигают $1/2 P-V$. Боковая линия прямая. Хвостовой плавник глубоко выемчатый, обе лопасти имеют заострённые края. Голова массивная (23–24% *FL*), конической формы, челюсти равной длины либо верхняя челюсть чуть длиннее нижней. Рот большой, верхнечелюстная кость далеко заходит за задний край глаза. Окраска тела в целом пелагическая, но отличается у рыб, пойманных в разное время. Особь, пойманная в начале сентября, имела тёмную спину с отчётливым зеленоватым оттенком, серебристые бока, белое брюхо, легко опадающую чешую, светлые грудные, брюшные и анальный плавники, светлое основание хвостового плавника, тёмные края лопастей. Пойманные в конце сентября и начале ноября особи имели более тёмную и тусклую окраску — буро-зелёную спину, серые с розоватым отливом бока тела, плотно держащуюся в коже чешую, тёмные с оливковым оттенком грудные, брюшные и анальный плавники, однотонный тёмный хвостовой плавник, со светлой каймой по наружному краю. Выше боковой линии, от головы и до основания хвостового плавника, расположены многочисленные α - и ζ -образные чёрные пятнышки, округлые или овальные по верхнему краю спины. По наружному краю верхней и нижней лопастей хвостового плавника расположены удлинённо-овальные чёрные пятна, в средней части хвостового плавника пятен нет. Морфометрическая характеристика жилого кижуча оз. Курильское представлена в табл. 1. Меристические признаки жилого и проходного кижуча сходны (табл. 2).

Проходной кижуч визуально хорошо отличается от жилого. У проходных рыб тело веретеновидное и более высокое (22–26% *FL*), наибольшая высота тела под спинным плавником, хвостовой стебель короче и выше (15–17 и 8–9% *FL*), грудные плавники короткие, их длина не достигает $1/2 P-V$. У самцов проходного кижуча голова в среднем более массивная (23–27% *FL*), верхняя челюсть заметно длиннее нижней и нависает над ней. Чешуя всех проходных особей, находившихся в сентябре в устьевой зоне притоков, плотно держалась в коже. Окраска проходных рыб темнее и насыщеннее: бока тела разных оттенков малинового цвета, все плавники тёмного цвета, на хвостовом плавнике удлинённо-овальные пятна только по верхнему краю.

На чешуе кижуча выделяются две зоны — центральная, соответствующая периоду пресноводного нагула до определения жизненной стратегии (анадромной или резидентной), и периферическая, соответствующая периоду ускоренного темпа роста в озере или в море. Центральные зоны у жилаых и проходных особей по своему строению сходны, различия между ними недостоверны (табл. 3). Годовые кольца в центральной зоне уз-

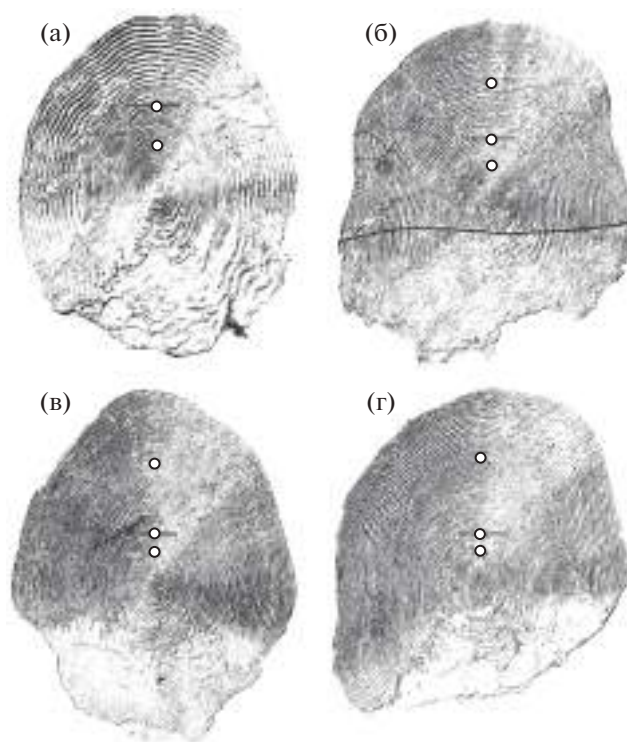


Рис. 2. Чешуя жилаых (а, б) и проходных (в, г) особей кижуча *Oncorhynchus kisutch* из оз. Курильское (относительные размеры чешуи не соблюдены): а — самец *FL* 335 мм, IV стадия зрелости гонад, возраст 2+, озёрный прирост — периферическая зона текущего года, биографическая группа 2.0L+; б — самец *FL* 490 мм, IV, 3+, зона озёрного прироста — полный год и прирост текущего года, 2.1L+; в — самец *FL* 602 мм, IV, 3+, 2.1S+; г — самка *FL* 639 мм, IV, 3+, 2.1S+; (○) — границы годовых колец; (—) — граница между центральной и периферической зонами.

кие, шириной ~ 0.03 мм, в них сформировано по 7–10 склеритов. Периферическая зона чешуи у жилого и проходного кижуча шире, чем центральная: годовые кольца в ней имеют вдвое больше склеритов и большие межсклеритные расстояния. При этом у жилого кижуча средняя ширина первого годового кольца периферической зоны почти в два раза меньше, чем у проходного: ~ 0.08 против 0.15 мм (табл. 3, рис. 2).

Анализ соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах жилого кижуча выявил колеблющиеся, но в целом низкие значения по всей длине трансект. Соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} варьирует в пределах от 1.30×10^3 до 5.02×10^3 . При этом наиболее высокие значения содержания ионов стронция наблюдаются в нуклеарной зоне отолитов, в примордиумах и на удалении не более 250 мкм от центра зоны примордиумов (рис. 3). На остальном участке трансекты соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} низкое — составляет в среднем 2.63×10^3 . На трансектах отолитов проходных особей кижуча соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+}

Таблица 1. Морфометрическая характеристика жилого кижуча *Oncorhynchus kisutch* озёр Курильское и Большое Лисинское и карликовых самцов р. Коль

Признак	Оз. Курильское (<i>n</i> = 2)			Оз. Большое Лисинское (<i>n</i> = 3)			Р. Коль (<i>n</i> = 8)		
	<i>M</i> ± <i>σ</i>	lim	<i>CV</i>	<i>M</i> ± <i>σ</i>	lim	<i>CV</i>	<i>M</i> ± <i>σ</i>	lim	<i>CV</i>
	B % FL								
<i>c</i>	23.3 ± 1.33	22.4–24.3	5.71	21.0 ± 1.27	20.0–22.4	6.05	24.7 ± 0.59	23.7–25.2	2.39
<i>ao</i>	8.3 ± 0.98	7.6–9.0	11.77	4.9 ± 0.29	4.7–5.2	6.05	6.3 ± 0.44	5.7–7.1	7.00
<i>o</i>	3.5 ± 0.66	3.1–4.0	18.80	5.0 ± 0.24	4.8–5.2	4.69	6.2 ± 0.41	5.6–7.0	6.58
<i>po</i>	13.0 ± 0.24	12.9–13.2	1.86	12.3 ± 0.60	11.9–13.0	4.84	11.2 ± 0.62	10.3–11.9	5.52
<i>io</i>	8.2 ± 0.83	7.6–8.8	10.15	8.0 ± 0.36	7.6–8.3	4.52	6.4 ± 0.25	6.0–6.7	3.94
<i>cH</i>	11.5 ± 0.45	11.2–11.8	3.91	16.2 ± 0.48	15.7–16.7	2.95	17.1 ± 0.84	15.5–18	4.93
<i>lm</i>	13.1 ± 1.04	12.4–13.9	7.95	11.7 ± 1.68	10.2–13.5	14.28	13.0 ± 0.98	11.2–14.2	7.54
<i>lmx</i>	9.3 ± 0.42	9.0–9.6	4.50	9.0 ± 1.78	7.4–10.9	19.86	9.8 ± 0.34	9.4–10.5	3.43
<i>hmx</i>	2.4 ± 0.03	2.4–2.4	1.43	1.7 ± 0.15	1.6–1.9	8.91	2.7 ± 0.13	2.5–2.9	4.98
<i>lmd</i>	14.7 ± 1.50	13.6–15.7	10.2	12.8 ± 0.27	12.5–13.0	2.09	11.6 ± 1.75	9.7–15.2	15.07
<i>H</i>	22.5 ± 0.75	22.0–23.1	3.33	23.3 ± 0.09	23.3–23.4	0.39	22.9 ± 0.50	22.2–23.9	2.19
<i>h</i>	7.7 ± 0.40	7.4–8.0	5.15	7.8 ± 0.47	7.4–8.3	6.05	8.1 ± 0.30	7.6–8.4	3.72
<i>lpc</i>	18.2 ± 0.31	18.0–18.4	1.71	18.0 ± 0.24	17.7–18.1	1.32	16.3 ± 0.60	15.2–16.8	3.70
<i>ID</i>	10.5 ± 0.42	10.2–10.8	4.01	10.7 ± 0.23	10.5–10.9	2.16	10.7 ± 0.96	8.6–11.7	8.96
<i>hD</i>	13.0 ± 0.81	12.4–13.6	6.25	15.2 ± 0.12	15.1–15.3	0.80	17.0 ± 0.61	16.2–17.7	3.60
<i>lA</i>	12.2 ± 0.25	12.0–12.4	2.08	12.0 ± 0.45	11.6–12.5	3.71	12.3 ± 0.73	11.1–12.9	5.91
<i>hA</i>	9.3 ± 1.28	8.4–10.2	13.71	11.5 ± 0.11	11.4–11.6	0.93	12.9 ± 0.76	12.3–14.3	5.86
<i>lP</i>	14.1 ± 1.49	13.0–15.1	10.58	13.5 ± 0.95	12.9–14.6	7.06	15.7 ± 0.92	13.8–16.7	5.87
<i>lV</i>	11.1 ± 0.16	11.0–11.2	1.43	11.2 ± 0.25	11.0–11.5	2.27	12.7 ± 0.74	11.2–13.3	5.85
<i>aD</i>	46.1 ± 0.66	45.6–46.5	1.43	44.7 ± 2.10	43.3–47.1	4.69	43.6 ± 3.22	38.5–46.0	7.37
<i>pD</i>	39.9 ± 1.86	38.6–41.2	4.66	39.1 ± 0.48	38.6–39.5	1.23	37.3 ± 2.13	33.3–38.9	5.73
<i>aV</i>	49.9 ± 1.29	49.0–50.8	2.58	48.7 ± 1.70	47.6–50.7	3.48	46.2 ± 1.94	42.7–47.8	4.20
<i>aA</i>	65.2 ± 2.78	63.3–67.2	4.27	66 ± 1.06	64.8–66.7	1.60	62.5 ± 2.8	56.9–64.6	4.48
<i>P–V</i>	29.2 ± 1.73	28.0–30.4	5.91	28.5 ± 0.39	28.1–28.8	1.35	27.3 ± 1.03	25.6–28.3	3.76
<i>V–A</i>	17.0 ± 0.90	16.3–17.6	5.31	17.3 ± 0.57	16.7–17.7	3.27	16.5 ± 0.65	15.4–17.2	3.97

Примечание. *FL* – длина по Смитту, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *io* – межглазничное расстояние, *cH* – высота головы на уровне затылка, *lm* – полная длина верхней челюсти; *lmx*, *hmx* – длина и ширина верхнечелюстной кости; *lmd* – длина нижней челюсти, *H* – наибольшая высота тела; *h*, *lpc* – высота и длина хвостового стебля; *ID* – длина основания спинного плавника, *hD* – высота спинного плавника, *lA* – длина основания анального плавника, *hA* – высота анального плавника; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавника; расстояния: *aD* – антедорсальное, *pD* – постдорсальное, *aV* – антевентральное, *aA* – антеанальное, *P–V* – пектоцентрально, *V–A* – вентроанальное; *n* – число изученных особей, экз., *M* ± *σ* – среднее значение и стандартное отклонение, lim – пределы варьирования, *CV* – коэффициент вариации.

в первые годы жизни сходно с таковыми у жилых, но после пресноводных лет жизни у особей с низким уровнем соотношения Sr^{2+} и Ca^{2+} по направлению к краю отолита происходит повышение уровня содержания ионов стронция (значения соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} возрастают до $5.67–7.86 \times 10^3$), что соответствует периоду пребывания их в море. Высокий уровень соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} в морской зоне отолита сохраняется таковым до момента возврата особей в реку.

Жилой кижуч озёрно-речной системы Лисинская

В бассейне р. Лисинская были пойманы три особи жилого кижуча *FL* 218, 220, 300 мм и массой соответственно 100, 110, 330 г. Они были отловлены в прибрежной зоне оз. Большое Лисинское в середине августа 2015 и в 2016 гг., за 3–4 недели до начала захода проходного кижуча из моря. Половозрелые особи жилого кижуча находились среди молоди кижуча и мальмы, которые в это время во

Таблица 2. Меристические признаки жилого кижуча *Oncorhynchus kisutch* озёр Курильское и Большое Лисинское, карликовых самцов р. Коль и симпатричных группировок проходного кижуча

Признак	Оз. Курильское		Оз. Большое Лисинское		Р. Коль	
	Жилой (<i>n</i> = 2)	Проходной (<i>n</i> = 14)	Жилой (<i>n</i> = 3)	Проходной (<i>n</i> = 24)	Карликовые самцы (<i>n</i> = 7)	Проходной (<i>n</i> = 300)
<i>ll</i>	140.0 ± 4.24 137–143	138.3 ± 3.37 131–146	134.7 ± 1.56 133–136	135.7 ± 1.96 132–140	133.8 ± 2.38 130–135	132.3 ± 6.93 129–136
<i>D</i>	10.0 ± 0 10–10	10.3 ± 0.71 9–11	9.0 ± 1.00 8–10	9.1 ± 0.54 8–10	9.1 ± 0.85 8–10	9.0 ± 1.91 8–10
<i>A</i>	13.5 ± 0.71 13–14	14.1 ± 0.82 13–16	13.0 ± 1.00 12–14	12.4 ± 0.59 11–13	13.1 ± 0.74 12–14	12.9 ± 1.73 12–14
<i>P</i>	13.5 ± 0.71 13–14	13.4 ± 0.64 13–15	13.7 ± 1.54 12–15	13.1 ± 0.73 11–14	13.0 ± 0.71 12–14	13.2 ± 1.91 12–15
<i>V</i>	9.0 ± 0 9–9	9.1 ± 0.45 8–10	9.0 ± 0 9–9	9.0 ± 0.29 8–10	8.0 ± 0 8–8	8.1 ± 1.39 7–9
<i>rb1</i>	13.5 ± 0.71 13–14	13.4 ± 0.75 12–14	14.0 ± 1.00 13–15	13.9 ± 0.83 12–15	3.4 ± 0.69 12–14	13.5 ± 2.25 12–15
<i>rb2</i>	13.5 ± 0.71 13–14	13.0 ± 0.79 11–14	12.7 ± 1.16 12–14	13.2 ± 0.54 12–14	13.1 ± 0.66 11–14	12.8 ± 2.08 11–14
<i>sp.br.</i>	21.0 ± 1.41 20–22	21.6 ± 1.50 20–24	21.3 ± 2.08 19–23	21.7 ± 1.22 19–24	21.5 ± 2.33 20–24	21.7 ± 2.94 20–24
<i>pc</i>	50.0 ± 12.73 41–59	56.6 ± 6.10 41–66	66.3 ± 9.60 56–75	67.0 ± 7.20 50–76	58.8 ± 5.21 49–69	62.8 ± 14.03 47–73
<i>vert.</i>	67.5 ± 0.71 67–68	65.8 ± 1.35 64–68	66.7 ± 1.52 65–68	66.0 ± 1.57 62–69	64.8 ± 2.14 61–67	64.9 ± 5.37 61–68

Примечание. *ll* – число чешуй в боковой линии; *D*, *A* – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках; *P*, *V* – число ветвистых лучей в левых грудном и брюшном плавниках; *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей слева и справа, *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге с левой стороны, *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков. Здесь и в табл. 3: над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – пределы варьирования признака.

множестве присутствуют среди нерестящейся нерки и питаются её икрой, вымытой из гнёзд. Молодь кижуча и мальмы в большом количестве встречается в притоках озёр Большое и Малое Лисинское, однако за три года наблюдений (2014–2016) жилой кижуч был отмечен в уловах только в оз. Большое Лисинское.

Возраст трёх особей жилого кижуча – 3+, биографическая группа – 2.1L+, т.е. после определения резидентной стратегии в возрасте 2+ они провели полный год в озере. В годовых кольцах центральной зоны сформировано по 7–10 склеритов, ширина годовых колец варьирует в пределах 0.028–0.031 мм, в периферической (озёрной) зоне в первом годовом кольце содержится 10–13 (в среднем 11.7 ± 0.98) склеритов, ширина первого годового кольца 0.068–0.080 (0.078) мм.

У жилого кижуча оз. Большое Лисинское тело веретеновидное, невысокое (20–21% FL), несколько более массивное и вальковатое в передней части.

Наибольшая высота тела перед спинным плавником. За спинным плавником тело менее вальковатое, чем в передней части. Хвостовой стебель укороченный (17–18% FL) и высокий (7–8% FL), овальный в сечении. Грудные плавники короткие ($IP < 1/2 P-V$), закруглённые. Боковая линия прямая. Хвостовой плавник глубоко выемчатый, обе лопасти с закруглёнными краями. Голова массивная (>20% FL), конической формы, рыло закруглённое, челюсти равной длины. Рот большой, верхнечелюстная кость заходит за задний край глаза. Окраска тела пелагическая, спина серая, бока серебристые, брюхо белое. На спине есть немногочисленные чёрные ω - и ζ -образные пятнышки, расположенные на участке от головы до вертикали, проходящей через задний край спинного плавника. На плавниках пятен нет. Спинной и хвостовой плавники серые, полупрозрачные, вершина спинного плавника светлая, грудной плавник с желтоватым отливом, брюш-

Таблица 3. Число склеритов и ширина годовых колец в центральной и периферической зонах чешуи жилого и проходного кижуча *Oncorhynchus kisutch* оз. Курильское

Зона	Жилые ($n = 3$)		Проходные ($n = 25$)	
	Число склеритов	Ширина, $\times 10^{-2}$ мм	Число склеритов	Ширина, $\times 10^{-2}$ мм
Центральная:				
– 1-е годовое кольцо	7.66 ± 0.33 7–8	2.96 ± 0.22 2.71–3.34	7.55 ± 0.17 7–8	2.57 ± 0.13 2.10–3.30
– 2-е годовое кольцо	9.01 ± 0.57 8–10	3.61 ± 0.30 3.30–4.21	8.57 ± 0.34 7–10	3.04 ± 0.21 2.00–4.20
Периферическая озёрная:				
– прирост текущего* года	15.67 ± 1.20 13–18	8.34 ± 1.06 6.90–9.80		
Периферическая морская:				
– 1-е годовое кольцо			28.89 ± 1.44 23–37	15.05 ± 1.03 10.20–20.70
– прирост текущего года			22.24 ± 0.53 20–26	11.21 ± 0.51 9.89–13.14

Примечание. * У жилой особи 2.1L+ приведены данные по первому годовому кольцу.

ной и анальный плавники светлые полупрозрачные. Особи жилого кижуча хорошо отличаются от молоди полным отсутствием мальковых пятен. Морфометрическая характеристика жилого кижуча оз. Большое Лисинское представлена в табл. 1, 2.

Карликовые (неотенические) самцы кижуча р. Коль

С 2003 по 2008 гг. при проведении тотальных обловов электроловом реперных участков русла реки, её притоков и водоёмов придаточной системы общий улов молоди кижуча разного возраста составил 84358 экз., среди которых были выявлены всего восемь карликовых самцов. Ежегодно в общем улове по всем обследованным участкам встречались один–два карликовых самца. Все случаи поимок отмечены в середине сентября в среднем течении двух притоков реки. Места поимки карликовых самцов приурочены к нерестилищам горбуши и симы *O. masou*. Карликовые самцы кижуча встречались в составе поливидовых групп разновозрастной молоди лососёвых рыб, но всегда держались в наиболее глубоких местах под подмытыми берегами, подобно карликовым самцам симы. В момент поимки карликовых самцов кижуча нерест симы и горбуши уже прошёл, поэтому в составе пищевого комка молоди кижуча были только личинки и имаго насекомых, тогда как карликовые самцы кижуча вели хищный образ жизни и питались мелкими особями мальмы, длина тела которых была 30–40 мм. Рыбная пища была обнаружена в желудках всех без

исключения карликовых самцов. При этом более крупные ($FL > 180$ мм) карликовые самцы симы и мальмы, обитающие совместно с молодьёю и карликовыми самцами кижуча, питались исключительно водными и наземными беспозвоночными.

Все карликовые самцы кижуча имели возраст 2+, их длина составляла 105–122 (115.1) мм, масса – 12.8–22.0 (16.7) г, масса семенников – 1.2–2.5 (1.93) г. Семенники в середине сентября были на IV–V и V стадиях зрелости, в задней части семенников у всех особей была семенная жидкость. Нерест кижуча в бассейне р. Коль начинается в середине I декады октября. Таким образом, карликовые самцы кижуча приходят в текучее состояние минимум за три недели до нереста.

Карликовые самцы кижуча имеют характерный для ювенильных особей лососёвых рыб облик и внешне едва отличаются от неполовозрелой молоди. Карликовые самцы имеют несколько более массивную голову, более высокое тело, более короткий и высокий хвостовой стебель. По сравнению с молодьёю карликовые самцы имеют более насыщенную окраску тела: спина серо-зелёная, бока с золотистым отливом, а отдельные чешуйки на боках тела имеют блестящий золотистый цвет, брюхо желтоватое с тёмной сеточкой, мальковые пятна на боках более тёмные и контрастные. На спине от головы до основания хвостового плавника контрастные мелкие чёрные пятнышки. Спинной плавник тёмный, его вершина светлая, хвостовой плавник без чёрных пятен, лопасти закруглённые, задний край окаймлён красно-бурой

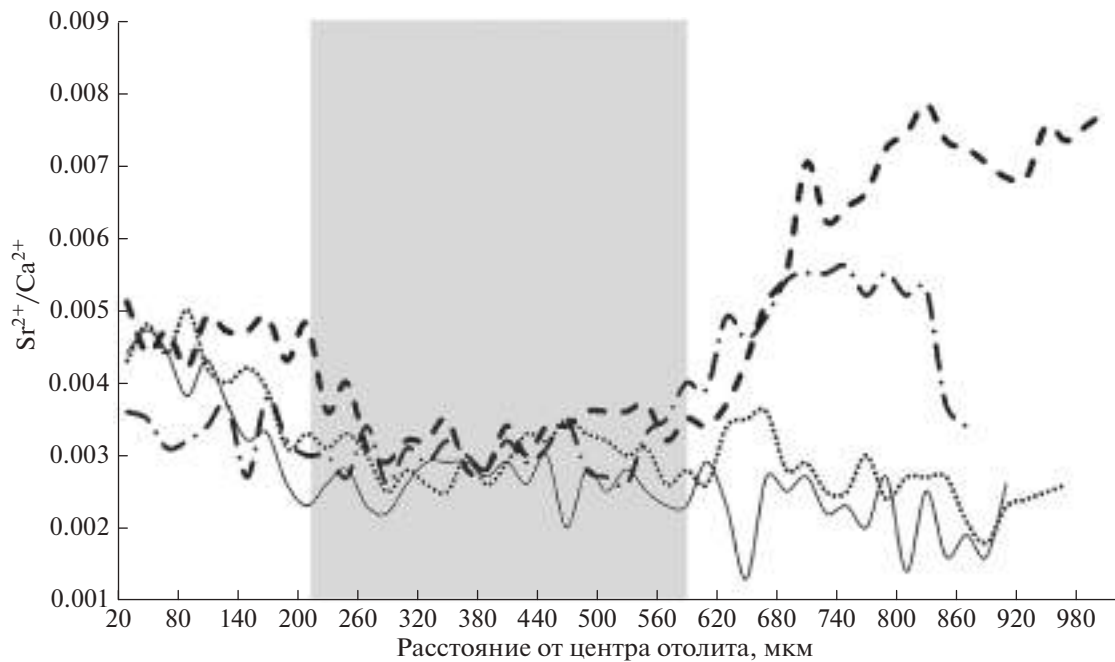


Рис. 3. Транскеты жизненной истории кижуча *Oncorhynchus kisutch* оз. Курильское, по данным соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах: (■) — период пресноводного нагула до реализации анадромной или резидентной (озёрно-речной) жизненной стратегии; (—) — жилой самец FL 250 мм, стадия зрелости гонад III–IV; (.....) — жилой самец FL 490 мм, IV; (- · -) — проходной самец FL 639 мм, IV–V; (- - -) — проходная самка FL 602 мм, IV.

полосой, брюшные и анальный плавники серые с красноватым отливом, грудные плавники тёмно-серые с красноватой каймой по наружному краю. Морфометрическая характеристика карликовых самцов представлена в табл. 1, по меристическим признакам карликовые самцы не отличаются от проходных особей (табл. 2).

Фенетическое разнообразие кижуча

Кластерный анализ данных морфометрии кижуча из разных водоёмов показал неоднородность выборки: на дендрограмме выделяются три дендрита, состоящие из особей разных групп и жизненных форм, реализующих анадромную или резидентную жизненную стратегию (названия форм по: Glubokovsky, Marchenko, 2019), что позволяет разделить выборку на три группы (рис. 4). Первая группа включает карликовых (неотенических) самцов и пестрятков р. Коль, вторая — типично анадромных рыб из оз. Курильское и р. Коль, а также типично резидентных (озёрно-речных) рыб из Курильского озёра; третья — каюрок р. Коль и типично резидентных (озёрно-речных) особей из оз. Большое Лисинское (рис. 4а). Согласно графику процесса объединения (рис. 4б), в качестве точки перелома можно рассматривать шаг номер 89 (вертикальная пунктирная линия). Таким образом, разделение генеральной сово-

купности данных на три кластера (группы) объективно.

Ведущая роль при кластеризации морфометрических выборок кижуча принадлежит габитуальным особенностям, присущим той или иной жизненной форме, а не географической принадлежности выборки. Попадание типично резидентных особей в группы, содержащие типично анадромных и карликовых анадромных особей (каюрок), вероятно, обусловлено малым объёмом выборок резидентов и пелагическим образом жизни в море и в озёрах.

В результате дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных была построена модель, в которую вошли 17 из 25 пластических признаков. Значения критерия Фишера (F) и их уровней значимости (p) показали, что различия групп статистически достоверны (табл. 4). Выделенные дискриминирующие функции статистически достоверны (χ^2 для первой канонической переменной равен 513.8, $p < 0.001$; для второй канонической переменной — 139.7 $p < 0.001$). Первая каноническая переменная объясняет 95.6% морфологической изменчивости.

В поле канонических корней области, соответствующие группам, выделенным посредством кластерного анализа по совокупности пластических признаков, не пересекаются (рис. 5) — значение λ Уилкса составляет 0.002 ($p < 0.001$) — и разнесены на значительные расстояния (табл. 4). Наибольшее

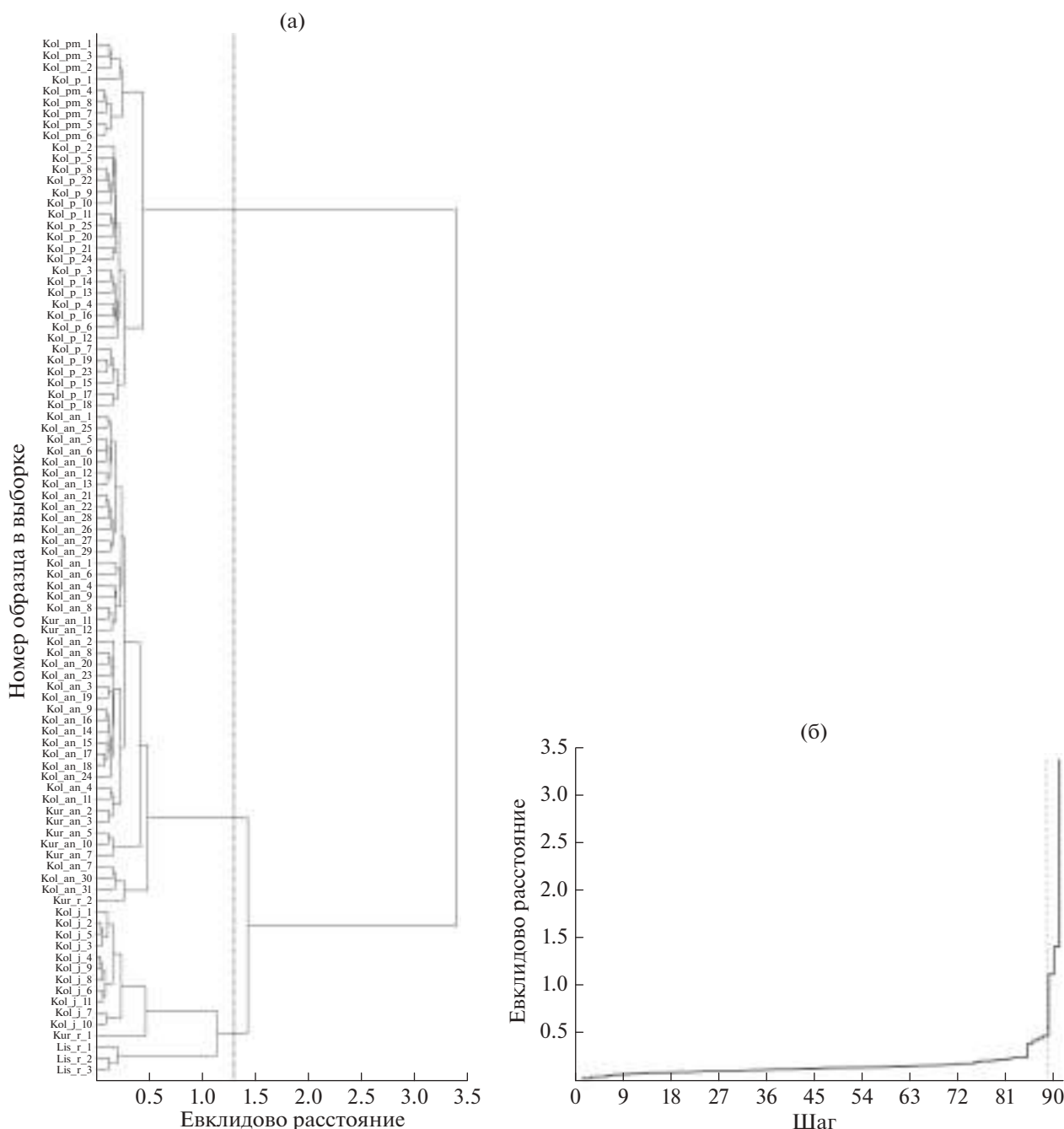


Рис. 4. Дендрограмма морфометрического сходства кижуча *Oncorhynchus kisutch* разных групп (а) и график объединения объектов в классы (б). Обозначения выборок: Lis – оз. Большое Лисинское, Kur – оз. Курильское, Kol – р. Коль; an – типично анадромная форма, r – типично резидентная форма; j – каюрки, pm – карликовые (неотенические) самцы, p – пестрятки; (:) – критическое расстояние, на котором происходит обособление дендритов; (;) – точка перелома.

значение в дискриминацию вносят переменные *ao*, *cH*, *lmd*, *lP*, *hA*, *IV*, *lpc* (частная λ Уилкса > 0.002); прочие переменные менее значимы для дискриминации выделенных областей (табл. 5). При этом группа 1 находится в области положительных значений по оси абсцисс (корень 1), тогда как группа 2 – в зоне отрицательных значений, а

группа 3 занимает промежуточное положение. По оси ординат (корень 2) группы 1 и 2 расположены в области отрицательных значений, группа 3 – в области положительных значений.

Применение дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных к выборкам

половозрелого кижуча разных жизненных форм и неполовозрелых пестряток из разных водоёмов (оз. Курильское, оз. Большое Лисинское, р. Коль) показало более высокий уровень дифференциации. В построенную модель вошли 23 из 25 переменных. Значения критерия Фишера (F) и их уровней значимости (p) показали, что различия групп статистически достоверны (табл. 6). Выделенные дискриминирующие функции статистически достоверны (χ^2 для первой канонической переменной равен 971.7, $p < 0.001$; для второй канонической переменной – 529.5 $p < 0.001$). Первая каноническая переменная объясняет 94.5% морфологической изменчивости.

Значения частной λ Уилкса показывают, что наибольший вклад в дискриминацию вносят переменные c, cH, o, ao (>0.00005) и lmd, hmx, io, IP, IV (>0.00004) (табл. 7).

На диаграмме рассеивания все группы занимают обособленное положение (рис. 6). Исключение составляют пестрятки и карликовые самцы из р. Коль, выборки которых в поле главных дискриминирующих корней расположены в непосредственной близости – квадрат расстояния Махаланобиса составляет 39.39 (табл. 6). Однако значения критерия Фишера и их уровней значимости подтверждают, что различия между всеми группами достоверны. Группировки типично анадромных особей и каюрок из р. Коль, а также типично анадромные особи из оз. Курильское смещены в об-

Таблица 4. Вторичная матрица дискриминантного анализа пластических признаков кижуча *Oncorhynchus kisutch* разных жизненных форм

Группа	Группа		
	1	2	3
1		52.01*	102.97*
2	100.96		430.30*
3	216.89	468.45	

Примечание. Здесь и в табл. 6: под диагональю – квадраты расстояний Махаланобиса, над ней – значения критерия Фишера (F), * F -значения действительны при $p < 0.001$.

ласть положительных значений по оси абсцисс, тогда как пестрятки и карликовые самцы расположены в области отрицательных значений (рис. 6). Типично резидентные (озёрно-речные) особи из озёр Курильское и Большое Лисинское занимают промежуточное положение. По оси ординат анадромные и резидентные особи из Курильского озера, а также карликовые самцы из р. Коль расположены в области отрицательных значений. Каюрки из р. Коль и типично резидентные (озёрно-речные) особи из оз. Большое Лисинское смещены в область положительных значений, тогда

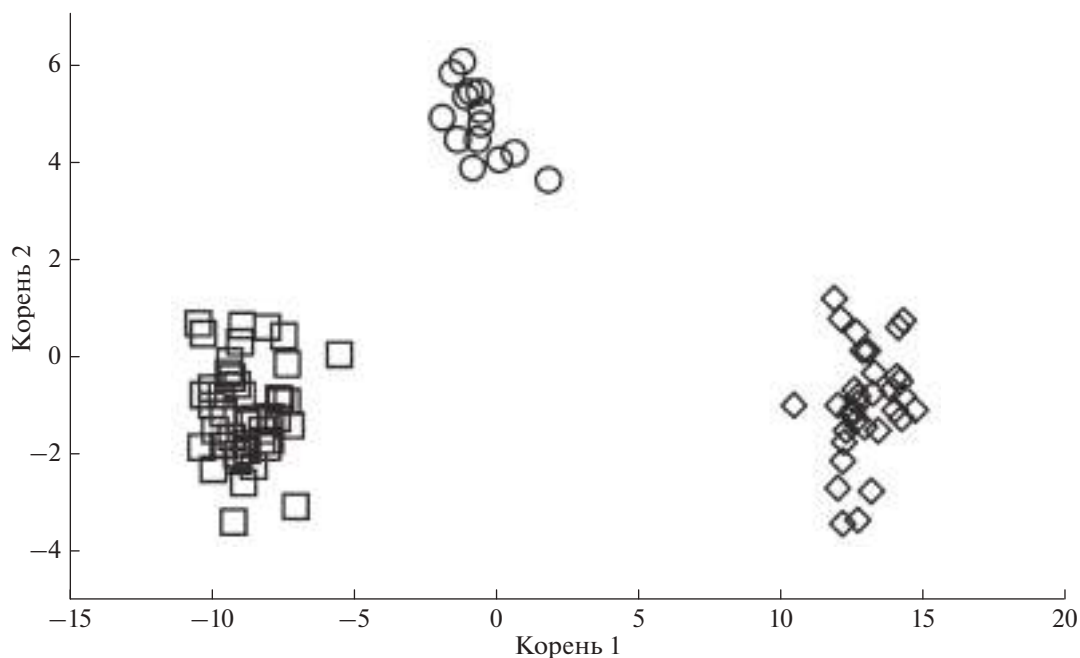


Рис. 5. Фенетические отношения групп кижуча *Oncorhynchus kisutch*, выделенных по совокупности 25 пластических признаков, в поле канонических корней: (\diamond) – группа 1, пестрятки и карликовые самцы р. Коль; (\square) – группа 2, типично анадромные и типично резидентные рыбы Курильского озера, а также типично анадромные рыбы из р. Коль; (\circ) – группа 3, каюрки р. Коль и типично резидентные особи оз. Большое Лисинское.

Таблица 5. Нагрузки собственных векторов пластических признаков (объединённые внутригрупповые корреляции переменных с соответствующими дискриминантными функциями) разных группировок кижуча *Oncorhynchus kisutch*, выделенные посредством кластерного анализа

Признак	Корень 1	Корень 2
<i>lpc</i>	-0.672800	0.021976
<i>lP</i>	-0.551304	-0.157752
<i>cH</i>	-0.441873	0.104110
<i>io</i>	-0.568813	0.113231
<i>ao</i>	-0.399597	-0.051260
<i>c</i>	-0.521888	-0.087609
<i>hA</i>	-0.459508	0.027208
<i>lmd</i>	-0.521821	-0.033495
<i>lV</i>	-0.559157	-0.123991
<i>P-V</i>	-0.583219	0.056507
<i>po</i>	-0.606412	0.089903
<i>hD</i>	-0.532225	-0.034895
<i>lm</i>	-0.484974	-0.043622
<i>aD</i>	-0.590353	0.010733
<i>pD</i>	-0.579174	0.107316
<i>H</i>	-0.506885	0.059305
<i>h</i>	-0.536073	0.008111

как пестрятки и типично анадромные особи из р. Коль занимают промежуточное положение.

ОБСУЖДЕНИЕ

В роде тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* s. str. степень выраженности анадромии и резидентности существенно варьирует как у разных видов, так и на внутривидовом уровне (Waples et al., 2001;

Quinn, 2005; Павлов, Савваитова, 2008, 2010; Glubokovsky, Marchenko, 2019). Среди шести видов рода пресноводные (жилые) жизненные формы широко распространены у нерки и симы; зачастую они обитают симпатрично с проходными, но также известны случаи формирования изолированных от моря самовоспроизводящихся популяций (Ricker, 1938, 1940; Моисеев, 1957; Крохин, 1967; Nelson, 1968; Смирнов, 1975; Honda et al., 1980, 1983; Крогиус, 1981; Groot, Margolis, 1991; Бугаев, 1995; Quinn, 2005). Относительно недавно жилые формы (карликовые самцы и типично резидентная форма) были обнаружены в природной популяции чавычи *O. tshawytscha* из Снэйк-Ривер – бассейна р. Колумбия (Johnson et al., 2012; Jeffers, 2019). Кроме того, были установлены случаи формирования искусственных изолированных пресноводных популяций чавычи выше дамб и плотин (Romer, Monzyk, 2014; Perales et al., 2015). Пресноводные формы в пределах естественного ареала не описаны только у горбуши и кеты (Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991; Quinn, 2005).

Новые данные, появившиеся в последние 20–30 лет, указывают на то, что жилой кижуч распространён значительно шире в пределах азиатской части ареала, а структура вида более сложна, чем принято считать (Токранов и др., 2004; Зорбиди и др., 2006; Зорбиди, 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Кириллова и др., 2014).

Пресноводная компонента в структуре вида чаще представлена созревающими в пресной воде самцами, реже – особями обоих полов. Исключения составляют уникальные природные самовоспроизводящиеся популяции, обитающие в изолированных озёрах лагунного типа Котельное и Малое Саранное на восточном побережье Камчатки (Смирнов, 1975; Куренков и др., 1982; Зорбиди и др., 2006; Зорбиди, 2010). Очевидно, возникновение этих пресноводных популяций кижуча связано

Таблица 6. Вторичная матрица дискриминантного анализа разных жизненных форм кижуча *Oncorhynchus kisutch* по совокупности 25 пластических признаков

Водоём, жизненная форма/группа	Водоём, жизненная форма/группа						
	1	2	3	4	5	6	7
1. Р. Коль, карликовые (неотенические) самцы		7.69*	280.94*	123.21*	42.02*	225.43*	22.21*
2. Р. Коль, пестрятки	39.39		676.00*	223.64*	54.74*	424.01*	29.66*
3. Р. Коль, типично анадромная (проходные)	1371.03	1515.79		41.49*	13.19*	13.90*	47.96*
4. Р. Коль, карликовая анадромная (каюрки)	825.48	908.49	158.59		10.74*	9.93*	19.27**
5. Оз. Курильское, типично резидентная (озёрно-речные)	815.03	917.27	217.87	196.93		179.77*	11.86*
6. Оз. Курильское, типично анадромная (проходные)	1457.39	1622.78	49.85	251.83	179.76		49.79*
7. Оз. Большое Лисинское, типично резидентная (озёрно-речные)	315.80	343.60	544.11	253.71	306.83	643.72	

с природными процессами, в недавнем геологическом прошлом (поднятием суши) приведшими к изоляции водоёмов от моря и невозможности захода в них проходных рыб (Смирнов, 1975; Куренков и др., 1982).

В озёрно-речных системах, не имеющих физических барьеров для захода рыб из моря, пресноводный кижуч является неотъемлемой составляющей локальной популяции, формируя единый репродуктивный комплекс с проходным (табл. 8). Показательным примером тому является оз. Саранное на о-ве Беринга (Командорские о-ва), где жилой кижуч (“байдарка”) размножается совместно с проходным на одних и тех же нерестилищах в одно и то же время (Смирнов, 1975; Куренков, 1977; Куренков и др., 1982).

Причины формирования пресноводной компоненты у кижуча в отдельных водоёмах заключаются в особенностях нагульных условий, при которых становится возможным созревание некоторой части особей без выхода в море (Wood, Foote, 1996; Hendry et al., 2004; Glubokovsky, Marchenko, 2019). Согласно данным литературы и нашим собственным, ключевым условием для созревания кижуча в пресной воде является переход на хищничество и обеспеченность рыбной пищей (Введенская, 1983; Введенская, Куренков, 1988; Зорбиди и др., 2006; Кириллова и др., 2014). Среди тихоокеанских лососей кижуч во время морской фазы жизненного цикла в наибольшей степени является хищником (Emmett et al., 1986; Hofmeister, 1987; Коваль, 2007; Johnson, Schindler, 2009), в связи с чем некоторые исследователи считают, что переход на потребление рыбы у кижуча в условиях крупного пресноводного водоёма (озера) может быть обусловлен генетически (Куренков и др., 1982; Введенская, Куренков, 1988; Ruggerone, Rogers, 1992). По-видимому, именно доступность рыбы в качестве кормового объекта в оз. Саранное (Куренков и др., 1982) обеспечивает существование жилого кижуча. Несмотря на то что, согласно гидрохимическим характеристикам, это озеро является олиготрофным, гомотермным и интенсивное высвобождение биогенных элементов в результате ветрового перемешивания способствуют развитию обильной бентофауны (Куренков, 1970), также входящей в спектр питания кижуча.

Примечательно, что перечисленные выше водоёмы (озёра Котельное, Малое Саранное и Саранное) расположены на небольшом удалении от моря. Новые свидетельства существования жилого кижуча в экосистемах Камчатки и материкового побережья Охотского моря в конце XX—начале XXI вв. относятся к сточным водоёмам, удалённым от моря на десятки и сотни километров.

В оз. Халактырское на восточном побережье Камчатки, имеющем свободный сток в море, но

Таблица 7. Нагрузки собственных векторов пластических признаков (объединённые внутригрупповые корреляции переменных с соответствующими дискриминантными функциями) кижуча *Oncorhynchus kisutch* разных жизненных форм из разных водоёмов

Признак	Корень 1	Корень 2
<i>aA</i>	0.702269	-0.051463
<i>c</i>	0.612062	-0.310279
<i>cH</i>	0.485774	0.073442
<i>ao</i>	0.458796	-0.276930
<i>lmd</i>	0.467541	-0.151917
<i>o</i>	0.263117	-0.150046
<i>lP</i>	0.506583	-0.268512
<i>hmx</i>	0.329023	-0.056536
<i>po</i>	0.654778	-0.064114
<i>hA</i>	0.484832	-0.036159
<i>io</i>	0.588426	-0.021176
<i>lV</i>	0.583018	-0.289789
<i>lpc</i>	0.628478	-0.217312
<i>aV</i>	0.663683	-0.081564
<i>P-V</i>	0.590419	-0.060437
<i>hD</i>	0.453051	-0.181492
<i>H</i>	0.607692	-0.076018
<i>h</i>	0.546604	-0.160142
<i>lA</i>	0.525417	-0.109830
<i>aD</i>	0.634402	-0.124896
<i>lD</i>	0.487521	-0.121366
<i>V-A</i>	0.616020	-0.145937
<i>pD</i>	0.629595	-0.013870

расположенном на значительном удалении от него, жилой кижуч, как и в оз. Саранное, представлен особями обоих полов (табл. 8). Однако преобладание пресноводной компоненты в локальной популяции кижуча в этом озере, по-видимому, обусловлено не естественными причинами, а коренной антропогенной трансформацией экосистемы, которая включает изменение температурного режима в результате сброса тёплых вод с расположенной на берегу ТЭЦ, и сопутствующей эвтрофикацией водоёма из-за поступления бытовых стоков (Ступникова, Голованева, 2019). Также существует гипотеза о том, что формированию типично резидентной формы способствовал избыточный вылов проходного кижуча (Куренков и др., 1982; Токранов и др., 2004; Зорбиди, 2010), что считается возможной причиной смещения популяционного равновесия в сторону повышения доли резидентных рыб (Myers et al., 1986; Gross, 1991).

В оз. Курильское, в котором ранее резидентные формы тихоокеанских лососей не отмечались вовсе, были обнаружены только пресновод-

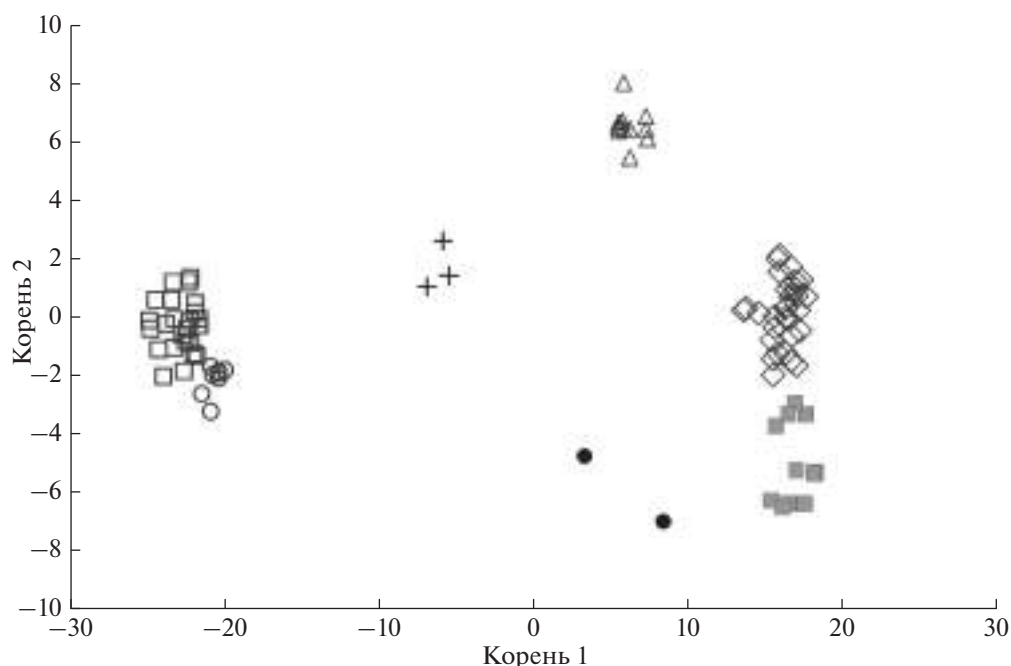


Рис. 6. Фенетические отношения кижуча *Oncorhynchus kisutch* из оз. Курильское, оз. Большое Лисинское и р. Коль, оценённые методом дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных: (◇) – типично анадромные особи р. Коль ($n = 30$), (△) – каюрки р. Коль ($n = 18$), (□) – пестрятки р. Коль ($n = 25$), (○) – карликовые самцы р. Коль ($n = 8$), (●) – типично резидентные (озёрно-речные) особи оз. Курильское ($n = 2$), (+) – типично резидентные (озёрно-речные) особи оз. Большое Лисинское ($n = 3$), (◻) – типично анадромные особи оз. Курильское ($n = 12$).

ные самцы кижуча, ведущие озёрно-речной образ жизни (табл. 8). Пресноводный образ жизни пойманных особей подтверждает соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах (рис. 3), которое соответствует уровню, свойственному резидентным лососёвым рыбам, в том числе в популяциях, где они обитают симпатрично с анадромными (Rieman et al., 1994; Radtke et al., 1996; Зиммерман и др., 2003; Bacon et al., 2004; Gillanders, 2005; Hobbs et al., 2005). Относительно высокое значение соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} в зоне примордиумов как жилых, так и проходных особей кижуча оз. Курильское является проявлением материнского эффекта: соотношение ионов Sr^{2+}/Ca^{2+} в примордиуме соответствует среде, в которой проходил период вителлогенеза, и указывают на то, что все исследованные особи произошли от проходных самок (Kalish, 1990; Rieman et al., 1994; Volk et al., 2000; Зиммерман и др., 2003; Кузищин и др., 2003). Снижение соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} к моменту поимки у проходной особи $FL\ 639$ мм, по-видимому, обусловлено её более длительным пребыванием в пресной воде, чем особи $FL\ 602$ мм (рис. 3).

Анализ чешуи показал, что жилой кижуч Курильского озера характеризуется ускоренным темпом роста во время полового созревания в пресной воде: в этот период на чешуе закладывается большее число расширенных склеритов (табл. 3, рис. 2). Сходство строения центральных

зон чешуи жилого и проходного кижуча со структурой чешуи молоди, нагуливающейся на литорали озера вблизи притоков Этамынк и Выченкия, указывает на то, что молодь проводит первые два года жизни в низовьях притоков и в прилегающей акватории озера. По завершении этого этапа нагула в пресной воде большинство рыб реализует анадромную жизненную стратегию и мигрирует в море, небольшая часть остаётся в озере, реализуя резидентную жизненную стратегию.

Появление и распространение жилого кижуча в Курильском озере, по-видимому, является отражением долгопериодных изменений условий обитания в водоёме (Кириллова и др., 2014). Так, с конца 1970-х—начала 1980-х гг. наблюдается повышение температуры воды в озере (Лепская, Маслов, 2009), которое, очевидно, является следствием масштабных климатических колебаний в Северной Пацифике, особенно явно проявляющихся с конца XX в. (Mantua, Hare, 2002; Кляшторин, Любушин, 2005; Overland et al., 2008). Изменения температурного режима Курильского озера сопряжены с изменениями его гидрологического режима. Так, в 2000-х гг. наблюдалось увеличение годовой нормы осадков, преимущественно в зимний период, которые летом служат источником воды для нерестовых притоков (Лепская, Маслов, 2009), что привело к повышению уровня воды в озере, затоплению обширных

Таблица 8. Характеристика пресноводных группировок кижуча *Oncorhynchus kisutch* из некоторых водных систем Камчатки и о-ва Беринга

Параметр	Озеро, локальность, источник информации						
	Курильское	Большое Лисинское	Саранное	Котельное	Малое Саранное	Халактырское	Гольгинское
	юг Камчатка	о-в Беринга			Восточная Камчатка		юг Камчатка
	Наши данные	Наши данные	Куренков и др., 1982; архив МГУ*	Зорбиди, 2010	Смирнов, 1975	Куренков и др., 1982	Зорбиди, 2010
Тип водоёма	Озёрно-речная система, озеро расположено в горной местности	Озёрно-речная система, озеро расположено в предгорьях	Озёрно-речная система, озеро расположено в предгорьях	Озеро лагунного типа	Озеро лагунного типа	Озеро лагунного типа, испытывает антропогенную эвтрофикацию	Озёрно-речная система, озеро расположено в горной местности
Сток в море	Есть	Есть	Есть	Нет	Нет	Есть	Есть
Длина (FL), мм	250–490	218–300	290–530	250–350	290–530	212–245	246–286
Масса, г	195–1320	100–330	200–2100	до 600	до 550	124–160	231–339
Возраст, лет	2+–3+	2+	3+–4+	3+–4+	3+–4+	1+–4+	1+–3+
Половой состав	Самцы	Самцы	Самцы и самки	Самцы и самки	Самцы и самки	Самцы и самки	Самцы и самки
Самцы : самки, %	100	100	52–60 : 40–48	50 : 50	50 : 50	–	57 : 43
Локализация нерестилищ		В притоках озера			На литорали озера		–
Взаимоотношения с проходными рыбами		Единое стадо		Озёрный изолят			Единое стадо

Примечание. * Архив кафедры ихтиологии МГУ, материалы К.А. Савvaitовой и В.А. Максимова, собранные в 1974 г.; “–” – нет данных.

участков суши в весенне-летний период (Кириллова и др., 2012, 2014). Известно, что молодь кижуча в пресной воде тяготеет к хорошо прогреваемым участкам с замедленным течением (Shapovalov, Taft, 1954; Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991), потому затопление литорали оз. Курильское создало благоприятные условия для массового нагула молоди кижуча на этих участках (Кириллова и др., 2012, 2014). Нагульными акваториями для молоди кижуча стали затопленные устья бывших русел притоков и заболоченные низовья отдельных притоков (реки Этамынк и Кирушутк). Особо следует отметить бухты Зелёная и Тёплая, в которых бьют горячие термальные ключи. До откочёвки в пелагиаль озера эти участки акватории использовали для нагула сеголетки нерки и молодь трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* – объекты питания кижуча. Улучшение условий питания для молоди кижуча могло привести к созреванию части особей в пресной воде озера. Не исключено, что аналогичные процессы происходят и в оз. Голыгинское, которое расположено недалеко от оз. Курильское (расстояние между ними составляет ~ 40 км).

Все описанные выше находки жилого кижуча относятся к озёрам и озёрно-речным системам. Однако мы установили, что и в речных системах, не имеющих озёр в своих бассейнах, в составе популяций кижуча возможно наличие пресноводной компоненты, представленной карликовыми (неотеническими) самцами. Ранее эта жизненная форма у кижуча не была известна вовсе. Поимки карликовых самцов при тотальных обловах (в бассейне р. Коль обследовано 11 притоков, 26 родниковых ручьёв и 14 участков основного русла реки; проведено 1108 обловов, площадь которых составила 653 га) и биологический анализ выборок, объём которых исчисляется тысячами особей, подтверждают, что это явление – крайне редкое. Поэтому нельзя исключать, что и в других водотоках в пределах ареала вида карликовые самцы кижуча являются неотъемлемой составляющей локальных популяций, но в силу малочисленности их обнаружение затруднительно. При этом следует пояснить, что так называемые “карлики”, упомянутые в литературе (Горшков, 1977; Куренков, 1977; Куренков и др., 1982; Введенская, Куренков, 1988; Зорбиди и др., 2006; Зорбиди, 2010), описаны в озёрах и по своим свойствам (мелкие рыбы, созревающие в возрасте 1+, имеющие серебристую окраску, обитающие в толще воды) относятся к типично резидентной форме (Glubokovsky, Marchenko, 2019).

Таким образом, имеющиеся на сегодняшний день данные позволяют в новом свете рассмотреть структуру вида кижуча (рис. 7). Вид представлен особями, реализующими анадромную и резидентную жизненные стратегии. Среди анадромных (проходных) рыб преобладает типично

анадромная форма (Shapovalov, Taft, 1954; Groot, Margolis, 1991; Зорбиди, 2010), но нередко встречается и карликовая анадромная (каюрки). Резидентные (жилые) рыбы, составляющие пресноводную компоненту в структуре вида, в подавляющем большинстве представлены типично резидентной формой, и лишь недавно нами была обнаружена карликовая резидентная форма (неотенические самцы). Типично резидентная форма состоит из двух различных по своей сути элементов: обоеполых озёрных изолятов и озёрно-речных рыб.

Обоеполые озёрные изоляты населяют водоёмы, в которые не заходят проходные рыбы. Примером таких популяций является кижуч из озёр Котельное и Малое Саранное. По своим биологическим свойствам эти популяции, возможно, являются аналогом изолированных популяций нерки-кокани (Крохин, Крогиус, 1936; Ricker, 1938, 1940; Остроумов, 1977), произошедшей от проходной формы, но обособившейся настолько, что некоторые исследователи рассматривают её в ранге подвида *O. nerka kannerlyi* (Крохин, Крогиус, 1936; Ricker, 1938, 1940; Nelson, 1968). Однако без соответствующих генетических исследований кижуча из озёрных изолятов их подвидовой статус дискусионен.

То, что кижуч при определённых условиях может формировать пресноводные популяции, подтверждается данными по его интродукции. Так, у южной границы ареала вида в Азии, на юге о-ва Сахалин, в оз. Тунайча, в 1990-х гг. проводили эксперимент по акклиматизации кижуча из северных районов (Любаев, 2002). В озере, помимо типично анадромной, сформировалась симпатрично обитающая с ней типично резидентная форма. Однако без поддержки искусственного воспроизводства численность резидентного кижуча в этом водоёме снижалась (Гудков, Заварзина, 2006) до полного его исчезновения в начале 2010-х гг. (Живоглядов и др., 2015). Кроме того, известно, что на североамериканском побережье в бессточных озёрах штата Монтана проводили зарыбление молодь кижуча для организации спортивного рыболовства, но устойчивые самовоспроизводящиеся популяции при этом не образовывались (Rounsefell, 1958).

Жилые озёрно-речные рыбы встречаются в полиморфных популяциях, населяющих озёра со свободным стоком в море. В таких водоёмах проходные и пресноводные компоненты вида сосуществуют и взаимодействуют друг с другом, причём среди жилых (озёрно-речных) рыб есть и самцы, и самки. Примером такой популяции может служить кижуч в оз. Саранное на о-ве Беринга (Смирнов, 1975; Куренков и др., 1982). В данном случае жилой и проходной кижуч оз. Саранное – элементы одной популяционной системы, формирующие единый репродуктивный комплекс (Куренков, 1977; Куренков и др., 1982). Следует

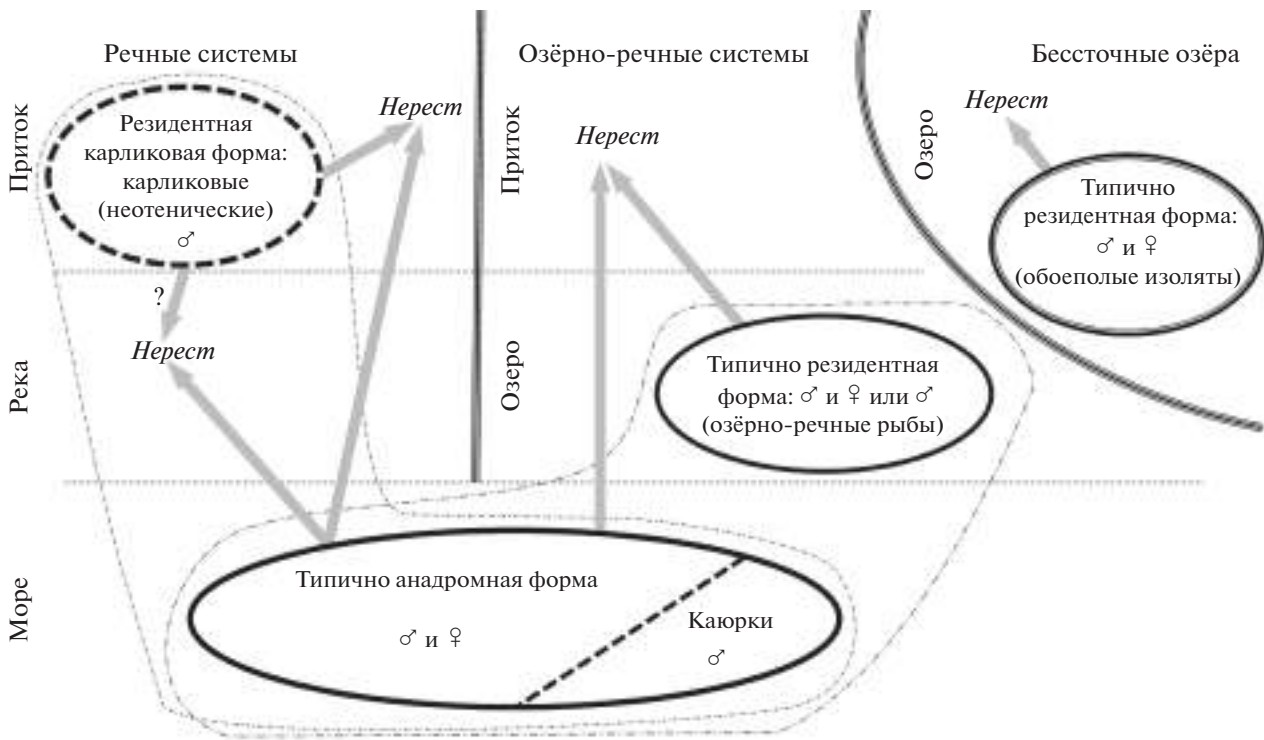


Рис. 7. Структура вида кижуча *Oncorhynchus kisutch* и взаимоотношения внутривидовых группировок (схема).

отметить, что такая организация популяции у кижуча не аналогична симпатрично обитающим популяциям проходной нерки и кокани, степень дивергенции которых очень высока, а гибридаризация ограничена пре- и постзиготическими барьерами (Foote, Larkin, 1988; Wood, Foote, 1990, 1996; Craig, Foote, 2001). Можно предположить, что полиморфизм популяции кижуча этого водоёма вторичен: жилой кижуч оз. Саранное сформировался как изолят, аналогично озёрам Котельное и Малое Саранное, если в относительно недавней геологической истории водоёма был период изоляции от моря. Впоследствии, после восстановления стока, произошла реколонизация водоёма проходным кижучем. Командорские о-ва расположены в геологической зоне с множеством тектонических разрывов (Vaganov et al., 1991; Баранов и др., 2010; Чебров и др., 2019), формирующих несколько десятков трансформных блоков (Кравчуновская, 2008). По границам блоков наблюдаются вертикальные смещения, величина которых варьирует от нескольких до 20–25 м (Чуян и др., 2004; Левин и др., 2006; Kozhurin, 2007; Баранов и др., 2010). Таким образом, в настоящее время возможна созревание части популяции кижуча (как самцов, так и самок) в пресной воде оз. Саранное на о-ве Беринга может быть следствием геологических процессов и существующих в настоящее время специфических термических и трофических условий в водоёме.

Лагунно-лиманное происхождение оз. Халактырское (Остроумов, 1985) позволяет предположить, что причины появления в нём кижуча типично резидентной формы, представленной самцами и самками, и её симпатрического обитания с типично анадромной формой в отсутствие препятствий для выхода в море, аналогичны таковым в Саранном озере. Коренная антропогенная трансформация водоёма в наши дни, приведшая к его эвтрофикации (Ступникова, Голованева, 2019), в совокупности с избыточным выловом проходного кижуча привели к преобладанию пресноводной компоненты в локальной популяции.

В большинстве случаев жилой кижуч представлен созревающими в озёрах самцами, которые являются неотъемлемым элементом локальной популяции. Обнаружение жилых особей кижуча в Курильском озере, в котором ранее не были известны пресноводные формы тихоокеанских лососей, указывает на их происхождение от проходных рыб. Вследствие глобальных климатических изменений термические и трофические условия в водоёме стали благоприятны для созревания некоторой части популяции в пресной воде. Известно, что для достижения половой зрелости самцам требуется меньше энергетических ресурсов, чем самкам (Крохин, 1967; Никольской, 1980; Павлов, Савваитова, 2008), поэтому появление жилых самцов в водоёме, где ранее обитали только проходные особи, представляется закономерным.

Жилой кижуч озёр Курильское и Большое Лисинское, равно как и других водоёмов, где он был обнаружен (рис. 1), фактически представляет собой аналог остаточной формы нерки, когда в озёрах часть самцов созревает без выхода в море и при этом является составной частью общего нерестового стада (Ricker, 1940; Крохин, 1967). Такое же название — residual — используется для жилого кижуча из оз. Култус (Британская Колумбия) (Foerster, Ricker, 1953). Сходство рыб остаточной формы у кижуча и нерки проявляется в менее выраженном брачном наряде по сравнению с проходными особями (Ricker, 1940; Foerster, Ricker, 1953; Куренков и др., 1982; Зорбиди, 2010; наши данные).

В подтверждение тесной связи проходных и жилых рыб, в том числе остаточной формы у тихоокеанских лососей выступает тот факт, что в отдельных популяциях доля таких резидентных особей может быть весьма высока, тогда как среди проходных рыб соотношение полов значительно смещено в сторону самок. Так, в бассейне оз. Дальнее (Восточная Камчатка) доля остаточной нерки, на 95% состоящей из самцов, варьирует в пределах 20–27%; у нерки р. Ола (Тауйская губа, материковое побережье Охотского моря) ~ 75% проходной нерки составляют самки (Марченко и др., 2017); у симы подходы на 60–90% состоят из самок, а самцы резидентных форм во время нереста восполняют дефицит проходных самцов (Glubokovsky, Marchenko, 2019).

Особым элементом структуры популяций кижуча являются карликовые (неотенические) самцы, обитающие в реках (рис. 7), не имеющих озёр в своём бассейне. При этом р. Коль, в которой были обнаружены карликовые самцы кижуча, отличается сложной геоморфологической структурой, имеет развитую систему придаточных водоёмов, которые молодь лососёвых использует для нагула (Павлов и др., 2009). Благоприятные трофические условия (разнообразии нагульных биотопов) предопределили возможность реализации резидентной жизненной стратегии у кижуча в реке. Но для достижения половой зрелости без выхода в море, как и в озёрах, необходимо потребление рыбной пищи. В р. Коль, отличающейся высоким видовым разнообразием и высокой плотностью молоди рыб (Павлов и др., 2009), это условие выполнимо — рыбная пища доступна для молоди кижуча в необходимом для созревания количестве.

Присутствие жилых особей у тихоокеанских лососей (кроме горбуши и кеты) в озёрно-речных и речных системах является результатом проявления индивидуальной изменчивости в пределах нормы реакции вида. Обнаружение значительного количества озёрных изолятов кижуча даёт основание полагать, что способность к реализации резидентной жизненной стратегии у этого вида выше, чем принято считать. Но до недавнего вре-

мени находки жилых особей кижуча рассматривались как редкий феномен и не являлись поводом для ревизии структуры вида.

Глобальные климатические сдвиги, произошедшие на рубеже XX–XXI вв. и продолжающиеся по настоящее время, привели к изменениям температурных и трофических условий в лососёвых водоёмах. Это предопределило проявление генетически детерминированных адаптивных способностей у лососёвых рыб (экологической пластичности), в том числе и у кижуча. Экологическая пластичность лососёвых проявляется в быстром изменении структуры популяций за счёт образования новых жизненных форм (фенотипов) или изменения соотношения существующих. Дифференциация анадромного и резидентного кижуча разных жизненных форм и пестряток, жизненная стратегия которых ещё не определена, по совокупности пластических признаков (рис. 4–6) является проявлением морфологических адаптаций к условиям обитания. Закономерно, что карликовые самцы и пестрятки, ведущие демерсальный образ жизни, имеют относительно короткий хвостовой стебель, крупные грудные плавники и большой глаз в отличие от типично анадромных особей и каюрок, ведущих пелагический образ жизни и совершающих протяжённые миграции. Попадание жилых особей из озёр Курильское и Большое Лисинское в разные кластеры (рис. 4), возможно, обусловлено, как уже отмечалось ранее, крайне малыми объёмами выборок, однако бесспорно, что специфика условий в отдельных водоёмах может приводить к формированию локальных габитуальных особенностей жилого и проходного кижуча (рис. 5, 6).

Наличие в структуре вида у кижуча разнообразных пресноводных группировок (рис. 7) может рассматриваться как проявление широкой нормы реакции генома (или скрытого полиморфизма), пластичности индивидуальных программ развития особей в ответ на воздействие факторов среды обитания. Известно, что лососёвые рыбы способны реализовывать резервные потенциальные возможности вида на популяционном уровне организации (Hendry, Stearns, 2004), которые обеспечивают усложнение структуры популяции, появление дополнительных элементов в её составе и, как следствие, повышение её устойчивости и приспособленности к переменчивой среде. Кижуч представляет собой показательный пример этого. Однако для понимания протекающих в природе микроэволюционных процессов необходимы уточнённые данные по взаимоотношениям жилых и проходных особей в случае симпатрического обитания, включая молекулярно-генетический анализ.

Обнаруженные проявления внутривидовой изменчивости у кижуча, его экологической пластичности требуют проведения дополнительных исследова-

дований. Представляется важным формирование более полной картины встречаемости элементов пресноводной компоненты на ареале. Так, жилой кижуч до настоящего времени не обнаружен на севере материкового побережья Охотского моря и на Чукотке. По-видимому, для формирования жилых форм необходимо соблюдение ряда условий, среди которых ключевыми являются слабая проточность водоёма, температурные условия и благоприятные условия питания (наличие корма и его доступность). Можно предположить, что в условиях глобальных климатических изменений возможно появление жилого кижуча в озёрно-речных системах, где ранее были известны только проходные особи. В настоящее время Курильское озеро – самый южный водоём, в котором обнаружен жилой кижуч типично резидентной формы, при том, что проходной кижуч распространён дальше на юг, вплоть до о-ва Хоккайдо (Groot, Margolis 1991; Зорбиди, 2010). Возможность появления жилого кижуча в более южных водоёмах показана в результате эксперимента по интродукции в оз. Тунайча (о. Сахалин) (Любаев, 2002), однако причины, по которым самовоспроизводящаяся популяция в водоёме не сформировалась, являются предметом отдельного исследования. Вероятно, перечень находок жилого кижуча расширят исследования реликтовых озёр, не имеющих рыбохозяйственной ценности в силу отсутствия проходных форм тихоокеанских лососей. Эти сведения, несомненно, будут представлять интерес для познания становления кижуча как вида, ревизии структуры вида и эволюционной истории лососёвых рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам, без участия которых данная работа не могла состояться: Л.А. Пельгуновой (ИПЭЭ РАН) – за проведение микрохимического анализа отолитов, М.П. Полякову (МГУ) – за подготовку препаратов отолитов для определения соотношения Si^{2+} и Ca^{2+} , С.Г. Соколову (ИПЭЭ РАН) – за идентификацию паразитов резидентных особей кижуча из оз. Курильское. Мы признательны К.В. Лепскому, госинспектору Кроноцкого заповедника, за сообщение о поимке одной из особей жилого кижуча из Курильского озера и предоставленные фотографии и биологического материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Анализ материала и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015 “Механизмы миграционного поведения рыб и рыбообразных в речных системах. Роль экологических и физиологических факторов”. Сбор полевого материала в оз. Курильское проводили в соответствии с программами Прези-

дента РФ “Господдержка молодых российских ученых” (МК-6298.2013.4) и Федерального агентства по науке и инновациям в рамках Федеральной целевой программы “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг. (государственный контракт 16.740.11.0617). Сбор полевого материала на Командорских о-вах проводили за счёт Российского фонда фундаментальных исследований, грант №15-29-02448. Сбор материала по р. Коль выполнен в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов Б.В., Гедике К., Фрейтаг Р., Дозорова К.А. 2010. Активные разломы юго-восточной части Камчатского полуострова и Командорская зона сдвига // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. № 2. Вып. № 16. С. 66–77.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг Л.С. 1961. Избранные труды. Т. 4. Ихтиология. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 746 с.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озёра азиатской нерки (включая некоторые другие водоёмы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Введенская Т.Л. 1983. Некоторые черты биологии молодки кижуча, нагуливающегося в бассейне оз. Дальнего (Камчатка) // Тез. докл. X Всесоюз. симп. “Биологические проблемы Севера”. Ч. 2. Животный мир. Магадан: Изд-во ИБПС. С. 151–152.
- Введенская Т.Л., Куренков И.В. 1988. Некоторые черты биологии пресноводного кижуча оз. Дальнего (Камчатка) // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. “Современное состояние исследований лососевидных рыб”. Тольятти. С. 54–55.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря. Магадан: Изд-во МагаданНИРО, 303 с.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1982. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 974–980.
- Горшков С.А. 1977. К вопросу о дорсальных фонтанелях у жилых и карликовых форм кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) и нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 49–53.
- Государственный водный реестр РФ. 2020. (<https://goo.su/1kH6>. Version 08/2020)
- Грибанов В.И. 1948. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 45–101.
- Гудков П.К., Заварзина Н.К. 2006. Сравнительный анализ ихтиофауны некоторых водоёмов Тонино-Анивского полуострова Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 8. С. 50–66.
- Двинин П.А. 1949. Жилая форма кижуча из озера Саранного // ДАН СССР. Т. 69. № 5. С. 695–698.

- Живоглядов А.А., Живоглядова Л.А., Метленков А.В. 2015. Питание массовых видов рыб солоноватоводного оз. Тунайча (юго-восточный Сахалин) весной 2012 г. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 64–74.
- Животовский Л.А. 2015. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // Там же. Т. 157. С. 4–23.
- Зиммерман К.Е., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // ДАН. Т. 389. № 2. С. 274–279.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 306 с.
- Зорбиди Ж.Х., Толстяк Т.И., Маслов А.В. 2006. Характеристика внутривидовых форм азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 8. С. 126–141.
- Иванков В.Н., Броневский В.М. 1978. Постларвальная неотения у рыб // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 1. С. 87–93.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С., Звездин А.О. 2012. Состав ихтиофауны, распределение и миграции молодых рыб в бассейне Курильского озера и реки Озёрной (южная Камчатка) // Сб. науч. тр. Кроноцкого гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 221–230.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. 2014. Изменения структуры ихтиофауны Курильского озера (южная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 302–310.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 235 с.
- Коваль М.В. 2007. Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского и Берингова морей и в северной части Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 24 с.
- Кравчуновская Е.А. 2008. Определение относительного возраста движения блоков земной коры методами морфотектоники (на примере острова Беринга) // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. № 4. С. 37–41.
- Красная книга Камчатского края. 2018. Т. 1. Животные. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 196 с.
- Красная книга Камчатки. 2006. Т. 1. Животные. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 272 с.
- Крогиус Ф.В. 1981. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 6. С. 976–984.
- Крохин Е.М. 1967. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка) // Там же. Т. 7. Вып. 3 (44). С. 433–445.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1936. Озёрная форма красной (*Oncorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // ДАН СССР. Т. 4 (13). № 2 (106). С. 87–90.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в его бассейне // Труды Тихоокеанской компании. Т. IV. Курильское озеро. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 187 с.
- Кузицин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 49 с.
- Кузицин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 6. С. 809–818.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Зиммерман К. и др. 2003. Определение жизненной стратегии камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) по соотношению Sr/Ca в отолитах // Матер. IV науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский. С. 59–60.
- Куренков С.И. 1970. Красная озера Саранного (Командорские острова) // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 49–60.
- Куренков С.И. 1977. Жилой кижуч камчатских озёр // Вопр. географии Камчатки. Вып. 7. С. 52–55.
- Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. 1982. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 966–873.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 294 с.
- Левин В.Е., Магуськин М.А., Бахтияров В.Ф. и др. 2006. Мультисистемный геодезический мониторинг современных движений земной коры на Камчатке и Командорских островах // Вулканология и сейсмология. № 3. С. 54–67.
- Лепская Е.В., Маслов А.В. 2009. Долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне озера Курильского (Камчатка) и особенности трансформации “рыбного” фосфора в озёрной экосистеме // Изв. ТИНРО. Т. 158. С. 293–302.
- Любаев В.Я. 2002. Экологические и биотехнические аспекты создания стад кижуча на рыбноводных заводах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГТА, 22 с.
- Малютина А.М., Жукова К.А., Кузицин К.В. 2019. О находке жилого кижуча в бассейне р. Лисинской (о. Беринга, Командорские о-ва) // Матер. XX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский. С. 216–218.
- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованская Л.Л. и др. 2017. Жилая нерка озера Киси (реки Ола) // Матер. VIII Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Ч. I. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 154–156.
- Мусеев П.А. 1957. Образование жилой формы симы (*Oncorhynchus masou morpho formosanus* (Jordan et Oshima)) в бассейне реки Седанка // ДАН СССР. Т. 112. № 1. С. 163–164.
- Николаев А.С., Николаева Е.Т. 1991. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озёр Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 1. Ч. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КОТИНРО. С. 3–17.
- Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменений жизни рыб. М.: Пищ. пром-сть, 184 с.
- Остроумов А.Г. 1970. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и её нерестилищ в бассейне оз. Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 17–32.

- Остроумов А.Г. 1977. Жилая нерка *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в бассейне р. Воронская (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 6 (106). С. 941–943.
- Остроумов А.Г. 1985. Нерестовые озёра Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 9. С. 47–56.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010. Внутривидовая структура рыб. Анадромия и резидентность у лососёвых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. МКМ. С. 33–61.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. МКМ, 152 с.
- Павлов Д.С., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразии жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // ДАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.
<https://doi.org/10.7868/S0869565213150267>
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние биоразнообразия лососёвых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. МКМ, 197 с.
- Правдин И.Ф. 1940. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. ТИНРО. Т. 18. 105 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Ступникова Н.А., Голованева А.Е. 2019. Оценка устойчивости экосистемы озера Халактырского к эвтрофикации // Матер. X Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Петропавловск-Камчатский. С. 124–127.
- Токранов А.М., Бугаев В.Ф., Павлов Н.М. 2004. Жилой кижуч *Oncorhynchus kisutch* оз. Гольгинское (южная Камчатка) // Матер. V Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский. С. 92–94.
- Христофоров О.Л. 1986. Состояние гонад в осенний период у кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) — объекта заводского воспроизводства в бассейне р. Тымь (северный Сахалин) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 154. С. 99–107.
- Чебров Д.В., Чеброва А.Ю., Матвеев Е.А. и др. 2019. Камчатка и Командорские острова // Землетрясения Северной Евразии. Вып. 22. Обнинск: Изд-во ФИЦ ЕГС РАН. С. 198–213.
<https://doi.org/10.35540/1818-6254.2019.22.17>
- Чуян Г.Н., Разжигаева Н.Г., Быкасов В.Е. 2004. Геоморфология прибрежной зоны острова Беринга // Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. Вып. V. С. 421–426.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Bacon C.R., Weber P.K., Larsen K.A. et al. 2004. Migration and rearing histories of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) determined by ion microprobe Sr isotope and Sr/Ca transects of otoliths // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 12. P. 2425–2439.
<https://doi.org/10.1139/f04-167>
- Baranov B.V., Seliverstov N.I., Muravev A.V. et al. 1991. The Komandorsky Basin as a product of spreading behind a transform plate boundary // Tectonophysics. V. 199. P. 237–269.
[https://doi.org/10.1016/0040-1951\(91\)90174-Q](https://doi.org/10.1016/0040-1951(91)90174-Q)
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N. Y.: The Free Press, 360 p.
- Bird D.J., Cowx I.G. 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // Fish. Res. V. 18. P. 363–376.
[https://doi.org/10.1016/0165-7836\(93\)90163-2](https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90163-2)
- Craig J.K., Foote C.J. 2001. Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. V. 55. P. 380–391.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01301.x>
- Emmett R.L., Miller D.R., Blahm T.H. 1986. Food of juvenile chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, and coho, *O. kisutch*, salmon off the Northern Oregon and Southern Washington coasts // Calif. Fish Game Tech. Rept. V. 72. № 1. P. 38–46.
- Foerster R.E., Ricker W.E. 1953. The coho salmon of Cultus Lake and Sweltzer Creek // J. Fish. Res. Board Can. V. 10. P. 293–319.
<https://doi.org/10.1139/f53-021>
- Foote C.J., Larkin P.A. 1988. The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Behaviour. V. 106. № 1–2. P. 43–61.
- Gillanders B.M. 2005. Otolith chemistry to determine movements of diadromous and freshwater fish // Aquat. Living Resour. V. 18. P. 291–300.
<https://doi.org/10.1051/alr:2005033>
- Glubokovsky M.K., Marchenko S.L. 2019. On the issue of life strategy formation in Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) // J. Ichthyol. V. 59. № 4. 516–526.
<https://doi.org/10.1134/S0032945219040040>
- Groot C., Margolis L. (Eds.). 1991. Pacific salmon life histories. Vancouver: UBC Press, 564 p.
- Gross M.R. 1991. Salmon breeding behavior and the life history evolution in changing environments // Ecology. V. 72. P. 1180–1186.
<https://doi.org/10.2307/1941091>
- Hendry A.P., Stearns S.C. 2004. Evolution illuminated. Salmon and their relatives. N.Y.: Oxford Univ. Press, 510 p.
- Hendry A.P., Morbey Y.E., Berg O.K., Wenburg J.K. 2004. Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population // Proc. R. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. V. 271. P. 259–266.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2600>
- Hobbs J.A., Yin Q.Z., Burton J., Bennett W.A. 2005. Retrospective determination of natal habitats for an estuarine fish with otolith strontium isotope ratios // Mar. Freshwat. Res.

- V. 56. № 5. P 655–660.
<https://doi.org/10.1071/MF04136>
- Hofmeister K.T. 1987. King and coho salmon in nearshore saltwater nursery areas of southeastern Southeast Alaska // Proc. Northeast Pacific pink and chum salmon Workshop. Port Townsend, WA. P. 193–200.
- Honda N., Suzuki K., Amita K. et al. 1980. Studies on reproduction of landlocked masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort) in Okutadami reservoir. I. Vertical distribution and feeding habits of fish // Rept. Niigata Pref. Inland Water Fish. Exp. St. V. 8. P. 5–15
- Honda N., Kataoka T., Hoshino M., Seki Y. 1983. Studies on the reproduction of landlocked masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort), in Okutadami reservoir. V. Studies on the growth and age of maturity of the land-locked masu salmon in Okutadami reservoir // Ibid. V. 10. P. 13–20.
- Jeffers C.A. 2019. Novel life history tactic observed in fall-run Chinook salmon // Ecology. V. 100. № 9. Article e02733.
<https://doi.org/10.1002/ecy.2733>.
- Johnson J., Johnson T., Copeland T. 2012. Defining life histories of precocious male parr, minijack, and jack Chinook salmon using scale patterns // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 141. P. 1545–1556.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.705256>
- Johnson S.P., Schindler D.E. 2009. Trophic ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the ocean: a synthesis of stable isotope research // Ecol. Res. V. 24. P. 855–863.
<https://doi.org/10.1007/s11284-008-0559-0>
- Kalish J.M. 1990. Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and nonanadromous salmonids // Fish. Bull. US. V. 88. № 4. P. 657–666.
- Kouřil J., Mikodina E., Mikulin A. et al. 2009. Different sensitivity between adult salmonids fish species and grayling to an anaesthetic clove oil // Abstr. Int. Conf. “Aquaculture Europe 2009”. Trondheim, Norway. P. 89.
- Kozhurin A. 2007. Active faulting in the Kamchatsky Peninsula, Kamchatka-Aleutian junction // Volcanism and subduction: Kamchatka Region / Eds. Eichelberger J. et al. Washington: Amer. Geophys. Union. P. 263–282.
- Mantua N.J., Hare S.R. 2002. The Pacific decadal oscillation // J. Oceanogr. V. 58. P. 35–44.
<https://doi.org/10.1023/A:1015820616384>
- McPhail J.D. 1997. The origin and speciation of *Oncorhynchus* revisited // Pacific salmon and their ecosystems / Eds. Stouder D.J. et al. Boston: Springer. P. 29–38.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6375-4_4.
- Myers R.A., Hutchings J.A., Gibson R.J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 1242–1248.
<https://doi.org/10.1139/f86-154>
- Nelson J.S. 1968. Distribution and nomenclature of North American kokanee, *Oncorhynchus nerka* // J. Fish. Res. Board Can. V. 25. № 2. P. 409–414.
<https://doi.org/10.1139/f68-032>
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. 2008. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // Progr. Oceanogr. V. 77. P. 92–102.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.016>
- Perales K.M., Rowan J., Moyle P.B. 2015. Evidence of landlocked Chinook salmon populations in California // N. Amer. J. Fish. Manag. V. 35. № 6. P. 1101–1105.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2015.1082518>
- Quinn T.P. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. Washington: Univ. Wash. Press, 378 p.
- Radtke R.L., Svenning M., Malone D. et al. 1996. Migrations in an extreme northern population of Arctic charr *Salvelinus alpinus*: insights from otolith microchemistry // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 136. № 1–3. P. 13–23.
<https://doi.org/10.3354/meps136013>
- Reist J.D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // Can. J. Zool. V. 63. P. 1429–1439.
<https://doi.org/10.1139/z85-213>
- Reist J.D. 1986. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation // Ibid. V. 64. P. 1363–1368.
<https://doi.org/10.1139/z86-203>
- Reist J.D. 1987. Comparative morphometry and phenetics of the genera of esocoid fishes (Salmoniformes) // Zool. J. Linnean Soc. V. 89. № 3. P. 275–294.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1987.tb01565.x>
- Reynolds L., Herlihy A.T., Kaufmann P.R. et al. 2003. Electrofishing effort requirements for assessing species richness and biotic integrity in Western Oregon streams // N. Amer. J. Fish. Manag. V. 23. № 2. P. 450–461.
[https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2003\)023<0450:EE-RFAS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2003)023<0450:EE-RFAS>2.0.CO;2)
- Ricker W.E. 1938. «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake // J. Fish. Res. Board Can. V. 4a. № 3. P. 192–218.
<https://doi.org/10.1139/f38-018>
- Ricker W.E. 1940. On the origin of kokanee, a fresh water type of sockeye salmon // Trans. R. Soc. Can. Ser. 3. V. 34. № 5. P. 121–135.
- Rieman B.E., Myers D.L., Nielsen R.L. 1994. Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus nerka* of resident and anadromous origin // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. № 1. P. 68–77.
<https://doi.org/10.1139/f94-009>
- Romer J.D., Monzyk F.R. 2014. Adfluvial life history in spring Chinook salmon from Quartzville Creek, Oregon // N. Amer. J. Fish. Manag. V. 34. P. 885–891.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2014.923073>
- Rounsefell G.A. 1958. Anadromy in North American Salmonidae // Fish. Bull. Fish Wild. Serv. V. 58. P. 171–185.
- Ruggerone G.T., Rogers D.E. 1992. Predation on sockeye salmon fry by juvenile coho salmon in the Chignik Lakes, Alaska: implications for salmon management // N. Amer. J. Fish. Manag. V. 12. P. 87–102.
[https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1992\)012<0087:POS-SFB>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1992)012<0087:POS-SFB>2.3.CO;2)
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Fish. Bull. Calif. Dept. Fish Game. № 98. 375 p.
- Volk E.C., Blakley A., Schroder S.L., Kuehner S.M. 2000. Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters // Fish. Res. V. 46. P. 251–266.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00150-8](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00150-8)

- Waples R.S., Gustafson R.G., Wietsamp L.A. et al. 2001. Characterizing diversity in salmon from the Pacific Northwest // J. Fish Biol. V. 59. Suppl. A. P. 1–41.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01376.x>
- Waples R.S., Pess G.R., Beechie T. 2008. Evolutionary history of Pacific salmon in dynamic environments // Evol. Appl. V. 1. P. 189–206.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00023.x>
- Wood C.C., Foote C.J. 1990. Genetic differences in the early development and growth of sympatric sockeye salmon and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), and their hybrids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. P. 2250–2260.
<https://doi.org/10.1139/f90-250>
- Wood C.C., Foote C.J. 1996. Evidence for sympatric genetic divergence of anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. V. 50. P. 1265–1279.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb02367.x>
- Zimmerman C.E., Reeves G.H. 2000. Population structure of sympatric anadromous and nonanadromous *Oncorhynchus mykiss*: evidence from spawning surveys and otolith microchemistry // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. P. 2152–2162.
<https://doi.org/10.1139/f00-192>
- Zippin C. 1956. An evaluation of the removal method of estimation animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–189.
<https://doi.org/10.2307/3001759>

УДК 597.554.3.591.471.3.574.52

ИССЛЕДОВАНИЕ АНОМАЛИЙ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У ОБЫКНОВЕННОЙ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (CYPRINIDAE) СИСТЕМЫ РЕКИ АНГАРА

© 2021 г. Ю. П. Толмачева^{1,2, *}, А. С. Сапожников¹, С. Ю. Петухов¹

¹Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, Иркутск, Россия

²Иркутский государственный аграрный университет, Иркутск, Россия

*E-mail: tjul78@mail.ru

Поступила в редакцию 11.06.2020 г.

После доработки 07.08.2020 г.

Принята к публикации 24.08.2020 г.

Представлены результаты сравнительного анализа частоты встречаемости и разнообразия аномалий осевого скелета у плотвы *Rutilus rutilus*, обитающей на четырёх участках р. Ангара с разным уровнем техногенной нагрузки. Всего обнаружено десять типов аномалий, две из которых встречаются повсеместно. Прослеживается тенденция увеличения доли взрослых особей с аномалиями по мере ухудшения качества поверхностных вод в период их раннего онтогенеза. Максимальная частота встречаемости и разнообразие фенотипов отмечены на участках, подверженных хроническому техногенному влиянию (2–3-й класс загрязнения вод).

Ключевые слова: плотва *Rutilus rutilus*, осевой скелет, фенотипы, загрязнение водоёмов, Ангара.

DOI: 10.31857/S0042875221040202

Байкало-Ангарская водная система включает естественные (оз. Байкал и р. Ангара) и искусственные водоёмы (водохранилища каскада ГЭС) с разным уровнем загрязнения вод. В связи с этим данная гидрологическая сеть представляет интерес для изучения стабильности развития гидробионтов в популяциях, обитающих в градиенте техногенного загрязнения. В качестве наиболее информативных индикаторов качества среды рассматриваются экологически пластичные виды рыб, формирующие многочисленные популяции. Основу ихтиоценов р. Ангара и водоёмов каскада ГЭС составляет обыкновенная плотва *Rutilus rutilus*, характеризующаяся высоким адаптивным потенциалом (Матвеев, Самусенок, 2009). Плотва обитает повсеместно, практически во всех водоёмах средней полосы Евразии (Атлас ..., 2002), что делает этот вид одним из наиболее доступных и информативных объектов биоиндикации.

Традиционно для оценки степени и типа влияния загрязнённой токсичными элементами среды на биоту водного объекта используют показатель частоты встречаемости различных морфологических аномалий у рыб, в том числе разнообразных деформаций скелета. В частности, описана чёткая зависимость возрастания уровня фенотипических аномалий у молоди рыб в ответ на различные стрессовые факторы во время раннего онтогенеза (Bengtsson, 1975; Кирпичников, 1987; Ванюшина, 1990; Касьянов и др., 2001; Таликина и др., 2005, 2006; Чебота-

рева, 2009, 2018; Hansen et al., 2010; Yurtseva et al., 2010; Boglione et al., 2013, 2014; Чеботарева и др., 2016; Яблоков, 2018). Исследование характера и частоты проявления аномалий скелетных структур является одним из наглядных и доступных для широкого использования способов оценки состояния популяции. В природных условиях этот метод часто используют для оценки последствий долговременного загрязнения водоёмов и реконструкции воздействия негативных влияний в период раннего онтогенеза индивидуумов, отобранных из естественной среды обитания (Bengtsson, 1975; Crawford, Guarina, 1985; Евланов и др., 1999; Boglione et al., 2001; Sun et al., 2009; Моисеенко и др., 2010; Sfakianakis et al., 2015).

Исследование характера морфологических аномалий у рыб, обитающих на разных участках Байкало-Ангарской водной системы, может послужить инструментом для оценки состояния популяций, а также позволит на основе связи между степенью загрязнения воды и качественными и количественными показателями выявленных аномалий определить критерии качества среды при проведении биологического мониторинга.

Цель работы – изучить разнообразие деформаций осевого скелета и частоту их встречаемости у плотвы в градиенте техногенной нагрузки на разных участках р. Ангара.

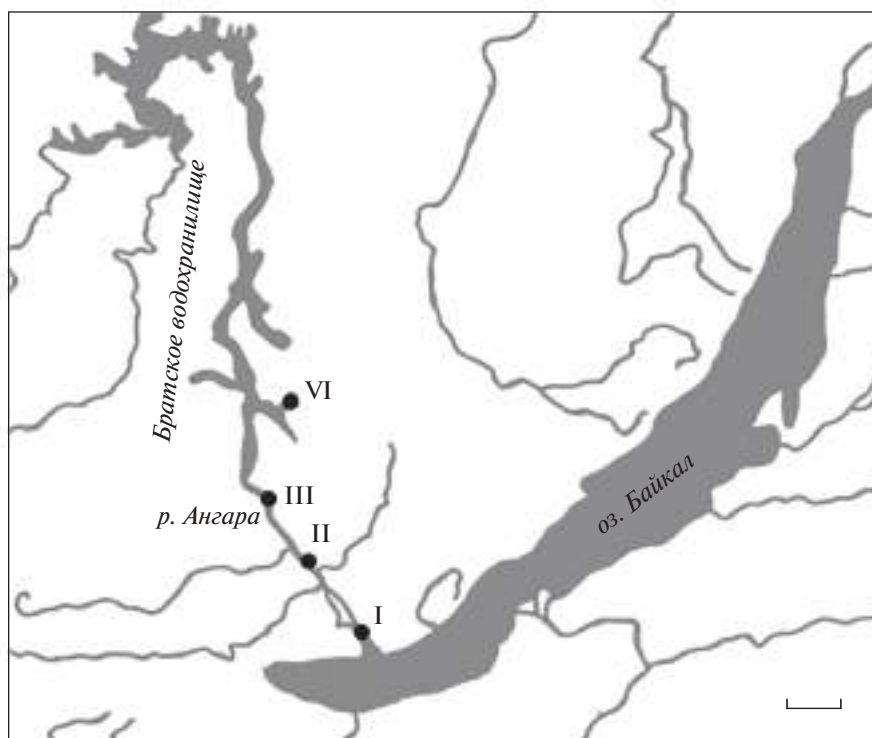


Рис. 1. Карта-схема расположения станций (●) в русле Ангары (I–III) и Братском водохранилище (IV), 2016–2017 гг.: I – г. Иркутск, II – г. Ангарск, III – г. Усолье-Сибирское, IV – зал. Обуса. Масштаб: 50 км.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили половозрелые особи плотвы в возрасте 3–4 лет. Рыб отлавливали жаберными сетями (ячея 18–28 мм) в летний период 2016–2017 гг. на четырёх участках Ангары (рис. 1, табл. 1). В период раннего онтогенеза отловленных особей (2013–2015 гг.) воды на этих станциях относились к разным классам загрязнения (Государственный доклад, 2014, 2015, 2016). Исследуемые станции (за исключением ст. IV) расположены в черте (I) или в 2 км ниже (II и III) крупных населённых пунктов, в зонах воздействия промышленных и бытовых узлов районного (канализационно-очистные сооружения – КОС) и регионального масштаба (Ангарская

нефтехимическая компания, “Усольхимпром”, ТЭЦ). Преобладающими группами поллютантов, содержание которых ежегодно превышает предельно допустимые концентрации (ПДК) в 1.5–2.5 раза, являются: хлорорганические соединения, фенолы, нефтепродукты и тяжёлые металлы (Коваль, 2003; Леонова, Андрулайтис, 2006; Государственный доклад, 2014, 2015, 2016).

Осевой скелет плотвы препарировали согласно методике, описанной в работе Яковлева с соавторами (1981). Весь остеологический материал был визуализирован с помощью цифрового микроскопа Levenhuk DTX 90. Подсчитывали число позвонков в туловищном (*vert.a.*), переходном (*vert.i.*) и хвостовом (*vert.c.*) отделах, включая позвонки

Таблица 1. Краткая характеристика районов сбора материала и объём исследованных выборок

Станция	Локация	Расстояние от Иркутской ГЭС, км	Класс загрязнения*	Число рыб, экз.
I	р. Ангара, г. Иркутск	15	1	64
II	р. Ангара, в 2 км по течению ниже г. Ангарск	46	2	52
III	р. Ангара, в 2 км по течению ниже г. Усолье-Сибирское	90	3	60
IV	Братское водохранилище (верхний участок), зал. Обуса	210	2	65

Примечание. * По данным Государственного доклада (2014, 2015, 2016); класс загрязнения воды: 1 – условно чистая, 2 – слабо загрязнённая, 3 – умеренно загрязнённая.

Таблица 2. Частота встречаемости разных типов позвонковых аномалий, а также показатели разнообразия аномалий и фенотипов позвоночника плотвы *Rutilus rutilus* на четырёх участках р. Ангара

Станция	Частота встречаемости, % общего числа аномалий									Доля рыб с аномалиями, %	Число фенотипов	Индексы разнообразия (μ)	
	туловищный отдел			переходный отдел	хвостовой отдел							аномалий	фенотипов
	A1	A2	A3		П	C1	C2	C3	C4				
I	—	0.6	8.6		1.2					20.3	9	1.9	8.9
II	1.9	1.9	8.6		1.9	3.1				28.1	10	3.2	9.4
III	3.1	5.6	12.3	3.1	3.8	6.8			6.8	51.4	11	4.7	10.0
IV	2.4	3.1	11.7		3.8	5.6	1.9	2.4		38.3	10	4.1	9.6
Всего	7.4	11.1	41.4	3.1	10.5	15.4	1.9	2.4	6.8				

Веберова аппарата и преуральные 2, 3 (Ядренкина и др., 2005; Чеботарева и др., 2016). К позвонкам переходного отдела относили последние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапозвонков, а от хвостовых — отсутствием нижнего остистого отростка. Позвонковые фенотипы представлены в виде формулы: *vert.a. — vert.i. — vert.c.* Подсчитывали число особей, относящихся к определённому фенотипу, и их долю (%).

Типы позвонковых аномалий дифференцировали, руководствуясь принятой в литературе классификацией (Чеботарева, 2009; Bogutskaya et al., 2011; Чеботарева и др., 2016). У каждой особи определяли наличие, число и расположение отдельных видов позвонковых деформаций. Рассчитывали долю особей с аномалиями в каждой выборке (%) и относительное число каждого типа аномалий (% их общего числа). Для описания расположения и вида аномалии в работе приняты буквенно-цифровые обозначения. Туловищный отдел: A1 — раздвоение верхних остистых отростков, A2 — незамкнутая невральная дуга, A3 — раздвоение основания ветви невральной дуги с переносом на соседний позвонок; переходный отдел: П — деформация гемальной дуги; хвостовой отдел: C1 — наличие дополнительной ветви невральной и гемальной дуги, C2 — наличие дополнительной ветви невральной дуги, C3 — раздвоение остистого отростка, C4 — сращение нижних остистых отростков соседних позвонков, C5 — деформация гемальной дуги.

В качестве меры разнообразия позвонковых фенотипов и аномалий внутри выборок использовали индекс (μ) Животовского (1982). Достоверность различий между выборками оценивали с помощью критерия χ^2 (с поправкой на непрерывность), взаимосвязь между разными показателями — с применением коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Лакин, 1990). Статистическая обработка материала проведена в системе анализа R (Мастицкий, Шитиков, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Остеометрический анализ. Общее число позвонков у исследованных особей плотвы варьирует в характерных для этого вида пределах — 38–41. В туловищном отделе насчитывается 17–20 позвонков, в хвостовом — 17–19, в переходном — 2–6, в основном преобладали вариации 3–4 (70–100%), что отмечалось ранее для плотвы из других водоёмов (Ядренкина и др., 2005). Исключение составила выборка плотвы из района г. Усолье-Сибирское, у которой доминировал (частота встречаемости 61.5%) вариант *vert.i. 2*, что может быть локальной особенностью морфологической изменчивости в популяции.

В целом во всех исследованных выборках зарегистрированы 23 позвонковых фенотипа. Повсеместно распространён позвонковый фенотип 19–3–19, частота его встречаемости в разных популяциях составляет 20.2–45.1%. На долю каждого из остальных фенотипов приходится не более 5–10%. У плотвы, обитающей на участке реки вблизи г. Усолье-Сибирское, преобладают фенотипы 19–2–19 и 19–2–18 с частотой встречаемости соответственно 30.5 и 15.1%. Как указано выше, эти варианты являются проявлением локального фенотипа с малым числом позвонков в переходном отделе.

Классификация и частота встречаемости аномалий. Все зарегистрированные аномалии были классифицированы на девять типов, относящихся к трём отделам (рис. 2). На всех станциях встречаются два типа позвонковых аномалий туловищного отдела: раздвоение верхних остистых отростков (A3 — 41.4% общего числа аномалий) и незамкнутая невральная дуга (A2 — 11.1%): суммарная встречаемость фенотипов туловищного отдела (включая A1) составляет 59.9% всех аномалий (табл. 2).

Морфологические нарушения хвостового отдела более разнообразны — пять типов, составившие в сумме 37.0%. По частоте встречаемости преобладают фенотипы, характеризующиеся

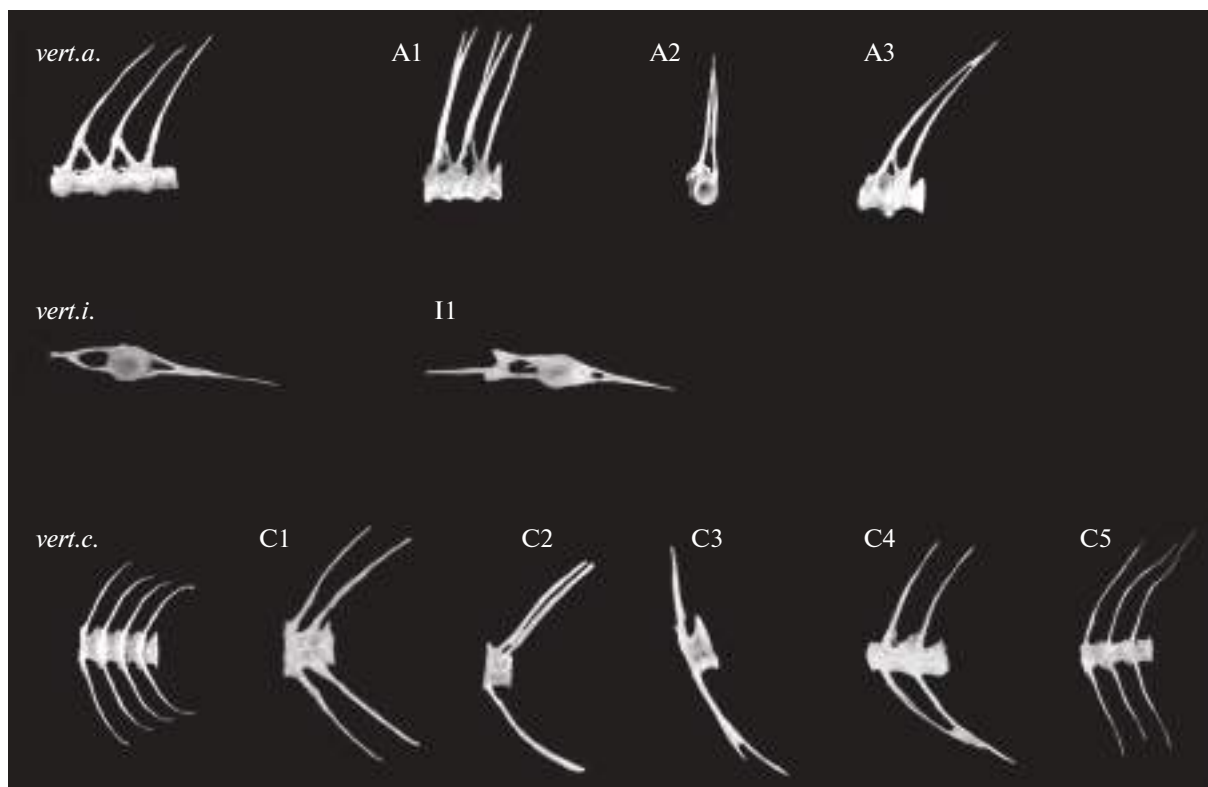


Рис. 2. Аномалии строения позвонков разных отделов осевого скелета плотвы *Rutilus rutilus* р. Ангара. Туловищный отдел: *vert.a.* – норма, A1 – раздвоение верхних остистых отростков, A2 – незамкнутая невральная дуга, A3 – раздвоение основания ветви невральной дуги с переносом на соседний позвонок; переходный отдел: *vert.i.* – норма, I1 – деформация гемальной дуги; хвостовой отдел: *vert.c.* – норма, C1 – наличие дополнительной ветви невральной и гемальной дуги, C2 – наличие дополнительной ветви невральной дуги, C3 – раздвоение остистого отростка, C4 – сращение нижних остистых отростков соседних позвонков, C5 – деформация гемальной дуги.

наличием дополнительных ветвей невральной дуги (C2) и гемальной и невральной дуг (C1). В переходном отделе фенодевиации отмечены в единичных случаях. Тяжёлые аномалии в виде позвоночного сжатия, кифоза, лордоза не зарегистрированы.

Прослеживается тенденция увеличения доли рыб с аномалиями вниз по течению Ангары (табл. 2). Минимальное значение (20.3%) зарегистрировано на участке реки, вблизи КОС г. Иркутск, максимальное (51.4%) – на станции в Усольском районе. Вниз по течению, в зал. Обуса Братского водохранилища, этот показатель снижается (38.3%). Установлено, что частота встречаемости фенодевиантных особей положительно коррелирует с показателем разнообразия позвонковых фенотипов ($r = 0.81$) и аномалий ($r = 0.79$). В целом вниз по течению р. Ангара разнообразие исследуемых признаков увеличивается.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате воздействия токсикантов на ранний онтогенез рыб разнообразие позвонковых

фенотипов и фенодевиаций повышается, что свидетельствует о снижении стабильности развития плотвы. Ранее было установлено, что при воздействии разных внешних факторов зачастую происходит развитие сходных типов аномалий, что свидетельствует о неспецифичности ряда аномалий (Crawford, Guarina, 1985; Lagardère et al., 1993). Соответственно, причины возникновения конкретного вида аномалий остаются открытым вопросом в связи с многообразием потенциальных факторов воздействия и недостаточной изученностью механизмов формирования различных форм отклонений развития (Boglione et al., 2001, 2013; Чеботарева, 2009; Bogutskaya et al., 2011; Чеботарева и др., 2016; Yablokov, 2017; Яблоков, 2018). В целом аномалии позвоночника у исследованных особей аналогичны описанным ранее у плотвы и других видов рыб в естественных и экспериментальных условиях (Yershov, 2008; Чеботарева, 2009, 2018; Lewis-McCrea, Lall, 2010; Bogutskaya et al., 2011; Чеботарева и др., 2016; Яблоков, 2018). Тяжёлые аномалии – анкилоз, кифоз и лордоз – не встречались, что, вероятно, обусловлено стабилизирующим отбором в природных по-

пуляциях и гибелью особей с подобными пороками развития на ранних стадиях развития (Кирпичников, 1987; Hilomen-García, 1997; Gavaia et al., 2002, 2009; Esin, 2015; Чеботарева, 2018).

В то же время количественные показатели морфологических аномалий (частота встречаемости и индекс разнообразия) могут служить индикатором качества природной среды (Евланов и др., 1999; Boglione et al., 2001; Sun et al., 2009; Моисеенко и др., 2010; Sfakianakis et al., 2015). Выявленная тенденция увеличения разнообразия фенотипических и доли особей плотвы с аномалиями от верхнего участка Ангары вниз по течению соответствует классификации качества поверхностных вод (табл. 1). Очевидно, подавляющий объём загрязнённых сточных вод распределяется на участке реки ниже Иркутска и в верхней части Братского водохранилища.

Наименьшие значения частоты встречаемости рыб с аномалиями (20.3%) и индекса разнообразия (1.9) отмечены в выборке с участка реки вблизи КОС Иркутска, воды которого относятся к условно чистым (1-й класс). Это связано с тем, что в нижнем бьефе Иркутской ГЭС в силу большого и стабильного расхода воды создаются весьма благоприятные условия для разбавления стоков; а способность реки к самоочищению характеризуется как высокая благодаря интенсивному перемешиванию потока и свободному доступу кислорода. Незначительное повышение доли рыб с аномалиями на участке реки в районе Ангарска (28.1%) может быть обусловлено постепенным ухудшением качества вод (1–2-й класс) в результате негативного влияния промышленных узлов (Ангарская нефтехимическая компания, ТЭЦ и др.), которые являются источником загрязнения грунтовых и поверхностных вод нефтепродуктами (Государственный доклад, 2014, 2015, 2016). Полученные результаты в целом соответствуют данным для плотвы и других видов рыб, согласно которым в природных популяциях, обитающих в удовлетворительных условиях, доля особей с морфологическими отклонениями осевого скелета не превышает 18–25% (Чеботарева, 2009; Vogtiskaya et al., 2011; Яблоков, 2018).

Однако в условиях техногенного загрязнения частота встречаемости особей с отклонениями развития осевого скелета может значительно возрастать. Например, экспериментально установлено, что при воздействии токсикантов на ранних стадиях развития плотвы число особей с аномалиями увеличивается в 2.5–5.0 раза (Чеботарева, 2009). Очевидно, что возрастание доли особей с фенотипическими отклонениями (51.4%) на станции III может свидетельствовать о существенном нарушении стабильности развития плотвы, обитающей на этом участке реки. Наряду с поллютантами верхнего течения Ангары в данной точке отмечается повы-

шенное содержание высокотоксичных соединений ртути, качество поверхностных вод соответствует классу 3 (умеренно загрязнённые) (Государственный доклад, 2014, 2015, 2016). Ртутный электролиз на предприятии “Усольехимпром” был прекращён в 1998 г., но прилегающие речные участки и верхняя часть Братского водохранилища по-прежнему остаются районом повышенной экологической опасности вследствие высокой концентрации ртути в поверхностных донных осадках (Коваль, 2003; Леонова, Андрулайтис, 2006). Несмотря на высокую степень загрязнения отходами промышленных производств, качество воды постепенно улучшается (2-й класс – слабо загрязнённая) благодаря большому объёму воды вниз по течению в зал. Обуса Братского водохранилища, частота встречаемости рыб с фенотипическими отклонениями снижается (38.3%). В целом полученные результаты не противоречат концепции, согласно которой в условиях токсического стресса доля особей с морфологическими отклонениями может значительно возрастать.

Техногенный стресс является одним из ведущих факторов, нарушающих естественный процесс развития организма, что проявляется в виде различных деформаций скелета у части особей в популяции. Количественные показатели фенотипических отклонений – частота встречаемости и индекс разнообразия – коррелируют с уровнем загрязнения среды. В целом на исследуемом участке р. Ангара прослеживается тенденция увеличения взрослых особей с аномалиями из-за ухудшения качества поверхностных вод в период их раннего развития. Учитывая постоянную антропогенную нагрузку на водоёмы Ангаро-Байкальской системы, нарушения развития осевого скелета рыб могут представлять интерес для оценки хронического и отдалённого загрязнения среды. Однако на природном материале не всегда можно определить, что является причиной различий в частоте встречаемости особей с нарушениями развития. Очевидно, что применяемый подход требует дальнейшей корректировки с учётом особенностей условий раннего развития разных возрастных групп.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания №0279-2021-0005 “Исследование трансформаций состояния водоемов и водотоков Восточной Сибири в сезонных и долговременных аспектах в контексте изменений климата, геологической среды и антропогенных нагрузок”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России в 2 томах. 2002. Т. 2 / Под. ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 253 с.

- Ванюшина О.Г. 1990. Развитие осевого скелета у леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Тр. ИБВВ АН СССР. Т. 59. С. 4–9.
- Государственный доклад. 2014. О состоянии окружающей среды в Иркутской области в 2013 году. Иркутск: Изд-во ИГ СО РАН, 389 с.
- Государственный доклад. 2015. О состоянии окружающей среды в Иркутской области в 2014 году. Иркутск: Форвард, 328 с.
- Государственный доклад. 2016. О состоянии окружающей среды в Иркутской области в 2015 году. Иркутск: Время странствий, 316 с.
- Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. 1999. Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 38 с.
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–44.
- Касьянов А.Н., Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г. и др. 2001. Изменчивость признаков осевого скелета у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсических веществ в период раннего индивидуального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 495–503.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 520 с.
- Коваль П.В. 2003. Антропогенная компонента и баланс ртути в экосистеме Братского водохранилища // Докл. РАН. Т. 388. № 2. С. 225–227.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Леонова Г.А., Андрулайтис Л.Д. 2006. Ртуть в экосистеме Братского водохранилища // Экология промышленного производства. № 1. С. 12–17.
- Матвеев А.Н., Самусенко В.П. 2009. Круглоротые (Cyclostomata) и рыбы (Pisces) водоемов бассейна реки Ангара // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна в 2 т. Т. 2. Новосибирск: Наука. С. 396–416.
- Мастичкий С.Э., Шитиков В.К. 2014. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. (<http://g-analytics.blogspot.com>)
- Моисеенко Т.И., Гашев С.Н., Селюков А.Г. и др. 2010. Биологические методы оценки качества вод. Ч. 1. Биоиндикация // Вестн. ТГУ. Экология и природопользование. № 7. С. 20–40.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В. 2005. Отдаленные ответы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* на действие низких концентраций хлорофоса в период раннего индивидуального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 548–553.
- Таликина М.Г., Комов В.Т., Чеботарева Ю.В., Гремячих В.А. 2006. Комплексная оценка длительного воздействия ртути на молодь плотвы *Rutilus rutilus* в экспериментальных условиях // Там же. Т. 44. № 6. С. 847–852.
- Чеботарева Ю.В. 2009. Аномалии в строении позвоночника у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) после воздействия токсикантов на ранние стадии развития // Там же. Т. 49. № 1. С. 102–110.
- Чеботарева Ю.В. 2018. Аномалии позвоночника и позвоночные фенотипы у сеголеток и двухлеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes), развившихся из одной выборки эмбрионов // Тр. ИБВВ РАН. Т. 84 (87). С. 58–67. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10019>
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. 2016. Особенности строения позвоночника сеголеток *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) после раздельного и совместного воздействия магнитного поля и повышенной температуры на эмбрионы и их связь с размерными показателями рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 345–355. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030036>
- Яблоков Н.О. 2018. Морфологические аномалии скелета у молоди рыб р. Качи (бассейн среднего Енисея) в градиенте техногенной нагрузки // Вестн. ТГУ. № 41. С. 156–173. <https://doi.org/10.17223/19988591/41/9>
- Ядренкина Е.Н., Интересова Е.А., Ядренкин А.В., Хакимов Р.М. 2005. К вопросу о пространственной дифференциации популяций карповых рыб озера Чаны (Западная Сибирь) // Сиб. экол. журн. Т. 12. № 2. С. 293–304
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.
- Bengtsson B.E. 1975. Vertebral damage in fish induced by pollutants // Sublethal effects of toxic chemicals on aquatic animals / Eds. Koeman J.H., Strik J.J.T.W.A. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Co. P. 23–30.
- Boglione C., Gagliardi F., Scardi M., Cataudella S. 2001. Skeletal descriptors and quality assessment in larvae and post-larvae of wild-caught and hatchery-reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L. 1758) // Aquaculture. V. 192. № 1. P. 1–22. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00446-4](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00446-4)
- Boglione C., Ginsbert E., Gavaia P. et al. 2013. Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 2: main typologies, occurrences and causative factors // Rev. Aquacult. V. 5. № 1. P. 121–167. <https://doi.org/10.1111/raq.12016>
- Boglione C., Pulcini D., Scardi M. et al. 2014. Skeletal anomaly monitoring in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792) reared under different conditions // PLOS ONE. V. 9. № 5. P. 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096983>
- Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B. 2011. Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelyabinsk Province, Russia) nuclear plant // J. Fish Biol. V. 79. № 4. P. 991–1016. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x>
- Crawford R.B., Guarina A.M. 1985. Effects of environmental toxicants on development of a teleost embryo // Bull. Environ. Pathol. Toxicol. Oncol. V. 6. № 2. P. 123–130.
- Esin E.V. 2015. Developmental abnormalities in salmonids (Salmonidae) under the conditions of large-scale volcanic pollution of their spawning ground (using dolly varden *Salvelinus malma* as an example) // Rus. J. Devel. Biol. V. 46. № 2. P. 88–98. <https://doi.org/10.1134/S1062360415020046>
- Gavaia P.J., Dinis M.T., Cancela M.L. 2002. Osteological development and abnormalities of the vertebral column and

- caudal skeleton in larval and juvenile stages of hatchery-reared Senegal sole (*Solea senegalensis*) // *Aquaculture*. V. 211. P. 305–323.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00167-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00167-9)
- Gavaia P.J., Domingues S., Engrola S. et al. 2009. Comparing skeletal development of wild and hatchery-reared Senegalese sole (*Solea senegalensis*, Kaup 1858): evaluation in larval and postlarval stages // *Aquacult. Res.* V. 40. P. № 14. 1585–1593.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02258.x>
- Hansen T., Fjellidal P.G., Yurtseva A. et al. 2010. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *J. Appl. Ichthyol.* V. 26. № 2. P. 355–359.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01434.x>
- Hilomen-Garcia G.V. 1997. Morphological abnormalities in hatchery-bred milkfish (*Chanos chanos* Forsskal) fry and juveniles // *Aquaculture*. V. 152. № 1. P. 155–166.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01518-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01518-9)
- Lagardère F., Boulhic M., Bürgin T. 1993. Anomalies in the cephalic area of laboratory-reared larvae and juveniles of the common sole, *Solea solea*: oral jaw apparatus, dermal papillae and pigmentation // *Environ. Biol. Fish.* V. 36. № 1. P. 35–46.
<https://doi.org/10.1007/BF00005978>
- Lewis-McCrea L.M., Lall S.P. 2010. Effects of phosphorus and vitamin C deficiency, vitamin A toxicity and lipid peroxidation on skeletal abnormalities in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // *J. Appl. Ichthyol.* V. 26. № 2. P. 334–343.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01431.x>
- Sfakianakis D.G., Renieri E., Kentouri M., Tsatsakis A.M. 2015. Effect of heavy metals on fish larvae deformities: a review // *Environ. Res.* V. 137. P. 246–255.
<https://doi.org/10.1016/j.envres.2014.12.014>
- Sun P.L., Hawkins W.E., Overstreet R.M., Brown-Peterson N.J. 2009. Morphological deformities as biomarkers in fish from contaminated rivers in Taiwan // *Int. J. Environ. Res. Public Health.* V. 6. № 8. P. 2307–2331.
<https://doi.org/10.3390/ijerph6082307>
- Yablokov N.O. 2017. Skeletal anomalies in juveniles of Siberian grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) from the Mana River (Middle Yenisei River system) under artificial and natural reproduction // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* V. 10. № 3. P. 343–357.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0030>
- Yershov P.N. 2008. The vertebral abnormalities in eelpout *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Zoarcidae) // *Proc. Zool. Inst. RAS.* V. 312. № 1/2. P. 74–82.
- Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. 2010. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // *J. Appl. Ichthyol.* V. 26. № 2. P. 307–314.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01427.x>

УДК 597.08

ВЫЯВЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА МИГРАЦИЮ КУМЖИ *SALMO TRUTTA* В ШЕТЛАНДСКИХ ВОДАХ ВВЕРХ ПО ТЕЧЕНИЮ[#]

© 2021 г. К. Э. Хо¹, С. Э. Уэбб¹, С. Ангус², Дж. Бир³, Дж. Г. Уильямсон⁴,
Л. Джеймисон², А. Л. Миллер^{1, *}

¹Гонконгский университет науки и технологий, Гонконг, КНР

²Северо-Атлантический центр морского рыбопромышленного колледжа
Университета высокогорья и островов, Порт Артур, Великобритания

³Трест дикой форели, Уотерлувилл, Великобритания

⁴ООО “Би Кей Марин”, Тингуолл, Великобритания

*E-mail: almiller@ust.hk

Поступила в редакцию 30.09.2020 г.

После доработки 16.12.2020 г.

Принята к публикации 24.12.2020 г.

Мигрирующая кумжа *Salmo trutta* в водах Шетландских островов (Великобритания) когда-то водилась в изобилии, но с середины 1980-х гг. её запасы пришли в упадок. Поэтому всё более важными становятся исследования её поведения в уникальной среде Шетландских островов для того, чтобы определить, как запасы этого ценного и важного вида могут быть восстановлены до устойчивого уровня. В течение четырех месяцев (с июля по октябрь) 2015 г. были собраны данные об окружающей среде и уловах кумжи, выловленной в шести районах Шетландских островов. Был осуществлён поиск тенденций и корреляции в данных, которые могли бы объяснить миграционное поведение рыбы в связи с условиями окружающей среды. Результаты показали, что скорость ветра и рН воды коррелируют со скоростью улова. Однако существенной корреляции между температурой воды, температурой воздуха, барометрическим давлением или влажностью и величиной улова обнаружено не было. Результаты многомерного регрессионного анализа показали, что скорость ветра и рН объясняют 26.3% дисперсии величины улова. Соотношение полов пойманной кумжи было смещено в сторону самок в соотношении 4.7 : 1.0, и все самые крупные пойманные рыбы были самками. Учёт биологических данных и понимание закономерностей миграции и поведения оставшихся диких популяций кумжи имеет важное значение для оптимизации планов управления, направленных на поддержку текущих усилий по увеличению численности этого ценного анадромного вида в Шетландских водах.

Ключевые слова: Шетландские острова, кумжа *Salmo trutta*, экологические факторы, миграция, анадромный.

DOI: 10.31857/S0042875221050106

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.593.7.574.52.591.5

ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ ВОДЫ НА ВЫХОД АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* НА СУШУ И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПЕРЕМЕЩЕНИЙ

© 2021 г. Е. Д. Павлов^{1, *}, Д. С. Павлов¹, Е. В. Ганжа¹, В. В. Костин¹, Чан Дык Зьен^{2, 3}

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

²Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

³Высший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Ханой, Вьетнам

*E-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 03.08.2020 г.

После доработки 05.08.2020 г.

Принята к публикации 05.08.2020 г.

Представлены результаты изучения поведения и особенностей перемещения анабаса *Anabas testudineus* в установке “сухой лабиринт”. При падении уровня воды в стартовом бассейне ниже критического отмечены два типа поведения анабаса: пережидание (часто в компактной группе на дне стартового бассейна) или выход на сушу и перемещение (миграция). Перемещения чаще проходят группой из двух–четырёх особей. Выбор рыбами бассейна с водой носит случайный характер. Попав в него, особи остаются здесь до конца опыта, тогда как из бассейна без воды они, как правило, уходят и продолжают поиск воды. Таким образом, именно поиск нового водоёма определяет миграцию анабаса по суше.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, уровень воды, миграционное поведение, перемещения по суше.

DOI: 10.31857/S0042875221050143

Миграция — одна из важнейших эволюционно сформированных адаптаций, направленная на повышение выживаемости вида. Помимо нагульных и нерестовых миграций, как правило, приуроченных к определённому времени года, миграции рыб могут быть вызваны неблагоприятными условиями обитания, такими как снижение обеспеченности пищей и уровня воды, уменьшение числа убежищ и другими (Olsson et al., 2006; Павлов и др., 2007; Ferguson et al., 2019).

В отличие от большинства рыб анабас *Anabas testudineus* способен совершать перемещения не только в воде, но и по суше. Этот вид может длительное время находиться вне воды за счёт дыхания по 3-фазному циклу смены воздуха в наджаберной полости, для обеспечения которого вода не требуется (Liem, 1987; Касумян и др., 2021). Миграции по суше позволяют анабасу расселяться по ближайшим не связанным друг с другом водоёмам (Das, 1928; Smith, 1945; Liem, 1987; Davenport, Matin, 1990; Graham, 1997; Perera et al., 2013). Сведения о миграциях и особенностях ориентации анабаса на суше и о факторах, вызывающих миграцию, крайне скудны (Касумян и др., 2021). Известно, что частота выхода из воды у анабаса значительно повышается при голодании и

увеличении пищевой конкуренции в водоёме (Liem, 1987). Экспериментально показано, что одним из элементов миграции по суше у анабаса являются прыжки, изменение частоты которых также связано с голоданием рыб (Павлов и др., 2019). Сухопутные миграции анабас совершает в тёмное время суток — в ночные или предутренние часы (Das, 1928; Liem, 1987).

Цель данной работы — экспериментальным путём оценить влияние уровня воды на выход анабаса на сушу и исследовать особенности его перемещений в поисках нового водоёма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в январе–феврале 2020 г. в Приморском отделении Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (СРВ, г. Нячанг). Особей анабаса (средняя длина 71 ± 1.9 мм, масса 12 ± 1.2 г) отловили в прудах (глубина 70 см, прозрачность воды до 30 см, температура 24°C), входящих в систему рисовых полей, около г. Ниньхоа ($12^\circ30'34''$ с.ш. $109^\circ09'40''$ в.д., провинция Кханьхоа). Рыб отловили при помощи искусственных укрытий-ловушек. В лаборатории

их содержали при температуре воды 25–26°C в четырёх аквариумах объёмом 100 л по 25 экз. в каждом. Чтобы исключить попытки анабаса выпрыгнуть, аквариумы закрывали водой наполовину (50 л) и накрывали стеклянными крышками (с небольшим зазором для доступа воздуха). В период акклимации (3 сут) воду в аквариумах заменяли два раза в сутки, в последующие дни – один раз в сутки. Рыб кормили два раза в сутки (в 07:00 и 19:00) сухим гранулированным кормом Humpry Head (“Yi Hu Fish Farm Trading”, Сингапур) с диаметром гранул ~ 3 мм и средней массой 10 мг, рацион избыточный. Большинство рыб начали потреблять гранулированный корм в течение первых 3 сут.

Перемещения анабаса по суше изучали в специализированной установке “сухой лабиринт” (рис. 1а). Установка состояла из трёх бассейнов длиной и шириной по 0.4 м и высотой 0.5 м. Высота стен над уровнем воды (≥ 32 см) исключала возможность выпрыгивания рыб из установки. В каждом бассейне был установлен трап, идущий с наклоном 27° от дна бассейна до входа в горизонтальный коридор № 1 (длина 0.8 м), идущий до пересечения с коридором № 2 (длина 1.8 м). На дне каждого бассейна под трапом размещён кран для спуска воды. Коридоры установки находились на высоте 0.2 м относительно дна бассейнов. Трапы и дно коридоров были покрыты жёлтой хлопковой тканью для увеличения сцепления анабаса с поверхностью. Белая внутренняя поверхность стен трапа для облегчения зрительной ориентации рыб заштрихована чёрными наклонными линиями шириной 2–3 мм. Белые боковые стенки коридоров не заштрихованы.

В “сухом лабиринте” и аквариумах для содержания рыб использовали одну и ту же воду, предварительно отстоянную не менее 3 сут в бассейне-накопителе. В стартовый бассейн заливали воду практически до уровня коридоров и помещали в него 10 особей (рис. 1б). К этому моменту рыбы не питались ~ 18 ч. Выход из стартового бассейна в коридор перекрывали пластиковой съёмной белой перегородкой. Такой же уровень воды был в одном из двух других бассейнов, второй оставался без воды, но ткань трапа в нём смачивали. Продолжительность акклимации рыб составляла 20 мин, затем начинали опыт: перегородку убрали и открывали кран для выпуска воды из стартового бассейна. Уровень воды в бассейне с 18 до 0 см снижался за 5 мин; его изменение фиксировали с помощью установленной над бассейном видеокамеры по шкале, нанесённой на стену бассейна. Температура воздуха в “сухом лабиринте” составляла 26–27°C, температура воды в бассейнах установки и в аквариумах, в которых содержали рыбы, – 25–26°C. опыты проводили с 7 утра до 16 ч; освещённость в этот период варьировала от 215 лк днём до 32 лк к вечеру, в среднем составляя 153 лк

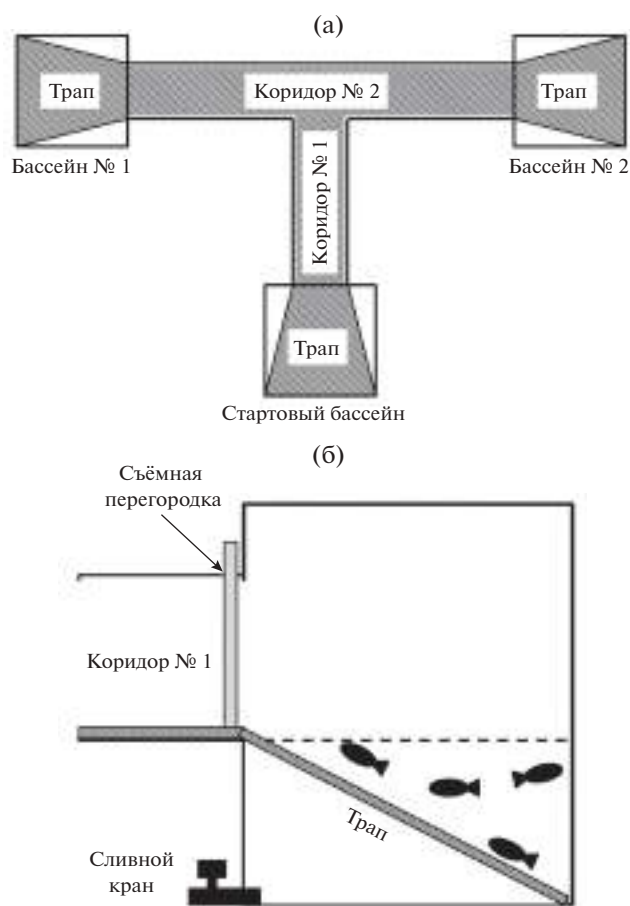


Рис. 1. Установка “сухой лабиринт”: а – вид сверху, б – стартовый бассейн, вид сбоку; (■) – доступное анабасу *Anabas testudineus* пространство в течение опыта; (---) – уровень воды в стартовом бассейне в начале опыта.

(люксметр “Amtast LX1330B”). Различия освещённости в левой и правой частях коридора № 2 не превышали 16 ± 5.2 (1–55)¹ лк.

С помощью видеокамеры GoPro Hero 7 Black, установленной на высоте ~1.5 м, в течение всего опыта (30 мин) регистрировали перемещения рыб в коридорах; с помощью видеокамер Yi Basic Edition и SjCam A10, установленных над бассейнами, регистрировали выход рыб в лабиринт и продолжительность нахождения каждой особи в бассейне. Чтобы избежать реакции рыб на оператора, наблюдение в реальном времени и управление видеозаписью осуществляли удалённо с помощью планшета и смартфона с установленным программным обеспечением. По видеозаписям определяли число захватов рыбами воздуха и число прыжков из воды; время, необходимое рыбам на выход в коридоры, на пребывание в бассейнах

¹ Здесь и далее: перед скобками – среднее значение и его ошибка, в скобках – пределы варьирования показателя.

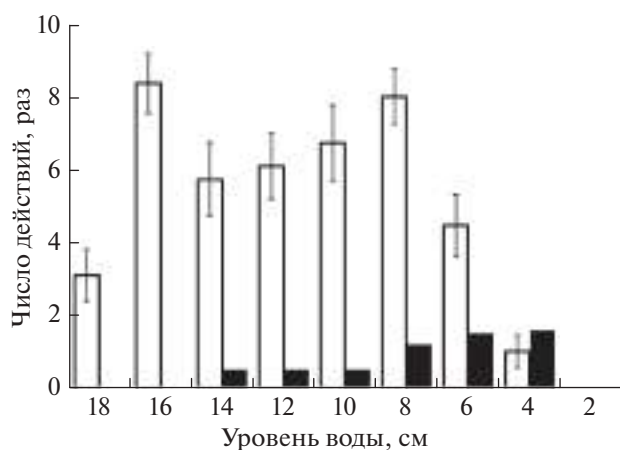


Рис. 2. Число захватываний атмосферного воздуха (□) и прыжков из воды (■) у анабаса *Anabas testudineus* (суммарно 10 особей) в зависимости от уровня воды в стартовом бассейне; (I) — ошибка средней. В связи с низкой вариабельностью числа прыжков по ним не указана ошибка средней.

№ 1 и № 2; направление перемещений. Скорость перемещений рыб по коридорам рассчитывали у особей, которые не делали продолжительных (в сумме за переход из бассейна в бассейн >30 с) остановок и двигались преимущественно в одном направлении. За выход анабаса из воды (на сушу) принимали случаи, когда рыба поднималась на трап полностью. Всего проведено 10 опытов на 50 особях (каждую рыбу использовали для опытов дважды с перерывом 1 сут).

Статистическая обработка данных проведена при помощи непараметрического дисперсионного анализа (*H*-критерий Краскела–Уоллиса) и критерия Стьюдента для долей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение 20-минутной акклимации рыбы свободно плавали в стартовом бассейне, находились на дне или лежали на подводной части трапа головой вверх. Время от времени особи совершали прыжки, направленные преимущественно в сторону стенок бассейна, крайне редко выпрыгивали на трап.

В начале опыта снижение уровня воды в стартовом бассейне с 18 до 16 см вызывало у рыб беспокойство: они активнее, чем в период акклимации, плавали по бассейну, чаще поднимались к поверхности воды и захватывали воздух, подходили к урезу воды у трапа. При уровне воды 16–8 см число подъёмов рыб к поверхности для захвата воздуха увеличивалось, а с уровня 6 см и ниже сокращалось (рис. 2). В среднем за период снижения уровня воды с 18 до 4 см в группе 10 особей регистрировали пять подъёмов к по-

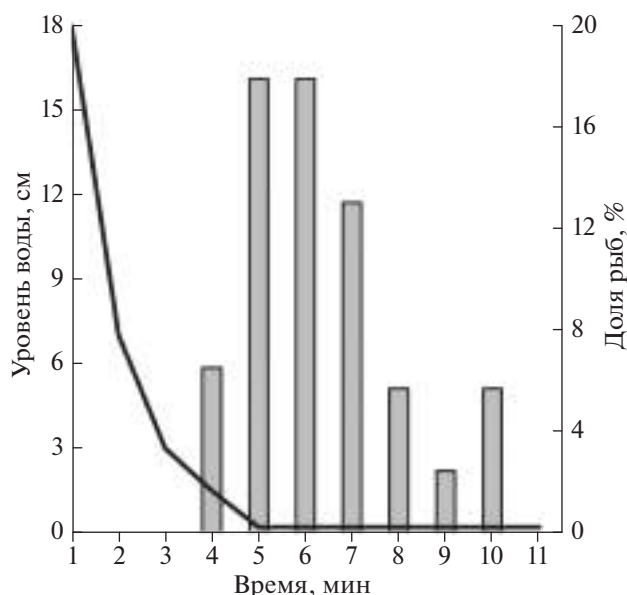


Рис. 3. Динамика снижения уровня воды (—) и выхода особей анабаса *Anabas testudineus* из стартового бассейна (■) в течение первых 10 мин опыта.

верхности. Изменение уровня воды в стартовом бассейне в течение опыта показано на рис. 3.

Прыжки анабаса из воды наблюдались при уровне 14 см и ниже (рис. 2). Непараметрический дисперсионный анализ показал, что частота прыжков рыб зависит (*H*-критерий: $p < 0.001$) от уровня воды; она возрастает при снижении уровня до 8–4 см. Особи в равной степени (50%) выпрыгивали как в сторону стен стартового бассейна, так и на трап. При уровне воды <2 см рыбы не совершали прыжки, так как им не хватало глубины для их реализации.

Для анабаса было характерно два типа выхода на трап. Первый — спокойный (ползание) за счёт движений тела и жаберных крышек. Второй — прыжок в направлении трапа, завершающийся попаданием обычно на первую его треть. Спокойный выход на трап особи совершали как при наличии воды в бассейне, так и практически при её полном отсутствии. При прыжке на трап большая часть особей выходила в лабиринт, остальные скатывались обратно в воду. Рыбы начинали выходить на трап при уровне воды <3 см (4-я мин опыта), наиболее интенсивно — при его падении до 0 см: в течение 5–6-й мин из бассейна выползли более половины рыб, покинувших его за всё время опыта, или 36% общего числа особей (рис. 3). На трап особи достоверно (критерий Стьюдента для долей: $p = 0.0047$) реже выходили поодиночке (40% всех вышедших особей), чем группой (2–3 экз., реже 4), образуя цепочку, в которой за первой рыбой устремлялись следующие. Расстояние между соседними особями, двигав-

шимися в группе, как правило, не превышало 1.5 полной длины (*TL*). Групповой выход рыб в основном происходил при уровне воды ≤ 1 см. Группа рыб сохранялась и в коридорах, но длина их цепочки изменялась за счёт индивидуальных особенностей. Так, перемещавшиеся особи могли догонять и обгонять рыб, двигавшихся до этого впереди. В коридорах группа никогда не увеличивалась за счёт примкнувших особей, но могла распадаться. В коридорах время от времени особи ненадолго останавливались, затем продолжали движение, как правило, в том же направлении. По достижении перекрёстка (коридора № 2) число особей в группе могло сокращаться за счёт выбора рыбами разного направления дальнейшего движения.

При перемещении по коридорам рыбы преимущественно двигались вдоль стен. Время перемещения особей от одного бассейна к другому (между любыми двумя бассейнами) составляло 75 ± 7.0 (18–292) с ($n = 83$). Заметная вариабельность обусловлена тем, что часть особей быстро достигала нового бассейна, а другие передвигались медленнее, с частыми, иногда длительными (>10 с) остановками, меняли направление движения. Скорость движения рыб в коридорах была 4.3 ± 0.24 (1.6–10.6) см/с ($n = 71$). Вниз по трапам рыбы всегда скатывались, перекатываясь вдоль продольной оси тела.

К концу опыта стартовый бассейн покинуло достоверно (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.001$) больше рыб (69%), чем осталось в нём (31%) (рис. 4). Оставшиеся особи лежали на дне бассейна либо одиночно, либо группами, образуя плотные неподвижные скопления. В течение опыта некоторые из вышедших в лабиринт рыб могли вернуться в стартовый бассейн. В ряде случаев (16% всех особей) рыбы, вышедшие в коридоры, возвращались в бассейны, которые покинули (стартовый или бассейн без воды). В дальнейшем они могли выйти в коридор повторно. Особи примерно в равных долях (критерий Стьюдента для долей: $p = 0.30$) достигали бассейна с водой (30%) или без воды (37%). Различия в освещённости левой и правой частей коридора № 2 не влияли (H -критерий: $p = 1.0$) на направление перемещений особей. Две трети рыб, попавших в бассейн без воды, покидали его через 2.5 ± 0.7 (0.6–11.2) мин и перемещались по коридорам в стартовый бассейн или бассейн с водой. Во время движения из бассейна без воды они иногда встречались в коридорах с рыбами, ещё не достигшими этого бассейна. При этом ни те, ни другие встретившиеся особи не меняли направление движения. К концу опытов в стартовом бассейне было 40% рыб, в бассейнах с водой и без воды – соответственно 44 и 14%, в коридорах осталось лишь 2% особей. Достоверно (критерий Стьюдента для долей: $p = 0.0001$) большая часть рыб (44%, или 2/3 особей, покинувших стартовый бассейн) оказались в отсеке с водой.

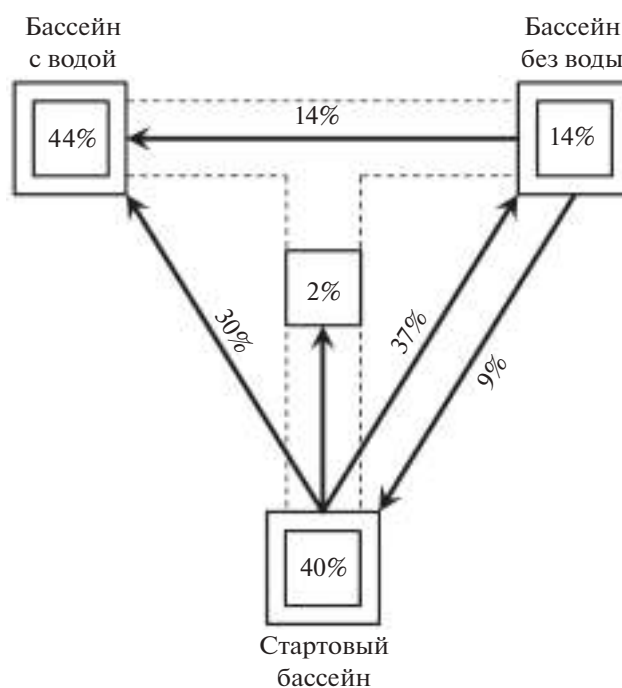


Рис. 4. Схема направлений (\rightarrow) перемещений анабаса *Anabas testudineus* в "сухом лабиринте" и доли рыб в бассейнах и коридорах в конце опытов (\square). Рядом со стрелками указана доля перемещающихся особей в течение опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали, что одним из важнейших факторов, стимулирующих анабаса мигрировать по суше, является снижение уровня воды в водоёме. Снижение уровня воды в течение 5 мин практически до нуля стимулирует рыб к быстрому ответу – перемещению по суше в поисках нового водоёма. Уровень воды ≤ 3 см можно считать для исследованных рыб и условий эксперимента критическим, при котором анабас начинает выходить на сушу. Отметим, что в эксперименте вода из бассейна уходила стремительно, что не наблюдается в природе. Влияние скорости снижения уровня воды на мотивацию анабаса к перемещениям по суше нуждается в дальнейшем исследовании.

Миграции анабаса по суше связывают преимущественно с голоданием и возрастающей пищевой конкуренцией (Liem, 1987). В нашем эксперименте использованы особи, не потреблявшие корм в течение ~ 18 ч. В период акклимации попытки выхода рыб по наклонному трапу в коридоры установки не отмечены. Это свидетельствует о том, что указанный срок голодания недостаточен для того, чтобы анабас покинул водную среду в поисках пищи. Ранее проведённые работы (Павлов и др., 2019) показали, что для повышения миграционной активности анабаса требуется более продолжительное время голодания особей (>2 сут).

В период засухи анабас может зарываться в грунт (Smith, 1945; Mookerjee, Mazumdar, 1946 — цит. по: Datta et al., 1976) либо переползает по суше в новые водоёмы (Linke, 1992). В проведённых экспериментах рыбы проявляли разную реакцию на снижение уровня воды: в то время как одни особи пережидали на дне стартового бассейна, другие выходили на сушу. Пережидающие неблагоприятные условия особи зачастую формировали компактные группы на дне бассейна, что, по-видимому, позволяло им дольше сохранять влажность тела. Вероятно, такие скопления рыб, как и их зарывание в грунт при засухе, имеют адаптивное значение. Второй тип поведения направлен на активный поиск новых условий обитания — других водоёмов. Успешность того или иного поведения при критическом снижении уровня воды полностью зависит от формирующихся в дальнейшем условий среды. При высокой влажности воздуха и близком расположении нового водоёма активный поиск может быть выгоднее, чем пережидание. В то же время пережидание позволяет особям сохранять энергетические ресурсы продолжительное время, так как движение рыб по суше энергетически высоко затратное (Sayer, Davenport, 1991). Отметим, что мы наблюдали первоначальные (ограниченные по времени 30 мин) реакции рыб, при этом выделенные два типа их поведения не являлись стабильными. На это указывает смена первоначального направления перемещений одиночных особей в коридорах установки, их возврат в стартовый бассейн, выход рыб из стартового бассейна лишь в конце опыта. С другой стороны, снижение доли рыб в коридорах до 2% к концу опыта указывает на разную степень мотивации (разнокачественность поведения) рыб к перемещению по суше.

Анабас может выходить на сушу как одиночно, так и группами (≥ 2 экз.). Вероятность выхода особей группой повышалась при уровне воды ≤ 1 см. Групповое перемещение анабаса сохраняется и при движении в лабиринте, однако на перекрёстке коридоров число рыб в группе может сокращаться в результате индивидуальной реакции особей — избрание конкретного направления движения (в сторону бассейна № 1 или № 2). Ранее мы показали, что перемещение анабаса в водной среде также обычно происходит в группе (Павлов и др., 2020). Следовательно, рыбы этого вида способны сохранять групповое поведение как в водной среде, так и на суше. Вероятно, формирование группы на суше возможно только непосредственно при выходе анабаса из бассейна. В коридорах группа перемещающихся рыб может распадаться, но не отмечено, чтобы она увеличивалась за счёт новых членов — встречные особи не вызывали реакции следования. Отметим, что на трапе для анабаса как при одиночном перемещении, так и в группе характерен неконтролируе-

мый спуск вниз — пережат вдоль продольной оси тела. Такое явление наблюдается и в природе при скате анабаса с крутого берега в воду с всплеском (Smith, 1945).

Поиск анабасом бассейна с водой в опытах носил случайный характер. Так, при первоначальном достижении перекрёстка коридоров рыбы примерно в равных долях поворачивали как в направлении бассейна без воды (37%), так и в направлении бассейна с водой (30%). На отсутствие конкретного ориентира указывает и смена некоторыми особями направления движения в коридорах на противоположное. Перемещение в лабиринте, как правило, происходило до тех пор, пока рыба не обнаружит бассейн с водой: большинство особей, первоначально попавших в бассейн без воды, продолжали поиск. Рыбы, попавшие в бассейн с водой, не совершали попыток его покинуть. Следовательно, именно поиск воды определял перемещения (миграцию) анабаса по суше.

Средняя скорость перемещения анабаса в лабиринте составила 4.3 см/с (0.6 *TL*/с), а максимальная — 10.6 см/с. В природе анабас преодолевает свыше 90 м сложного маршрута примерно за 30 мин (5 см/с) (Smith, 1945), а в лабораторном эксперименте максимальная скорость перемещения более крупных особей (*TL* 14.3 см) приближалась к 25.6 см/с (Davenport, Matin, 1990). Наши данные согласуются с этими результатами. Очевидно, скорость перемещений анабаса по суше во многом зависит от его физиологического состояния и характера грунта.

Повышение частоты захвата воздуха и числа прыжков, отмеченные при снижении уровня воды, указывают на увеличение стресса рыб. Рост числа подъёмов к поверхности для захвата атмосферного воздуха анабасом при снижении уровня воды указывает на повышение интенсивности дыхания — смены воздуха в наджаберной области лабиринтового органа (Касумян и др., 2021). Частота прыжков анабаса может являться и показателем повышения его миграционной активности (начальным элементом миграции по суше) (Павлов и др., 2019, 2020). При достаточном (> 2 см) уровне воды прыжки в сторону трапа способствуют выходу анабаса на сушу — в коридор “сухого лабиринта”. Прыжки анабаса в сторону берега можно рассматривать как врождённый рефлекс, помогающий при выходе на сушу, например, на крутой береговой склон.

Необходимо подчеркнуть, что, несмотря на разнообразие перемещений анабаса в установке “сухой лабиринт”, перемещения прекращаются после попадания особи в бассейн с водой. Это говорит о том, что единственной причиной перемещения рыб по суше является поиск воды. Нет подтверждений, что этот поиск носит направленный характер. В настоящее время помимо информации

об ориентации анабаса на суше также отсутствуют данные по его групповому поведению за пределами водной среды, по срокам и времени миграций, что и станет предметом изучения в будущем.

ВЫВОДЫ

1. Снижение уровня воды до критического (<3 см), при котором особи не в состоянии полностью погрузиться в воду, является для анабаса стимулом к выходу на сушу.

2. Выявлены два типа поведенческой реакции анабаса на снижение уровня воды до критического: переживание неблагоприятных условий на месте часто в компактной группе рыб или перемещение (миграция) по суше в поисках оптимальных условий обитания.

3. В условиях эксперимента поиск нового водоёма носит случайный характер.

4. Перемещения рыб в лабиринте завершаются при обнаружении нового водоёма, т.е. поиск такого водоёма определяет миграцию анабаса по суше.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в сборе материала; А.О. Касумяну (МГУ) и Д.Д. Зворыкину (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа “Эколан 3.2”); анализ материала проведён при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Касумян А.О., Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К. 2021. Морфология органа обоняния анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae, Perciformes) // Зоол. журн. Т. 100. № 1. С. 40–56.
<https://doi.org/10.31857/S0044513420110045>

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

Павлов Е.Д., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2019. Воздействие тиомочевины на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* и потребление им корма // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 606–611.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219050163>

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

Das B.K. 1928. The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of the development of their air-breathing organs // Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B. V. 216. P. 183–216.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1928.0003>

Datta N.C., Saha A.K., Das A. 1976. Investigation on the morphology of the olfactory apparatus of *Anabas testudineus* (Bloch) // J. Inland Fish. Soc. India. V. 8. P. 13–18.

Davenport J., Matin A.K.M.A. 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidae, Pisces) // J. Fish Biol. V. 37. P. 175–184.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x>

Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95. № 3. P. 692–718.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14005>

Graham J.B. 1997. Air-breathing fishes: evolution, diversity, and adaptation. San Diego: Acad. Press, 299 p.

Liem K.F. 1987. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by teleosts // Fieldiana Zool. V. 37. P. 1–29.

Linke H. 1992. Labyrinth fish: the bubble nest builders, their identification, care and breeding. Melle: Tetra Press, 174 p.

Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Lett. V. 9. № 6. P. 645–651.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x>

Perera P.A.C.T., Kodithuwakku K.A.H.T., Sundarabarathy T.V., Edirisinghe U. 2013. Captive breeding of *Anabas testudineus* (climbing perch) under semi-artificial conditions for the mass production of fish seed for conservation and aquaculture // Insight Ecol. V. 2. № 2. P. 8–14.
<https://doi.org/10.5567/ECOLOGY-1K.2013.8.14>

Sayer M.D.J., Davenport J. 1991. Amphibious fish: why do they leave water? // Rev. Fish Biol. Fish. V. 1. № 2. P. 159–181.

Smith H.M. 1945. The freshwater fishes of Siam, or Thailand // Bull. U.S. Nat. Mus. V. 188, 622 p.
<https://doi.org/10.5479/si.03629236.188.1>

УДК 597.08

ВОЗРАСТ И РОСТ КРАСНОМОРСКОЙ ЗУБАТОЙ БАРАБУЛИ *PARUPENEUS FORSSKALI* ИЗ ЗАЛИВА ИСКЕНДЕРУН, СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ[#]

© 2021 г. Дж. Туран^{1, 2, *}, А. Эргенлер^{1, 2}, А. Догду^{1, 2}, Ф. Туран^{1, 2}

¹Технический университет Искендеруна, Хатай, Турция

²Общество науки и природы, Хатай, Турция

*E-mail: cetal.turan@iste.edu.tr

Поступила в редакцию 17.12.2020 г.

После доработки 26.02.2021 г.

Принята к публикации 01.03.2021 г.

Исследовали возрастной состав и параметры роста красноморской зубатой барабули *Parupeneus forsskali*, пойманной в заливе Искендерун на северо-востоке Средиземного моря. Всего было проанализировано 207 особей общей длиной от 113 до 264 мм. В уловах преобладали самцы (1.00 : 2.34). Определение возраста, который варьировал от 0 до 5 лет, проводили с использованием отолитов (сагитта). В популяции преобладали особи в возрасте 3 лет (71.73%). Значения коэффициента b для соотношения длина–масса тела были больше 3: 4.15 – для самок, 3.26 – для самцов и 3.53 – для рыб обоих полов. Проведена оценка параметров роста Бергаланфи – самки: $L_{\infty} = 358.5$ мм, $k = 0.122$ год⁻¹, $t_0 = -3.90$; самцы: $L_{\infty} = 383.5$ мм, $k = 0.131$ год⁻¹, $t_0 = -3.25$; оба пола: $L_{\infty} = 479.2$ мм, $k = 0.085$ год⁻¹, $t_0 = -3.88$. Индекс эффективности роста (Φ) рассчитан для самок, самцов и рыб обоих полов и составил соответственно 2.19, 2.28 и 2.29. Длина тела при массовом наступлении половой зрелости (TL_{50}) у обоих полов *P. forsskali* составила 189 мм.

Ключевые слова: красноморская зубатая барабуля, *Parupeneus forsskali*, возраст, рост, Средиземное море.

DOI: 10.31857/S0042875221050180

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5:591.48.612.8

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК У РЫБ С ХРОНИЧЕСКОЙ АНОСМИЕЙ И ЭНУКЛЕАЦИЕЙ

© 2021 г. Г. В. Девицина*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: gdevicina@mail.ru

Поступила в редакцию 13.07.2020 г.

После доработки 30.07.2020 г.

Принята к публикации 30.07.2020 г.

С помощью сканирующей электронной микроскопии изучена структура апикальной поверхности эпидермальных клеток в коже головы и в эпителии ротовой полости особей карпа *Cyprinus carpio* — интактных и с хронической ольфакторной и зрительной деафферентацией. Показано, что сенсорно депривированные рыбы отличаются от интактных значительными изменениями в морфологии апикальной поверхности эпидермальных клеток. На апикальной поверхности клеток нарушается правильный кольцевидный рисунок, но появляются сложные фигуры или пластинчатые разрастания кольцевидных гребней. Характер расположения и ориентации, а также плотность распределения и форма рисунка на апикальной поверхности даже соседних клеток могут быть совершенно различными. Высокая концентрация клеток с модифицированной апикальной поверхностью отмечена в сенсорных зонах вкусовой и тактильной рецепции. Изменения имеют сходный характер у эпидермальных клеток кожи и клеток эпителия ротовой полости. Индивидуальная специфика структурных изменений эпидермальных клеток не выявлена. Обсуждается возможная взаимосвязь изменений апикальной поверхности эпидермальных клеток с активацией системы кожной рецепции и других сенсорных систем.

Ключевые слова: карп *Cyprinus carpio*, сенсорные системы, механорецепция, эпидермальные клетки, сенсорная депривация.

DOI: 10.31857/S0042875221050039

Разные сенсорные системы рыб функционируют в комплексе, обеспечивая полисенсорность различных форм поведения (Павлов, Касумян, 1990; Devitsina, 2003). Однако в силу определённых условий существования функция отдельных систем может быть ограничена или утрачена. В таких случаях оставшиеся интактными сенсорные структуры могут проявлять признаки морфофункциональной активации, направленной на компенсацию дефицита информации (Девицина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). Хроническое выключение сенсорных систем дистантного действия (зрительной и обонятельной) у рыб разных видов приводит к сходной адаптивной реакции вкусовой системы. Вкусовые рецепторы у рыб могут располагаться не только в эпителии ротовой полости, но и в наружных покровах головы и тела. Адаптивная реакция выражается в гипертрофии вкусового рецепторного аппарата и активации нейронов вкусовых центров мозга (Девицина, 2006; Девицина и др., 2010, 2015).

Можно полагать, что потеря важнейших для поведения сенсорных каналов дистантного действия не всегда может полностью компенсиро-

ваться активацией только одной системой контактного действия — вкусовой. У рыб одним из хорошо развитых сенсорных каналов контактного действия является тактильная рецепция, которая играет большую роль в регуляции поведения многих видов (Kasumyan, 2011). В коже головы карповых рыб (Cyprinidae) обнаружена высокая тактильная чувствительность, которая представлена рецепторами тонального и фазного типов (Девицина, Лапшин, 2016). Тактильная чувствительность на латеральной, дорсальной и вентральной стороне головы карпа *Cyprinus carpio* распределяется не равномерно, а по зонам. Наиболее чувствительные зоны находятся около ротовой полости. Уровень тактильной чувствительности на голове карпа снижается в rostrocaudальном и в ventrodorsальном направлении, что имеет определённую биологическую значимость (Девицина, Лапшин, 2020). В связи с этим особый интерес представляет изучение морфологии апикальной поверхности клеток кожи на голове карпа.

У рыб тактильная рецепция совместно с другими видами кожной рецепции образует сложный осязательный комплекс, или сомато-висцераль-

ную систему (Kasumyan, 2011). Общее свойство рецепторов сомато-висцеральной системы рыб заключается в том, что они не являются элементами сенсорных органов, а рассредоточены диффузно по всему телу. Восприятие внешних механических воздействий происходит через непосредственный контакт кожи с внешней средой (Windsor et al., 2008). Структурами, воспринимающими внешние стимулы, являются клетки поверхностного слоя эпидермиса. Поверхностные эпидермальные клетки позвоночных поляризованы, их апикальная часть морфологически и функционально отличается от базальной части (Елисеев и др., 1972). Через апикальную поверхность эпидермальных клеток идёт восприятие внешних стимулов, в том числе и механических.

Специфика кожного канала сенсорной информации, находящегося на границе организма с внешней средой, как у наземных позвоночных, так и у рыб связана и с защитной функцией (Ильинский, 1967; Трубочёв, Василевский, 1976; Kasumyan, 2011). Вопрос о том, какие именно структуры кожи связаны с восприятием тех или иных видов механических воздействий, остаётся пока ещё недостаточно выясненным. Морфологические и функциональные особенности кожной механорецепции и возможности её изменчивости, в том числе в результате полисенсорного дефицита, являются мало исследованным разделом проблемы сенсорных адаптаций.

Цель настоящей работы – изучить влияния хронического выключения сенсорных систем дистантного действия (зрительной и обонятельной) на морфологические особенности апикальной поверхности эпидермальных клеток в тактильно чувствительных зонах, в зонах вкусовой рецепции на поверхности головы и в выстилке ротовой полости рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования являлись семь особей карпа – (четыре опытные и три контрольные), которые в начале эксперимента имели длину 10–12 см. Опытных рыб подвергли двухсторонней аносмии с помощью термокаутера, а спустя 5 сут – двусторонней энуклеации через небольшой надрез роговицы. Опытные рыбы получили анестезию с гипотермией и легко перенесли обе операции: через 1 сут после операции они свободно плавали в аквариуме в поисках корма. Оперированных и интактных рыб содержали в одинаковых условиях при температуре 15–17°C и кормили личинками комаров (*Chironomidae*).

Через 7 мес. после операций фиксировали образцы кожи, взятые с одинаковых участков головы у каждой из интактных и опытных рыб – это кожа на латеральной стороне головы между орга-

ном обоняния и верхней губой, на верхней губе в её латеральной и в центральной частях, а также на малом усике. На вентральной стороне головы образцы кожи брали в центральной части нижней губы и в гулярной зоне рядом с нижней губой. Всего исследовали 25 образцов кожи от контрольных рыб и 33 от опытных рыб. В ротовой полости образцы эпителия брали в максиллярной и в мандибулярной зонах. У контрольных рыб взяли девять образцов эпителия, у опытных – 12.

Образцы фиксировали 2,5%-ным раствором глютарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4). Отмывку фиксатора проводили тем же буфером с добавлением сахарозы. Затем образцы обезжизивали в батарее этанол–ацетон и высушивали на аппарате Hitachi HCP-1. Методика обработки описана ранее (Девичина, 1990). Образцы, наклеенные на латунные столики, напыляли смесью золота с палладием. Морфологию апикальной поверхности эпидермальных клеток изучали с помощью электронных сканирующих микроскопов CamScan S2 или JSM-6380LA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интактные рыбы. На поверхности кожи головы карпа в выделенных ранее сенсорных зонах по критерию тактильной чувствительности (Девичина, Лапшин, 2020) эпидермальные клетки имеют одинаковый характерный кольцевидный рисунок, образованный рёбрами на их апикальной поверхности (рис. 1). Характерный кольцевидный рисунок на поверхности клеток присутствует в эпителии губ, в коже каудальнее губ, на челюстном усике, в том числе вблизи пор вкусовых почек (рис. 1а, 1б, 1г). На поверхности эпителия околоротовых зон видны вершины многочисленных одиночных хемосенсорных клеток.

В ротовой полости карпа эпидермальные клетки максиллярной и мандибулярной зон образуют небольшие возвышения и окружают вкусовые почки. Апикальная поверхность эпидермальных клеток, расположенных вокруг вкусовых почек и между ними, имеет хорошо выраженный характерный кольцевидный рисунок – такой же, как у клеток снаружи (рис. 1в).

Сенсорно депривированные рыбы. В коже головы карпа на апикальной поверхности эпидермальных клеток кольцевидный рисунок нарушен. От кольцевидных гребней сохраняются многочисленные фрагменты разной длины и формы. В целом на апикальной поверхности клеток образуется сложный и варьирующий по форме рисунок (рис. 2). Расположение и ориентация, а также плотность распределения, форма и размеры фрагментов гребней, даже у соседних клеток, могут быть совершенно различными (рис. 2а). Наиболее распространённые формы модификации апи-

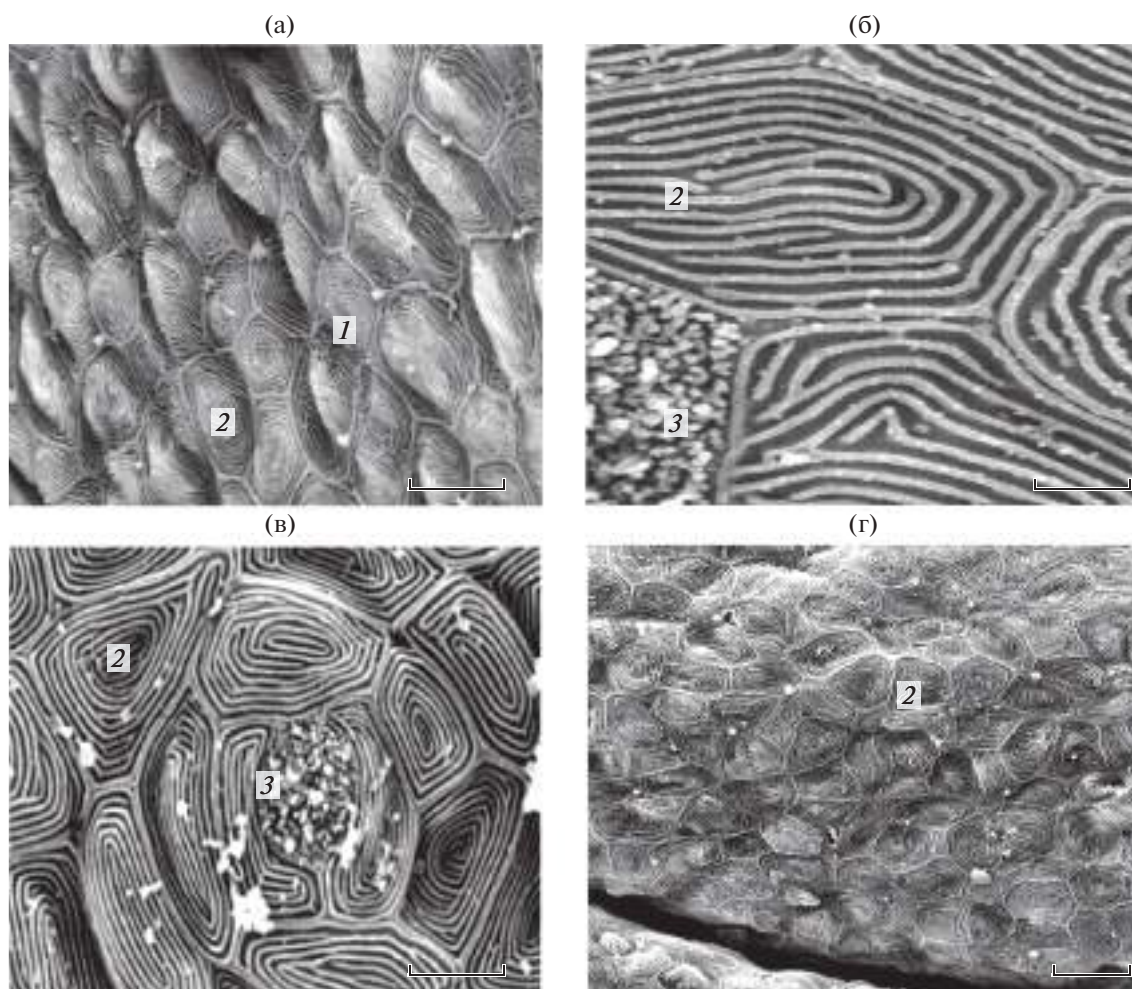


Рис. 1. Апикальная поверхность эпидермальных клеток у интактных особей карпа *Cyprinus carpio*: а – между верхней губой и органом обоняния, б – около вкусовой почки в средней части малого усика, в – около вкусовой почки в максиллярной зоне ротовой полости, г – на каудальном краю верхней губы. 1 – микровиллы одиночных хемосенсорных клеток, 2 – обычный кольцевидный рисунок, 3 – вкусовая почка. Масштаб, мкм: а – 30, б – 2, в – 20, г – 10.

кальной поверхности клеток: фрагментарный и точечный рисунки (рис. 2б, 2г), пластинчатые разрастания (рис. 3а, 3б).

Высокие плоские пластинчатые разрастания заменили гребни апикальной мембраны клеток. В отличие от других форм модификации, они сохранили кольцевидное распределение, соответствующее расположению гребней. Пластины могут варьировать по высоте на соседних клетках и в пределах одной клетки. Апикальная мембрана этих клеток с высокими кольцевидно расположенными пластинами может выгибаться, образуя возвышения, или прогибаться внутрь, образуя углубления (рис. 3а, 3б). Клетки с пластинчатыми разрастаниями образуют скопления в коже латеральной и вентральной поверхности головы. Клетки с пластинчатым рисунком не перемежаются с клетками, имеющими фрагментарный или точечный рисунок (рис. 3).

Клетки с фрагментарным рисунком особенно многочисленны в зонах кожи с вкусовыми почками. Разнообразные клетки этого типа окружают все выявленные вкусовые почки погружённого и непогружённого типов. Клетки с модифицированной апикальной мембраной составляют эпителий вкусовых сосочков и эпителий кожи, окружающей вкусовые сосочки. Скопления этих модифицированных клеток многочисленны на поверхности верхней и нижней губ, в коже около губ, в эпителии усика (рис. 2б, 2г). В коже гулярной зоны и около губ часто встречаются скопления эпидермальных клеток с модификацией точечного типа. Многочисленные клетки с фрагментарным и точечным рисунком часто располагаются рядом (рис. 3в, 3г).

Скопления клеток с пластинчатыми структурами часто располагаются в коже около и каудальнее ротовых зон, где встречаются редкие вку-

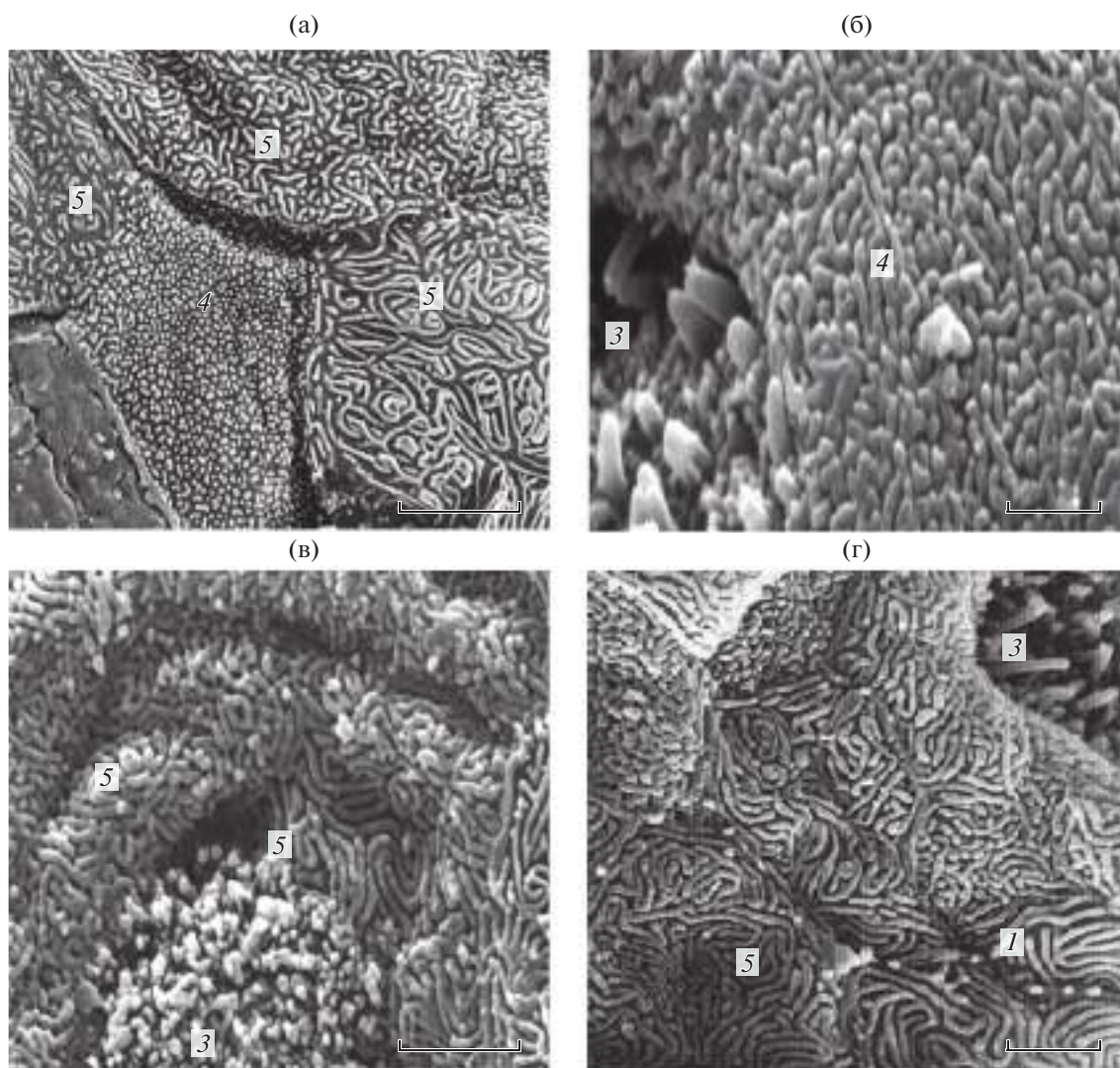


Рис. 2. Разнообразие морфологических изменений апикальной поверхности эпидермальных клеток во вкусовых зонах головы карпа *Cyprinus carpio* с хронической ольфакторной и зрительной деафферентацией: а – четыре эпидермальные клетки с разным рисунком апикальной поверхности в коже верхней губы; б – вкусовая почка на верхней губе, окружённая эпидермальными клетками с модифицированной апикальной поверхностью; в – вкусовая почка в максиллярной зоне ротовой полости, окружённая клетками с модифицированной апикальной поверхностью; г – вкусовая почка в базальной части малого усика, окружённая эпидермальными клетками с модифицированной апикальной поверхностью. 4 – точечный рисунок, 5 – фрагментарный рисунок, ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб, мкм: а – 5, б – 20, в – 3, г – 10.

совые почки, а также в зонах без вкусовых почек. Это значительные площади кожи латеральной стороны головы роstralнее обонятельного мешка, кожа каудального края губ, кожа вентральной стороны рядом с гулярной зоной. В коже головы сохранились также значительные площади с клетками обычного типа с обычным характерным кольцевидным рисунком на апикальной поверхности.

В ротовой полости оперированных рыб эпителий претерпел те же изменения, что и наружный эпителий. Обкладочные клетки вкусовых почек, клетки вкусовых сосочков и клетки эпителия между вкусовыми сосочками имеют модифицированную апикальную поверхность с фрагмен-

тарным рисунком (рис. 2в). Клетки с пластинчатыми разрастаниями не выявлены. В зонах эпителия без вкусовых почек находятся скопления клеток с обычным кольцевидным рисунком.

Сравнение эпидермальных клеток у четырёх оперированных рыб показало отсутствие индивидуальных различий в структурных изменениях на апикальной поверхности во всех исследованных участках кожи головы и эпителия ротовой полости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Эпидермальные клетки кожи рыб разных видов имеют однотипную классическую структуру

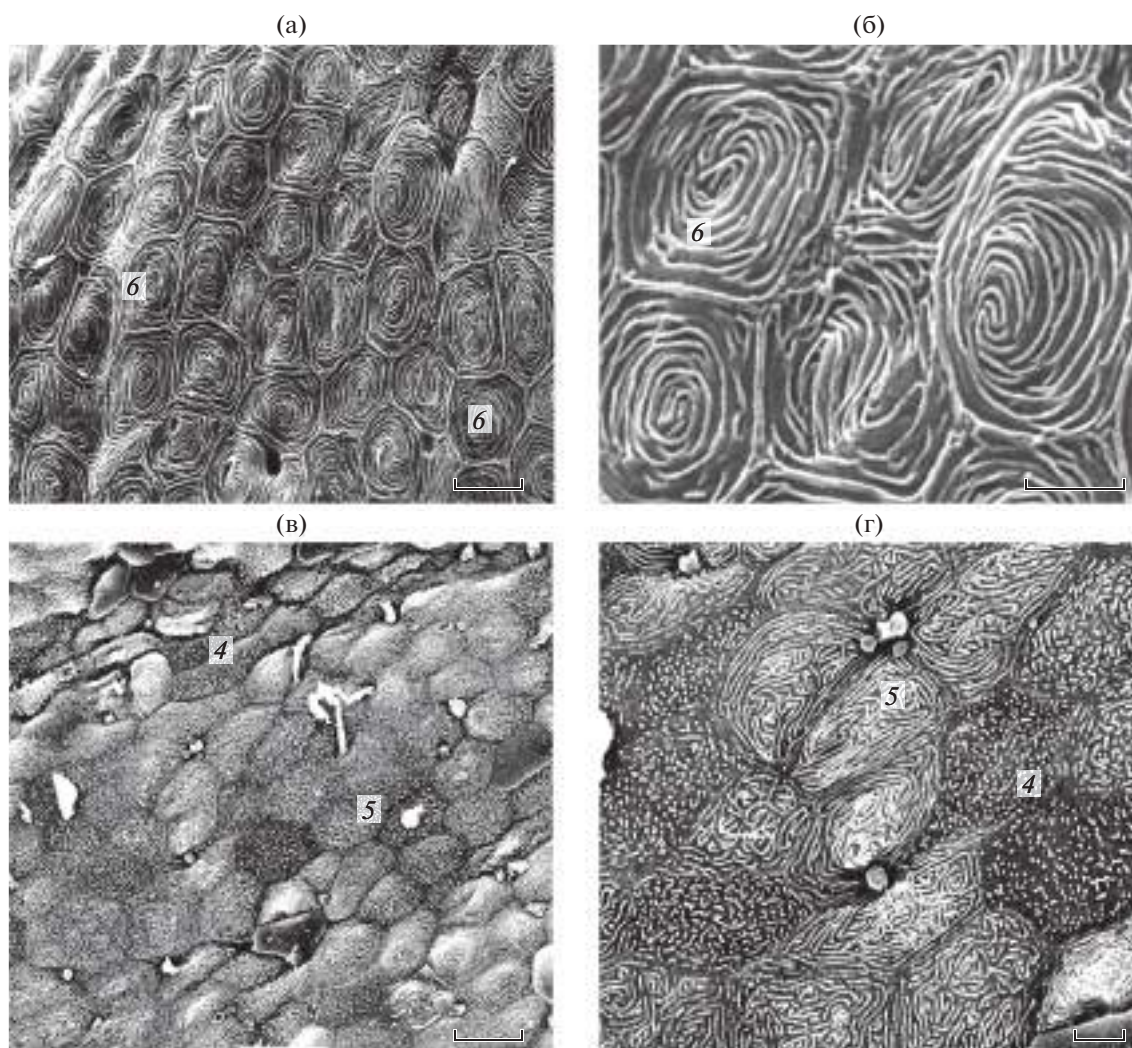


Рис. 3. Модифицированная апикальная поверхность эпидермальных клеток кожи в тактильно чувствительных зонах головы карпа *Cyprinus carpio* с хронической ольфакторной и зрительной деафферентацией: а – клетки с кольцевидными разрастаниями гребней и с изменением формы апикальной поверхности на латеральной стороне головы каудальнее верхней губы, б – апикальная поверхность эпидермальных клеток с пластинчатыми кольцевидными разрастаниями, в – клетки с различными модификациями апикальной поверхности на вентральной стороне головы в гулярной зоне, г – апикальная поверхность эпидермальных клеток с точечным и закрученным рисунком. б – пластинчатый кольцевидный рисунок; ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб, мкм: а – 30, б – 5, в – 20, г – 5.

апикальной поверхности, которая несёт многочисленные кольцевидные гребни (Devitsina, 2005; Девицина, Головкина, 2008, 2011, 2018). Такая структура поверхности эпидермальных клеток генетически закреплена и у наземных позвоночных животных (Елисеев и др., 1972; Трубочёв, Василевский, 1976). Эпидермальные клетки кожи, в частности их апикальная поверхность, выполняют пограничные функции, защищая организм от непосредственных воздействий внешней среды. Важным свойством эпидермальных клеток является также их способность передавать к многочисленным рецепторным структурам (свободные нервные окончания, клетки Меркеля и др.), на-

ходящимся в коже, внешние механические воздействия различного происхождения (Уолл, 1964; Whitear, 1971; Kasumyan, 2011).

Экспериментально показано, что у карповых рыб тактильная рецепция особенно хорошо развита в коже головы, где она имеет зональное распределение. Околоротовые зоны, которые включают поверхность губ и кожи каудальнее губ, обладают наиболее высокой тактильной чувствительностью (Девицина, Лапшин, 2020). Морфологическое изучение поверхности клеток кожи головы в зонах с различной тактильной чувствительностью у интактного карпа показало, что эпидермальные клетки на своей апикальной по-

верхности во всех зонах имеют сходное кольцевидное расположение гребней. Однако эпидермальные клетки в тех же тактильных зонах головы у сенсорно депривированных рыб видоизменены. На апикальной поверхности клеток появились кольцевидно расположенные пластины разного размера. Появление высоких пластинчатых разрастаний, которые увеличивают площадь апикальной поверхности и могут быть подвижны, вероятно, способствует повышению чувствительности кожи к стимулам касательного и гидродинамического характера. Особенно высокий уровень осозательной чувствительности кожи обнаружен у астианакса *Astyanax fasciatus* – обитателя пещерных водоёмов (Windsor et al., 2008). Подобные морфологические изменения эпидермальных клеток обнаружены и у слепых пещерных особей астианакса *A. mexicanus*. В отличие от карпа у астианакса пластинчатые разрастания на эпидермальных клетках встречаются как на поверхности кожи, так и во вкусовых зонах ротовой полости (Девидина, Головкина, 2018). По-видимому, в условиях сенсорного дефицита у рыб разных видов в апикальной мембране эпидермальных клеток могут происходить сходные морфологические изменения и, в том числе, изменения адаптивной механосенсорной направленности.

Вместе с тем распределение и характер модификации апикальной мембраны клеток могут иметь и видовую специфику. Так, сенсорно депривированные карпы отличаются от слепого астианакса изменениями в коже вкусовых зон наружной и ротовой локализации. Отличия заключаются в полном исчезновении у карпа обычного кольцевидного рисунка на эпидермальных клетках во вкусовых зонах и замене его на рисунок фрагментарного или точечного типа. У слепого астианакса чаще появляются пластинчатые модификации поверхности эпидермальных клеток. Столь существенные изменения структуры апикальной мембраны могут изменять и её свойства, такие как упругость, эластичность, подвижность, связанные с выполнением различных функций кожей у рыб (Романенко, 2001).

У карпа зоны эпидермиса с различным характером чувствительности и, возможно, с различной иннервацией, имеют различное распределение модифицированных эпидермальных клеток. Так, в зонах с повышенной тактильной чувствительностью и рядом с ними находятся большие скопления клеток с пластинчатой модификацией апикальной поверхности (Девидина, Лапшин, 2020). В зонах, содержащих скопления вкусовых почек, эпидермальные клетки имеют на апикальной поверхности модификации фрагментарного рисунка. Особенности распределения эпидермальных клеток с различными структурными изменениями апикальной поверхности в коже голо-

вы и в ротовой полости карпа дают основания предполагать их функциональную и, возможно, адаптивную направленность.

Ранее было показано, что хроническая депривация сенсорных систем дистантного действия у рыб приводит к морфологической гипертрофии рецепторного аппарата контактного действия – вкусовых рецепторов наружной и ротовой локализации (Девидина, 2006; Девидина и др., 2015). Обнаружено также, что у карпа с хронической аносмией повышается чувствительность кожной хеморецепции и вкусовой рецепции (Касумян, Марусов, 2007; Chervova, Lapshin, 2010; Kasumyan, Sidorov, 2010).

Результаты настоящей работы показали, что у карпа хроническая депривация основных систем дистантного действия (зрительной и обонятельной) приводит к значительным морфологическим изменениям структуры апикальной поверхности эпидермальных клеток в коже головы. При этом разные зоны головы различаются характером морфологических изменений эпидермальных клеток. Это даёт основание предполагать существование и функциональных различий между зонами разной локализации. Известно, что околоротовые зоны кожи у карпа имеют особенно интенсивную иннервацию со стороны тройничного нерва, который является проводником полисенсорной информации, в том числе и тактильной рецепции (Whitear, 1971; Belousova et al., 1983; Puzdrowski, 1987). Одновременная активация рецепторных структур и центральных проекций вкусовой и тактильной чувствительности свидетельствует о взаимодействии этих систем и подтверждается рядом морфологических и физиологических исследований (Herrick, 1906; Kiyohara et al., 1986; Marui et al., 1988; Devitsina, 2003; Patterson, 2007).

Значительные изменения структуры апикальной мембраны эпидермальных клеток в условиях зрительного и ольфакторного дефицита можно рассматривать как отражение сложной компенсаторной реакции со стороны тактильной рецепции. По-видимому, у рыб эпидермальные клетки обладают высоким потенциалом морфологической адаптивной изменчивости. Морфологические признаки активации тактильных функций кожи у зрительно и ольфакторно депривированных рыб свидетельствуют о взаимодействии кожной тактильной системы с сенсорными зрительной и обонятельной системами. Взаимодействие этих сенсорных систем дистантного и контактного действия проявляется и у наземных позвоночных (Смит, 2005; Patterson, 2007). У слепых рыб при отсутствии зрительной рецепции ориентация в пространстве осуществляется с помощью боковой линии, а также возможна при активации осозательной, тактильной чувствительности эпидермальных клеток с различными формами модификации их апикальной мембраны.

Таким образом, можно полагать, что зрительная и обонятельная депривация рыб вызывает значительные морфологические и, возможно, функциональные изменения эпидермальных клеток разной локализации. Изменения могут иметь адаптивный характер и сохраняться в течение длительного времени. Выявленные изменения эпидермальных клеток проявляются в коже наружных сенсорных зон и в эпителии ротовой полости. Изменения морфологии апикальной поверхности эпидермальных клеток в условиях хронического выключения зрительной и обонятельной рецепции у рыб отражают компенсаторную активацию системы кожной тактильной рецепции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность Е.А. Марусову (МГУ) за предоставленные объекты исследования и проведение операций аносмии и энуклеации, А.О. Касумяну (МГУ) за ценные замечания и деятельное участие в обсуждении результатов работы. Глубокую благодарность автор выражает сотрудникам лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ за техническую поддержку и помощь в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы “Ведущие научные школы” (НШ–2666.2014.4) раздела № 0708 в программе МГУ “Истина”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девущина Г.В. 1990. Исследование морфологии хемосенсорных систем // Сенсорная физиология морских рыб (методические аспекты). Мурманск: Апатиты. С. 7–10.
- Девущина Г.В. 2006. Адаптивная изменчивость рецепторного отдела вкусовой системы карпа (*Cyprinus carpio* L.) после хронической аносмии // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 42. № 6. С. 589–594.
- Девущина Г.В., Головкина Т.В. 2008. Морфология вкусового аппарата ротовой полости наваги *Eleginus navaga* L. и трески *Gadus morhua maris albi* Der. (Gadidae, Teleostei) // Сенсорные системы. Т. 22. № 1. С. 70–86.
- Девущина Г.В., Головкина Т.В. 2011. Вкусовой аппарат у молоди радужной форели *Parasalmo* (= *Oncorhynchus mykiss* Walb. // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 113–123.
- Девущина Г.В., Головкина Т.В. 2018. Структурная организация вкусового аппарата у харациновых рыб (Characidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 53–66.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218010071>
- Девущина Г.В., Лапшин Д.Н. 2016. Тактильная рецепция наружных покровов головы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) // ДАН. Т. 466. № 4. С. 493–495.
<https://doi.org/10.7868/S0869565216040253>
- Девущина Г.В., Лапшин Д.Н. 2020. Неинвазивное электрофизиологическое исследование тактильной чувствительности у карповых рыб (Cyprinidae) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 56. № 4. С. 303–313.
<https://doi.org/10.31857/S004445292004004X>
- Девущина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие сенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи со-времен. биологии. Т. 127. № 4. С. 387–395.
- Девущина Г.В., Ружинская Н.Н., Гдовский П.А. 2010. Влияние хронической аносмии на морфофункциональные показатели первичных центров вкусовой системы карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 46. № 4. С. 321–329.
- Девущина Г.В., Головкина Т.В., Лобырев Ф.С. 2015. Взаимодействие интраоральной вкусовой подсистемы с сенсорными системами дистантного действия у рыб // Сенсорные системы. Т. 20. № 3. С. 201–212.
- Елисеев В.Г., Афанасьева Ю.И., Конаева Ю.Н., Юрина Н.А. 1972. Гистология. М.: Медицина, 616 с.
- Ильинский О.Б. 1967. Вопросы физиологии сенсорных систем: механорецепторы. Л.: Наука, 84 с.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Там же. Т. 3. Вып. 5. С. 720–732.
- Романенко Е.В. 2001. Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: Тов. науч. изд. КМК, 411 с.
- Смит К. 2005. Биология сенсорных систем. М.: Бином. Лаборатория знаний, 583 с.
- Трубачёв В.В., Василевский Н.Н. 1976. Кожная сенсорная система // Физиология сенсорных систем / Под ред. Батуева А.С. М.: Медицина. С. 232–260.
- Уолл П. 1964. Две системы передачи кожных ощущений // Теория связи в сенсорных системах. М.: Наука. С. 166–180.
- Belousova T.A., Devitsina G.V., Malyukina G.A. 1983. Functional peculiarities of fish trigeminal system // Chem. Senses. V. 8. № 2. P. 121–130.
- Chervova L.S., Lapshin D.N. 2010. The effect of olfactory deprivation on the thresholds of sensitivity of skin chemoreceptors of carp (*Cyprinus carpio* L.) // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 1030–1035.
<https://doi.org/10.1134/S0032945210110081>
- Devitsina G.V. 2003. On the chemosensory systems interaction in fish // Ibid. V. 43. Suppl. 1. № 8. P. S214–S227.
- Devitsina G.V. 2005. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fish // Ibid. V. 45. Suppl. 2. S286–S306.
- Herrick C.J. 1906. On the centers for taste and touch in the medulla oblongata of fishes // J. Comp. Neurol. V. 16. P. 403–439.
- Kasumyan A.O. 2011. Tactile reception and behavior of fish // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1035–1103.
- Kasumyan A.O., Sidorov S.S. 2010. Behavior of gustatory testing of food objects in the carp (*Cyprinus carpio*) in the norm and at chronic anosmia // Ibid. V. 50. № 11. P. 1043–1059.
- Kiyohara S., Houman H., Yamashita S. et al. 1986. Morphological evidence for a direct projection of trigeminal nerve

- fibers to the primary gustatory center in the catfish, *Plotosus anguilaris* // Brain Res. V. 379. P. 353–368.
- Marui T., Caprio J., Kiyohara S., Kasahara Y. 1988. Topographical organization of taste and tactile neurons in the facial lobe of the sea catfish, *Plotosus lineatus* // Ibid. V. 446. P. 178–182.
- Patterson M. 2007. Seeing with the hands, touching with the eyes: vision, touch and the enlightenment spatial imaginary // Senses Soci. V. 1. № 2. P. 225–243.
- Puzdrowski R.L. 1987. The peripheral distribution and central projections of the sensory rami of the facial nerve in the goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Neurol. V. 259. № 3. P. 382–392.
<https://doi.org/10.1002/cne.902590306>
- Whitear M. 1971. Cell specialization and sensory function in fish epidermis // J. Zool. V. 163. P. 237–264.
- Windsor S.P., Tan D., Montgomery J.C. 2008. Swimming, kinematics and hydrodynamics imaging in the blind Mexican cave fish (*Astyanax fasciatus*) // J. Exp. Biol. V. 211. P. 2950–2959.
<https://doi.org/10.1242/jeb.020453>

УДК 597.553.2.591.147.046

СОДЕРЖАНИЕ КОРТИЗОЛА И АКТИВНОСТЬ Na^+/K^+ -АТФАЗЫ ПРИ АДАПТАЦИИ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) К ИЗМЕНЕНИЮ СОЛЁНОСТИ СРЕДЫ

© 2021 г. Н. Н. Немова¹, Е. И. Кяйвяряйнен¹, Н. Л. Рендаков^{1, *},
К. М. Никерова², Д. А. Ефремов¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

²Институт леса Карельского научного центра РАН – ИЛ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: nrend@mail.ru

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.

После доработки 28.10.2020 г.

Принята к публикации 02.11.2020 г.

В эксперименте получены новые данные об изменении активности Na^+/K^+ -АТФазы и уровня кортизола у покинувшей нерестовые гнёзда (р. Ольховка, бассейн Белого моря) молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при перемещении её из пресной воды в морскую (25‰) и обратно. Развитие устойчивости к повышенной солёности у молоди горбуши сопровождается активацией Na^+/K^+ -АТФазы через 1 и 24 ч пребывания в морской воде и повышением содержания кортизола через 1 ч данной экспозиции с последующим возвращением к исходному уровню через 24 ч. Полученные результаты свидетельствуют о готовности молоди горбуши к покатной миграции в морскую среду сразу после выхода из нерестовых гнёзд. При последующем перемещении рыб из солёной воды в пресную через 24 ч активность Na^+/K^+ -АТФазы и содержание кортизола у них снижается, что может свидетельствовать о пластичности осморегуляторной реакции смолтов горбуши.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, солёность среды, смолтификация, кортизол, Na^+/K^+ -АТФаза, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875221050131

Возраст, в котором разные виды лососёвых (Salmonidae) начинают покатную миграцию, значительно различается. Большинство анадромных видов лососёвых после вылупления проводят в реке от одного года до нескольких лет, пока не достигнут длины 10–15 см (McCormick, Saunders, 1987). Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* и кета *O. keta* относятся к видам, для которых характерна ранняя смолтификация; они приобретают устойчивость к солёной среде ко времени выхода из гнёзд и вскоре после рассасывания желточного мешка мигрируют в морскую воду (Sackville et al., 2012; Gallagher et al., 2013; McCormick, 2013).

Кортизол обладает как глюко-, так и минералокортикоидной активностью (Bern, Madsen, 1992; Sturm et al., 2005) и участвует в регуляции широкого спектра физиологических процессов рыб, включая осморегуляцию (Mommsen et al., 1999; Das et al., 2018). У лососёвых рыб при смолтификации установлена гиперактивность интерренальных клеток, вырабатывающих кортизол (McCormick, 2013), который приводит к повышению активности Na^+/K^+ -АТФазы (НКА) и устойчивости к изменению солёности (Varsamos et al.,

2005). Повышение активности НКА при смолтификации необходимо для поддержания ионного гомеостаза и, соответственно, для выживания рыб в гиперосмотических условиях (Folmar, Dickhoff, 1980; Blanco, Mercer, 1998). В жабрах рыб НКА локализуется в основном в мембранах специализированных клеток (ионоцитов) и состоит из субъединиц, по-разному реагирующих на осмотические изменения и акклимацию к солёности (Richards et al., 2003; Liao et al., 2009; Madsen et al., 2009). Так, субъединица $\alpha 1a$ НКА лососёвых преимущественно экспрессируется в пресной воде, а $\alpha 1b$ – в морской (Richards et al., 2003; McCormick et al., 2009). Дифференцировка ионоцитов в жабрах регулируется кортизолом (Wong, Chan, 2001; Sakamoto, McCormick, 2006; Cruz et al., 2013), который у эвригалинных видов рыб участвует в адаптации как к солёной, так и к пресной воде (Wendelaar Bonga, 1997; McCormick, 2001).

Цель данной работы – изучить изменения уровня кортизола и активности Na^+/K^+ -АТФазы у молоди горбуши при переносе её из пресной воды в морскую и обратно, а также выявить способ-

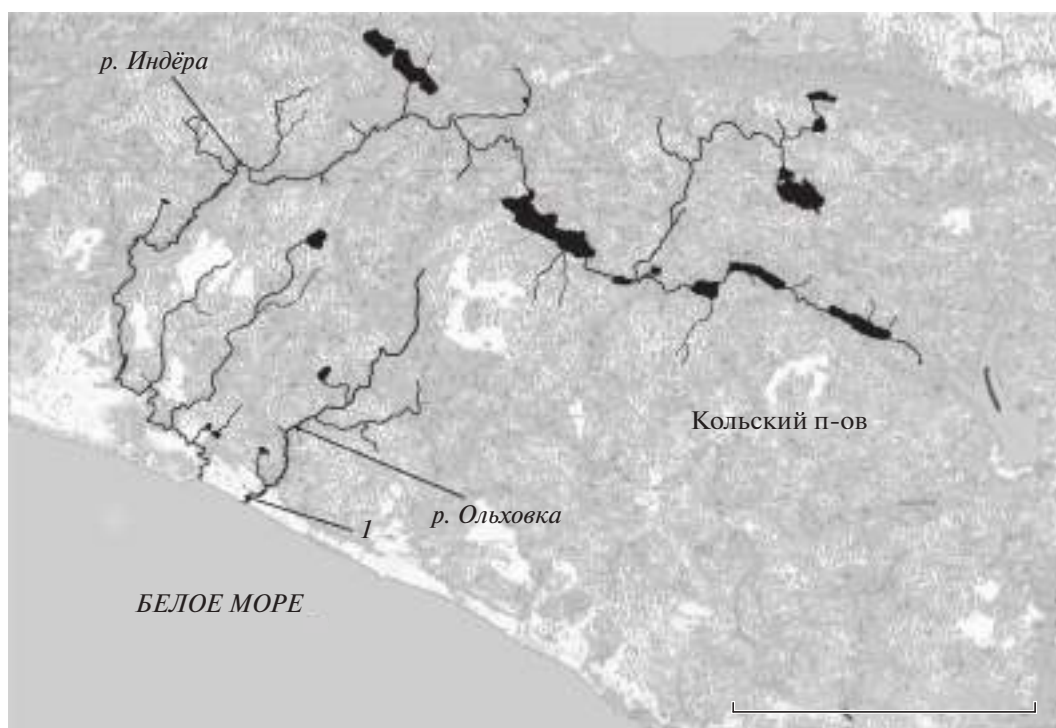


Рис. 1. Карта-схема района проведения исследований: 1 – место отлова мальков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. Масштаб: 10 км.

ность к гипоосморегуляции, необходимой для обитания молоди в морской среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Схема эксперимента. Ювенильных особей (смолтов) горбуши с остатками желточного мешка отловили 20.06.2019 г. в р. Ольховка (рис. 1) и поместили в установленный в русле садок. На следующий день из садка отобрали контрольную пробу (20 экз.), которую, как и последующие, зафиксировали в жидком азоте и хранили в лаборатории при -80°C до начала анализа. Остальных рыб поместили в ёмкость с морской водой из Белого моря (25‰). Через 1 и 24 ч после перевода в морскую воду отловили и заморозили по 20 экз.

Длина и масса молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, использованной в эксперименте (число рыб – 10 экз.)

Группа	Длина (TL), см	Масса, г
Контроль (пресная вода)	3.20 ± 0.03	0.140 ± 0.004
Эксперимент:		
– морская вода, 1 ч	3.16 ± 0.03	0.140 ± 0.002
– морская вода, 24 ч	3.18 ± 0.04	0.140 ± 0.009
– пресная вода, 24 ч	3.20 ± 0.02	0.140 ± 0.001

Оставшихся мальков пересадили в ёмкость с пресной водой и через 24 ч взяли пробу для анализа.

Перемещение рыб из одной среды в другую осуществляли при минимальном стрессовом воздействии с учётом методических рекомендаций при проведении исследований (Guidelines..., 2014). На дне каждой ёмкости находилась сетка, которую аккуратно поднимали, чтобы доставить к поверхности всех рыб и переместить необходимое их количество в соседнюю ёмкость. Для предотвращения механического травмирования к границам ёмкостей был присоединён пластиковый “мост”, погружённый в воду ёмкости-приемника (эта ёмкость находилась под наклоном). В ходе эксперимента в ёмкости с мальками горбуши подавали воздух с помощью компрессора Sera air 275R. Гибель рыб в процессе эксперимента не наблюдали. Измерение общей длины (TL) и массы проводили у половины особей из каждой экспериментальной группы (у той её части, которая была использована для определения активности Na^+/K^+ -АТФазы). Во всех выборках особи имели сходную длину и массу (таблица).

Определение концентрации кортизола проводили индивидуально у 10 особей из каждой экспериментальной группы. Не размораживая, 1 экз. горбуши помещали в пластиковую пробирку объёмом 2 мл, в которую предварительно наливали 1 мл смеси для экстракции кортизола (этилацетат : эта-

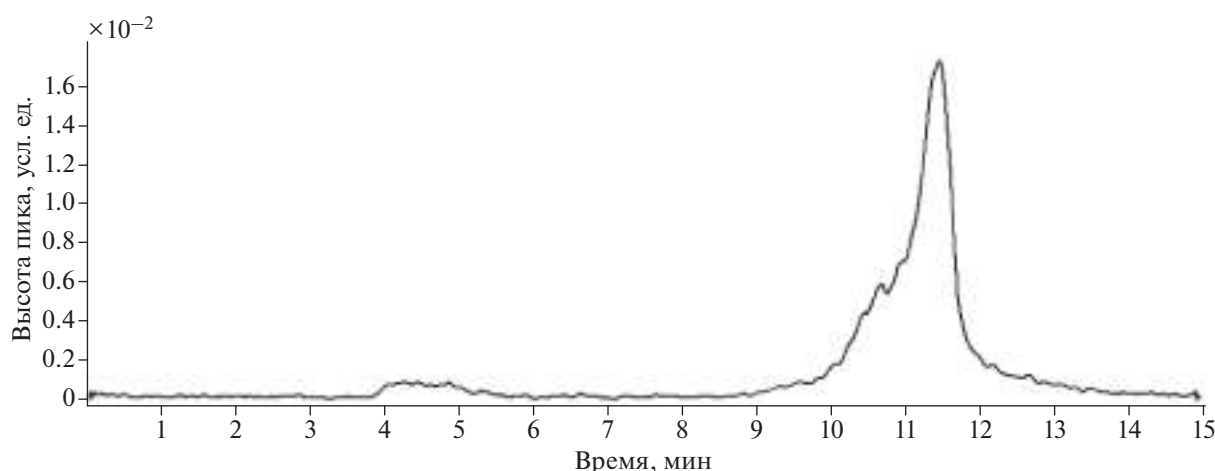


Рис. 2. Хроматограмма кортизола.

нол, 1 : 1 по объёму) для разрушения комплексов стероидов с белками и перевода стероидов в раствор. Образцы гомогенизировали в течение 1 мин при 50 Гц в аппарате TissueLyser LT (“QIAGEN”, ФРГ), затем смесь встряхивали в течение 30 мин при 2500 об/мин с помощью Disruptor Genie (“Scientific Industries”, США) и центрифугировали при 3000 g в течение 5 мин. Супернатант (0.8 мл) переносили в пробирку и упаривали экстракт при комнатной температуре, а затем растворяли сухой остаток в 0.1 мл ацетонитрила (подвижная фаза) (Hauser et al., 2008).

Содержание кортизола в экстрактах определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с использованием жидкостного хроматографа Agilent 1200 с времяпролетным масс-спектрометрическим детектором 6210 (“Agilent Technologies”, США). Разделение проводили на колонке ZORBAX Eclipse XDB-C18 5 мкм, 4.6 × 150 мм с предколонкой ZORBAX XDB-C18 5 мкм, 12.5 × 4.6 мм (“Agilent Technologies”, США). Температуру колонки поддерживали на уровне 30°C. Подвижную фазу, состоящую из ацетонитрила – А (“Криохром”, осч) и 0.1%-ного раствора муравьиной кислоты (“Ленреактив”, имп) в бидистиллированной воде – В (бидистиллятор GFL 2102, ФРГ) подавали со скоростью 0.4 мл/мин. Для подвижной фазы был подобран следующий градиент по воде (канал В): 90–90–50–50–90–90% за 0–0.5–4.0–5.8–6.0–15 мин, причём остаточное время при этом градиенте использовали для промывки колонки. Общее время анализа составляло 15 мин. Объём инъекции 100 мкл. Поглощение регистрировали в ультрафиолетовой области при 244 нм.

Рабочие калибровочные растворы получали путём разведения в ацетонитриле стандарта кортизола (1 мг/мл в метаноле, C-106 Cerilliant, “Sigma Aldrich”, США) в диапазоне концентраций

1–50 нг/мл. Для проверки точности калибровочной прямой использовали рабочий калибровочный раствор 25 нг/мл. Ошибка не превышала 5% среднего значения.

Работу масс-спектрометра осуществляли при ионизации электроспреем (Dual-ESI) в режиме регистрации положительных ионов. Условия работы источника ионизации: температура 350°C, напряжение на капилляре 4 кВ, давление газа-небулайзера 172.37 кПа, скорость потока осушающего газа 10 л/мин. Диапазон регистрируемых значений отношения массы к заряду (m/z) составил 100–3000. Масс-спектрометр ежедневно калибровали с использованием смеси для калибровки ВЭЖХ-МС ESI-L Low Concentration Tuning Mix (“Agilent Technologies”, США) в диапазоне значений m/z : 118.086255–2721.894829. Результаты анализа ВЭЖХ-МС обрабатывали с помощью программы Agilent MassHunter Qualitative Analysis.

Время удерживания кортизола в градуировочных растворах и в образцах составило 11.44 мин (рис. 2). Кортизол был обнаружен в виде положительного иона $(M + H)^+$, m/z 363.216–363.217 (рис. 3), что согласуется с базой данных (Agilent METLIN Personal Metabolite Database). Регистрируемая ошибка при определении составила не более 3%. Концентрацию кортизола в образцах определяли по уравнению линейной зависимости концентрации кортизола от площади пика: $y = 0.009x + 1.783$, $R^2 = 0.997$ (рис. 4).

Активность Na^+/K^+ -АТФазы (КФ 3.6.1.3) определяли индивидуально в осадке после гомогенизации и центрифугирования отобранных на анализ особей горбуши (по 10 экз. из каждой экспериментальной группы) (Елаев, Семенов, 1974). Предварительно рыб размораживали, измеряли их длину и массу, затем измельчали ножницами. Осадок ресуспендировали в буфере для гомогени-

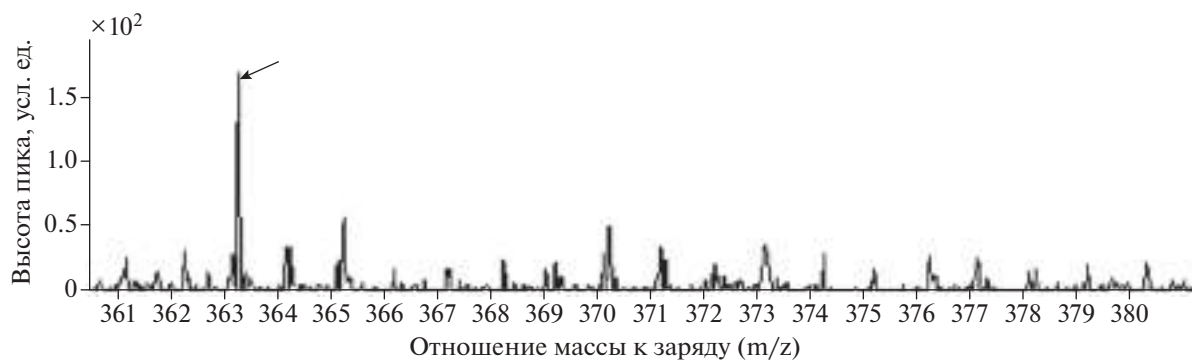


Рис. 3. Масс-спектр кортизола: (←) – пик, соответствующий протонированной форме кортизола $(M + H)^+$, m/z 363.216.

зации в соотношении 1 : 3 (г/мл) и добавляли 2%-ный раствор дезоксихолата натрия до конечной концентрации 0.2%. Приготовленный раствор выдерживали при 4°C в течение 2 ч. Суспензию центрифугировали при 15000 g в течение 30 мин. В полученном супернатанте оценивали активность НКА по разнице неорганического фосфата (Pi) в инкубационной среде (субстратный буфер) и среде без Na^+ и K^+ в присутствии ингибитора уабаина (10^4 M). Полная инкубационная среда для определения активности фермента содержала 0.01 M NaCl, 0.02 M KCl, 0.002 M $MgCl_2$, 3 mM АТФ. В контроль добавляли уабаин до конечной концентрации 10^3 M, вместо субстратного буфера использовали буфер Трис-НС1 (pH 7.55) без добавления солей. Реакцию проводили при 37°C в течение 30 мин и останавливали добавлением равного объема 10%-ной трихлоруксусной кислоты. После центрифугирования (6000 g в течение 20 мин) в надосадочной жидкости определяли Pi (Kahovcová, Odavić, 1969). Содержание Pi в пробе определяли по величине экстинкции по калибровочной кривой. Активность НКА оценивали по разности содержания Pi в полной среде и

в среде без Na^+ и K^+ в присутствии уабаина за 30 мин реакции в расчёте на концентрацию белка и выражали в условных единицах (усл. ед.), соответствующих мкг Pi/мг белка за 30 мин реакции.

У рыб ионо- и осморегуляция осуществляется в жабрах, почках и кишечнике, при этом у взрослых рыб – в основном в жабрах, которые непосредственно контактируют с внешней средой и обеспечивают большую часть трансэпителиального ионного обмена (Evans et al., 2005; Takei et al., 2014; Guh et al., 2015; Yan, Hwang, 2019). В нашем эксперименте были исследованы особи смолтов горбуши (длиной около 3 см), которые уже обладают функциональными жабрами (Sullivan et al., 1983).

Количественное содержание белка в исследуемом материале определяли методом Бредфорда (Bradford, 1976). В качестве стандарта для построения калибровочной кривой использовали бычий сывороточный альбумин в физрастворе.

Статистическая обработка результатов. Межгрупповые различия оценивали с помощью критерия Вилкоксона–Манна–Уитни. Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация кортизола в тканях молоди горбуши контрольной группы составила 9.22 ± 2.36 нг/г (рис. 5а). Через 1 ч после воздействия морской воды уровень кортизола в образцах превысил контрольные значения более чем в три раза и составил 32.09 ± 2.80 нг/г ткани ($p < 0.001$). Через 1 сут после перемещения молоди горбуши в морскую воду концентрация кортизола возвращалась к исходному уровню. При последующем перемещении рыб в пресную воду уровень кортизола у них через 1 сут несколько снизился, однако от контроля достоверно не отличался.

Перенос мальков из пресной воды в морскую через 1 ч индуцировал увеличение активности НКА примерно в 1.5 раза ($p < 0.01$) относительно

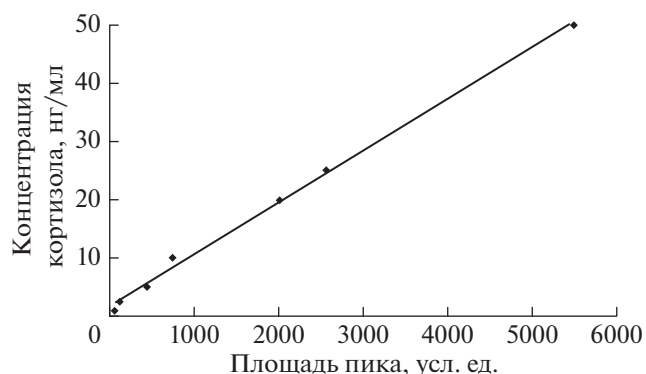


Рис. 4. Калибровочный график зависимости концентрации кортизола от площади пика: $y = 0.009x + 1.783$, $R^2 = 0.997$.

контроля (рис. 5б). Через 24 ч пребывания молоди горбуши в морской воде активность НКА повысилась в 2.5 раза ($p < 0.001$) по сравнению с контролем. Последующее перемещение рыб в пресную воду привело через 24 ч воздействия к незначительному снижению активности НКА, при этом уровень активности фермента был выше контрольных значений в два раза ($p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В рассматриваемом эксперименте воздействие морской воды (солёность 25‰, характерная для Белого моря) на молодь горбуши в течение 1 ч привело к осмотическому (солевому) стрессу, сопровождающемуся значительным повышением содержания кортизола и активности НКА. Известно, что для поддержания гомеостаза при стрессе, в данном случае осмотическом, у рыб активируется нейроэндокринная система – гипоталамо-гипофизарно-интерреналовая ось, что приводит к высвобождению катехоламинов и кортизола из соответствующих железистых тканей и повышению уровня этих гормонов в крови (Wendelaar Bonga, 1997; Gorissen, Flik, 2016). Синхронное повышение изученных биохимических показателей у молоди горбуши через 1 ч пребывания в морской воде может быть связано с регулирующим влиянием кортизола на активность НКА, что может обеспечивать устойчивость к повышенной солёности. Ранее было показано, что при акклимации к морской воде атлантического лосося, кумжи и кижуча НКА в жабрах стимулируется синергическим действием кортизола, соматотропина и инсулиноподобного фактора роста I (Madsen, 1990a; McCormick, 2001; Varsamos et al., 2005). В культуре ткани жаберных лепестков (gill culture) атлантического лосося кортизол участвует в индукции морской изоформы НКА – NKAa1b (Kiilerich et al., 2007; Bernier et al., 2009). Быстрая активация НКА при акклимации к морской воде солёностью 30‰ ранее была обнаружена также у таких эвригалинных видов рыб, как лобан *Mugil cephalus* (через 3 ч воздействия) (Hossler, 1980), обыкновенный фундул *Fundulus heteroclitus* (1.5 ч воздействия) (Towle et al., 1977; Mancera, McCormick, 2000) и мозамбикская тилapia *Oreochromis mossambicus* (3 ч воздействия) (Hwang et al., 1989).

Через 1 сут пребывания в морской воде первоначальное повышение содержания кортизола у молоди горбуши сменилось его снижением до контрольного уровня (рис. 5а). Подобный характер изменения уровня кортизола при остром стрессовом воздействии в эксперименте был описан для молоди чавычи (Maule et al., 1989): уровень кортизола достигал максимума через 4 ч после стрессового воздействия и возвращался к норме через 24 ч. Изменения солёности среды, которые воздействовали на молодь горбуши в на-

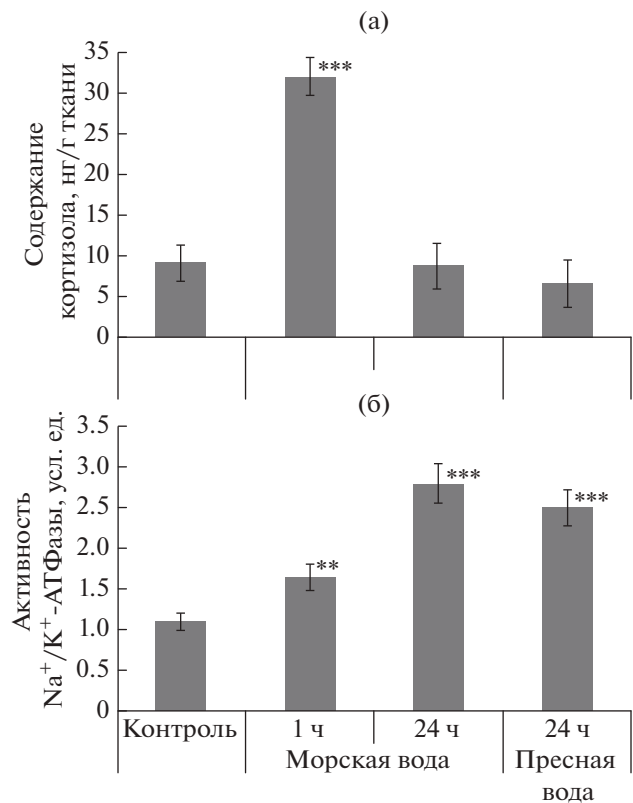


Рис. 5. Содержание кортизола (а) и активность Na^+/K^+ -АТФазы (б) у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при адаптации к морской и пресной воде; отличия от контроля достоверны при p : ** < 0.01, *** < 0.001.

шем эксперименте, вызывали у рыб стрессовую реакцию (так называемый солевой стресс) и, соответственно, приводили к изменению уровня кортизола. Возвращение уровня кортизола через 24 ч после переноса молоди горбуши в морскую воду к исходным значениям является, по-видимому, нормальной физиологической реакцией, свидетельствующей о переходе острой стрессовой реакции в фазу адаптации.

В нашем эксперименте через 24 ч пребывания молоди горбуши в морской воде наблюдалось дальнейшее повышение активности НКА, что согласуется с данными, полученными ранее на мальках горбуши массой 0.2 г (Grant et al., 2010). Можно полагать, что увеличение активности НКА у мальков горбуши после 24-часовой акклимации к морской воде может быть связано с дифференциальной регуляцией изоформ этого фермента и с увеличением числа ионов. Кортизол, будучи одним из основных биохимических показателей стрессовой реакции, может участвовать в её запуске, возвращаясь в дальнейшем к исходному уровню. По этой причине считается, что уровень кортизола и степень выраженности стрессовой реакции необязательно коррелируют

друг с другом (Schreck, Tort, 2016; Magnoni et al., 2019). Возможно, именно этим объясняется отсутствие синхронности между содержанием кортизола и активностью НКА в нашем эксперименте через 24 ч экспозиции смолтов в солёной воде.

Последующий перенос мальков горбуши в пресную воду привёл через 24 ч к некоторому снижению активности НКА и уровня кортизола (на 25%). Возможно, уровень кортизола повышается только в первые минуты воздействия пресной воды, что приводит к перестройке осморегуляторных органов (Wendelaar Bonga, 1997; McCormick, 2001; Takei, McCormick, 2012). Например, при перемещении эвригалинного буропятнистого групера *Epinephelus fuscoguttatus* из морской воды (31‰) в солоноватую ($\leq 5‰$) уровень кортизола у рыб повышается до максимальных значений в первые 5 мин после перемещения, а через 2 ч он снижается до контрольных значений (Tahir et al., 2018). На разных видах рыб показано, что при стрессовых воздействиях вначале наблюдается острая реакция, которая через несколько часов проходит (Davis, McEntire, 2009).

Имеются данные, что специфическую адаптацию к пресной воде у рыб совместно с кортизолом обеспечивает гормон пролактин (McCormick, 2001; Sakamoto, McCormick, 2006). Можно предположить, что снижение активности НКА в пресной воде у молоди горбуши в нашем эксперименте было опосредовано пролактином. Например, введение пролактина уменьшало активность НКА в жабрах гипофизэктомированных фундулов, обитающих в пресной воде (Pickford et al., 1970).

В нашем эксперименте гибель смолтов горбуши при их переносе из пресной воды в морскую и обратно не наблюдалась, а уровень кортизола, несмотря на его повышение, находился в физиологических границах, выявленных для смолтов кеты (de Jesus, Hirano, 1992). Из этого следует, что стрессовое воздействие на рыб в данных условиях не было экстремальным, и молодь горбуши хорошо адаптирована к резким изменениям солёности. Устойчивость молоди горбуши к морской воде, по-видимому, связана с повышением активности НКА, что обеспечивает эффективное поддержание водно-солевого обмена и 100%-ную выживаемость. Результаты эксперимента свидетельствуют о готовности осморегуляторной системы горбуши, вышедшей из гнезда, к активному функционированию в морской среде. Для сравнения можно отметить, что резкое перемещение в морскую воду пестряток-годовиков кумжи, вида с поздней смолтификацией, приводит к их гибели из-за осмотического стресса (Madsen, 1990b; McCormick, 2013).

Таким образом, воздействие изменения солёности на молодь горбуши при перемещении её из пресной воды в морскую и обратно можно рассматривать как развитие стрессовой реакции, что

подтверждается данными о повышении уровня кортизола у исследуемых особей уже через 1 ч экспозиции в морской воде солёностью 25‰. При этом возрастание уровня кортизола было в физиологических границах, характерных для молоди кеты — вида сходной биологии в раннем онтогенезе. Изменения в осморегуляторной системе исследуемых рыб с участием НКА и кортизола при резких изменениях солёности среды обитания на фоне отсутствия смертности особей в проведённом эксперименте свидетельствуют об адаптивной пластичности молоди горбуши. Результаты нашего эксперимента согласуются с тем известным фактом, что смолтификация у горбуши происходит сравнительно рано, уже на стадии выхода молоди из нерестовых гнёзд.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование финансировалось из средств государственного бюджета, выделенных по темам №0218-2019-0076, 0218-2019-0081.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Елаев Н.Р., Семенов Е.В. 1974. Изменение активности мембранных АТФаз мозга при воздействии холино- и адреномиметических веществ // Биохимия. Т. 39. № 3. С. 42–46.
- Bern H.A., Madsen S.S. 1992. A selective survey of the endocrine system of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with emphasis on the hormonal regulation of ion balance // Aquaculture. V. 100. № 1–3. P. 237–262. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(92\)90384-W](https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90384-W)
- Bernier N.J., Flik G., Klaren P.H.M. 2009. Regulation and contribution of the corticotropic, melanotropic and thyrotropic axes to the stress response in fishes // Fish Physiology. V. 28. Fish Neuroendocrinology / Eds. Bernier N.J. et al. London: Academic Press. P. 235–311. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(09\)28006-X](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(09)28006-X).
- Blanco G., Mercer R.W. 1998. Isozymes of the Na-K-ATPase: heterogeneity in structure, diversity in function // Amer. J. Physiol. Renal Physiol. V. 275. № 5. P. F633–F650. <https://doi.org/10.1152/ajprenal.1998.275.5.F633>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. V. 72. P. 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Cruz S.A., Chao P.-L., Hwang P.-P. 2013. Cortisol promotes differentiation of epidermal ionocytes through Foxi3 transcription factors in zebrafish (*Danio rerio*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 164A. № 1. P. 249–257. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.09.011>
- Das C., Thraya M., Vijayan M.M. 2018. Nongenomic cortisol signaling in fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 265. P. 121–127. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.04.019>
- Davis K.B., McEntire M. 2009. Comparison of the cortisol and glucose stress response to acute confinement among white bass, *Morone chrysops*, striped bass, *Morone saxatilis*,

- and sunshine bass, *Morone chrysops* X *Morone saxatilis* // J. World Aquacult. Soc. V. 40. № 4. P. 567–572.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2009.00275.x>
- de Jesus E.G.T., Hirano T. 1992. Changes in whole body concentrations of cortisol, thyroid hormones, and sex steroids during early development of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 85. № 1. P. 55–61.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(92\)90171-F](https://doi.org/10.1016/0016-6480(92)90171-F)
- Evans D.H., Piermarini P.M., Choe K.P. 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste // Physiol. Rev. V. 85. № 1. P. 97–177.
<https://doi.org/10.1152/physrev.00050.2003>
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // Aquaculture. V. 21. № 1. P. 1–37.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(80\)90123-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90123-4)
- Gallagher Z.S., Bystriansky J.S., Farrell A.P., Brauner C.J. 2013. A novel pattern of smoltification in the most anadromous salmonid: pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 3. P. 349–357.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0390>
- Gorissen M., Flik G. 2016. The endocrinology of the stress response in fish: an adaptation-physiological view // Fish Physiology. V. 35. Biology of stress in fish / Eds. Schreck C.B. et al. London: Acad. Press. P. 75–111.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802728-8.00003-5>
- Grant A.M., Gardner M., Hanson L.M. et al. 2010. Early life stage salinity tolerance of wild and hatchery-reared juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* // J. Fish Biol. V. 77. № 6. P. 1282–1292.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02747.x>
- Guh Y.-J., Lin C.-H., Hwang P.-P. 2015. Osmoregulation in zebrafish: ion transport mechanisms and functional regulation // EXCLI J. V. 14. P. 627–659.
<https://dx.doi.org/10.17179%2Fexcli2015-246>
- Guidelines for the use of fishes in research. 2014. Bethesda: Am. Fish. Soc., 90 p.
- Hauser B., Deschner T., Boesch C. 2008. Development of a liquid chromatography–tandem mass spectrometry method for the determination of 23 endogenous steroids in small quantities of primate urine // J. Chromatogr. V. 862B. № 1–2. P. 100–112.
<https://doi.org/10.1016/j.jchromb.2007.11.009>
- Hossler F.E. 1980. Gill arch of the mullet, *Mugil cephalus* III. Rate of response to salinity change // Amer. J. Physiol. V. 238. № 3. P. R160–R164.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1980.238.3.R160>
- Hwang P.P., Sun C.M., Wu S.M. 1989. Changes of plasma osmolality, chloride concentration and gill Na-K-ATPase activity in tilapia *Oreochromis mossambicus* during seawater acclimation // Mar. Biol. V. 100. № 3. P. 295–299.
<https://doi.org/10.1007/BF00391142>
- Kahovcová J., Odavić R. 1969. A simple method for the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // J. Chromatogr. V. 40. № 1. P. 90–96.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(01\)96622-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)96622-1)
- Kiilerich P., Kristiansen K., Madsen S.S. 2007. Cortisol regulation of ion transporter mRNA in Atlantic salmon gill and the effect of salinity on the signaling pathway // J. Endocrinol. V. 194. № 2. P. 417–427.
<https://doi.org/10.1677/JOE-07-0185>
- Liao B.-K., Chen R.-D., Hwang P.-P. 2009. Expression regulation of Na⁺-K⁺-ATPase α 1-subunit subtypes in zebrafish gill ionocytes // Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 296. № 6. P. R1897–R1906.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00029.2009>
- Madsen S.S. 1990a. Enhanced hypoosmoregulatory response to growth hormone after cortisol treatment in immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Fish Physiol. Biochem. V. 8. № 4. P. 271–279.
<https://doi.org/10.1007/BF00003422>
- Madsen S.S. 1990b. The role of cortisol and growth hormone in seawater adaptation and development of hypoosmoregulatory mechanisms in sea trout parr (*Salmo trutta trutta*) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 79. № 1. P. 1–11.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(90\)90082-W](https://doi.org/10.1016/0016-6480(90)90082-W)
- Madsen S.S., Kiilerich P., Tipsmark C.K. 2009. Multiplicity of expression of Na⁺,K⁺-ATPase α -subunit isoforms in the gill of Atlantic salmon (*Salmo salar*): cellular localisation and absolute quantification in response to salinity change // J. Exp. Biol. V. 212. № 1. P. 78–88.
<https://doi.org/10.1242/jeb.024612>
- Magnoni L.J., Novais S.C., Eding E. et al. 2019. Acute stress and an electrolyte-imbalanced diet, but not chronic hypoxia, increase oxidative stress and hamper innate immune status in a rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) isogenic line // Front. Physiol. V. 10. P. 453.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00453>
- Mancera J.M., McCormick S.D. 2000. Rapid activation of gill Na⁺,K⁺-ATPase in the euryhaline teleost *Fundulus heteroclitus* // J. Exp. Zool. V. 287. № 4. P. 263–274.
[https://doi.org/10.1002/1097-010X\(20000901\)287:4%3C263::AID-JEZ1%3E3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/1097-010X(20000901)287:4%3C263::AID-JEZ1%3E3.0.CO;2-I)
- Maule A.G., Tripp R.A., Kaattari S.L., Schreck C.B. 1989. Stress alters immune function and disease resistance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // J. Endocrinol. V. 120. № 1. P. 135–142.
<https://doi.org/10.1677/joe.0.1200135>
- McCormick S.D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // Amer. Zoologist. V. 41. № 4. P. 781–794.
<https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>
- McCormick S.D. 2013. Smolt physiology and endocrinology // Euryhaline fishes / Eds. McCormick S.D. et al. Oxford: Acad. Press. P. 199–251.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- McCormick S.D., Saunders R.L. 1987. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: osmoregulation, growth, and metabolism // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 1. P. 211–229.
- McCormick S.D., Regish A.M., Christensen A.K. 2009. Distinct freshwater and seawater isoforms of Na⁺/K⁺-ATPase in gill chloride cells of Atlantic salmon // J. Exp. Biol. V. 212. № 24. P. 3994–4001.
<https://doi.org/10.1242/jeb.037275>
- Mommsen T.P., Vijayan M.M., Moon T.W. 1999. Cortisol in teleosts: dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation // Rev. Fish Biol. Fish. V. 9. № 3. P. 211–268.
<https://doi.org/10.1023/A:1008924418720>
- Pickford G.E., Griffith R.W., Torretti J. et al. 1970. Branchial reduction and renal stimulation of (Na⁺, K⁺)-ATPase by prolactin in hypophysectomized killifish in fresh water //

- Nature. V. 228. № 5269. P. 378–379.
<https://doi.org/10.1038/228378a0>
- Richards J.G., Semple J.W., Bystriansky J.S., Schulte P.M. 2003. Na⁺/K⁺-ATPase α -isoform switching in gills of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during salinity transfer // J. Exp. Biol. V. 206. Pt. 24. P. 4475–4486.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00701>
- Sackville M., Wilson J.M., Farrell A.P., Brauner C.J. 2012. Water balance trumps ion balance for early marine survival of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // J. Comp. Physiol. V. 182B. № 6. P. 781–792.
<https://doi.org/10.1007/s00360-012-0660-0>
- Sakamoto T., McCormick S.D. 2006. Prolactin and growth hormone in fish osmoregulation // Gen. Comp. Endocrinol. V. 147. № 1. P. 24–30.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.10.008>
- Schreck C.B., Tort L. 2016. The concept of stress in fish // Fish Physiology. V. 35. Biology of stress in fish / Eds. Schreck C.B. et al. London: Acad. Press. P. 1–34.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802728-8.00001-1>
- Sturm A., Bury N., Dengreville L. et al. 2005. 11-Deoxycorticosterone is a potent agonist of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) mineralocorticoid receptor // Endocrinology. V. 146. № 1. P. 47–55.
<https://doi.org/10.1210/en.2004-0128>
- Sullivan C.V., Brewer S.D., Johnston G.P., Dickhoff W.W. 1983. Plasma thyroid-hormone concentrations and gill (Na + K)-ATPase activities in postemergent pink salmon // Trans. Am. Fish. Soc. V. 112. № 6. P. 825–829.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1983\)112<825:PTCAGN>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1983)112<825:PTCAGN>2.0.CO;2)
- Tahir D., Shariff M., Syukri F., Yusoff F.M. 2018. Serum cortisol level and survival rate of juvenile *Epinephelus fuscogut-*
tatus following exposure to different salinities // Vet. World. V. 11. № 3. P. 327–331.
<https://doi.org/10.14202/vetworld.2018.327-331>
- Takei Y., McCormick S.D. 2012. Hormonal control of fish euryhalinity // Euryhaline fishes / Eds. McCormick S.D. et al. Oxford: Acad. Press. P. 69–123.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00003-7>
- Takei Y., Hiroi J., Takahashi H., Sakamoto T. 2014. Diverse mechanisms for body fluid regulation in teleost fishes // Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 307. № 7. P. R778–R792.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00104.2014>
- Towle D.W., Gilman M.E., Hempel J.D. 1977. Rapid modulation of gill Na⁺ + K⁺-dependent ATPase activity during acclimation of the killifish *Fundulus heteroclitus* to salinity change // J. Exp. Zool. V. 202. № 2. P. 179–185.
<https://doi.org/10.1002/jez.1402020206>
- Varsamos S., Nebel C., Charmantier G. 2005. Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: a review // Comp. Biochem. Physiol. V. 141A. № 4. P. 401–429.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.01.013>
- Wendelaar Bonga S.E. 1997. The stress response in fish // Physiol. Rev. V. 77. № 3. P. 591–625.
<https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591>
- Wong C., Chan D. 2001. Effects of cortisol on chloride cells in the gill epithelium of Japanese eel, *Anguilla japonica* // J. Endocrinol. V. 168. № 1. P. 185–192.
<https://doi.org/10.1677/joe.0.1680185>
- Yan J.-J., Hwang P.-P. 2019. Novel discoveries in acid-base regulation and osmoregulation: a review of selected hormonal actions in zebrafish and medaka // Gen. Comp. Endocrinol. V. 277. P. 20–29.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.03.007>

УДК 597.08

**ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОК *CHAMPSODON FIMBRIATUS*
(CHAMPSODONTIDAE) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ВОД
СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ[#]**

© 2021 г. Я. Ю. Большакова^{1, *}, С. А. Евсеенко¹, Д. В. Большаков¹

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: yanusrunaa@mail.ru

Поступила в редакцию 23.11.2020 г.

После доработки 10.01.2021 г.

Принята к публикации 10.01.2021 г.

Впервые дано иллюстрированное описание трёх личинок *Champsodon fimbriatus* из центральных вод северной части Тихого океана. Личинки сравниваются с таковыми *C. snyderi*, описанными ранее. Обсуждаются признаки, на которых идентификация была основана.

Ключевые слова: первое описание, хампсодон, морфология, ихтиопланктон, ранние стадии развития, Гавайские острова.

DOI: 10.31857/S0042875221050027

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.2.591.5

О ПОИМКЕ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* НА ОСТРОВЕ КУНАШИР

© 2021 г. А. М. Каев¹ *, Л. В. Ромасенко¹

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

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 04.03.2021 г.

После доработки 24.03.2021 г.

Принята к публикации 24.03.2021 г.

На Кунашире (южные Курильские о-ва) в оз. Валентины 26.02.2019 г. при подлёдном лове впервые пойман 1 экз. микижи *Parasalmo mykiss* (самка в возрасте 3.1+, длиной 40 см и массой 1006 г с гонадами II стадии зрелости). Появление данной особи связано, вероятно, с расселением рыб этого вида, размножающихся в реках соседнего о-ва Хоккайдо.

Ключевые слова: микижа *Parasalmo mykiss*, неполовозрелая самка, первая поимка, оз. Валентины, Кунашир, южные Курильские о-ва.

DOI: 10.31857/S0042875221050088

Репродуктивная часть ареала микижи *Parasalmo mykiss* наиболее обширна по побережью Северной Америки, а по азиатскому побережью рыбы этого вида нерестятся в основном в водоёмах Камчатки (Павлов и др., 2001; Черешнев и др., 2002). В последние годы стали появляться сведения о поимках микижи в разных реках южной части дальневосточного побережья России – от Амурского лимана до Уссурийского залива (Антонов и др., 2020). В настоящем сообщении приведены сведения о первой поимке представителя этого вида на южных Курильских о-вах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В процессе подлёдного сетного лова в оз. Валентины (рис. 1) в координатах 44°16'22" с.ш. 145°57'39" в.д. 26.02.2019 г. рыбаки-любители выловили необычную рыбу семейства Salmonidae, которая была передана нам для идентификации видовой принадлежности. Определение проводили в лабораторных условиях в соответствии с методическим руководством (Леман, Есин, 2008). Длину по Смитту (*FL*) и стандартную (*SL*) измеряли на мерной доске с точностью до 0.5 см, некоторые морфометрические признаки из схемы Павлова с соавторами (2001) – до 0.1 см, массу – до 1 г. Чешую для определения возраста отобрали по стандартному методу (McLellan, 1987). Препараты чешуи анализировали по их фотографиям (увеличение × 150), полученным с помощью бинокулярного микроскопа Vixen SL-60T и фотонасадки Industrial Digital Camera Toupcam™. Измерения че-

шуи и подсчёт числа склеритов в годовых зонах проводили в направлении наибольшего радиуса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На южных Курильских о-вах представители Salmonidae наиболее изучены на Итурупе и Кунашире, на которых ведётся их промысел. В реках и озёрно-речных системах этих островов в изобилии представлены горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* и кета *O. keta*, по которым имеются подробные сведения о численности, биологическим особенностям и распределению по нерестилищам (Рыбы ..., 2012; Каев, Ромасенко, 2017). Данные по биологическим показателями и местам нереста имеются также для представленных на Итурупе трёх популяций нерки *O. nerka* и сравнительно малочисленной симы *O. masou* (Иванков, 1968; Рыбы ..., 2012). Имеются упоминания также о заходах в реки этих островов кижуча *O. kisutch* (Итуруп) и чавычи *O. tshawytscha* (Кунашир) без детализации районов их обнаружения и биологических показателей рыб (Иванков, 1968). Пойманная в оз. Валентины рыба определена нами как микижа *Parasalmo mykiss*¹.

Микижа из оз. Валентины (рис. 2) имела серебристую окраску; *FL* 40.0 см, *SL* 37.5 см, длина

¹ Решением Американского рыбохозяйственного общества в меморандуме от 20.07.1988 г. этот вид поименован как *Oncorhynchus mykiss* на основании того, что тихоокеанские форели филогенетически очень близки к тихоокеанским лососям (Нельсон, 2009). Однако мы разделяем точку зрения российских учёных, считающих такое объединение преждевременным (Медников и др., 1999).

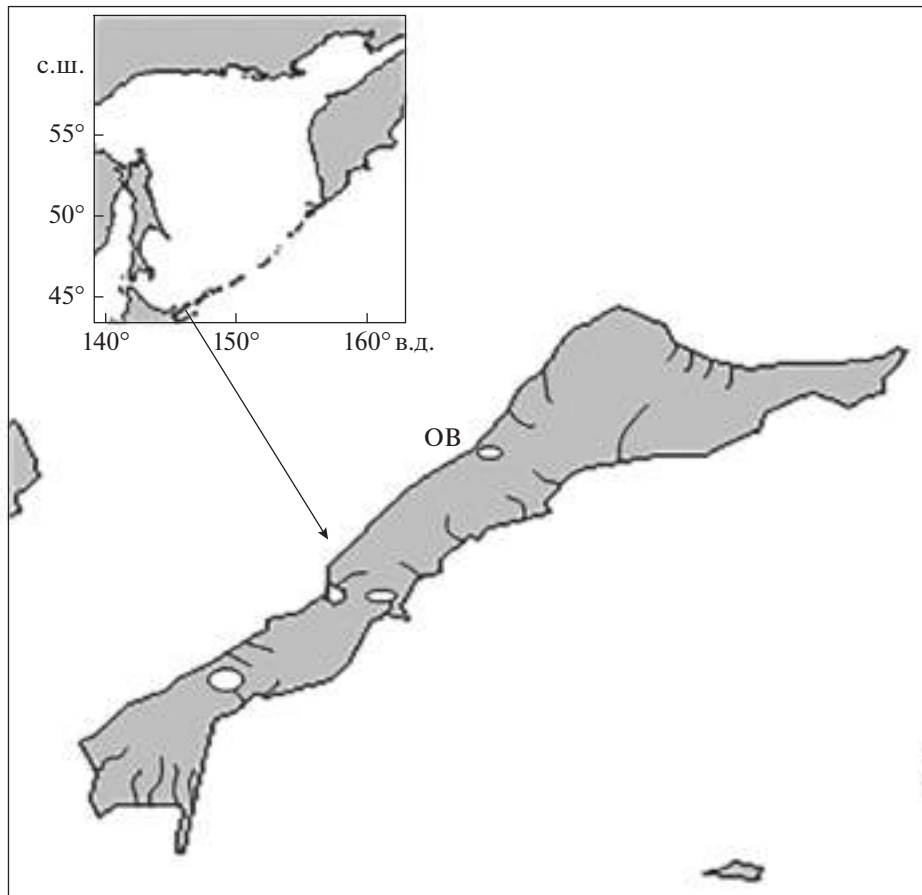


Рис. 1. Место поимки микижи *Parasalmo mykiss* на о-ве Кунашир, OB — оз. Валентины.

головы 7.5 см, наибольшая высота тела 10.3 см, масса тела 1006 г, масса гонад 9 г. Число чешуй в боковой линии 124. Это была самка с гонадами II стадии зрелости.

Расположение зон суженных склеритов относительно центра чешуи по внешнему краю на 10.1, 21.1, 38.4 и 73.1% длины радиуса позволяет установить, что возраст особи на момент поимки составил 3.1+ (рис. 3). Возраст ската в море соответствует средним многолетним значениям для микижи с типично анадромной жизненной стратегией, судя по наблюдениям в одной из рек на Западной Камчатке (Кузищин и др., 2020). Число склеритов в годовых зонах просчитано на двух образцах чешуи. На одном из них 1-я годовая зона сформирована 9 склеритами, 2-я — 10, 3-я — 16, 4-я — 22 и последняя незавершённая — 18 склеритами. На другом образце эти годовые зоны были представлены соответственно 10, 10, 15, 22 и 19 склеритами. Сходное число склеритов отмечено у разных фенотипов микижи в реках западного побережья Камчатки и в р. Сэнди-Ривер на Аляске (Кузищин и др., 1999). Отличительной чертой особи из оз. Валентины является большее число склеритов в 3-й годовой зоне в сравнении с двумя предыду-

щими зонами. Такое увеличение, но менее заметное по средним значениям для выборок (в среднем на 4.4 склерита от 1-й годовой зоны и на 2.6 склерита от 2-й годовой зоны), наблюдалось только у рыб одного из экотипов в р. Саичек на Камчатке (Кузищин и др., 1999).

Единичные находки особей микижи в последние годы в материковых реках южной части дальневосточного побережья России и о-ва Сахалин связывают в основном с расселением рыб заводского происхождения, хотя в некоторых случаях не исключается возможность существования малых природных популяций (Золотухин, 2002; Барабанщиков, 2014; Кириллова, Кириллов, 2019; Антонов и др., 2020). Появление микижи на Кунашире вполне могло быть связано с её миграцией из океана вдоль этого острова в направлении районов своего воспроизводства. Ведь в прикурильских водах Тихого океана микижа начиная с июля распространена практически повсеместно. Предполагается, что её скопления состоят из созревающих рыб преимущественно западнокамчатского происхождения и нагульных неполовозрелых особей, среди которых, судя по ампутированным плавникам и наличию закодированной



Рис. 2. Микижа *Parasalmo mykiss* – самка FL 40.0 см, масса 1006 г, гонады II стадии зрелости, поймана 26.02.2019 г. в оз. Валентины (о. Кунашир).

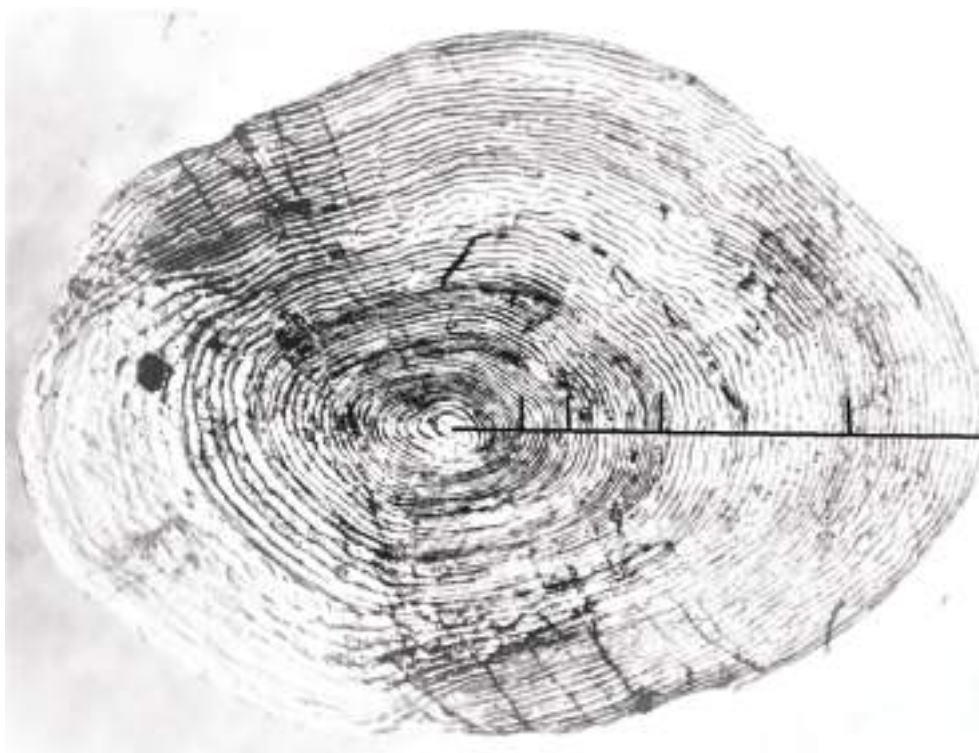


Рис. 3. Образец чешуи микижи *Parasalmo mykiss*, пойманной в оз. Валентины (о. Кунашир) 26.02.2019 г.: (—) – направление измерений, (|) – зоны суженных склеритов, принятые за годовые кольца.

проволочки в роструме, зачастую встречаются рыбы североамериканского происхождения (Демченко, Шубин, 2012). Несмотря на потенциально широкое присутствие в прикурильских океанских водах микижи из разных районов воспроиз-

водства, её обнаружение на Кунашире является, на наш взгляд, скорее всего, следствием стрейнга форели *O. mykiss*, многие годы завозимой в Японию из Северной Америки, в результате чего она в настоящее время широко расселилась по рекам,

особенно на соседнем с Кунаширом о-ве Хоккайдо, при этом даже вытесняя гольцов рода *Salvelinus* местных популяций (Hasegawa, 2020).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность бывшему сотруднику Южно-Курильской контрольно-наблюдательной станции Сахалинрыбвода Г.Н. Кулинскому, изъявшему у рыбаков эту необычную рыбу и организовавшему её транспортировку в СахНИРО.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А.Л., Кузицин К.В., Костомарова И.В. 2020. Находки микижи *Parasalmo mykiss* на юге Дальнего Востока: к вопросу об ареале вида в азиатской части северной Пацифики // *Вопр. ихтиологии*. Т. 60. № 5. С. 597–602.
<https://doi.org/10.31857/S004287522005001X>

Барабанищев Е.И. 2014. О поимках микижи *Parasalmo mykiss* на юге Приморского края // *Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 188–189.

Демченко Л.О., Шубин А.О. 2012. Проходная микижа *Parasalmo mykiss* Walbaum (Salmonidae) в прикурильских водах Тихого океана // *Матер. Всерос. науч. конф. “Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление”*. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 67–76.

Золотухин С.Ф. 2002. Анадромные рыбы российского материкового побережья Японского моря и современный статус их численности // *Изв. ТИНРО*. Т. 130. С. 800–818.

Иванков В.Н. 1968. Тихоокеанские лососи острова Итуруп // *Там же*. Т. 65. С. 49–74.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 124 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019. Современный состав ихтиофауны р. Лангери (северо-восток о-ва Сахалин // *Тез. докл. VIII Всерос. конф. “Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова”*. С. 39.

Кузицин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 6. С. 809–818.

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

Леман В.Н., Есин Е.В. 2008. Иллюстрированный определитель лососеобразных рыб Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 100 с.

Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Савваитова К.А. 1999. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 1. С. 14–21.

Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Книжный дом ЛИБРОКОМ, 880 с.

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

Рыбы Курильских островов. 2012 / Под ред. Гриценко О.Ф. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.

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

Hasegawa K. 2020. Invasions of rainbow trout and brown trout in Japan: a comparison of invasiveness and impact on native species // *Ecol. Freshwat. Fish*. V. 29. P. 419–428.
<https://doi.org/10.1111/eff.12534>

McLellan S.E. 1987. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. Nanaimo: Dept. Fish. Ocean., Fish. Res. Branch, Pacif. Biol. St. 27 p.

УДК 597.593.8.591.9

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВСТРЕЧАЕМОСТИ САРГАНА *BELONE BELONE* (BELONIDAE) В НОРВЕЖСКОМ, БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ

© 2021 г. А. В. Долгов^{1,2,3,*}, В. Б. Забавников¹

¹Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

²Мурманский государственный технический университет, Мурманск, Россия

³Томский государственный университет, Томск, Россия

*E-mail: dolgov@pinro.ru

Поступила в редакцию 15.10.2020 г.

После доработки 27.10.2020 г.

Принята к публикации 28.10.2020 г.

Приведена информация о новых поимках саргана *Belone belone* в северо-восточной части Норвежского, Баренцевого и Белом морях. Новые находки подтверждают правомерность включения саргана в состав ихтиофауны Баренцева и Белого морей.

Ключевые слова: сарган *Belone belone*, новые находки, Баренцево море, Белое море, Норвежское море.

DOI: 10.31857/S0042875221050040

В Атлантическом океане обитают два вида сарганов из рода *Belone* – обыкновенный сарган *B. belone* и сарган Световидова *B. svetovidovi* (Collette, 2003). Некоторые авторы (Fricke et al., 2020) выделяют третий вид – *B. acus*, но большинство исследователей рассматривают его как подвид *B. belone* (Collette, Parin, 1986; Collette, 2003). Сарган Световидова отличается от обыкновенного саргана отсутствием зубов на сошнике, относительно небольшими и близко друг к другу расположенными зубами на челюстях и меньшей общей длиной тела (*TL* 57 против 90 см); *B. svetovidovi* распространён в южной части Северо-Восточной Атлантики (Южная Ирландия, Испания, Португалия, о-ва Зелёного Мыса) и в Средиземном море (Collette, Parin, 1986).

Сарган *B. belone* распространён на широкой акватории Атлантического океана от западного побережья Африки на юге до Исландии и Норвегии на севере (Collette, Parin, 1986; Muus, Nielsen, 1999; Pethon, 2005; Mouritsen, 2007; Jónsson, Pálsson, 2013). При этом считается, что в северной части Атлантики обитает номинальный подвид *B. b. belone* (Collette, Parin, 1986). В российских водах номинальный подвид встречается в Балтийском, Баренцевом и Белом морях, черноморский сарган *B. b. euxini* – в Чёрном и Азовском морях (Парин и др., 2014). От других подвидов – *B. b. euxini* (Чёрное и Азовское моря) и *B. b. acus* (Средиземное море и прилегающие районы Атлантики, Мадейра, Канарские и Азорские о-ва и южнее до о-вов Зелёного Мыса) – *B. b. belone* отличается большим

числом позвонков (79–84 (в среднем 82.4) против соответственно 75–80 (78.0) и 76–83 (80.3)) и лучей в спинном плавнике (16–20 (18.1) против 17–20 (18.0) и 16–19 (17.5)) и более крупными размерами (*TL* до 90 см против 56 и 70 см) (Collette, Parin, 1986).

Саргана *B. belone* для Баренцева и Белого морей отмечал ещё Книпович (1926), затем его регулярно указывали в составе ихтиофауны Баренцева и Белого морей (Андрияшев, 1954; Алтухов и др., 1958; Андрияшев, Чернова, 1994; Долгов, 2004, 2016; Карамушко, 2008). В Баренцевом море Андрияшев (1954) указывал распространение саргана на север до Финмаркена и Варангер-фьорда. В российской части Баренцева моря было зарегистрировано несколько случаев поимки этого вида. В августе 1938 г. 1 экз. *TL* 44 см был пойман в 80 милях к северу от Дальнезеленецкой губы (примерно 69°08' с.ш. 36°00' в.д.), в сентябре 1939 г. – ещё 1 экз. *TL* 42 см в губе Порчниха (примерно 69°00' с.ш. 36°15' в.д.) (Зернов, 1950; Чумаевская-Световидова, 1955). Одна особь *TL* 61.5 см была обнаружена у о-ва Олений (примерно 69°04' с.ш. 36°20' в.д.) (Андрияшев, 1954). В сентябре 1980 г. 1 экз. *TL* ~ 50 см был замечен рыбаками на поверхности воды в Кольском заливе (Низовцев, 1980). В Белом море сарган отмечался единично. В 1948 г. две особи были обнаружены Тамбовцевым (1949) у Соловецких о-вов; в конце 1940-х – начале 1950-х гг. 1 экз. был пойман в губе Гридина (Николаев, 1951).

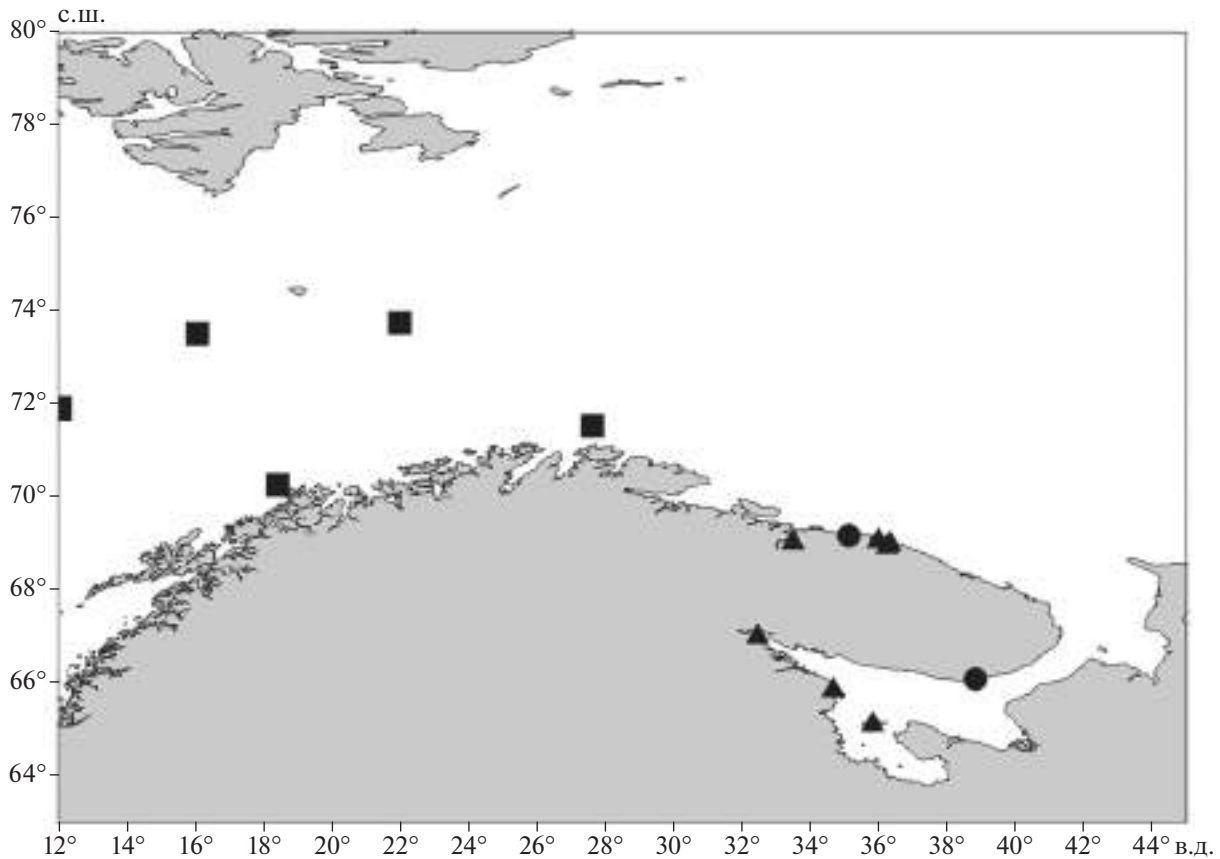


Рис. 1. Места поимок саргана *Belone belone* в Баренцевом и Белом морях: (●) — поимки, подтверждённые фотографиями, (■) — из базы данных ПИНРО, (▲) — по данным литературы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные о поимках саргана из базы промыслово-биологической информации ПИНРО (с 2019 г. — Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии), а также личные сообщения и фотографии сотрудника ПИНРО В.Н. Чернова и рыбака-любителя В.А. Привалихина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В базе промыслово-биологической информации ПИНРО с 1950-х гг. было обнаружено пять записей о поимках саргана в юго-западной части Баренцева и северо-восточной части Норвежского морей (рис. 1): 11.03.1956 г. 1 экз. *TL* 28 см был пойман в донном тралении на южном склоне Медвежинской банки (МГ-0096 “Россия”, рейс 6, трал 14, глубина лова 460 м, 73°45′ с.ш. 22°00′ в.д.); 03.07.1970 г. сарган был отмечен в донном тралении на западном склоне Медвежинской банки, число пойманных рыб не указано (МГ-0118 “Рига”, рейс 21, трал 115, глубина лова 460 м, 73°31′ с.ш.

16°05′ в.д.); 31.05.1981 г. сарган был отмечен в разноглубинном тралении на Центральном плато Норвежского моря, число пойманных рыб не указано (АГ-1342 “Мензелинск”, рейс 2, трал 119, горизонт траления — поверхностный слой, 71°55′ с.ш. 12°05′ в.д.); 13.09.1987 г. сарган был отмечен при разноглубинном тралении в Норвежском жёлобе, число пойманных рыб не указано (МИ-0309 “Макшеево”, рейс 21, трал 115, горизонт траления 40 м, 71°32′ с.ш. 27°38′ в.д.); 21.08.2009 г. 2 экз. *TL* 43 и 56 см были пойманы в разноглубинном тралении на Фулей-банке (“G.O. Sars”, рейс 6, экосистемная съёмка Баренцева моря, трал 136, горизонт лова 40 м, 70°16′ с.ш. 18°26′ в.д.). Последняя находка была указана в “Атласе рыб Баренцева моря” (Wienergoither et al., 2011).

Указанные поимки саргана были получены в научных съёмках и в научно-промысловых рейсах с ихтиологами ПИНРО на борту; в этих рейсах собирали биологический материал по разным видам рыб (массовые промеры, определение пола и стадий зрелости, анализ питания, сбор отолитов). Поэтому видовая идентификация саргана в этих рейсах не вызывает сомнений как из-за его внеш-

(a)



(б)



Рис. 2. Сарган *Belone belone*: а – найденный в Териберской губе, Баренцево море, 31.07.2020 г. (фото В.А. Привалихина); б – пойманный в устье р. Югина, Белое море в сентябре 2013 г. (фото В.Н. Чернова).

него вида, благодаря которому его довольно трудно спутать с другими баренцевоморскими рыбами, так и из-за достаточно высокой квалификации членов научных групп ПИНРО.

Кроме того, в 2000-е гг. были зафиксированы новые случаи поимок саргана в Баренцевом и Белом морях, подтверждённые фотографиями (рис. 2). В Баренцевом море 31.07.2020 г. 1 экз. $TL \sim 35$ см был найден на берегу во время отлива рыбаком-любителем В.А. Привалихиным в южной части губы Териберская, вблизи устья р. Мучка (рис. 2а). В Белом море во II декаде сентября 2013 г. 1 экз. $TL 54$ см был обнаружен в кутке сёмужной ловушки в 50 м от берега в отлив сотрудником ПИНРО В.Н. Черновым у устья р. Югина (рис. 2б). По словам рыбаков, в последние годы этот вид часто встречается в ловушках в августе–сентябре.

Таким образом, новые задокументированные случаи поимки подтверждают встречаемость саргана в северо-восточной части Норвежского, Баренцево и Белом морях и правомочность его включения в списки ихтиофауны этих морей. Очевидно, что сарган, как и многие другие тепловодные виды рыб, заносится из Норвежского моря и других более южных районов в Баренцево и Белое моря тёплыми атлантическими течениями. Несмотря на относительно частую встречаемость этого вида, его размножение здесь крайне маловероятно, и эти районы являются для саргана зоной стерильного выноса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за предоставление информации и фотографий рыбаку-любителю В.А. Привалихину и В.Н. Чернову (ПИНРО).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б. и др.* 1958. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Госизд-во Карел. АССР, 162 с.
- Андрияшев А.П.* 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андрияшев А.П., Чернова Н.В.* 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // *Вопр. ихтиологии*. Т. 34. № 4. С.435–456.
- Долгов А.В.* 2004. Видовой состав ихтиофауны и структура ихтиоценов Баренцева моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 137. С. 177–195.
- Долгов А.В.* 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 393 с.
- Зернов М.Е.* 1950. О нахождении редких видов рыб на Мурмане // *Природа*. № 9. С. 66–67.
- Карамушко О.В.* 2008. Видовой состав и структура ихтиофауны Баренцева моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 3. С. 293–308.
- Книпович Н.М.* 1926. Определитель рыб морей Баренцева, Белого и Карского // *Тр. НИИ по изучению Севера*. № 103. Вып. 27. 184 с.
- Низовцев Г.П.* 1980. Необычный гость – сарган // *Газета “Полярная правда”*. 16.10.1980 г.

- Николаев А.П.* 1951. Видовой состав рыб Поморского и Карельского побережий Белого моря // Изв. Карело-Фин. филиала АН СССР. № 3. С. 93–99.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Тамбовцев Б.М.* 1949. Обыкновенная белона в Белом море // Рыб. хоз-во. № 4. С. 48.
- Чумаевская-Световидова Е.В.* 1955. Видовой состав рыб в районе Мурманской биологической станции // Тр. МБС. Т. 2. С. 5–11.
- Collette B.V.* 2003. Family Belonidae Bonaparte 1832 – needlefishes // Calif. Acad. Sci. Annotated checklists of fishes. № 16. 22 p.
- Collette B.V., Parin N.V.* 1986. Belonidae // Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 2 / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 604–609.
- Fricke R., Eschmeyer W. N., van der Laan R.* (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 10/2020)
- Jónsson G., Pálsson J.* 2013. Íslenskir fiskar. Reykjavík: Mál og Menning, 493 p.
- Mouritsen R.* 2007. Fiskar undir Føroyum. Føroya Skúlabóka-grunnur: Nam, 313 p.
- Muus B.J., Nielsen J.G.* 1999. Sea fish. Scandinavian fishing year book. Hedehusene, 340 p.
- Pethon P.* 2005. Aschehougs store fiskebok. Oslo: Aschehoug, 484 p.
- Wienerroither R., Johannesen E., Dolgov A. et al.* 2011. Atlas of the Barents Sea fishes // IMR/PINRO Joint Report Series 1–2011. 272 p.

УДК 574.32;597.552.51

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ БЕЛОГО ГОЛЬЦА И МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) НИЗОВИЙ РЕКИ КАМЧАТКА

© 2021 г. Е. В. Есин^{1,2,3,*}, Н. О. Мельник¹, Е. С. Бочарова⁴, Г. Н. Маркевич³

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

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

³Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово, Камчатский край, Россия

⁴Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

*E-mail: evgesin@gmail.com

Поступила в редакцию 02.11.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 27.11.2020 г.

В притоках р. Камчатка обнаружены нерестилища эндемичного белого гольца и симпатрично обитающей с ним мальмы *Salvelinus malma* complex. Подтверждена частичная репродуктивная изоляция двух групп, выявлены экологические механизмы, способствующие их расхождению по разным речным нерестилищам.

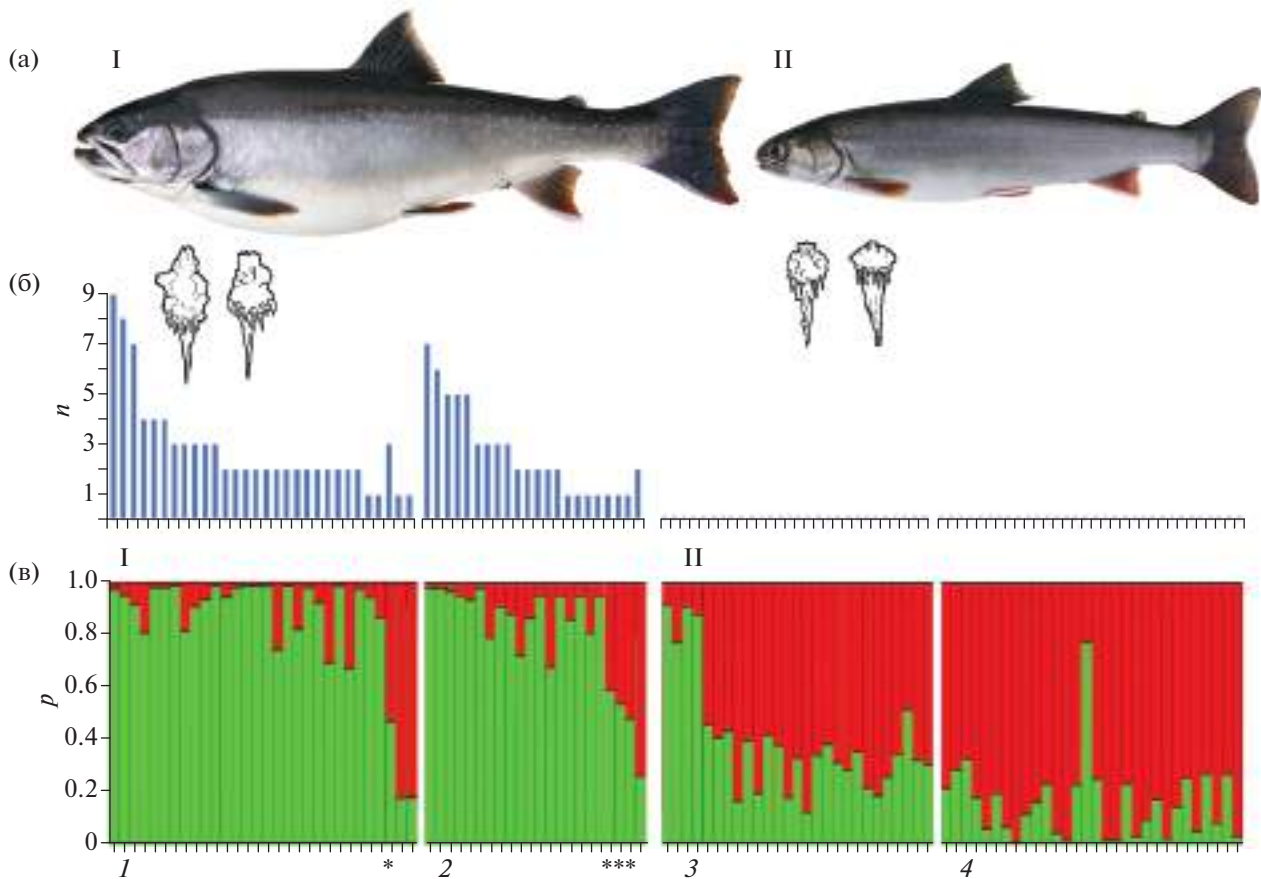
Ключевые слова: белый голец, мальма, *Salvelinus malma* complex, адаптивная радиация, микросателлитные локусы, репродуктивные барьеры, р. Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875221050064

Адаптивная радиация речных рыб на основе пищевой специализации и прогрессирующей асортативности скрещивания неоднократно показана в тропических экосистемах, приуроченных к участкам врезанных русел доголоценового возраста (Feulner et al., 2009; Schwarzer et al., 2011; Levin et al., 2020). В реках высоких широт, русловая сеть которых окончательно оформилась после ледникового периода, диверсификации с разделением лимитированных ресурсов препятствует градуальное изменение условий среды внутри речного континуума и, соответственно, отсутствие выраженных границ между экологическими нишами. Единственный известный нам пример экологической диверсификации в открытых речных системах высоких широт – комплекс симпатрических гольцов филогенетической линии *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) из бассейна р. Камчатка. В среднем течении этой реки вместе с проходной мальмой обитает бентосоядный голец, нерестящийся в ключах (Савваитова и др., 1992), и рыбающий “каменный” голец, нерестящийся в специфических условиях в зоне еловой тайги (Melnik et al., 2020). В нижнем течении в составе комплекса выделяют две речные группы – крупного рыбающего гольца и более тугорослого бентофага. Хищник питается в реке мелкими рыбами, создающими скопления во время нерестовых и кормовых ми-

граций (Маховенко, 1972; Савваитова и др., 1992). На основе морфологической специфики эту группу включили в состав узкоэндемичного вида *S. albus* (Глубоковский, 1977). Достоверные различия по аллельным частотам микросателлитных локусов ДНК (Салменкова и др., 2009), по группам крови (Васильев, Савваитова, 1972), числу и локализации ядрышкообразующих районов хромосом (Фролов, 2001) позволяют предположить наследственный характер различий между бентосоядным и хищным гольцами. С другой стороны, отсутствие аллозимных различий (Осинов, 2001) и общий набор гаплотипов митохондриальной ДНК (Олейник и др., 2010) указывают на их близкое родство и недавнюю дивергенцию. Мы предполагаем, что хищный белый голец (БГ) обособился от предка бентосоядной мальмы (МА) непосредственно в бассейне р. Камчатка.

О биологии размножения БГ до недавнего времени было известно мало. Предположения о растянутом характере его нереста (Глубоковский, 1977) во множестве притоков разного размера (Черешнев и др., 2002) не объясняют механизм его репродуктивной изоляции от МА. Анализ генетической подразделённости групп был выполнен без указания критериев их классификации в смешанных уловах (Салменкова и др., 2009). Мы впервые обнаружили нерестилище БГ, верифицировали ре-



Идентификация белого гольца (I) и мальмы (II) *Salvelinus malma* complex: а – внешний вид особей и их сошников из основного русла р. Камчатка; б – число плероцеркоид *Diphyllbothrium* spp. (n) на стенке желудка каждой из особей; в – гистограмма генетического смешения выборок (в программе STRUCTURE) для $K = 2$ (каждая особь представлена вертикальным столбцом, разделённым на цветные сегменты в соответствии с вероятностью (p) членства в одном из двух кластеров; * потенциальные гибриды). Выборки: 1 – белый голец из р. Радуга, 2 – белый голец из основного русла, 3 – мальма из основного русла, 4 – мальма из р. Пономарская.

продуктивную изоляцию групп путём анализа полиморфизма микросателлитной ДНК и оценили экологические факторы, способствующие асортративному скрещиванию и формированию экологических презиготических барьеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослых рыб с гонадами IV–V стадии зрелости (суммарно 111 экз.) отловили спиннингами и жаберными сетями в августе–октябре 2019 г. на нерестилище в р. Радуга ($56^{\circ}33'26''$ с.ш. $161^{\circ}51'17''$ в.д.), в основном русле р. Камчатка ($56^{\circ}13'48''$ с.ш. $162^{\circ}7'8''$ в.д.) и на нерестилище в р. Пономарская ($56^{\circ}11'58''$ с.ш. $161^{\circ}45'59''$ в.д.). У всех производителей измерили длину по Смитту (FL) и массу. На месте провели идентификацию: БГ отличали по V-образному ряду (или “грозди”) зубов на сошнике и наличию плероцеркоид *Diphyllbothrium* spp. в стенке желудка, МА – по прямому ряду редких зубов на сошнике и отсутствию паразита (рисун-

ок, а, б). Промежуточный вариант строения сошника у зрелых особей не встречался. Производители, идентифицированные как БГ, присутствовали в уловах р. Радуга и основного русла (30 и 22 экз.), МА – в основном русле и в р. Пономарская (29 и 30 экз.).

Наличие репродуктивной изоляции между группами (выборками) проверили по полиморфизму микросателлитной ДНК. Для этого из фрагментов плавников выделили ДНК и амплифицировали локусы *Smm10*, *Smm21*, *Smm22*, *Smm24* (вместо *Smm5*), *Ssosl456*, *Ogo1a*, *Ssa197* и *Omy301* по протоколу, предложенному ранее (Салменкова и др., 2009), дополнив панель локусами *Sco204*, *Sco205* и *Sco218* (Dehaan, Ardren, 2005). Продукты амплификации разделили капиллярным электрофорезом, длины аллелей определили в программе GeneMapper v. 5. Все проанализированные локусы оказались полиморфными; обеднение гетерозиготности относительно ожидаемой по Харди–Вайнбергу не было достоверным (χ^2 -тесты в

Индексы генетического разнообразия белого гольца и мальмы *Salvelinus malma* complex из нижнего течения р. Камчатка по 11 микросателлитным локусам

Выборка	<i>n</i> , экз.	N_a	N_e	I	R_s	H_o	H_e
Белый голец:							
– основное русло	23	12.22	8.11	1.826	10.431	0.673	0.695
– р. Радуга	28	12.97	8.55	1.833	11.341	0.663	0.686
Мальма:							
– основное русло	28	14.44	9.46	1.945	12.731	0.690	0.710
– р. Пономарская	29	13.37	8.82	1.914	11.992	0.691	0.699

Примечание. *n* – объём выборки, N_a – число разных аллелей, N_e – число эффективных аллелей, I – индекс Шеннона, R_s – аллельное богатство, H_o и H_e – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность; даны показатели для рыб, классификация которых подтверждена моделью генетического смешения в STRUCTURE.

FSTAT v. 2.9, $p > 0.05$) ни в одном из локусов одновременно в выборках БГ и МА (Приложение 1).

После проверки на наличие нуль-аллелей в MiscoChecker v. 2.2 (во всех случаях $p > 0.05$), а также неравновесного сцепления локусов в GENEPOP v. 4.7 (во всех случаях $p < 0.05$) оценили наиболее вероятное число генетических кластеров от одного до семи. Использовали два информационных критерия: BIC, рассчитанный в R adegenet, функция *find.cluster* (Jombart et al., 2010), и ΔK из Structure Harvest (Evanno et al., 2005). В первом случае применили модель кластеризации *k*-средних с последующей редукцией дисперсии методом главных компонент (программные предустановки по умолчанию). Во втором случае принадлежность особей к одному из кластеров смоделировали в STRUCTURE v. 2.3 (программные предустановки по умолчанию, 15/50 тыс. burn-in итераций/МС повторностей, по 6 реплик на кластер) (Pritchard et al., 2000). Возможный уровень гибридной кластеризации оценили по вероятностному критерию *q* (Anderson, Thompson, 2002). Величину межвыборочной дифференциации оценили по коэффициенту генетической подразделённости (F_{ST}) с поправкой Бенферрони в Arlequin v. 3.5. Дополнительно для оценки генетической структуры применили метод многомерного шкалирования (PCoA) на основе матрицы индивидуальных кодоминантных генотипических дистанций, полученных в GenAlEx v. 6.5. Статистические показатели генетического разнообразия рассчитали в GenAlEx (N_a , N_e , I) и FSTAT v. 2.9 (R_s , H_o и H_e).

В процессе обловов в притоках наблюдали нерест голецов от момента образования первых пар до миграции отнерестившихся производителей вниз по течению. В местах размножения в течение недели пика нереста шесть раз в сутки измеряли температуру воды (тестер HI98130 Hanna Inst.). Над 25 нерестовыми гнёздами в обоих притоках измеряли скорость течения в придонном слое воды вертушкой ИСП-1 (“Гидрометрприбор”).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка наиболее вероятного числа генетических кластеров в объединённой выборке голецов показала BIC = 235.1 (оптимальное число PC корней = 22) для двух кластеров и BIC > 237.1 (>30 корней) для трёх и более кластеров; $\Delta K = 12.6$ (дисперсия $\ln p \pm 5.1$) для двух кластеров и $\Delta K < 3.8$ (дисперсия $\ln p > 45.9$) для трёх и более кластеров (Приложение 2). Статистически обоснованные альтернативные кластеры включили рыб, определённых как БГ или МА, с ошибкой классификации 11.5% (БГ – $p = 0.0233$, МА – $p = 0.0295$). Согласно генетическим данным, в основном русле по фенотипу были ошибочно определены пять рыб из 51, в р. Радуга – две из 30, в р. Пономарская – одна из 30. Среди рыб с фенотипом БГ четыре были потенциальными гибридами с МА (рисунок, в). В пространстве двух первых координатных корней перекрытие областей БГ и МА составило 45%, при исключении ошибочно определённых особей – 15% (Приложение 3). При моделировании генетического смешения для $K = 3$ и $K = 4$ ошибка классификации возрастала до соответственно 19 и 37% (Приложение 4). Различия по аллельным частотам микросателлитных локусов между БГ и МА оказались достоверными, $F_{ST} = 0.024$ $p = 0.0159$. Между выборками БГ из двух локальностей $F_{ST} = 0.001$, между выборками МА $F_{ST} = 0.003$. Таким образом, в верхнем течении р. Радуга нерестился БГ (возможно, с минимальной примесью МА), в р. Пономарская – МА.

БГ из основного русла и с нерестилища оказался генетически однороднее, чем МА, однако значительного обеднения аллельного разнообразия у него не обнаружено (таблица). Число уникальных аллелей у БГ несколько выше, чем у МА (3.27 ± 0.865 против 2.73 ± 0.954).

Нерест БГ проходил на тальвеге горного русла шириной 20–30 м в высотном диапазоне 180–190 м над уровнем моря. Вероятно, сюда же поднялись производители из основного русла, где нерест лососёвых никогда не отмечали. Размножение на-

чалось в первых числах сентября, достигло пика через неделю и закончилось к октябрю. Производители *FL* 33–73 (54.8 ± 1.12) см и массой 0.4–3.3 (1.73 ± 0.007) кг строили гнёзда из галечно-валунистого субстрата на мощном потоке со средней скоростью 1.8 ± 0.31 (1.5–2.0) м/с. Нерестилище населяла разновозрастная молодь гольца, но оседлых карликовых самцов поймано не было. Размножение по времени совпало с интенсивным осенним снижением температуры воды: в период 7–14 сентября она упала с 7 до 4°C (в среднем составляла 5.1°C).

Нерест МА проходил в мелководных рукавах горного ручья в высотном диапазоне 60–70 м над уровнем моря. Размножение длилось со второй половины сентября по конец октября с пиком в конце сентября–начале октября. Размеры производителей составляли 21–39 (26.3 ± 0.92) см и 0.1–0.6 (0.18 ± 0.001) кг, что достоверно меньше размеров БГ (*t*-тесты: $p < 0.001$). В нересте МА принимали участие карликовые самцы *FL* 14–20 см и массой 30–85 г. Гнёзда они соорудили на гравийно-галечном субстрате при средней скорости течения 0.55 ± 0.12 (0.4–1.1) м/с. Температура воды в зоне нереста к концу сентября снизилась до 3–5°C (в среднем 3.6°C). Сходные условия нереста МА были показаны для других рек Камчатки (Melnik et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные различия условий размножения рыбаодного БГ и бентосоядной МА объясняют ограничение потока генов между ними в притоках нижнего течения р. Камчатка. Репродуктивный барьер создаётся в результате расхождения двух форм по срокам и местам нереста. Значимые демографические события, маркируемые сниженным генетическим разнообразием и дефицитом (избытком) гетерозигот в одной из симпатрических групп (Castric et al., 2002), в течение последних тысяч лет в системе популяций БГ–МА не прослеживаются. По всей видимости, мелкая жилая МА созревает осенью позже БГ, она не способна долго удерживаться на потоке в зоне нереста БГ и конкурировать с его крупными и, соответственно, более агрессивными производителями, занимая нерестовые участки с более медленным течением. В случаях контакта производителей асортативность может достигаться теми же механизмами, что и в паре *Oncorhynchus tshawytscha*–*O. gorbuscha*, где первая вытесняет вторую на периферию перекатов (Леман, 2003).

На обследованном нами нерестилище МА встречались в основном жилые рыбы, так как анадромные особи из уловов в устье реки значительно крупнее – в среднем *FL* 40 (до 70) см и 1.2 (до 4.5) кг (Черешнев и др., 2002; наши данные). Вероятно, ограниченная гибридизация БГ и МА

объясняется единичным заходом крупных производителей проходной МА в р. Радуга. Основные нерестилища проходной МА в бассейне р. Камчатка известны из среднего–верхнего течения, куда БГ не поднимается (Глубоковский, 1977; Савваитова и др., 1992). При этом для проходной МА показан выраженный хоминг (Sandstrom, Harwood, 2002; Bond et al., 2014), что, вероятно, и определяет частичную репродуктивную изоляцию групп.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.А. Шевлякову (ТИНРО) и Е.С. Фадееву (КамчатНИРО) за помощь в организации экспедиции.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-00240.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев В.П., Савваитова К.А. 1972. Иммунологический анализ арктического гольца // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 6. С. 19–22.
- Глубоковский М.К. 1977. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатка // Биология моря. Т. 4. С. 48–56.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 12–34.
- Маховенко Т.Е. 1972. Об особенностях паразитофауны различных форм гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки // Паразитология. Т. 6. № 4. С. 369–375.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков Вл.А. 2010. Генетическая дифференциация митохондриальной ДНК белого гольца *Salvelinus albus* и северной мальмы *Salvelinus malma malma* // Генетика. Т. 46. № 3. С. 389–400.
- Осинов А.Г. 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*–*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А. 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна реки Камчатка // Там же. Т. 32. Вып. 6. С. 33–40.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. 2009. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // Там же. Т. 49. № 6. С. 752–762.
- Фролов С.В. 2001. Кариологические различия северной мальмы *Salvelinus malma malma* и белого гольца *Salvelinus albus* из бассейна реки Камчатки // Генетика. Т. 37. № 3. С. 350–357.
<https://doi.org/10.1023/A:1009009126962>

- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Белый голец – *Salvelinus albus* Glubokovsky, 1997 // Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. С. 332–339.
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. V. 160. № 3. P. 1217–1229.
- Bond M.H., Crane P.A., Larson W.A., Quinn T.P. 2014. Is isolation by adaptation driving genetic divergence among proximate Dolly Varden char populations? // *Ecol. Evol.* V. 4. № 12. P. 2515–2532.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1113>
- Castric V., Bernatchez L., Belkhir K., Bonhomme F. 2002. Heterozygote deficiencies in small lacustrine populations of Brook charr *Salvelinus fontinalis* Mitchill (Pisces, Salmonidae): a test of alternative hypotheses // *Heredity*. V. 89. P. 27–35.
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800089>
- DeHaan P.W., Ardren W.R. 2005. Characterization of 20 highly variable tetranucleotide microsatellite loci for bull trout (*Salvelinus confluentus*) and cross-amplification in other *Salvelinus* species // *Mol. Ecol. Notes*. V. 5. P. 582–585.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00997.x>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* V. 14. № 8. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Feulner P.G., Plath M., Engelmann J. et al. 2009. Electrifying love: Electric fish use species-specific discharge for mate recognition // *Biol. Lett.* V. 5. № 2. P. 225–228.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0566>
- Jombart T., Devillard S., Balloux F. 2010. Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations // *BMC Genet.* V. 11. № 94. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>
- Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu.Y. et al. 2020. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // *Sci. Rept.* V. 10. № 1. Article e7192.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4>
- Melnik N.O., Markevich G.N., Taylor E.B. et al. 2020. Evidence for divergence between sympatric stone charr and Dolly Varden along unique environmental gradients in Kamchatka // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 58. P. 1135–1150.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12367>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. P. 945–959.
- Sandstrom S.J., Harwood L.A. 2002. Studies of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) (W.) of the Big Fish River, NT, Canada, 1972-1994 // *Can. Man. Rept. Fish. Aquat. Sci.* 31 p.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3542.4883>
- Schwarzer J., Misof B., Ifuta S.N., Schliewen U.K. 2011. Time and origin of cichlid colonization of the lower Congo rapids // *PLoS ONE*. V. 6. № 7. Article e22380.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022380>