

УДК 597.554.3-15

## ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КРАСНОПЕРОК РОДА *TRIBOLODON* (CYPRINIDAE)

© 2021 г. В. Н. Долганов\*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

\*e-mail: vndolganov@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2020 г.

После доработки 11.04.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

Предложен эволюционный сценарий происхождения и расселения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*, основанный на данных их фенотипической и биологической изменчивости, а также климатической и геологической истории дальневосточных морей. Из проведенного анализа следует, что исходный вид красноперок произошел от плоскоголового амурского жереха *Pseudaspius leptocephalus* в условиях лимана р. Амур во второй половине миоцена. В результате изоляции Японского моря, разделившей ареал предкового вида в конце плиоцена (около 2.4 млн лет назад), в теплых условиях Японского моря сформировалась *T. hakonensis*, а в Охотском море — более холодноводная *T. brandtii*. При дальнейшем похолодании конца плиоцена — начала плейстоцена амфидромная форма *T. brandtii* в лимане р. Амур дала начало более пресноводной *T. sachalinensis*. Жилые популяции *T. brandtii* в реках северо-западной части о-ва Хонсю в течение второй половины плейстоцена обособились в *T. nakamurai*. Многократная изоляция популяций *T. brandtii* восточной Японии Сангарским проливом, закрывавшимся во время оледенений, привела к разделению *T. brandtii* на два подвида — *T. brandtii maruta* и *T. brandtii brandtii*.

**Ключевые слова:** красноперки рода *Tribolodon*, происхождение, распространение, биология, предковая форма, виды, популяции, жилые формы

**DOI:** 10.31857/S013434752106005X

Красноперки рода *Tribolodon*, представленные четырьмя видами, широко распространены в дальневосточных морях (рис. 1). Это единственная группа генеративно-пресноводных рыб Дальнего Востока, которые способны нагуливаться в водах разной солености вплоть до океанической. Уникальная осморегуляция позволяет красноперкам создавать разные экологические формы от амфидромных до полностью пресноводных. Данное свойство делает дальневосточных красноперок интересным объектом для исследователей разных специальностей. Однако, несмотря на значительные успехи в изучении, многие аспекты биологии, генетики и эволюции этой группы рыб до сих пор не ясны. Неизвестны место, время и условия формирования не только предковой формы красноперок, но и ее производных — современных видов и популяций. Непонятно, почему *T. hakonensis* и *T. sachalinensis* имеют амфидромную и жилую формы, *T. brandtii* имеет только амфидромную форму, а *T. nakamurai* — лишь жилую. Также трудно объяснить современное распространение видов красноперок и наличие у них определенных морфо-экологических характеристик.

Современные представления о происхождении видов красноперок (Sakai, 1995) очень схема-

тичны (рис. 2). По версии этого автора предковая форма красноперок, расселившаяся из Японского моря к тихоокеанскому побережью в конце плиоцена — начала плейстоцена, во время последовавшего потепления мигрировала на север, а популяции, оставшиеся у южной Японии, сформировали *T. hakonensis*. Аналогичным образом во время похолодания климата у северной Японии обособилась *T. sachalinensis*. Красноперка Накамуры, согласно сценарию, является реликтовой формой *T. sachalinensis*, изолированной в средней части Японии, а *T. brandtii* произошла непосредственно от предковой формы в Японском море. В дальнейшем виды расселялись из центров их происхождения во время изменения климата, при этом жилые популяции красноперок, имеющиеся лишь в Японии и на о-ве Сахалин, считаются показателем древности именно островных ареалов. К сожалению, данный эволюционный сценарий не может считаться реальным, по меньшей мере, из-за отсутствия изоляции популяций во время видообразования и из-за несоответствия места и времени формирования видов с их морфологическим строением и биологией.

К настоящему времени методы, применяемые для изучения этой сложной группы рыб, не дают

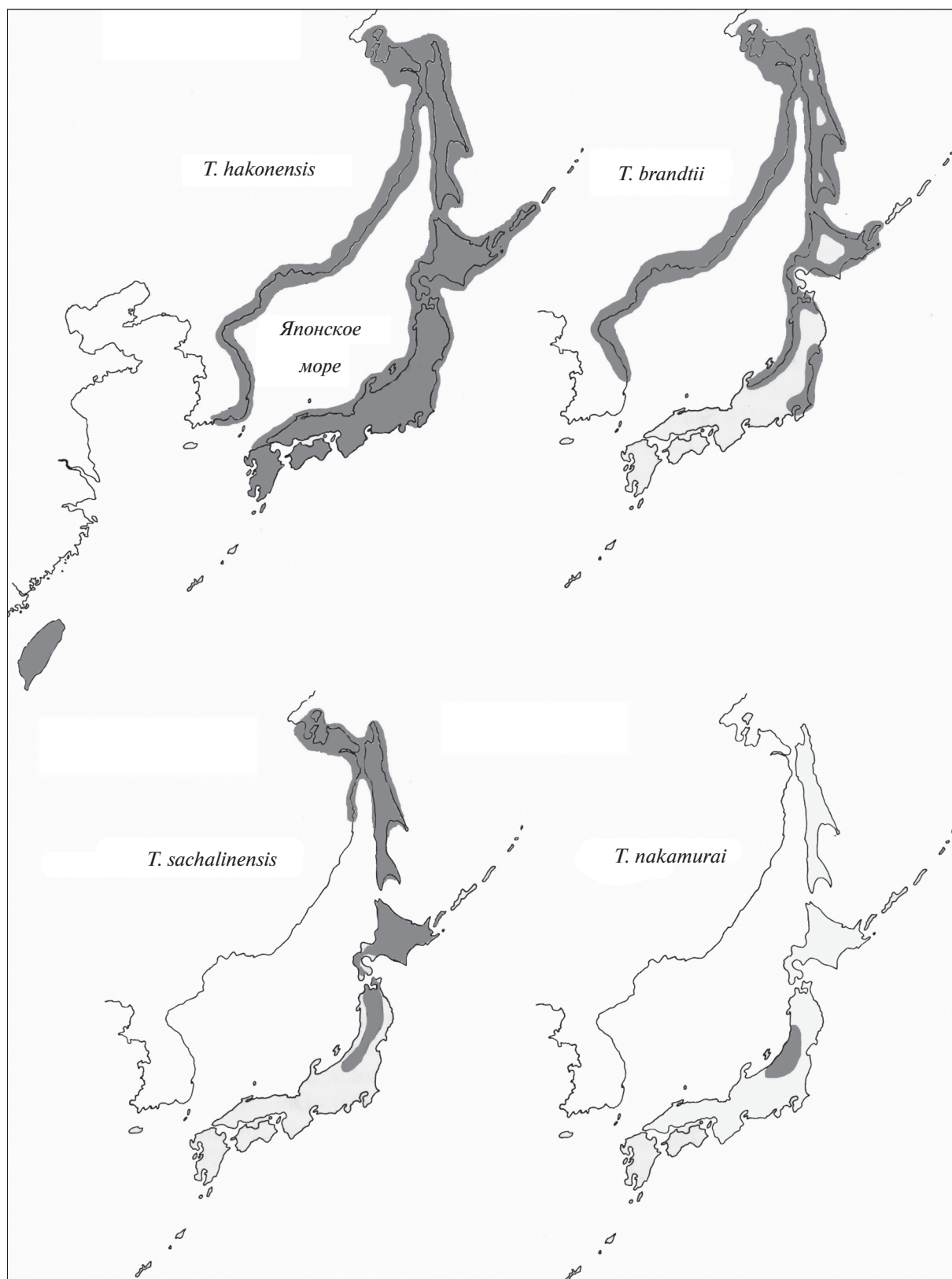


Рис. 1. Современное распространение красноперок рода *Tribolodon*.

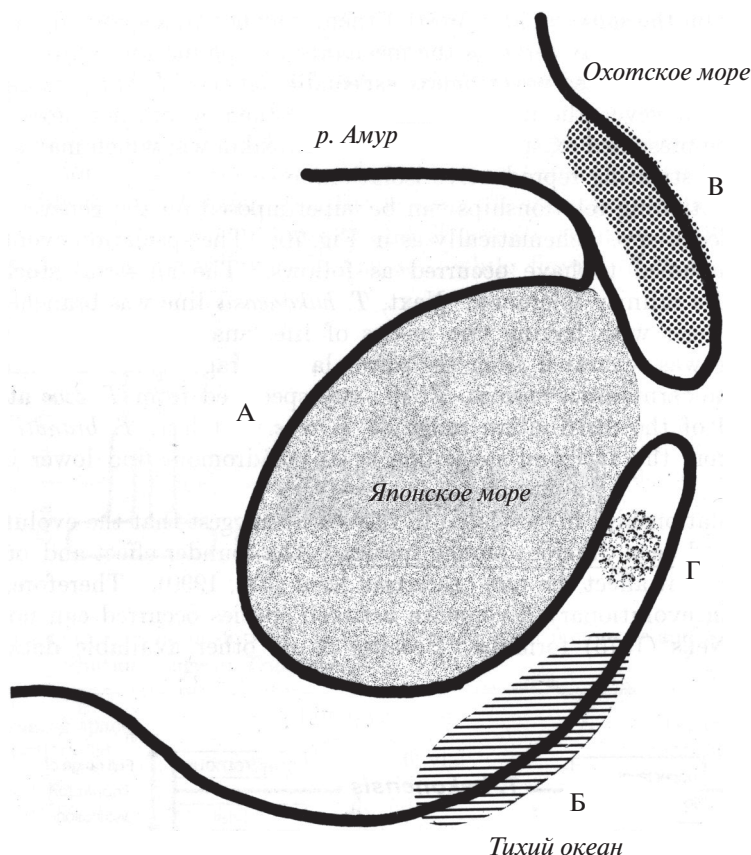


Рис. 2. Схема происхождения красноперок рода *Tribolodon* в конце плиоцена – начале плейстоцена. А – *T. brandtii*, Б – *T. hakonensis*, В – *T. sachalinensis*, Г – *T. nakamurai* (из: Sakai, 1995).

ответов на имеющиеся вопросы. Отсутствие ответов не позволяет определять и анализировать направление и скорость морфо-экологической и генетической эволюции, а также совершенствовать методы биологических и генетических исследований. Поэтому при изучении группы автор предлагает ввести метод исторической биогеографии, который позволяет выяснять причинно-следственные связи ее формирования и биологического разнообразия, так как изменение климата и возможности миграций приводят к изменению биологии и морфологического строения представителей таксонов.

В работе предложена гипотеза формирования биоразнообразия дальневосточных красноперок, основанная на их распространении и биологии, а также на геологической и климатической истории дальневосточных морей.

**Формирование предковой формы красноперок**

Формирование предковой формы рода *Tribolodon* традиционно связывают с Японским морем, на месте которого в плиоцене, по мнению ряда ученых (Линдберг, 1955, 1972; Nishimura, 1964a, 1964b), располагалось пресноводное озеро,

постепенно заполнявшееся морской водой. После того как выяснилось, что Японское море уже середины миоцена (около 16 млн. лет) существовало как глубоководный морской водоем, соединявшийся с Охотским морем и Тихим океаном глубокими проливами (Kaizuka, 1980; Chinzei, 1991; Плетнев, 2009, 2015; Kozaka et al., 2018), японские исследователи предложили считать местом происхождения исходной формы дальневосточных красноперок палеозеро раннего миоцена (Sakai et al., 2002) или непосредственно Японское море, в котором предковая форма *Tribolodon* + *Pseudaspius* обитала с позднего миоцена в условиях меняющихся климата и солености (Watanabe et al., 2018).

Во всех версиях формирования предка красноперок предполагалось, что в рассматриваемые водоемы его происхождения, распресняя их, впадал палеоАмур. Однако геологические данные указывают на то, что палеоАмур в течение всего третичного периода имел сток в Охотское море (Худяков, 1977; Гладенков и др., 2002; Сорокин и др., 2010). Не вызывает сомнения, что для адаптации к питанию пресноводных видов в водах разной солености необходимо их длительное обитание в водоемах с постепенно меняющейся градицией

солености вод. С одной стороны, трудно что-либо сказать о времени и продолжительности формирования солоноватых вод палеоозер, но в Японском море солоноватые воды присутствовали только в межледниковые периоды конца плейстоцена после таяния ледникового покрова. С другой стороны, условия для адаптации к амфидромному образу жизни в лимане р. Амур с его полным спектром солености существовали десятки миллионов лет. А так как плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptcephalus* — ближайший родственник дальневосточных красноперок и их гипотетический предок (Картавец и др., 2002; Богущкая, Насека, 2004; Watanabe et al., 2018) обитает только в бассейне р. Амур, то наиболее вероятным местом формирования исходной формы рода *Tribolodon* является не Японское море, а обширный лиман р. Амур, отделенный в позднем миоцене от Японского моря о-вом Сахалин, соединившимся с материком (Плетнев, 2004).

В Северном полушарии основным центром формирования солоноватоводной фауны является Сарматское море. Здесь со второй половины миоцена в уникальных условиях полной или частичной изоляции от Средиземного моря (а позже и Арало-Каспийского бассейна от Черного моря) от пресноводных предков образовалось более 10 амфидромных видов, подвидов и форм карповых рыб: усачи, лещи, сазан, шемай, чехонь, плотва, вырезуб, рыбец и др. Несмотря на более богатую фауну карповых рыб юго-восточной Азии, в дальневосточных морях аналогичные экологические формы отсутствуют. Следовательно, в дальневосточных морях не было благоприятных условий для широкой адаптации к обитанию в солоноватых водах. В связи с этим тем более интересно появление предковой формы дальневосточных красноперок. Скорее всего, это обусловлено тем, что среди карповых рыб амурский жерех является единственным видом, который при адаптации к солоноватым водам кардинально сменил питание с ярко выраженного хищничества на бентосно-планктонное. Освоению новой для жереха экологической ниши в лимане р. Амур, приведшему к экологическим и морфологическим изменениям, по-видимому, способствовало значительное уменьшение кормовой базы хищных рыб р. Амур в результате сильного похолодания этого региона в позднем миоцене (Гладенков и др., 2002; Цой и др., 2003; Плетнев, 2015).

#### Формирование видов и подвидов красноперок

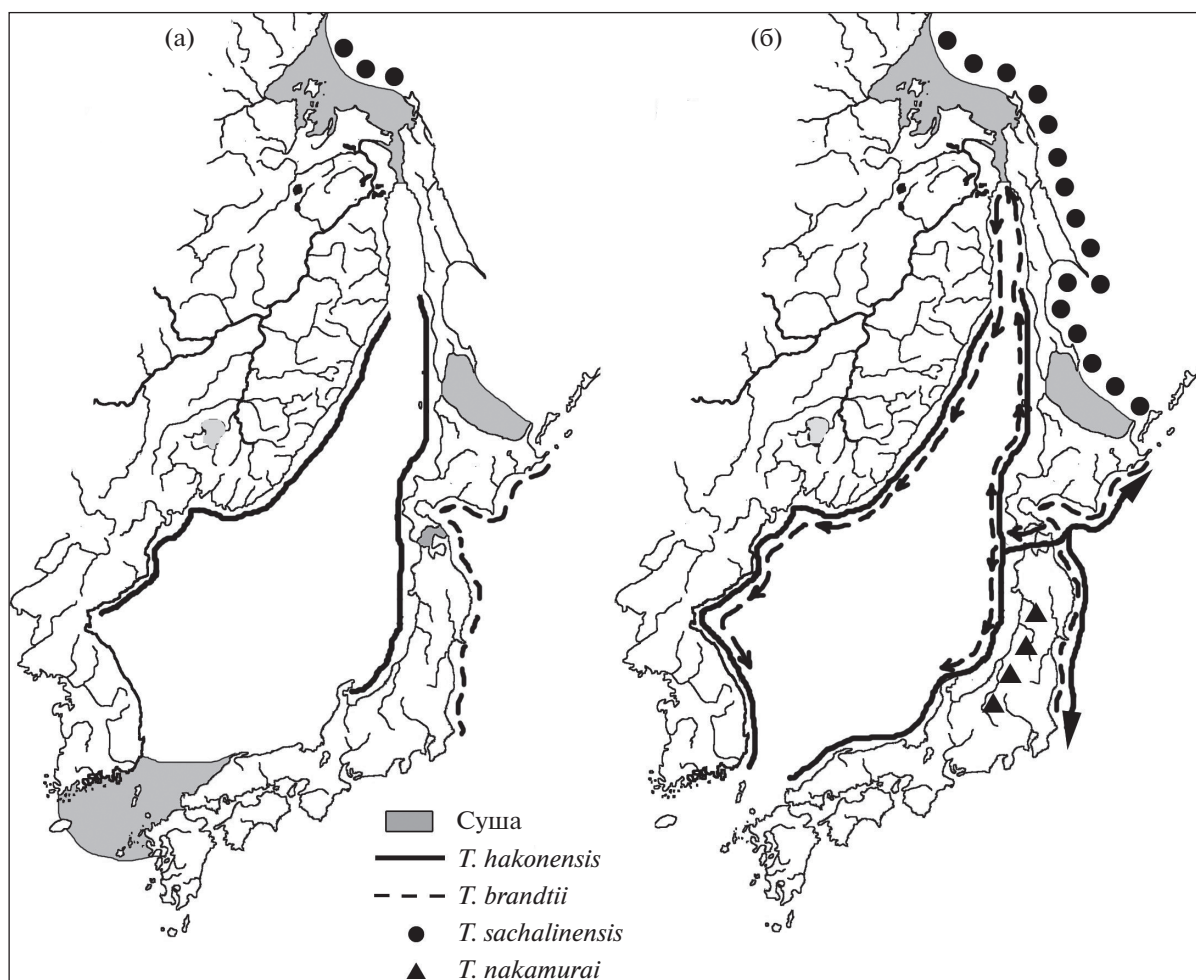
До конца плиоцена Охотское и Японское моря не были изолированы друг от друга (Chinzei, 1991; Плетнев, 2009), что способствовало широкому расселению предковой формы рода *Tribolodon*. Обширный ареал в Японском и Охотском морях в широком спектре климатических условий закономерно должен был привести к широтной кли-

нальной изменчивости экологии и морфологии исходной формы. У северных популяций выработались большая, чем у южных, холодноводность и более поздний нерест, произошло укрупнение размеров тела (правило Бергмана), увеличение количества метамеров (правило Джордана) и плодовитости, а также уменьшение размеров икры. Принимая во внимание более теплый по сравнению с современным климат второй половины миоцена, можно предположить, что исходная форма красноперок рода *Tribolodon* экологически и морфологически была наиболее близка к *T. hakonensis*. Она круглогодично (кроме нереста) обитала в прибрежных водах и только во время значительного похолодания климата и формирования ледового покрова в конце миоцена — начале плиоцена (Цой и др., 2003; Плетнев, 2015) вынужденно адаптировалась к зимовке в более теплых пресных водах.

Дивергенция предковой формы на мелкочешуйную красноперку *T. brandtii* и крупночешуйную *T. hakonensis* (рис. 3а) началась в конце плиоцена в результате изоляции Японского моря, вызванной поднятием суши при усилении Сахалинской фазы складчатости, совпавшим с первым значительным похолоданием Северного полушария и понижением уровня Мирового океана (Лисицын, 1980; Цой и др., 2003; Плетнев, 2004; Kitamura, Kimoto, 2006). Похолодание в конце плиоцена привело к формированию на севере Сахалина сурового климата, близкого к субарктическому (Плетнев, 2004). По сравнению с популяциями красноперок теплого Японского моря популяции красноперок Охотского моря были вынуждены адаптироваться к холодным климатическим условиям и обитанию в более плотных водах, что привело к дальнейшему формированию большего количества метамеров (позвонков, чешуй и т.д.) (табл. 1), изменению питания и условий нереста.

Необходимость нагула перед нерестом в более холодных условиях и, следовательно, в условиях позднего весеннего развития планктона вынудила красноперок Охотского моря полнее осваивать кормовую базу бентоса. В результате у них сформировался полунижний рот, в то время как у тепловодных красноперок-эврифагов Японского моря, предпочитающих планктон (Иванков и др., 2016а), рот остался почти конечным. На адаптацию к питанию *T. brandtii* преимущественно бентосом (Роготнев и др., 2005) указывает и нагул в более холодных водах на глубине до 50 м, тогда как *T. hakonensis* встречается не глубже 20 м.

Размножение — наиболее консервативная часть жизненного цикла рыб, поэтому изменения, произошедшие в репродуктивных циклах популяций красноперок, изолированных в разных условиях, представляют особый интерес. В отличие от красноперок Японского моря, популяции красноперок Охотского моря, лишенные возможности при похолодании климата переме-



**Рис. 3.** Распространение дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в конце плиоцена—начале плестоцена (а) и после открытия Сангарского пролива во второй половине плейстоцена (б).

ститься южнее, вынуждены были перейти к еще более позднему нересту, который в настоящее время у *T. brandtii* происходит в среднем на месяц позже, чем у *T. hakonensis* (Гавренков, Свиридов, 2001; Гриценко, 2002). Более короткое в северных широтах лето и поздний сезон размножения заставили их перенести нерест из верхних участков рек (как у *T. hakonensis*) в средние участки рек любой протяженности. Сильное похолодание конца

плиоцена привело к значительному расширению зоны вечной мерзлоты и, следовательно, к уменьшению выхода подземных ключей — излюбленного места нереста предковой формы красноперок. Для *T. hakonensis* до сих пор характерно размножение в местах выхода ключей при небольшой скорости течения (0.6–0.9 м/с) и с небольшим содержанием кислорода (6–8 мг/л). Поскольку грунтом для нерестилищ *T. hakonensis* служит

**Таблица 1.** Вариабельность меристических признаков дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (по: Гриценко, 1974; Гавренков, Иванков, 1979; Doi, Shinzawa, 2000; Hosoya, 2002; Kim, Park, 2002; Гудков и др., 2010; Sakai, Amano, 2014; собственные данные)

Вид	Чешуи боковой линии	Жаберные тычинки	Лучи Р	Лучи V	Позвонки
<i>T. hakonensis</i>	61–90	11–18	13–17	7–12	43–50
<i>T. brandtii</i>	71–96	9–16	13–19	7–13	45–53
<i>T. sachalinensis</i>	72–84	10–16	15–18	10–13	42–46
<i>T. nakamurai</i>	84–96	9–10	19–20	14–16	—

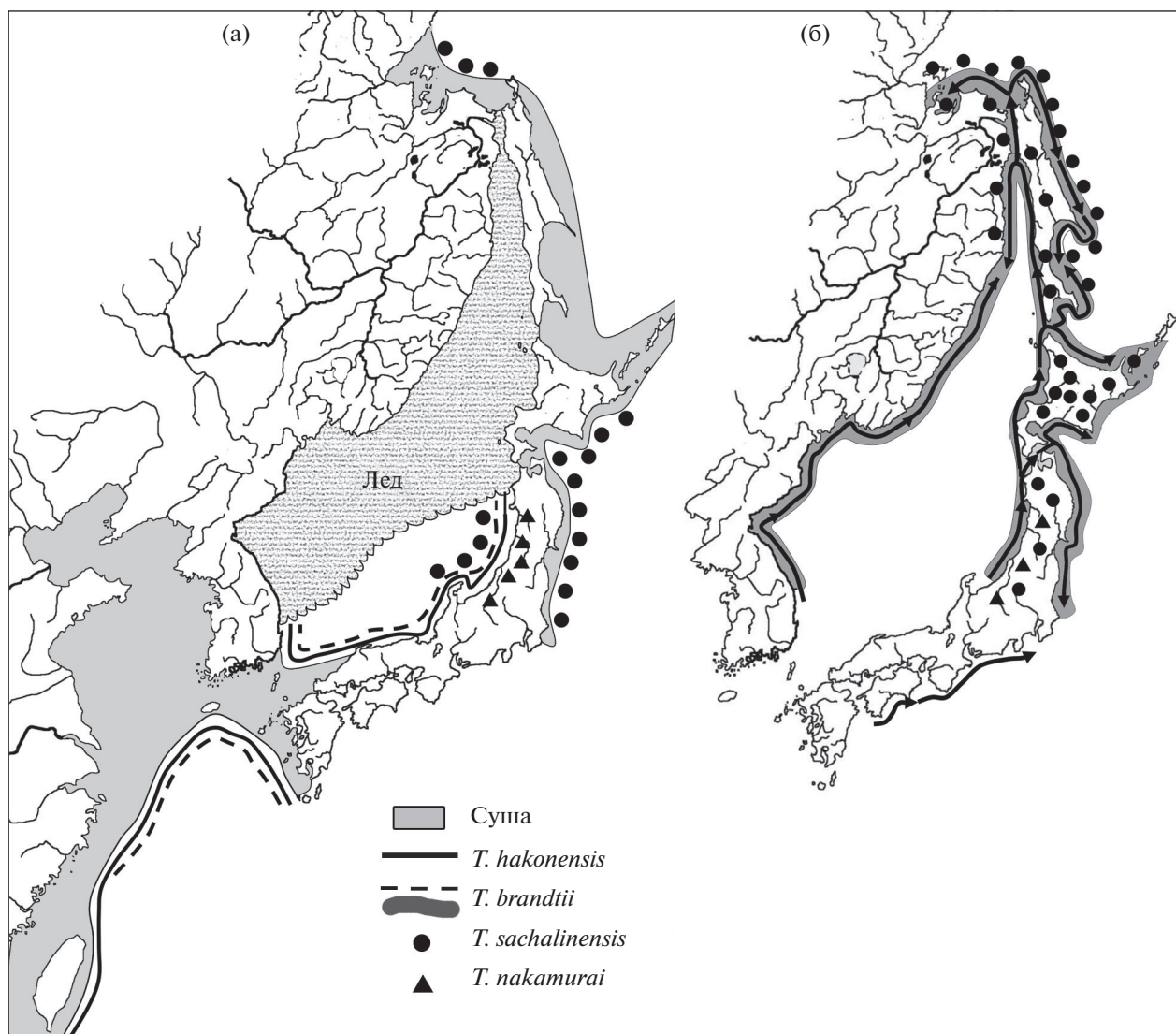
Примечание: “—” — нет данных.

средняя и мелкая галька, в которую оплодотворенная икра закапывается на глубину 10–15 см, то икра у *T. hakonensis* неклеякая или слабосклеякая (Гавренков, 1982). Небольшое количество ключей в районах формирования *T. brandtii* привело к адаптации нереста на участках дна с хорошо выраженными русловым и подрусовым потоками воды, более быстрым течением (0,8–1,4 м/с) и большим насыщением воды кислородом (9–11 мг/л), где грунт представлен преимущественно средней и крупной галькой. Изменение условий нереста в большинстве популяций *T. brandtii* привело к выметыванию сильно клейкой икры непосредственно на грунт, на боковую поверхность камней и в расщелины между ними (Гавренков, Свиридов, 2001). У *T. brandtii* меньше распространено сохранение икры в грунте; в отличие от *T. hakonensis* она закапывает икру в продольные насыпные гряды (бугры), расположенные поперек течения и хорошо промываемые потоком воды. Морфологической адаптацией для постройки нерестовых гряд из более крупных фракций грунта следует считать более сильное, чем у *T. hakonensis*, утолщение кожных покровов в нерестовый период. Дальнейшая дивергенция размеров тела предковой формы и значительные различия в условиях обитания и нереста отразились на плодовитости *T. brandtii* и *T. hakonensis* (в среднем 35 тыс. икринок против 20 тыс.), а также на размерах их икринок (средний диаметр 1,96 мм против 2,41 мм) (Гавренков, Свиридов, 2001). Кроме того, на различие условий нереста (в первую очередь кислородного режима) указывает окраска икринок, которая зависит от содержания в них каротиноидов: у *T. brandtii* окраска икринок варьирует от бесцветной до зеленоватой, а у *T. hakonensis* от красноватой до оранжевой (Иванков и др., 2017). Формирование видов дальневосточных красноперок в значительно различающихся условиях среды существенно отразилось и на строении чешуи. В холодных и плотных водах Охотского моря у *T. brandtii*, вынужденной к тому же нереститься на участках с относительно быстрым течением, на чешуе радиальных лучей, снижающих турбулентность потока воды при движении рыб (Бурдак, 1974), сформировалось примерно в 2 раза больше, чем у более тепловодной *T. hakonensis*, нерестящейся на медленном течении (Иванков и др., 2016б).

Прогрессирующее похолодание климата и усиление ледовой обстановки на рубеже плиоцена и плейстоцена (Цой и др., 2003; Плетнев, 2004) привели к исчезновению амфидромных популяций *T. brandtii* в Охотском море. Они могли остаться лишь в более теплых водах Восточной Японии и в лимане р. Амур (рис. 3а). Но если у Восточной Японии красноперки в основном сохранили приобретенную экологию и морфологию, то в постепенно охлаждающемся и поздно освобождающемся ото льда лимане р. Амур

*T. brandtii* была вынуждена перейти к более пресноводному образу жизни и относительно позднему нересту. Это вызвало вторичное уменьшение количества метамеров – позвонков и чешуй (табл. 1), а также обособление до уровня вида (*T. sachalinensis*). Однако адаптации данного вида к обитанию в холодных водах, выработанные совместно с *T. brandtii*, показывают близость видов друг к другу и значительную отдаленность от *T. hakonensis*. У обоих видов рот полунижний (у *T. hakonensis* он почти конечный), одна “брачная” полоса (у *T. hakonensis* их 3) и значительно больше ребер на чешуйных пластинках (средние значения у *T. brandtii* 22,3–28,9, у *T. sachalinensis* 23,3–31,7 против 12,7–15,3 у *T. hakonensis*) (Иванков и др., 2017). Кроме этого близкий по времени нерест у *T. brandtii* и *T. sachalinensis* происходит значительно позже, чем у *T. hakonensis*. В ходе нереста первые два вида достаточно легко скрещиваются друг с другом, тогда как гибридов с участием *T. hakonensis* крайне мало (Sakai, 1995). Следовательно, длительная изоляция закрепила обособление лиманной формы до уровня вида – сахалинской красноперки *T. sachalinensis*, популяции которой значительно более “привязаны” к пресным водам или полностью жилые.

Следующий этап формирования дальневосточных красноперок начался после открытия Сангарского пролива в середине плейстоцена (Nishimura, 1964a, 1964b; Линдберг, 1972; Плетнев, 2004), когда появилась возможность взаимных миграций *T. hakonensis* из Японского моря к Восточной Японии и *T. brandtii* с восточного побережья Японии в Японское море (рис. 3б). Крупночешуйная красноперка у восточного побережья Японии, обитая в зоне смешения течений, не получила широкого распространения, так как с севера ее сдерживало холодное течение Ойясио, а с юга – теплое течение Курисио. Более холодноводная *T. brandtii*, заселившая реки западного побережья Японии, скорее всего, в период закрытого Корейского пролива была вытеснена теплыми водами Цусимского течения севернее, в район Татарского пролива и северного Приморья, в более подходящие для этого вида климатические условия. Из этих районов не позднее предпоследнего оледенения она расселилась вдоль материкового побережья до Кореи. Оставшиеся в реках северо-западного Хонсю жилые популяции *T. brandtii* оказались изолированы от амфидромных *T. brandtii* не только географически, но и жилыми формами *T. hakonensis*, а затем и *T. sachalinensis*. Под воздействием естественного отбора у оттесненных в верховья рек жилых *T. brandtii* для более маневренного плавания в быстрых водах увеличилось количество лучей в грудных и брюшных плавниках и количество чешуй (табл. 1). В условиях верхнего течения рек питание водными насекомыми и молодь рыб привело к формированию “полуверхнего” рта (нижняя челюсть



**Рис. 4.** Распространение дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* 240–130 тыс. лет назад во время предпоследнего оледенения (а) и 130–70 тыс. лет назад в период последнего межледникового (б).

длиннее верхней) и уменьшению количества жабренных тычинок. В результате длительной изоляции в новых условиях произошло обособление жилой формы *T. brandtii* рек северо-западного Хонсю до уровня вида *T. nakamurai* (рис. 3б).

Популяции *T. brandtii* у восточного побережья Японии, обитавшие в относительно теплых условиях смешения вод Ойясио и Куроисио (рис. 4а), во время оледенений конца плейстоцена не менее трех раз изолировались от широко распространенных в Японском и Охотском морях популяций этого вида, живущих преимущественно в более холодных условиях. Это привело к морфологической и генетической дивергенции, позволившей разделить вид *T. brandtii* на 2 подвида – *T. brandtii maruta* и *T. brandtii brandtii* (Sakai, Amano, 2014).

Не менее чем на подвидовом уровне различаются материковые и островные популяции *T. hakonensis*. Дивергенция между ними в северной части Японского моря началась, по-видимому, с похолодания на рубеже плейстоцена и плейстоцена (рис. 3а) и регулярно поддерживалась в эпоху оледенений второй половины плейстоцена, когда во время похолодания климата и развития оледенения в северной и западной частях Японского моря эти формы были широко и надолго изолированы (рис. 4а). Следует заметить, что до открытия северных проливов Японского моря в межледниковье (130–70 тыс. лет назад), предшествующее последнему оледенению, островные популяции обитали в зоне теплых течений, а материковые – в зоне холодных. Это, в частности, отразилось на количестве позвонков и чешуи (Гудков и др., 2010). Ко времени начала “холодного” плейсто-

цена (0.7 млн лет назад) материковые и островные популяции *T. hakonensis*, скорее всего, уже разошлись до уровня подвидов. При похолодании климата они мигрировали в южную часть Японского моря и в Восточно-Китайское море, где обитали парapatрично, а во время последнего оледенения, когда Корейский пролив полностью не закрывался (Ono, 1984; Park et al., 2000), их ареалы практически не соприкасались. Специализированные эколого-морфологические работы для описания этих таксонов не проводились, однако значительное различие материковой и островной *T. hakonensis* следует из уже имеющихся морфологических (Гудков и др., 2010) и генетических данных (Sakai et al., 2002; Семина и др., 2006; Watanabe et al., 2018).

Аналогичная дивергенция у *T. brandtii* в северо-западной части Японского моря началась не ранее середины плейстоцена, т.е. намного позднее, чем у *T. hakonensis*. Поэтому морфологические и генетические различия материковых и островных популяций *T. brandtii* намного ниже (Романов, Ковалев, 2005; Брыков и др., 2013; Золотова, 2019).

Виды *T. sachalinensis* и *T. nakamurai* из-за ограниченности ареалов и отсутствия длительной изоляции их частей подвидов не образовали.

#### Формирование популяционной структуры красноперок

Популяционная структура красноперок рода *Tribolodon* окончательно оформилась во время двух последних оледенений плейстоцена. Изменение климата и чередование открытия и закрытия проливов Японского моря были основными факторами, повлиявшими на формирование как амфидромных, так и жилых популяций. До открытия проливов Лаперуза и Невельского *T. brandtii* и *T. hakonensis* не могли проникнуть в Охотское море из Японского, как и от восточного побережья Японии, где они сдерживались холодным течением Ойясио. С другой стороны, это холодное течение способствовало расселению *T. sachalinensis* из Охотского моря к восточному побережью Японии, откуда данный вид в начальной стадии предпоследнего оледенения (или в предыдущий цикл похолодания) мог проникнуть в Японское море (рис. 4а).

Во время предпоследнего оледенения (240–130 тыс. лет назад) холод и льды вытесняли *T. sachalinensis* по крайней мере до северо-западного побережья о-ва Хонсю, а *T. hakonensis* – в южную часть Японского моря и северную часть Восточно-Китайского моря до о-ва Тайвань, что подтверждается современным распространением их жилых популяций. Ареал более холодноводной *T. brandtii*, был, очевидно, немного севернее ареала *T. hakonensis* (рис. 4а). Значительная регрессия уровня Мирового океана в предпослед-

нее оледенение (до –140 м) привела к длительному закрытию Корейского пролива и дивергенции материковых и островных *T. hakonensis* и *T. brandtii* на две группы популяций: “северные” в Японском море и “южные” в Восточно-Китайском море (рис. 4а).

Наступившее 130–70 тыс. лет назад межледниковье было теплее современного. Глобальное потепление климата привело к значительному повышению уровня моря, которое фиксируется для того периода в виде морских террас высотой 12–40 м на побережье о-ва Сахалин и Японии (Плетнев, 2004). После открытия Корейского пролива и по мере восстановления системы течений красноперки мигрировали на север, причем миграционный путь составлял около 1.5 тыс. км (рис. 4а, 4б). Доказательством этого служит современное место обитания наиболее южных жилых популяций *T. hakonensis*, оставшихся в верховьях рек о-ва Тайвань и изолированных от ближайших популяций южной Японии. Вытесняемая на север при потеплении климата *T. hakonensis* оставляла в более прохладных условиях рек свои жилые формы. В Японии жилые формы *T. hakonensis* распространены преимущественно в южной части, хотя присутствуют и на о-ве Хоккайдо (Sakai, 1995). Аналогично жилые популяции формировались и у *T. sachalinensis*, наиболее южные популяции которой находятся в реках северо-западной части о-ва Хонсю, где сахалинская красноперка обитает в нижнем и среднем течении и совместно с жилой *T. hakonensis* изолирует живущий в верховьях автохтонный вид *T. nakamurai*. Отсутствие жилых форм *T. brandtii* в Японии и на о-ве Сахалин можно объяснить двумя основными причинами. В южной Японии этому холодноводному виду слишком тепло, а в реках северного Хонсю и севернее эта экологическая ниша уже занята его производными – *T. sachalinensis* и *T. nakamurai*, причем *T. sachalinensis*, имеющая в Японии только жилую форму (рис. 4б), довольно многочисленна. Интересна ситуация с отсутствием жилых форм *T. hakonensis* и *T. brandtii* у материкового побережья, где известны только жилые популяции *T. hakonensis* в реках о-ва Тайвань. Попытки формирования этими видами жилых популяций, без сомнения, были (к тому же у материка производные *T. brandtii* отсутствуют), однако создать их в небольших гористых и без эстуариев водотоках Приморья и восточного побережья Кореи очень трудно. Не способствовал созданию жилых форм и суровый климат, особенно в периоды оледенений, в условиях которых гипотетические малочисленные жилые популяции существовать не могут. Южнее в северном Китае условия для создания жилых форм также неблагоприятные. Во время оледенений конца плейстоцена, когда уровень океана опускался более чем на 100 м, Желтое море и обширный шельф Восточно-Китайского моря были сушей и бассейном огромных рек Ху-



анхэ и Янцзы (Nisimura, 1964; Линдберг, 1972). В межледниковье создание жилых или амфидромных популяций в хорошо прогреваемых низовьях рек, а также миграция в их верховья были невозможны.

Наиболее значимым событием этого межледниковья было открытие северных проливов Японского моря и заселение красноперками южной части Охотского моря (рис. 4б). В реках Охотского моря, где к этому времени уже имелись и жилые, и амфидромные значительно связанные с пресными водами популяции *T. sachalinensis*, более тепловодная *T. hakonensis* освоила экологическую нишу нижнего течения рек и озер-лагун. Близкородственная к *T. sachalinensis* мелкочешуйная красноперка заняла периферийную от нее зону (Sakai, 1995; Сафронов и др., 2005).

Во время первой фазы последнего оледенения (70–40 тыс. лет назад) в покрытом льдами Охотском море (Горбаренко и др., 2003) при зимних температурах ниже современных на 8–15°C (Короткий и др., 1997) красноперки могли оставаться только в лимане р. Амур, где *T. hakonensis* и *T. brandtii* были вынуждены адаптироваться к более пресноводному образу жизни. Времени на подобную адаптацию по сравнению с *T. sachalinensis* у них было немного, но все же сейчас и молодь, и взрослые особи этих видов на о-ве Сахалин в течение года неоднократно заходят в реки и обычно на нерестилищах лососей в сентябре–октябре (Сафронов и др., 2005; собственные данные). С окончанием межстадиала последнего оледенения (40–22 тыс. лет назад) из Охотского моря к западному и восточному побережью Японии были вынуждены мигрировать амфидромные популяции *T. hakonensis*, *T. brandtii* и *T. sachalinensis*. Кроме этих популяций, зашедших в Охотское море из Японского моря в период межстадиала, южнее Охотского моря расселились популяции *T. brandtii* и *T. hakonensis*, сформировавшиеся в нем в первую фазу последнего оледенения. Во вторую фазу последнего оледенения (22–11 тыс. лет назад) в изолированном льдами лимане р. Амур продолжилось обособление наиболее холодноводных популяций *T. brandtii* и *T. hakonensis* и их адаптация к пресноводному образу жизни. В южной части ареала *T. brandtii* и *T. hakonensis* во время последнего оледенения повторялись такие же миграции, как в предпоследнее оледенение, но Корейский пролив в этот период полностью не закрывался (Ono, 1984; Park et al., 2000), поэтому изоляция “южных” и “северных” групп популяций отсутствовала.

Современный ареал дальневосточных красноперок (рис. 1) окончательно сформировался в голоцене после окончания последнего оледенения. Во время последнего оледенения открытый Корейский пролив практически изолировал материковых и островных красноперок, поэтому самые южные популяции *T. hakonensis* и *T. brandtii* ми-

грировали из Восточно-Китайского моря на север отдельно, создавая зоны смешения с популяциями, пережившими оледенение в южной части Японского моря. Материковые популяции перемещались вдоль Кореи к побережью Приморья, а островные — двумя ветвями вдоль южной Японии до встречи с популяциями восточной Японии и с усиливающимся Цусимским течением вдоль западного берега Японии. Популяции *T. hakonensis* и *T. brandtii*, пережившие оледенение в Японском море (“северные”), расселились вдоль материкового побережья только до северного Приморья, в то время как миграционный путь островных популяций, находившихся в зоне влияния теплого Цусимского течения, оказался гораздо длиннее. До открытия северных проливов Японского моря, через которые воды этого течения вытекают в Тихий океан и Охотское море, Цусимское течение должно было подниматься намного севернее. Это способствовало проникновению в Татарский пролив и к побережью Хабаровского края *T. hakonensis*, *T. brandtii* и *T. sachalinensis* (рис. 4б), откуда после открытия прол. Лаперуза (12–11 тыс. лет назад) они попали в южную часть Охотского моря, а через прол. Невельского (7 тыс. лет назад) — в лиман р. Амур и к восточному Сахалину (Кафанов и др., 2003; Долганов, Земнухов, 2007). Кроме этого, небольшая часть особой островных популяций *T. hakonensis* и *T. brandtii*, вероятно, попадает таким образом и к южному Приморью. Исключительную молодость этих мигрантов демонстрирует сахалинская красноперка *T. sachalinensis*, у которой в популяции р. Тумнин — крайней материковой точке распространения, имеется только один гаплотип (Брыков и др., 2013). На молодость популяций *T. brandtii* р. Тумнин указывает, в частности, наименьшая в пределах ареала вида вариабельность количества лучей в грудных и брюшных плавниках (Романов, Ковалев, 2005).

Дивергенция южных популяций *T. brandtii* и *T. hakonensis* вследствие закрытия Корейского пролива в предпоследнее оледенение и островных популяций *T. brandtii*, *T. hakonensis* и *T. sachalinensis* в результате изоляции в Охотском море во время последнего оледенения подтверждается бимодальным распределением гаплотипов в зонах смешения популяций (Брыков и др., 2013) и распространением внутривидовых группировок этих видов (Watanabe et al., 2018). Наличие представителей двух популяций в зоне их смешения на юге Приморья хорошо демонстрируют и два отчетливых пика нереста у *T. brandtii* и *T. hakonensis* в р. Раздольная (Гавренков, Свиридов, 2001).

Интересная эволюционная ситуация возникла в среднем плейстоцене после образования симпатрического ареала *T. brandtii* и *T. hakonensis*. Холодноводная по происхождению *T. brandtii* с поздним нерестом, вселившаяся в Японское море, и более тепловодная *T. hakonensis* с ранним нерестом,

заселившая Охотское море, “экологически” поменялись местами. В результате взаимопроникновения в ареалы друг друга видов с генетически закрепленными условиями размножения (наиболее консервативной частью жизненного цикла рыб) оказалось, что в зоне симпатрии генеративно-холодноводный вид *T. brandtii* вынужден размножаться в более теплых условиях, а генеративно-теповодный вид *T. hakonensis* — в более холодных. Изменение направления адаптации видов к условиям жизни и, в первую очередь, к условиям нереста, привело к процессу конвергенции, в основном морфологической. Конвергенция у материковых популяций *T. brandtii* и *T. hakonensis* выражена значительно сильнее, чем у островных. Основная причина этого явления — отсутствие жилых форм у красноперок материкового побережья. Следует заметить, что любая жилая форма экологически и генетически более “продвинута” по сравнению с проходной и, следовательно, обладает меньшей способностью к гибридизации с другим видом по сравнению с исходной. У островных красноперок кроме амфидромных *T. brandtii* и *T. hakonensis* имеются жилые *T. sachalinensis*, *T. hakonensis* и *T. nakamurai*, которые реки Японии занимают полностью. Амфидромная форма *T. brandtii* малочисленна, выше эстуариев и устьев рек она не заходит. По данным Сакаи (Sakai, 1995) *T. hakonensis* почти не скрещивается с *T. brandtii* и *T. sachalinensis*, основная гибридизация идет между более близкими видами *T. brandtii* и *T. sachalinensis*. Кроме этого на величину гибридизации, по-видимому, влияет малочисленность островных популяций *T. brandtii* по сравнению с численностью *T. hakonensis*, в то время как у материкового побережья численность *T. brandtii* примерно в 3 раза выше, чем *T. hakonensis* (Sakai, 1995; Гавренков, Свиридов, 2001).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ формирования биоразнообразия дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* показал, что исходный вид красноперок произошел от плоскоголового амурского жереха *Pseudaspius leptocephalus* в условиях лимана р. Амур во второй половине миоцена. Предковая форма красноперок адаптировалась к питанию богатой кормовой базой эстуарно-прибрежной зоны в водах широкого спектра солености, сохранив размножение (более консервативную и важную часть жизненного цикла) в пресных водах. В результате изоляции Японского моря, разделившей ареал предкового вида в конце плиоцена (около 2.4 млн лет назад), в теплых условиях Японского моря сформировалась *T. hakonensis*, а севернее в Охотском море и у восточной Японии — более холодноводная *T. brandtii*. При дальнейшем похолодании конца плиоцена — начала плейстоцена амфидромная форма *T. brandtii* в Охотском

море исчезла, но осталась у восточной Японии, а в лимане р. Амур из нее сформировалась вторично более приверженная к пресным водам *T. sachalinensis*. После открытия в конце эоплейстоцена (около 0.7 млн лет назад) Сангарского пролива *T. brandtii* проникла в Японское море и заселила реки западного побережья Японии, однако в дальнейшем под воздействием теплых вод Цусимского течения была вынуждена отойти севернее, оставив в реках северо-западного Хонсю жилые популяции, которые в течение второй половины плейстоцена обособились в красноперку Накамуры *T. nakamurai*.

Многочисленная изоляция популяций *T. brandtii* восточной Японии закрывавшимся во время оледенений Сангарским проливом привела к разделению *T. brandtii* на 2 подвида — *T. brandtii maruta* и *T. brandtii brandtii*. Не менее значимо различаются материковая и островная формы *T. hakonensis*. Дивергенция между ними началась вследствие изоляции холодными условиями в северной части Японского моря, вероятно, еще с похолодания рубежа плиоцена и плейстоцена, регулярно поддерживалась в эпоху оледенений второй половины плейстоцена, когда во время похолодания климата и развития оледенения северной и западной частей Японского моря эти формы были широко и длительно изолированы.

Популяционная структура дальневосточных красноперок сформировалась в основном во время двух последних оледенений плейстоцена под влиянием значительного изменения климата и изоляции части их ареалов во время закрытия проливов Японского моря. Во время предпоследнего оледенения (240–130 тыс. лет назад) закрытие Корейского пролива привело к дивергенции популяций *T. hakonensis* и *T. brandtii* Японского и Восточно-Китайского морей. Формирование наиболее северных популяций *T. hakonensis* и *T. brandtii* происходило в период последнего оледенения в лимане р. Амур, где изолированные льдами красноперки адаптировались к более пресноводному образу жизни.

В межледниковья амфидромные популяции красноперок, оттесняемые теплом на север, оставляли в прохладных условиях рек свои жилые формы, полностью изолированные от соседних водотоков. Формирование большинства жилых популяций происходило путем неоднократного вселения проходных форм и было вынужденным явлением.

В результате формирования симпатрического ареала *T. hakonensis* и *T. brandtii* произошло изменение направления их адаптации к условиям жизни, которое вызвало процесс морфологической конвергенции. Более сильно конвергенция этих видов выражена у материковых популяций вследствие отсутствия у материкового побережья жилых форм красноперок.

В работе изложены основные закономерности происхождения и расселения дальневосточных красноперок. Для более полного понимания процесса формирования этой интересной группы рыб необходима дальнейшая детализация биологических и генетических данных.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

При написании настоящей статьи каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов не проводилось.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2004. 389 с.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриальной ДНК у четырех видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. 2013. Т. 49. № 3. С. 1–11.
- Бурдак В.Д. Ложбины стока на чешуе рыб // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. № 3. С. 20–21.
- Гавренков Ю.И. Экология *Tribolodon brandti* (Dybowski) и крупночешуйной *T. hakonensis* (Gunther) дальневосточных красноперок в период размножения // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. № 3. С. 634–644.
- Гавренков Ю.И., Иванков В.Н. Таксономический статус и биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. № 6. С. 1014–1023.
- Гавренков Ю.И., Свиридов В.В. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в бассейнах рек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2001. Вып. 1. С. 296–304.
- Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС. 2002. 222 с.
- Горбаренко С.А., Лесков В.Ю., Артемова А.В. и др. Ледовый покров Охотского моря в последнем оледенении и голоцене // Докл. Акад. наук. 2003. Т. 388. № 5. С. 678–682.
- Гриценко О.Ф. Систематика дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Sauvage, 1883 (*Leuciscus brandti* Dybowski) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. № 5. С. 782–795.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 2002. 248 с.
- Гудков П.К., Полякова Н.Е., Семина А.В., Назаркин М.В. Сравнительный морфологический анализ крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* Gunther, 1877 (Cyprinidae, Cypriniformes) Сахалина и южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 772–776.
- Долганов В.Н., Земнухов В.В. Формирование ихтиофауны лагун северо-восточного Сахалина // Изв. ТИПРО. 2007. Т. 151. С. 389–394.
- Золотова А.О. Морфологическая и молекулярная изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) с анализом последовательностей ДНК в систематике семейства Leuciscinae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2019. 24 с.
- Иванков В.Н., Борисовец Е.Э., Большаков С.Г. Анализ межпопуляционных и межвидовых морфологических различий дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Teleostei: Cyprinidae) // Биол. моря. 2016а. Т. 42. № 1. С. 3–12.
- Иванков В.Н., Каплуненко В.А., Борисовец Е.Э. Диагностика морфологически близких видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) // Биол. моря. 2016б. Т. 42. № 5. С. 343–348.
- Иванков В.Н., Каплуненко В.А., Борисовец Е.Э., Золотова А.О. Таксономические различия и экологическая обусловленность строения чешуи у трех морфологически близких видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Teleostei: Cyprinidae) // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 3. С. 181–187.
- Картавец Ю.Ф., Свиридов В.В., Ханзава Н., Сазаки Т. Генетическая дивергенция видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) и близких таксонов // Генетика. 2002. Т. 38. С. 1518–1531.
- Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В. Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2003. 173 с.
- Короткий А.М., Пушкарь В.С., Гребенникова В.А. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина. Владивосток: Дальнаука. 1997. 194 с.
- Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Л.: Изд-во АН СССР. 1955. 334 с.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографическое обоснование гипотезы. Л.: Наука. 1972. 548 с.
- Лисицын А.П. Палеоокеанология / Океанология. Геология океана. Геологическая история океана. М.: Наука. 1980. С. 386–405.
- Плетнев С.П. Историко-геологическое развитие острова Сахалин / Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 11–22.
- Плетнев С.П. Палеоглубины охотоморского седиментационного бассейна в кайнозое // Тихоокеан. геология. 2009. Т. 28. № 2. С. 17–28.
- Плетнев С.П. Палеоокеанология Японского моря на раннем этапе развития // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2015. № 2. С. 159–169.
- Роготнев М.Г., Лабай В.С., Заварзина Н.К. Сравнительная характеристика питания некоторых массовых прибрежных рыб озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2005. Вып. 3. С. 566–575.
- Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon*

- brandtii* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2005. Вып. 3. С. 483–491.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д., Никифоров С.Н. и др. Видовой состав и распределение рыб в лагунах северо-восточного Сахалина // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 2. С. 168–179.
- Сорокин А.П., Махинов А.Н., Воронов Б.А. и др. Эволюция бассейна Амура в мезозое-кайнозое и ее отражение в современной динамике рельефа // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 3. С. 72–80.
- Семина А.В., Полякова Н.Е., Брыков В.А. Генетический анализ выявляет криптический вид у дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* // Докл. Акад. наук. 2006. Т. 407. № 4. С. 571–573.
- Худяков Г.И. Геоморфотектоника юга Дальнего Востока. М.: Наука. 1977. 256 с.
- Цой И.Б., Терехов Е.П., Горювая М.Т. и др. Кайнозойское осадконакопление на западном склоне южно-охотской котловины Охотского моря // Тихоокеан. геология. 2003. Т. 22. № 4. С. 19–34.
- Chinzei K. Late Cenozoic zoogeography of the Sea of Japan area // Episodes. 1991. V. 14. № 3. P. 231–235.
- Doi A., Shinzawa H. *Tribolodon nakamurai*, a new cyprinid fish from the middle part of Honshu Island, Japan // Raffles Bull. Zool. 2000. V. 48. № 2. P. 241–247.
- Hosoya K. Cyprinidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. 2002. P. 1464–1467.
- Kaizuka S. Late Cenozoic palaeogeography of Japan // GeoJournal. 1980. V. 4. № 2. P. 101–109.
- Kim I.S., Park J.Y. Freshwater fishes of Korea. Seoul: Kyohak Publ. 2002. 467 p.
- Kitamura A., Kimoto K. History of the inflow of the warm Tushima Current into the Sea of Japan between 3.5 and 0.8 Ma // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2006. № 236. P. 355–366.
- Kozaka Y., Horikawa K., Asahara Y. et al. Late Miocene–mid-Pliocene tectonically induced formation of the semi-closed Japan Sea, inferred from seawater Nd isotopes // Geology. 2018. V. 46. № 10. P. 903–906.
- Nishimura S. Origin of the Japan Sea as viewed from the evolution and distribution of marine fauna Part I // Earth Sci. 1964a. V. 1964. № 73. P. 18–27. [https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.73\\_18](https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.73_18)
- Nishimura S. Origin of the Japan Sea as viewed from the evolution and distribution of marine fauna, Part II // Earth Sci. 1964b. V. 1964. № 75. P. 29–46. [https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.75\\_29](https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.75_29)
- Ono Y. Last glacial paleoclimate reconstructed from glacial and periglacial landforms in Japan // Geogr. Rev. Jpn. 1984. V. 57. № 1. P. 87–100.
- Park S.-C., Yoo D.-G., Lee C.-W., Lee E.-I. Last glacial sea-level changes and paleogeography of the Korea (Tsushima) Strait // Geo-Mar. Lett. 2000. V. 20. P. 64–71.
- Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae) // Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 1995. V. 42. № 1–2. P. 1–98.
- Sakai H., Goto A., Jeon S.-R. Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan // Zool. Sci. 2002. V. 19. P. 1291–1303.
- Sakai H., Amano S. A new subspecies of anadromous Far Eastern dace, *Tribolodon brandtii maruta* subsp. nov. (Teleostei, Cyprinidae) from Japan // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A. 2014. V. 40. № 4. P. 219–229.
- Watanabe K., Sakai H., Sanada T., Nishida M. Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae) // Ichthyol. Res. 2018. V. 65. № 4. P. 383–397.

## The Formation of Biological Diversity of Far Eastern Redfins of the Genus *Tribolodon* (Cyprinidae)

V. N. Dolganov

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

An evolutionary scenario of the origin and dispersal of Far Eastern redfins of the genus *Tribolodon*, based on the data of their phenotypic and biological variation and also the climatic and geological history of the Far Eastern seas, is proposed in the present review. As the analysis has shown, the initial species of redfins originated from the Amur redfin, *Pseudaspius leptcephalus*, under the conditions of the Amur River estuary in the second half of the Miocene. As a result of the isolation of the Sea of Japan, which divided the range of the ancestral species in the late Pliocene (ca. 2.4 Myr ago), *T. hakonensis* was formed in the warmer conditions of the Sea of Japan, while the cold-water *T. brandtii* was formed in the Sea of Okhotsk. With the further cooling in the late Pliocene and early Pleistocene, the amphidromous form of *T. brandtii* in the Amur estuary gave rise to a fresher-water redfin species, *T. sachalinensis*. The landlocked populations of *T. brandtii* in rivers of northwestern Honshu evolved into *T. nakamurai* during the second half of the Pleistocene. The multiple isolations of the *T. brandtii* populations in eastern Japan due to the freeze-up of the Tsugaru Strait during glaciations led to the split of *T. brandtii* into two subspecies, *T. brandtii maruta* and *T. brandtii brandtii*.

**Keywords:** *Tribolodon* redfins, origin, distribution, biology, ancestral form, species, populations, residential forms