

## ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОГО ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ НАЛИМА (*LOTA LOTAL*)

**А.Р. Копориков**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, Екатеринбург  
e-mail: Koporikov@mail.ru*

### Введение

Налим – циркумарктический вид, обитающий в широком диапазоне условий среды. В последнее время отмечено уменьшение численности особей налима или их полное вымирание в отдельных участках ареала (Staranian et al., 2010). Миграционное поведение в разных популяциях меняется от оседлого до проходного, в последнем случае налим выходит в опресненные и солоноватые участки морей на зимовку или на нагул (Pulliainen, Korhonen, 1990; Rohtla et al., 2014). Описаны случаи, когда отдельные особи могут изменять свой миграционный статус в течении своей жизни (Копориков и др., 2017). Пищевой спектр разнообразный: водные беспозвоночные, рыба (включая случаи каннибализма), икра рыб, мертвые останки животных. Разнообразие условий обитания оказывает влияние на поведение, размерно-возрастной состав и на морфологию. С XVIII века и до недавнего времени оценку внутривидового статуса особей из той или иной популяции основывали только на морфологическом описании. В последние годы генетические методы помогают разбираться как во внутривидовой структуре, так и в филогенетике и филогеографии вида. Недостатком современных исследований можно назвать слабый уровень коллаборации ученых Европы, Северной Америки, Китая и российских ученых (на территории Российской Федерации наблюдаются наиболее крупные популяции налима в мире), что не позволяет провести комплексные исследования вида в пределах всего ареала обитания. На рисунке представлены места отбора материала по изучению налима, учтенные в международной базе данных Fishbase. Как видно из рисунка, территория России для международного сообщества ихтиологов, занимающихся изучением налима, остается «Terra Incognita».

Цель настоящей работы – обобщить имеющуюся на данный момент информацию о внутривидовой дифференциации налима.

### Материал и методы

Материал по истории формирования современных представлений о внутривидовой дифференциации налима в ареале собирали на основе данных полученных с сайтов fishbase.se, itis.gov, catalogueoflife.org, eol.org, gbif.org, ncbi.nlm.nih.gov, irmng.org, sevin.ru и других. В ходе сбора литературных данных использовали оффлайн и онлайн библиотеки, агрегаторы научной периодики, реферативные и полнотекстовые базы данных научных статей, ресурсы международных научных издательств: biodiversitylibrary.org, researcharchive.calacademy.org, eupublishing.com, publons.com, scholar.google.com, sciencedirect.com, springer.com, onlinelibrary.wiley.com, researchgate.net, elibrary.ru и др.

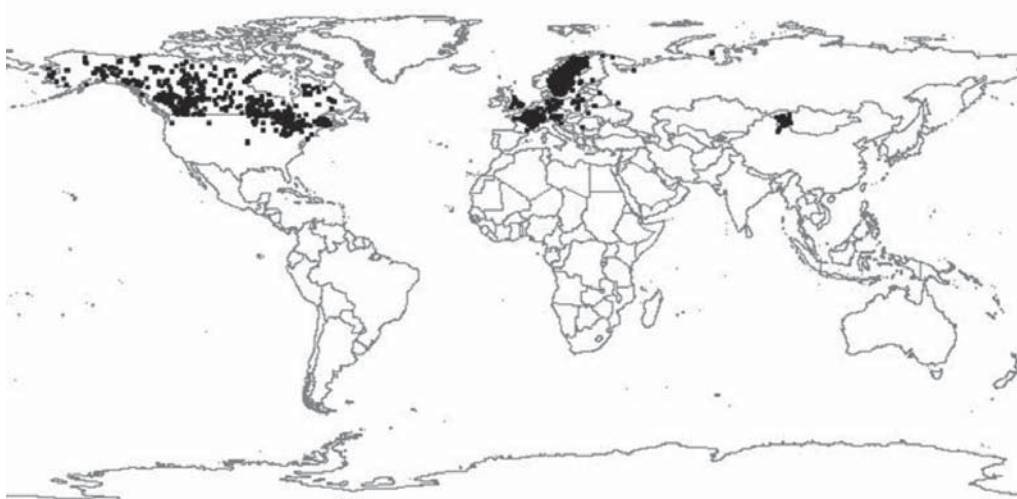


Рисунок. Места отбора материала по изучению налима, учтенные в международной базе данных Fishbase

## Результаты и обсуждение

В XVIII веке J.J. Walbaum, в дополнение к основному виду *Gadus lota* (Linnaeus, 1758), добавляет вид *G. lacustris* (Walbaum, 1792), обитающий в озерах Канады. В начале XIX века С.А. Lesueur (Lesueur, 1817) в озере Erie (Великие озера, Канада и США) описывает вид *G. maculosus*, а в реке Connecticut – *G. compressus*. Lesueur дает внешнее описание рыб, приводит количество лучей в плавниках, отмечает, что *G. maculosus* имеет большие размеры тела, равную длину челюстей, большую голову, анальный плавник короче дорсального, хвостовой плавник округлый, в свою очередь *G. compressus* – мельче, голова короче, верхняя челюсть длиннее нижней, анальный и второй дорсальный плавники равны, хвостовой плавник вытянутый. В 1819 году Lesueur в журнале «Memoires du Museum d'Histoire Naturelle» дает описание *G. maculosus* как *Molva maculosa* (Lesueur, 1819). L.J.F.J. Fitzinger в Австрии описывает налима (таксономический синоним *Gadus = Lota*) как *Lota vulgaris* (Fitzinger, 1832), в этом же году J.A.M Perty в журнале «Isis», давая характеристику налима из рек Баварии, присваивает ему имя *L. fluviatilis* (Perty, 1832). В 1840 г. К.Л. Koch, также в Баварии в бассейне р. Дунай, присваивает налиму имя *L. marmorata* (Koch, 1840). D.H. Storer, на основании подробного морфологического описания двух экземпляров из пруда Alexandria и из озера Winnipissogee (Нью-Гэмпшир, США) в 1839 г. описывает вид как *L. brosmiana*, при этом он упоминает, что описываемый им вид хоть и близок к *G. maculosus* и *G. lacustris*, которые, скорее всего, являются одним и тем же видом, но описываемые им особи имеют существенные отличия (Storer, 1842). J.E. DeKay в 1842 г., описывая животный мир штата Нью-Йорк, налиму из реки Hudson дает имя *L. inornata* (DeKay, 1842). В 1854 г. W.L. von Rapp характеризуя ихтиофауну Боденского озера (Западная Европа), дважды приводит латинское название налима этого озера сначала как *L. vulgaris* – давая общее описание ихтиофауны, затем как *L. communis* – конкретно описывая вид (von Rapp, 1854). Кроме того, von Rapp, подтверждает популярность налима как объекта промысла, кратко описывает внешний вид и приводит особенности анатомии, указывает на значительную зараженность печени *Triaenophorus nodulosus*.

XX век, в систематическом статусе налима, характеризовался как период новых подвидовых таксонов. В.П. Аникин в 1902 г. исследовав один экземпляр налима из среднего течения Оби обнаружил у него большее число лучей в плавниках, чем у особей из Европы, на основании этих отличий он выделил обского налима в подвид *L. vulgaris* Cuv. var. *obensis* (Аникин, 1902).

В 1936 г. М.И. Маркун, обследовав 2036 экземпляров налима из нижнего течения р. Камы, выделяет подвид *L. l. kamensis*, основываясь на количестве пилорических придатков, числе жаберных тычинок, числе лучей во втором дорсальном и анальных плавниках (Маркун, 1936). Автор не находит различий с другими популяциями налима в ареале по пластическим признакам.

В 1941 С.Л. Hubbs и Л.Р. Schultz разделили североамериканского налима на два подвида (Hubbs, Schultz, 1941) – *L. l. maculosa* (обитающего в восточной части Северной Америки) и *L. l. leptura* (живущего в бассейне р. Юкон и в других водоемах Аляски, на Чукотке и к югу до Сахалина). По данным авторов третий подвид *L. l. lota* обитает только в Северной Евразии, за исключением крайней восточной территории. В реках Mackenzie, Fraser, притоках Гудзонова залива, как считают авторы, обитают гибридные формы *L. l. maculosa* и *L. l. leptura*. Основным отличием нового подвида *L. l. leptura* С.Л. Hubbs и Л.Р. Schultz определяют тонкий хвостовой стебель, американские формы имеют более короткие грудные плавники, а подвид *L. l. maculosa* имеет большее количество позвонков, чем другие подвиды.

Более структурированное описание подвида дают А.Н. Световидов (1948) и Л.С. Берг (1949), однако описание североамериканских форм ими дано по ограниченному количеству экземпляров. Приведенные авторами основные отличительные характеристики для *L. l. maculosa* – широкий череп, широкое межглазничное пространство (не менее 25,5-29,7 % от длины головы), антедосальное расстояние 37-38%, антеанальное расстояние 49-51% от максимальной длины тела. Для *L. l. leptura* (Л.С. Берг считает данную форму налима в ранге – *L. l. lota natio leptura*) – высота хвостового стебля 47-51% его длины, ширина лба – 19,6-27,3% длины головы, антедосальное расстояние 30-37%, антеанальное расстояние 42-48%, длина основания второго спинного плавника – 41,1-46,5% от максимальной длины тела. Для *L. l. lota* – высота хвостового стебля 50-77% его длины, ширина лба – 19,6-27,3% длины головы, антедосальное расстояние 30-37%, антеанальное расстояние 42-48%, длина основания второго спинного плавника – 45,3-48,7% от максимальной длины тела.

Д.Д. Прозоров выделяет в Онежском озере две формы: озерную и озерно-речную (Прозоров, 1948). Последняя форма (*L. lota infraspecies anadroma*) крупнее, имеет большее количество позвонков, в среднем в два раза большее количество пилорических придатков, более широкая голова, длинное постглазничное расстояние, больше высота у затылка, шире лоб, короче голова. В том же 1948 г. В.Г. Мельянец публикует работу по налиму озера Новое Выгозеро, автор опре-

деляет отсутствие полового диморфизма, на основе наблюдаемых морфологических различий с налимом Камы и Онежского озера предлагает выделить налима Выгозера в особый экотип, при этом не давая ему собственного названия – *L. lota infraspecies* (Мельянцев, 1948), позднее в литературе стало встречаться ошибочное название *L. lota infraspecies onegensis* Mel'yantsev, 1948 (Берг, 1949 и др.).

G.H. Lawler (Lawler, 1963) отмечает, что «до тех пор пока не изучено статистически значимое количество образцов налима из разных частей ареала, нет достаточных доказательств для определения подвидовых различий, следовательно все они должны называться *L. lota* (Linnaeus)».

Karel Pivnicka в 1970 г. изучив по литературным данным морфометрические и счетные признаки 893 экземпляров налима из 18 пресноводных водоемов Евразии и Северной Америки приходит к выводу, что существует два подвида: *L. l. lota*, имеющий длинный, узкий хвостовой стебель и высокие значения счетных признаков, и *L. l. lacustris (maculosa)*, с коротким, высоким хвостовым стеблем и низкими значениями счетных признаков (Pivnicka, 1970). Первый вид обитает от Эльбы и Дуная в Европе до реки Mackenzie в Канаде, второй встречается в Южной Канаде и США (Fraser, Columbia, Missouri, Mississippi, в системе реки Susquehanna, озере Heming, в системе реки Nelson, в Великих озерах) и в Западной Европе (от Англии до реки Рейн). Разорванный ареал *L. l. lacustris (maculosa)*, включающий Северную Америку и Западную Европу, автор объясняет схожестью климатических условий в этих районах. С нашей точки зрения автор весьма поверхностно отнесся к анализу имеющегося у него материала: часть материала (налим из озера Simcoe (водораздел Великих озер)) отбрасывается, берется ограниченное количество признаков, которые не совпадают по наличию во всех рассматриваемых водоемах, анализ и выводы очень приблизительные, нет значимого статистического анализа. Не смотря на ряд допущений, отсутствие в анализе ряда важных морфологических признаков, статья активно цитируется и является до сегодняшнего момента основополагающей для утверждения подвидовой структуры налима и его распространения (Elmer et al, 2008; Fang et al., 2013 и др.).

В 1972 г. Ф.Н. Кириллов, изучив 168 налимов из разных водоемов Якутии, отмечает существенное различие в пластических и меристических признаках у налимов, обитающих в пределах одного бассейна. Автор объясняет морфологические различия, не выходящие за пределы подвидовых рамок, экологическими причинами (Кириллов, 1972). Единственный признак, который позволяет автору выделить налима, обитающего в азиатской части Евразии, в отдельный подвид *L. l. asiatica* – число пилорических придатков. У налимов из европейских водоемов число пилорических придатков колеблется от 21 до 67, у налимов азиатского севера – от 35 до 180.

Методы генетического анализа подтвердили существование двух подвидов *L. l. lota* и *L. l. maculosa* (Van Houdt et al., 2003, 2005 и др.; Elmer et al., 2008). Исследование налима из верховьев р. Амур (Fang et al., 2013) показало его генетическую обособленность, в результате чего авторы предложили рассматривать эту группу в качестве третьего подвида. Амурская группа налима обитает на акватории, которая частично совпадает с ареалом обитания отвергнутого K. Pivnicka в 1970 г. подвида *L. l. leptura*. При этом генетически выделенная амурская группа ближе к *L. l. lota*, чем к *L. l. maculosa*, что снова нас возвращает к систематическому рангу предложенному Л.С. Бергом в 1949 г. – *L. l. lota natio leptura* (хотя с точки зрения современной систематики это не совсем верно, но довольно близко по смыслу с точки зрения морфологического и генетического анализов).

Полученные в ходе генетических исследований результаты расширяют наше представление о филогении вида, но в своих исследованиях, в силу объективных причин, западноевропейские, американские и китайские ученые вынуждены обходиться материалом собранным во всем циркулярктическом регионе, за исключением «небольшого» исключения – территории России. Чтобы восполнить этот пробел, российскими учеными предпринимается попытка дополнить имеющиеся представления о генетической структуре налима данными, собранными в разных водных бассейнах Российской Федерации (Khrunyk et al., 2015, 2017; Kaporikov et al., 2017; Yalkovskaya et al., 2020).

### Выводы

Как следует из приведенного литературного обзора, в настоящее время еще рано ставить точку в вопросе внутривидовой дифференциации налима. Стоит отметить, что классические методы ихтиологии, основывающиеся на морфологическом описании и изучении биологии, на данный момент не дают возможность провести внутривидовую дифференциацию. Генетические методы – требуют сбор материала не только из хорошо доступных локалитетов, но и со всей территории обитания вида, включая музейный материал из вымерших популяций. Провести такой всесторонний анализ возможно только при международной коллаборации ученых всего циркулярктического региона.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН № АААА-А19-119031890085-3.

### Библиография

- DeKay J.E. Natural history of New York. Zoology of New-York or the New-York fauna. Part IV. Fishes. 1842. P. 1-79.
- Elmer K.R., Van Houdt J.K.J., Meyer A., et al. Population Genetic Structure of North American Burbot (*Lota lota maculosa*) across the Nearctic and at Its Contact Zone with Eurasian Burbot (*Lota lota lota*) // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2008. Vol. 65. № 11. P. 2412–2426.
- Fang H., Zhang J., Song N., et al. Population Genetic Structure and Geographical Differentiation of Burbot (*Lota lota*) in China // Russian J. Genetics. 2013. Vol. 49. № 10. P. 1047–1056.
- Fitzinger L.J.F.J. Ueber die Ausarbeitung einer Fauna des Erzherzogthumes Oesterreich, nebst einer systematischen Aufzählung der in diesem Lande vorkommenden Säugethiere, Reptilien und Fische. Oesterreich, 1832. P. 280-340.
- Hubbs C.L., Schultz L.P. Contributions to the ichthyology of Alaska with descriptions of two new fishes // Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. 1941. № 431. P. 1-31.
- Khrunyk Y.Y., Borodin A.V., Semerikov V.L., et al. First Data on Genetic Diversity of Burbot (*Lota lota* L.) in the Western Siberian // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2015. Vol. 463. P. 255–258.
- Khrunyk Yu.Ya., Bogdanov V.D., Yalkovskaya L.E., et al. The Genetic Diversity of Burbot (*Lota lota* L., 1758) of Western Siberia (the Analysis of the mtDNA Control Region Polymorphism) // Rus. J. of Genetics. 2017. Vol. 53. № 2. P. 233–241.
- Koch K.L. Animalia Vertebrata // Naturhistorische Topographie von Regensburg. Vol. 3. 1840. Pp. 1-43.
- Koporikov A.R., Bogdanov V.D., Yalkovskaya L.E., et al. Ecological, Morphological, and Genetic Diversity of Burbot (*Lota lota* L., 1758) in Large River Basins of Western Siberia // Rus. J. of Ecology. 2017. Vol. 48. No. 5. P. 449–458.
- Lawler G.H. The biology and taxonomy of the burbot, *Lota lota*, in Heming Lake, Manitoba // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1963. Vol. 20. 417-433.
- Lesueur C.A. Notice de quelques poissons découverts dans les lacs du Haut-Canada, durant l'été de 1816 // Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. 1819. Vol. 5. P. 148-161.
- LeSueur, C. A. Description of two new species of the genus *Gadus* // J. Acad. Nat. Sci. Phila. N.S. 1817. Vol. 1. P. 83-85.
- Linnaeus C. Systema naturae sive regna tria naturae, systematice proposita per classes, ordines, genera et species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, etc. Vol. 1. Regnum animale. 10th ed. revised. Holmiae, 1758. 824 p.
- Perty J.A.M. Beiträge zur Kenntniss der Fauna Monacensis // Isis. 1832. S. 712-733.
- Pivnička K. Morphological Variation in the Burbot (*Lota lota*) and Recognition of the Subspecies: A Review // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1970. Vol. 27(10). P.1757-1765.
- Pulliainen E., Korhonen K. Seasonal changes in condition indices in adult mature and non-maturing burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian Bay, northern Finland // J. of Fish Biology. 1990. № 36. P. 251-259.
- Rohla M., Vetemaa M., Taal I., et al. Life history of anadromous burbot (*Lota lota*, Linnaeus) in the brackish Baltic Sea inferred from otolith microchemistry // Ecol. Freshwat. Fish. 2014. Vol. 23, № 2. P.141-148.
- Stapanian M.A., Paragamian V.L., Madenjian C.P., et al. Worldwide status of burbot and conservation measures. // Fish and fisheries. 2010. Vol. 11, № 1. P.34-56.
- Storer D.H. Descriptions of two new Species of Fishes // Boston Journal of Natural History. 1842. Vol. IV. P. 58-62.
- Van Houdt J.K.J., De Cleyn L., Perretti A., et al. A Mitogenic View on the Evolutionary History of the Holarctic Freshwater Gadoid, Burbot (*Lota lota*) // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 2445–2457.
- Van Houdt J.K.J., Hellemans B., Volckaert F.A.M. Phylogenetic Relationships among Palearctic and Nearctic Burbot (*Lota lota*): Pleistocene Extinctions and Recolonization // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2003. Vol. 29. P. 599–612.
- von Rapp W. Fische des Bodensees. Stuttgart, Germany, 1854. 39 p.
- Walbaum, J.J. Petri Artedi renovati. Pt. 3. A. F. Roese, Grypesvaldiae. 1792. 723 p.
- Yalkovskaya L.E., Khrunyk Yu.Ya., Krohaleva M.A., et al. Phylogenetic relationships of burbot (*Lota lota* L., 1758) of the Volga-Kama river basin inferred from analysis of mitochondrial DNA markers // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2020. Vol. 490. P. 54-58.
- Аникин В.П. Отчет о командировке в Нарымский край летом 1900 года. Томск : Паровая типо-литография П. И. Макушина, 1902. 121 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Том 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 929-1384 с.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360с.
- Маркун М.И. К систематике и биологии налима р. Камы // Изв. биол. НИИОРХ при Перм. ун-те. 1936. Т. 10, вып. 6. С. 211-237.
- Мельянцева В.Г. Налим Нового Выгозера // Учен. зап. Карело-Фин. ун-та. 1948. Т.2, вып. 3. С. 90-106.
- Прозоров Д.Д. Налим Онежского озера и его промысел // Бюлл. рыбн. хоз-ва Карело-Финской ССР. 1947. № 2. С. 61–68.
- Световидов А.Н. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Т. 9, вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 224 с.