

УДК 591.3

АДАПТИВНЫЕ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СИБИРСКОГО ОСЕТРА (*Acipenser baerii* Brandt)

© 2019 г. Г. И. Рубан*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский проспект, 33,
Москва, 119071 Россия

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2017 г.

После доработки 03.02.2018 г.

Принята к публикации 16.02.2018 г.

На основе сравнительного анализа эколого-морфологических особенностей близкородственных видов – русского и сибирского осетров выявлены адаптивные особенности (экология, структура вида, питание, возрастная структура и размножение) сибирского осетра на видовом и популяционном уровнях. Чрезвычайно широкая норма реакции, обуславливающая его пластичность, дала возможность относительно молодому виду освоить обширный ареал и сформировать жизненные стратегии, свойственные популяциям, обитающим в различных термических и трофических условиях.

Ключевые слова: сибирский осетр, адаптации, структура вида, рост, питание, размножение, жизненная стратегия

DOI: 10.1134/S032096521902013X

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в семействе осетровых выделяют группу морфологически и генетически близких 240 хромосомных видов, куда входят русский (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt), адриатический (*A. naccarii* Bonaparte) и сибирский (*A. baerii* Brandt) осетры [42, 43]. Из них лишь последний относится к пресноводным или потамодромным видам.

В настоящее время нет единой точки зрения на расселение осетровых на территории Сибири. В соответствии с одной из них, оно связано с Тургайским проливом, оледенениями и обширными пресноводными подпорными водоемами. На территории, занимаемой ранее этим проливом, найдены остатки осетровых, датированные верхним кампанским веком, т.е. не позднее 72 млн л.н. [14]. Остатки осетровых в Сибири известны из олигоценых (37–22 млн л.н.) и плиоценовых (5–1.8 млн л.н.) отложений [6, 40, 44]. Однако, по мнению ряда авторов [42, 43], предок сибирского осетра проник в сибирские реки из Понто-Каспийского бассейна в середине плейстоцена через систему подпорных приледниковых озер, существовавших во время максимального оледенения [5]. Границы современного распространения сибирского осетра обусловлены границами последнего оледенения 18–20 тыс. л.н. [7] и с позднего плиоцена (7 тыс. л.н.) до настоящего времени не изменялись [41].

Сибирский осетр населяет северо-восточную часть ареала осетровых Евразии с наиболее разнообразными и суровыми условиями. Он распространен от бассейна р. Обь на западе до бассейна р. Колымы на востоке и от побережья Ледовитого океана на севере до Китая и Монголии на юге. Ареал осетра расположен в разных климатических зонах и включает водоемы, различающиеся термическим режимом и кормовой базой [45]. В пределах естественного ареала осетр образует ряд популяций, резко различающихся по возрастной и половой структуре, по темпу роста и развития особей, их составляющих, и по ряду репродуктивных параметров. К настоящему времени накоплено значительное количество сведений об адаптивных особенностях сибирского осетра, свойственных как виду в целом, так и отдельным его популяциям [1, 19–32, 45], однако детально они не рассматривались.

Цель работы – комплексный анализ адаптивных эколого-морфологических особенностей сибирского осетра.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использовали результаты собственных исследований и данные литературы по продолжительности жизни, росту и воспроизводству отдельных популяций сибирского осетра. Материалы обрабатывали по общепринятым ихтиоло-

гическим методам [3, 12, 17, 37]. Для характеристики термических условий обитания популяций исследованных видов рыб применяли показатель годовой суммы среднесуточных температур воды, выраженный в градусоднях [35].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших предыдущих исследований экологии, структуры вида, возрастной структуры отдельных популяций, питания, вопросов, связанных с размножением и развитием сибирского осетра, и данные литературы [1, 19–32, 45] дают возможность выявить комплекс адаптаций, реализующихся на видовом и популяционном уровнях. К адаптациям на видовом уровне можно отнести следующие:

1. Потамодромия, отсутствующая у близкородственных видов. На формирование сибирского осетра как пресноводного вида, в отличие от русского осетра близкого анадромного вида, по-видимому, повлияла неоднократная изоляция ледниками от морских водоемов в четвертичном периоде, а впоследствии и отсутствие достаточно продуктивных зон в Северном Ледовитом океане.

2. Специфические адаптации, затрагивающие структуру вида и отсутствующие у близкородственных видов. Они выражаются в отсутствии сезонных рас, характерных для анадромных видов каспийских осетровых (в частности, близкого ему русского осетра), и существовании популяционных континуумов в крупных речных бассейнах.

Показано [23, 45], что адаптивная радиация сибирского осетра, как пресноводного вида, была направлена не на образование сезонных рас, а на формирование непрерывных рядов оседлых популяций – популяционных континуумов, – о чем свидетельствует обнаруженная в крупных речных бассейнах параллельная широтная клинальная изменчивость морфологических признаков [21, 23]. Это позволяет виду (в отсутствие проходной формы) в наибольшей степени осваивать нагульные и нерестовые площади в протяженных речных бассейнах и обеспечивает возможность популяциям, населяющим разные участки реки, размножаться в оптимальные сроки, не совершая протяженных миграций, требующих значительных энергетических затрат и, соответственно, дает преимущества в условиях ограниченных кормовых ресурсов северных рек. Время нереста в северных районах, в частности в низовье р. Лены, и южных (среднем течении реки) различается на месяц [23, 45].

Такая популяционная структура у сибирского осетра характерна для большей части его ареала. Имеются лишь два исключения, обусловленные специфическими экологическими условиями во-

доемов, – это обская и байкальская популяции осетра.

В Обь-Иртышском бассейне, наряду с оседлыми популяциями, характерными для остальной части ареала осетра, существует и так называемая “проходная” форма, совершающая миграции осенью и в начале зимы из реки в Обскую губу, а весной – вверх по реке. Ее нельзя считать проходной в истинном понимании этого слова, поскольку рыбы не выходят за пределы пресных или слабосоленых вод, а миграции вызваны ежегодными зимними заморами, вынуждающими рыб скатываться в Обскую губу или подниматься выше заморной зоны. В отличие от проходных осетровых, у которых миграции в реку совершают готовящиеся к нересту производители, у обского осетра она для большинства особей нагульная – мигрируют не только производители, но и все остальные возрастные группы, и лишь для рыб, готовящихся к нересту, эта миграция позднее перерастает в нерестовую [8, 45].

Для байкальского осетра характерно разделение нагульного и нерестового ареалов. Нерестовые реки (Селенга, Баргузин, Верхняя Ангара) имеют низкую кормовую базу, а в самом озере нет условий для размножения. В связи с этим осетр совершает протяженные потамодромные миграции из мест нагула в оз. Байкал к нерестилищам, расположенным в реках [11, 45].

3. Эврифагия, круглогодичное питание и питание во время нереста. В большей или меньшей степени эврифагия присуща всем представителям осетровых, однако у сибирского осетра выражена в большей степени, чем у близкородственных видов. Он бентофаг в подавляющем большинстве случаев, и состав его пищи отражает состав бентоса на местах нагула [18, 23, 26, 31, 45]. Однако сибирский осетр байкальской популяции в возрасте 6–10 лет фактически полностью переходит на хищное питание [11].

Как адаптивную особенность, связанную с ограниченностью кормовой базы сибирского осетра, можно рассматривать его питание в зимний период на большей части ареала при температуре воды, близкой к 0°C, а также не прекращающееся во время нереста питание в реках северо-восточной части ареала, характеризующейся наиболее суровыми условиями [23, 45].

4. Высокая лабильность возрастной и половой структур популяций вида. Для осетровых в целом характерна многовозрастная структура популяций, имеющая преимущества в нестабильных условиях, когда низкая численность или выпадение отдельных генераций незначительно сказываются на общей численности [16]. Адаптивная специфика возрастной и половой структур популяций сибирского осетра заключается в высокой лабильности соотношения продолжительности

Таблица 1. Пределы варьирования репродуктивных показателей сибирского и русского осетров (объединенные данные для разных популяций) (по [45, 46])

Параметры	Сибирский осетр	Русский осетр
Годовая сумма тепла, градусодней	1000–2200	~3600
Возраст достижения половой зрелости самок, лет	11–22	12–16
Длина тела впервые нерестующих самок, см	56–124	101–116
Масса тела впервые нерестующих самок, кг	0.89–14	8–13
Гонадосоматический индекс самок, %	11–67	8–30
Индивидуальная относительная плодовитость, число икр./г массы тела	9–34	11–12
Масса зрелых икринок, мг	11–25	15–26

жизни самцов и самок в зависимости от условий обитания. В популяциях, лучше обеспеченных пищей и обладающих большим темпом роста (реки Обь, Енисей), продолжительность жизни самцов и самок одинакова. В популяциях, где обеспеченность пищей меньше и темп роста значительно ниже (реки Лена, Индигирка, Колыма), продолжительность жизни самцов почти вдвое меньше, чем у самок, соотношение полов в холодноводных медленнорастущих популяциях, как в целом, так и на нерестилищах, близко к 1 : 1. Это позволяет виду при низкой обеспеченности пищей поддерживать воспроизводство на высоком уровне [23, 45].

5. Специфические адаптации, обеспечивающие высокую интенсивность размножения. К ним относятся повышенный уровень генеративного обмена, высокая лабильность соотношения соматического роста и генеративного обмена, возраста и размеров впервые нерестующих самок, относительной плодовитости и дефинитивного размера икринок в зависимости от трофических и термических условий [23, 39, 45].

Сибирский осетр, как и большинство представителей рода, созревает в довольно позднем возрасте, но для него свойственна необычайно высокая пластичность в соотношении роста и возраста достижения половой зрелости, также ряда репродуктивных показателей в зависимости от трофических и термических условий (табл. 1; [23, 45]), что хорошо прослеживается на популяционном уровне (см. ниже). Диапазон изменчивости возраста, размеров и массы впервые нерестующих самок сибирского осетра значительно больше, чем у русского (табл. 1).

Для сибирского осетра, обитающего в более суровых термических и трофических условиях северных рек, чем русский осетр, характерны значительно более высокие уровни генеративного обмена, на что указывают более высокие значения гонадосоматического индекса у зрелых самок. Масса его дефинитивных икринок ниже, чем у русского осетра (табл. 1). Более высокая от-

носительная масса гонад и меньшая масса дефинитивных икринок обуславливают более высокую относительную плодовитость сибирского осетра по сравнению с русским, что можно рассматривать как адаптацию, способствующую интенсификации его размножения в более суровых условиях обитания.

6. Адаптации, обеспечивающие снижение смертности сибирского осетра в раннем онтогенезе. Сравнивая особенности раннего онтогенеза сибирского осетра и близкородственного понтокаспийского вида русского осетра, можно выделить ряд особенностей, обеспечивающих снижение смертности потомства сибирского осетра на ранних стадиях развития: а) развитие при низких температурах, эмбриональная эвритермность, б) вылупление более крупных предличинок, в) ускоренное развитие личинок в постэмбриональном периоде.

Сибирский осетр размножается не только при более низких средних температурах, чем понтокаспийские виды осетровых, но его развитие может происходить и в более широком интервале температур. У сибирского осетра вылупляются более крупные личинки, их размеры при переходе на активное питание, также превышают таковые у русского осетра. При этом масса зрелых икринок у русского осетра больше, чем у сибирского (табл. 2).

В отличие от анадромных понто-каспийских осетровых у сибирского осетра наблюдается ускоренное развитие в постэмбриональном периоде и фактически полностью отсутствует период питания личинок в толще воды [13]. Более крупные предличинки сибирского осетра могут быстрее переходить на внешнее питание. Такое различие объясняется несходством экологии ранних стадий этих видов – протяженной покатной миграцией личинок русского осетра и переходом на внешнее питание личинок сибирского осетра вблизи нерестилищ. Эти особенности раннего онтогенеза сибирского осетра носят адаптивный характер в условиях северных водоемов с коротким вегетационным периодом и низкой биомас-

Таблица 2. Температура эмбрионального развития, масса зрелых икринок и длина тела выклеывающихся предличинок русского и сибирского осетров (по [1, 2, 4, 10, 15, 30, 33, 36, 38])

Вид	Диапазон температур эмбрионального развития, °С	Оптимальные температуры эмбрионального развития, °С	Масса зрелых икринок, мг	Длина выклеывающихся предличинок, мм
Русский осетр	10–21	15–21	15.1–26.0	9.5
Сибирский осетр	8–25	11.4–14.9	10.8–25.0	10.5

сой планктона в русловой части рек, где происходит его развитие.

Адаптации сибирского осетра на популяционном уровне и жизненные стратегии популяций в пределах естественного ареала. Сибирский осетр населяет водоемы с сильно различающимися термическими и трофическими условиями. В связи с этим его адаптации на популяционном уровне удобнее рассматривать параллельно с анализом жизненных стратегий отдельных популяций, которые на них базируются.

Исследования [23, 39, 45] показали, что по темпу роста и условиям обитания популяции осетра условно могут быть разделены на быстрорастущие тепловодные (р. Обь), быстрорастущие холодноводные (оз. Байкал), медленно растущие холодноводные (реки Лена, Индигирка) и с про-

межуточным темпом роста (реки Колыма и Енисей) (рис. 1).

Обский осетр обитает в наиболее благоприятных климатических и трофических условиях. В основных местах его нагула (низовья р. Оби и Обская губа) годовая сумма тепла варьирует от 1500 до 2200 градусо-дней [8]. Жизненная стратегия этой популяции характеризуется высоким темпом роста особей, сравнительно ранним их половым созреванием, одинаковой продолжительностью жизни самок и самцов и сравнительно низкими значениями относительной плодовитости, массы зрелых икринок и относительной массы гонад, что свидетельствует о низком уровне генеративного обмена (табл. 3).

Байкальского осетра можно отнести к холодноводным популяциям вида. Годовая сумма тепла на поверхности сравнительно высока – 1700 градусо-дней, но следует иметь в виду, что осетр встречается в озере на глубинах до 200 м, где годовая сумма тепла – 1100 градусо-дней [11]. До достижения половой зрелости байкальский осетр растет быстро, лишь немного уступая обскому (см. рис. 1). Но рост его неравномерен, и в течение первых 10 лет жизни он, будучи бентофагом, растет медленно, темп его роста близок к таковому у речных популяций осетра в Якутии [23, 45]. В возрасте ~10 лет он переходит на хищное питание широколобками, молодь окуня и других рыб, что сопровождается резким увеличением темпа роста [11]. Особи этой популяции достигают половой зрелости при максимальных для вида массе тела и возрасте (см. рис. 1).

Размеры впервые нерестующих производителей байкальского и обского осетров близки (табл. 3), но байкальский осетр созревает в среднем на 6 лет позже обского [8, 11], что связано с замедленным развитием при низких температурах. При этом продолжительность жизни самцов и самок сходна. У байкальского осетра повышена относительная масса гонад и относительная плодовитость, массы зрелых икринок у самок этих популяций почти одинаковы (табл. 3).

Популяции сибирского осетра рек Лена и Индигирка обитают в наиболее неблагоприятных для вида термических и трофических условиях (табл. 3; [23, 45]). Наши исследования показали, что у осетра в этих реках минимальные для вида

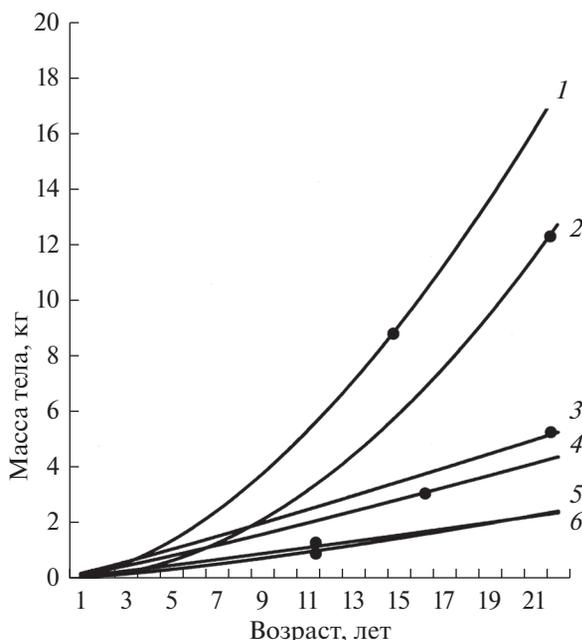


Рис. 1. Рост массы сибирского осетра разных популяций [23]: 1 – р. Обь ($y = 82.343x^{1.733}$, $R^2 = 0.9289$); 2 – оз. Байкал ($y = 24.714x^{2.019}$, $R^2 = 0.9798$); 3 – р. Енисей ($y = 180.91x^{1.89}$, $R^2 = 0.9761$); 4 – р. Колыма ($y = 132.16x^{1.131}$, $R^2 = 0.9367$); 5 – р. Лена ($y = 84.305x^{1.078}$, $R^2 = 0.9516$); 6 – р. Индигирка ($y = 38.774x^{1.338}$, $R^2 = 0.9918$). Черные кружки – масса тела при достижении половой зрелости.

Таблица 3. Репродуктивные параметры популяций сибирского осетра с разными жизненными стратегиями, в тепловодной аквакультуре и русского осетра р. Волги

Параметры	Сибирский осетр				Русский осетр (р. Волга) [46]
	быстрорастущий тепловодный (р. Обь) [8, 9]	быстрорастущий холодноводный (оз. Байкал) [11]	медленнорастущий холодноводный (реки Лена и Индигирка) [23]	тепловодная аквакультура (Конаковский ПЭО ВНИИПРХ) [1]	
Годовая сумма тепла, градусодней	~2200	~1700	1000–1200	4400	~3600
Возраст достижения половой зрелости самок, лет	16	20–22	11–13	7–9	11–16
Длина тела впервые нерестующих самок, см	103–120	119–124	56–70 (р. Лена)	109	101–116
Масса тела впервые нерестующих самок, кг	8.2–9.0	14.0	0.89–2.0	5.0–8.0	8.0–13.0
Гонадосоматический индекс самок, %	$\frac{20.0}{11.3-30.0}$	$\frac{23.6}{16.9-31.5}$	$\frac{38.1}{30.2-66.8}$	$\frac{12.8}{7.5-29.1}$	$\frac{14}{8-30}$
Индивидуальная отно- сительная плодовитость, число икр./г массы тела	$\frac{16.5}{9.0-24.0}$	$\frac{22.0}{10.4-33.7}$	$\frac{15.5}{9-22.2}$ (р. Лена) $\frac{16.4}{15.0-17.8}$ (р. Инди- гирка)	–	10.8–12
Масса зрелых икринок, мг	13.5	$\frac{14.1}{10.9-16.1}$	$\frac{17.9}{10.8-25.0}$ (р. Лена)	16.1	$\frac{20.6}{15.1-26.0}$
Максимальный возраст самок, лет	39	44	50 (р. Лена) 63 (р. Индигирка)	–	30
Максимальный возраст самцов, лет	39	38	28 (р. Лена) 38 (р. Индигирка)	–	23
Доля самок в нерес- товой части попу- ляции, %	45–50	50	45–50	–	55–60

Примечание. Над чертой – среднее, под чертой – пределы варьирования; “–” – данные отсутствуют.

темпа роста (см. рис. 1), возраст и размеры впер-
вые нерестующих рыб.

Жизненная стратегия холодноводных популя-
ций осетра рек Лена и Индигирка характеризуется
следующими особенностями (табл. 3): 1) про-
должительность жизни самцов в два раза меньше,
чем у самок, что позволяет виду при низкой обес-
печенности пищей поддерживать воспроизвод-
ство на достаточном для выживания уровне, боль-
шее число возрастных групп самок в нерестовой
части популяции стабилизирует процесс воспроиз-
водства; 2) наблюдается сдвиг соотношения со-
матического роста и генеративного обмена в поль-
зу последнего, это выражается в максимальных
для вида значениях гонадосоматического индекса;
3) средняя масса зрелых икринок максимальна для

вида; 4) средняя индивидуальная относительная
плодовитость минимальная для вида.

Эти особенности можно рассматривать как
важнейшие адаптации, направленные на повыше-
ние выживаемости потомства у рыб с чрезвычайно
низким темпом роста, обитающих в наиболее не-
благоприятных термических и трофических усло-
виях. Изменчивость гонадосоматического индек-
са, массы зрелых икринок и относительной пло-
довитости в медленнорастущих холодноводных
популяциях осетра наибольшая [45].

Показатели роста и воспроизводства сибир-
ского осетра в реках Енисей и Колыма имеют
промежуточные значения, что можно объяснить
промежуточными климатическими и трофиче-
скими условиями этих рек [23, 45].

Приведенные данные свидетельствуют о высокой экологической пластичности сибирского осетра в естественных условиях и изменчивости его морфологических и репродуктивных характеристик. Для выяснения природы этой изменчивости большое значение имеет анализ результатов выращивания сибирского осетра в условиях тепловодной аквакультуры.

Нами обнаружено, что при разведении и выращивании сибирского осетра нижнеленской популяции в условиях тепловодной аквакультуры, где годовая сумма тепла в 3–4 раза превышает такую в естественных условиях и пищевые рационы максимальны, уже во втором поколении происходят большие изменения ряда пластических и меристических признаков в направлении клинальной изменчивости, выявленной при сравнении северных популяций с южными, превышающие по ряду пластических и меристических признаков различия между осетрами из северной и южной частей ареала [19, 21, 23, 45].

В условиях тепловодной аквакультуры возраст впервые нерестующих самок нижнеленского осетра уменьшается в 1.5–2 раза, их размеры и масса тела увеличиваются до величин, характерных для тепловодной обской популяции и русского осетра из р. Волги. При этом среднее значение гонадосоматического индекса зрелых самок уменьшается в 3 раза и приближается к значению, характерному для русского осетра, однако масса зрелых икринок снижается незначительно (табл. 3).

Выводы. Сибирский осетр обладает комплексом эколого-морфологических адаптаций, отличающих его от близкородственных анадромных видов осетровых и реализующихся на видовом и популяционном уровнях. Сибирский осетр характеризуется чрезвычайно широкой нормой реакции, лежащей в основе его пластичности и большой фенотипической изменчивости. Такая широкая норма реакции дает возможность относительно молодому виду освоить чрезвычайно широкий ареал с разнообразными и суровыми условиями обитания и сформировать жизненные стратегии, свойственные популяциям, обитающим в различных термических и трофических условиях. Клинальная изменчивость морфологических признаков вида в бассейнах крупных рек, а также изменчивость репродуктивных показателей, наблюдаемая у сибирского осетра из холодноводных медленнорастущих популяций по сравнению с тепловодными быстрорастущими популяциями, соответствуют тренду фенотипических изменений, наблюдаемых в условиях тепловодной аквакультуры. Это справедливо, по-видимому, не для всех исследованных признаков и характеристик. В частности, масса зрелых икринок, чрезвычайно важная для выживания потомства в условиях низкой обеспеченности пищей, характеризуется высокой меж-

популяционной изменчивостью. Но ее значения, свойственные отдельным популяциям, вероятно, наследственно закреплены, о чем свидетельствуют результаты, полученные для тепловодной аквакультуры.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) проект № 18-04-00928.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Акимова Н.В.* Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 111–122.
2. *Амирханов М.И.* Состояние гонад осетра в период нерестового хода в р. Тереке // Тр. Центр. НИИ осетр. рыб. хоз-ва. 1972. Т. 4. С. 26–29.
3. *Анохина Л.Е.* Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука, 1969. 295 с.
4. *Баранникова И.А.* Новые данные о реакции популяции осетровых на нарушение условий миграции и размножения // Тр. Центр. НИИ осетр. рыб. хоз-ва. 1970. Т. 2. С. 12–19.
5. *Берг Л.С.* О происхождении северных элементов в фауне Каспийского моря // Докл. АН СССР. Сер. А. 1928. № 7. С. 107–112.
6. *Берг Л.С.* Рыбы бассейна Амура. Общая биология, биогеография и палеоихтиология // Избранные тр. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320–360.
7. *Величко А.А., Кононов Ю.М., Фаустова М.А.* Последнее оледенение земли в позднем плейстоцене // Природа. 1994. № 7. С. 63–67.
8. *Вотинов Н.П.* Биологические основы искусственного воспроизводства обского осетра // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень: Тр. Обь-Тазовск. отд. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1963. Т. 3. С. 5–102.
9. *Вотинов Н.П., Злоказов В.Н., Касьянов В.П., Сецко В.И.* Состояние запасов осетра в водоемах Сибири и мероприятия по их увеличению. Свердловск: Средне-Уральск. книж. изд-во, 1975. 94 с.
10. *Детлаф Т.А., Гинзбург А.С.* Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 204 с.
11. *Егоров А.Г.* Байкальский осетр — *Acipenser baeri stenorrhynchus natio baicalensis* A. Nikolski. Систематика, биология, промысел, сырьевая база и воспроизводство запасов. Улан-Удэ: Изд-во Бурятск. комплекн. НИИ СО АН СССР, 1961. 121 с.
12. *Крылова В.Д., Соколов Л.И.* Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов (методические рекомендации). М.: Изд-во Всерос. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр., 1981. 49 с.

13. *Малютин В.С.* Особенности экологии ленского осетра и пути его воспроизводства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Всерос. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр., 1980. 159 с.
14. *Найдин Д.П.* Тургайский пролив в системе меридионального соединения позднемиоценовых морей северного полушария // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 2003. Т. 78. Вып. 4. С. 49–55.
15. *Никольская Н.Г., Сытина Л.А.* Зона температурных адаптаций при развитии икры осетра р. Лена // Тез. отчетной сессии Центр. НИИ осетр. рыб. хоз-ва. Астрахань: Изд-во Центр. НИИ осетр. рыб. хоз-ва, 1974. С. 108–109.
16. *Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
17. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
18. *Романова Г.П.* Питание рыб в нижнем Енисее // Тр. Сиб. отд. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1948. Т. 7. Вып. 2. С. 151–203.
19. *Рубан Г.И.* Клинальная изменчивость морфологических признаков сибирского осетра бассейна р. Лена // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 5. С. 718–726.
20. *Рубан Г.И.* Морфологическая изменчивость сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лена в связи с выращиванием его на теплых водах // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 3. С. 470–475.
21. *Рубан Г.И.* Морфологическая изменчивость сибирского осетра бассейна р. Лены // Морфология, экология и поведение осетровых. М.: Наука, 1989. С. 5–16.
22. *Рубан Г.И.* Структура вида и состояние популяций сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt // Экология популяций: Структура и динамика. Матер. Всерос. совещ. М., 1995. С. 420–429.
23. *Рубан Г.И.* Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt // Структура вида и экология. М.: ГЕОС, 1999. 235 с.
24. *Рубан Г.И., Акимова Н.В.* Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Индигирка // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 4. С. 596–605.
25. *Рубан Г.И., Акимова Н.В.* Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* р. Колымы // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 84–92.
26. *Рубан Г.И., Конопля Л.А.* Питание сибирского осетра *Acipenser baeri* рек Индигирка и Колыма // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 1. С. 130–132.
27. *Рубан Г.И., Панаиотиди А.И.* Сравнительный морфологический анализ подвидов сибирского осетра *A. baeri stenorrhynchus* и *A. baerii chatys* рек Енисей и Лена // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 469–478.
28. *Рубан Г.И., Соколов Л.И.* Морфологическая изменчивость сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лена в связи с выращиванием его на теплых водах // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 3. С. 470–475.
29. *Соколов Л.И.* О росте сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вестн. Москов. гос. ун-та. Сер. биол., почвовед. 1965. № 1. С. 3–12.
30. *Соколов Л.И.* Созревание и плодовитость сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 1. С. 70–81.
31. *Соколов Л.И.* Питание сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. 3. С. 550–560.
32. *Соколов Л.И., Кошелев Б.В., Халатян О.В. и др.* Эколого-морфологическая характеристика сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Алдан // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 5. С. 741–749.
33. *Соколов Л.И., Малютин В.С.* Особенности структуры популяции и характеристики производителей сибирского осетра р. Лены в районе нерестилищ // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 2. С. 237–246.
34. *Соколов Л.И., Рубан Г.И.* Разнокачественность самок сибирского осетра (*Acipenser baeri hatys* Drgagin) реки Лены и некоторые показатели их воспроизводительной способности // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 67–73.
35. *Строганов Н.С.* Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962. 444 с.
36. *Трусов В.З.* Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 56. Вып. 3. С. 69–78.
37. *Чугунова Н.И.* Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
38. *Чусовитина Л.С.* Постэмбриональное развитие сибирского (*Acipenser baeri* Brandt) осетра // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во, 1963. С. 103–114.
39. *Шатуновский М.И., Рубан Г.И.* Внутривидовая изменчивость жизненных стратегий бореальных рыб на примере видов с широким ареалом // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 4. С. 486–497.
40. *Штылько Б.А.* Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геологоразведочного объединения. М.; Л.: Гос. науч.-техн., горн.-геол. нефт. изд-во, 1934. Вып. 359. 59 с.
41. *Ценкин Е.А.* Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 1. С. 3–18.
42. *Birstein V.J., DeSalle R.* Molecular phylogeny of Acipenseridae // Mol. Phylogen. Evol. 1998. V. 5. № 1. P. 141–155.
43. *Birstein V.J., Hanner R., DeSalle R.* Phylogeny of the Acipenseriformes: Cytogenetic and Molecular approaches // Environ. Biol. Fish. 1997. V. 48. P. 127–155.
44. *Gardiner B.G.* Sturgeon as living fossils // Living fossils. N.Y.: Springer Verlag, 1984. P. 148–152.
45. *Ruban G.I.* The Siberian Sturgeon *Acipenser baerii* Brandt. Species structure and Ecology. World Sturgeon Conservation Society. Special Publication Series. Special Publication No 1. Norderstedt. Germany: Books on Demand, GmbK World, 2005. 203 p.
46. *Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P.* *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1869 // The Freshwater Fishes of Europe. General Introduction to Fishes – Acipenseriformes. AULA: Verlag Wiesbaden, 1989. V. 1. Pt. II. P. 265–344.

Adaptive Ecological and Morphological Features of the Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii* Brandt)

G. I. Ruban*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences Leninskii pr., 33, Moscow, 119071 Russia
**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

On the basis of the comparative analysis of ecological and morphological features of closely related species of Russian and Siberian sturgeon the adaptive features of Siberian sturgeon (ecology, species structure, nutrition, age structure, reproduction) have been found at species and population levels as well as extremely large reaction norm underlying its plasticity. An extremely wide range of the response norm made it possible for relatively young species of Siberian sturgeon to occupy vast area and to form life strategies inherent for populations living under different thermal and trophic conditions.

Keywords: Siberian sturgeon, adaptations, species structure, growth, nutrition, reproduction, life strategy