

Морфологическая характеристика инвазивного американского карликового сомика *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819) из озер Карельского перешейка (северо-запад Европы)

А. О. ЮРЦЕВА*, М. Ю. ЖУКОВ

Зоологический институт РАН

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

*E-mail: ayurtseva@gmail.com

Статья поступила 05.06.2023

После доработки 25.08.2023

Принята к печати 04.09.2023

АННОТАЦИЯ

Проводилось изучение инвазивного карликового сомика из двух озер Карельского перешейка по 36 морфологическим признакам, характеризующим форму тела и головы, расположение плавников, число лучей в плавниках и число позвонков. Полученные данные сопоставляли с результатами изучения коллекционных материалов и ранее опубликованными данными для других частей ареала вида с целью оценки внутривидовой дифференциации и морфологической пластичности этого вида-вселенца. Показаны сходство меристических признаков и, напротив, значительные различия пластических признаков в выборках из географически удаленных акваторий Европы, достигающих порогов, установленных для выделения подвидов. Высокий уровень изменчивости пластических признаков у инвазивного карликового сомика свидетельствует о высокой фенотипической пластичности внешних морфологических признаков, влияющих на локомоцию особей, которая рассматривается в качестве одного из факторов, способствующих его успешной адаптации к новым местообитаниям и определяющих инвазивный потенциал этого вида.

Ключевые слова: вид-вселенец, изменчивость, фенотипическая пластичность, пластические признаки, инвазивный потенциал.

ВВЕДЕНИЕ

Американский (карликовый) сомик *Ameiurus nebulosus* – вид семейства Ictaluridae (иктaluровые, кошачьи сомы), нативный ареал которого – пресные воды Северной Америки [Scott, Crossman, 1973]. В конце XIX в. карликовый сомик был интродуцирован в Европу для товарного выращивания и как объект любительского рыболовства, где область его распространения с каждым годом увеличива-

ется [Movchan et al., 2014]. В настоящее время вид населяет акватории 16 стран Европейского союза [Rutkayova et al., 2013; Movchan et al., 2014].

Сведения о встречаемости американского сомика в российских акваториях крайне скучны. Некоторые авторы лишь предполагают возможность его обнаружения в областях, граничащих с Белоруссией и Украиной [Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002;

Таблица 1
Сведения о материалах по инвазивному американскому сомику *Ameiurus nebulosus*
из коллекции Зоологического института РАН

Выборка	Место работы	Координаты	Дата сбора	Коллектор	Номер ЗИН	n, экз.
MED	оз. Меднозаводской разлив (Медное)	60°11'59" с. ш., 30°08'34" в. д.	2010, 24.08.2022	В. Г. Николаев, И. А. Потехин	54993 56910	2 20
PAS	оз. Пасторское	60°13'44" с. ш., 30°02'29" в. д.	2018	А. Н. Смирнов	56931	3
LAT1	р. Латорица		1964	А. В. Гусев	37566	2
POT	р. Потомак (США)		1881	Inst. Smithson	5942	1

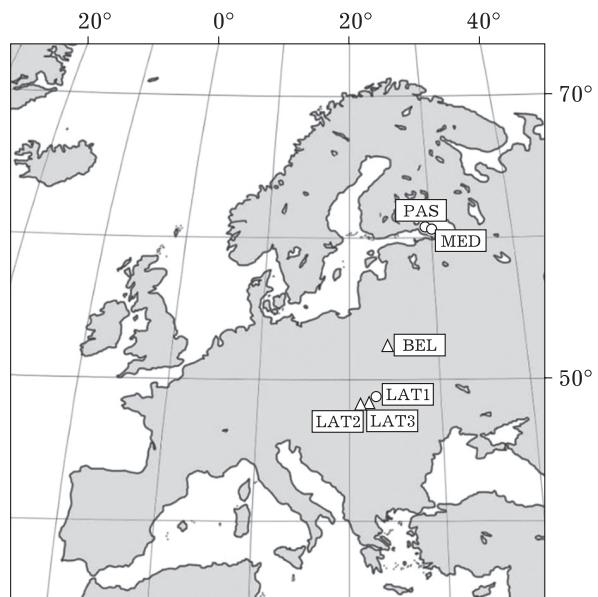
Dyldin et al., 2020]. Недавно отмечена поимка американского сомика намного севернее, в трех озерах Карельского перешейка Ленинградской области [Popov, Kotova, 2020], несомненно, представляющая интерес. Впервые об обитании американского сомика в этих северных акваториях стало известно от рыбаков в начале 2010-х годов, однако пути его проникновения сюда остаются неизвестны [Popov, Kotova, 2020], и до настоящего времени не опубликовано подобных сведений об этих рыbach. Недавняя публикация не содержит морфологического описания пойманых особей [Popov, Kotova, 2020]. В то же время известно, что в европейских водоемах все чаще отмечается близкородственный вид-вселенец того же рода – *A. melas* (Rafinesque, 1820) – американский черный сомик [Rutkayova et al., 2013; Movchan et al., 2014]. Вследствие значительного сходства этих видов в ряде случаев ранее были допущены ошибки в их видовой идентификации [Movchan et al., 2014]. Поэтому изучение морфологических особенностей инвазивного американского сомика Карельского перешейка и сопоставление его признаков с особями из других частей ареала представляют значительный интерес не только для уточнения видовой принадлежности, но и для оценки степени внутривидовой дифференциации и морфологической пластиичности как показателей, влияющих на инвазивный потенциал видов-вселенцев [Forsman, 2014].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе исследования изучены материалы по *A. nebulosus* из коллекции Зоологического института РАН, собранные в трех локальностях инвазивного ареала Европы (MED –

оз. Меднозаводской разлив (Медное); PAS – оз. Пасторское, LAT1 – р. Латорица), а также в нативном ареале (POT – р. Потомак, США) (табл. 1). Все материалы фиксированы в спирте. Проводилось их морфологическое сравнение между собой, а также с литературными данными (рис. 1).

Для уточнения видовой принадлежности коллекционных материалов у некоторых особей



- место сбора материалов данного исследования
- △ место сбора материалов по литературным данным

Рис. 1. Схема мест сбора материалов по инвазивному американскому сомику *Ameiurus nebulosus* для морфологического анализа.

MED – оз. Медное; PAS – оз. Пасторское; LAT1 – LAT3 – р. Латорица [наши данные, Rutkayova et al., 2013; Movchan et al., 2014 соответственно]; BEL – водоемы юго-запада Белоруссии [Охременко, Гайдученко, 2022].

См. также табл. 1

из озер Карельского перешейка проводился анализ костных структур, позволяющих различать сходные виды р. *Ameiurus* (*A. nebulosus* и *A. melas*) [Rutkayova et al., 2013].

Проводилось изучение шести меристических и 30 пластических признаков, характеризующих число лучей в плавниках и позвонков, форму тела, головы и расположение плавников [Правдин, 1966]. Меристические признаки учитывали по рентгеноснимкам, полученным с помощью установки ПРДУ-02 (настройки 25 кВ, 85 мА, 1 с), кроме числа лучей в парных плавниках, которые считали в проходящем свете с обеих сторон тела. Для сопоставления полученных данных с литературными считали общее число лучей без разделения на неветвистые и ветвистые; последние два луча на последнем птеригиофоре в непарных плавниках считали за один [Page, Burr, 2011]. В хвостовом плавнике считали только основные лучи [Lundberg, Baskin, 1969; Kubicek, 2022]. При подсчете позвонков считали только типичные позвонки; первые сросшиеся позвонки (формирующие Веберов аппарат) и уростиль в подсчет не входили [Кудерский, 1982]. Промеры пластических признаков проводили с помощью электронного штангенциркуля. Полученные измерения использовали для оценки индексов – отношений к стандартной длине тела и длине головы. Это позволило уменьшить влияние размера

особей на результаты сравнения и получить данные, сопоставимые с доступными из литературы [Rutkayova et al., 2013; Movchan et al., 2014]. Для сравнения особей из различных частей ареала применяли критерий Стьюдента и коэффициент различий CD [Майр, 1971].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Идентификация особей. У американского сомика из озер Медное и Пасторское отмечена четко выраженная зазубренность первого луча грудного плавника и форма отростков cleithrum, характерная для вида *A. nebulosus* (рис. 2). Сопоставление этих признаков с литературными данными [Rutkayova et al., 2013] исключает ошибку в видовой идентификации и позволяет отнести особей из коллекционных сборов к виду *A. nebulosus*.

Пластические признаки. Общая длина особей в выборках находилась в диапазоне: MED – 13,8–23,4 см, PAS – 16,5–18,7, LAT1 – 16,6–21,2 и РОТ – 19,1 см. Сходные размеры особей позволили сопоставить индексы пластических признаков (табл. 2). Различия по средним значениям индексов, характеризующих форму тела, между выборками обычно не превышают 1–2 %, лишь по некоторым из индексов достигая 3–5 % (aA, aV, IC, lp, pD, PV, hD, IV, с). По индексам головы различия между выборками более выражены и по некоторым из них достигают 10–14 % (or, hc, io).

Можно отметить, что особь из нативного ареала вида (р. Потомак, США) сильнее отличается от измеренных нами особей из инвазивных европейских популяций, чем они между собой (см. табл. 2). Так, высота головы у затылка у нее больше, чем в среднем в других группах (71 % против 57–62 %), длина головы меньше (26 % против 30–31 %), высота спинного и анального плавников меньше (13 % против 16–17 % и 12 % против 13–14 % соответственно), а также меньше длина брюшных плавников (12 % против 14 %), антевентральное и антепекторальное расстояния (47 % против 49–52 % и 25 % против 28–29 %).

При сравнении полученных значений с данными из литературных источников выявлены значимые различия по некоторым признакам (см. табл. 2, критерий Стьюдента). Со-

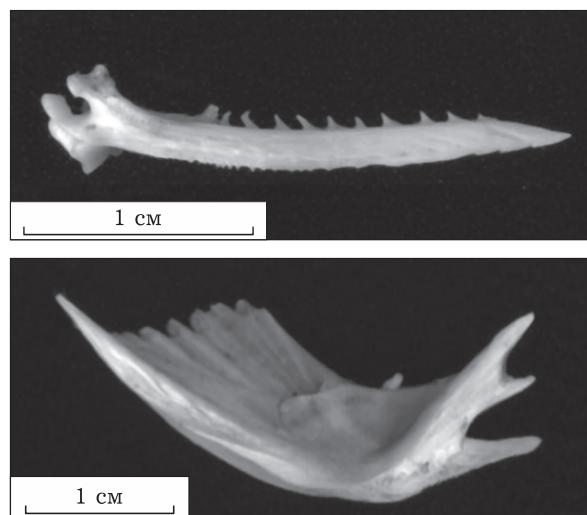


Рис. 2. Первый луч грудного плавника и cleithrum американского сомика *Ameiurus nebulosus* из оз. Медного (Карельский перешеек, северо-запад Европы, ЗИН № 56910-7)

мик из оз. Медного в среднем крупнее, имеет большее антедорзальное и антепекторальное расстояние и меньшее вентронаральное расстояние, чем сомик из р. Латорица (выборки LAT2, LAT3). По длине хвостового стебля сомик из оз. Медного занимает промежуточное положение между двумя выборками из р. Латорица, которые также значимо различаются между собой. У сомика из р. Латорица больше длина непарных плавников. Различия также затрагивают признаки головы. У сомика из оз. Медного больше относительная длина головы, меньше длина рыла, диаметр глаза, ширина лба и высота головы у затылка.

Сравнение по индексам с помощью коэффициента различий (CD) показало, что различия между выборками по некоторым признакам превышают принятый показатель подвидового различия, $CD = 1,28$ [Майр, 1971] (см. табл. 2). Сомик из оз. Медного по сравнению с сомиком из восточной части р. Латорица (LAT3) имеет меньшую длину хвостового стебля (15 % против 19 %), большую длину хвостового плавника (23 % против 16 %) и меньшую длину рыла (32 % против 42 %). По сравнению с сомиком из западной части р. Латорица (LAT2) он имеет в среднем большие антедорзальное (40 % против 36 %) и антепекторальное (28 % против 22 %) расстояния и меньшую ширину лба (47 % против 63 %). Ранее опубликованные морфологические показатели сомика из разных частей р. Латорица также различаются между собой. Сомики из восточной части этой реки характеризуются большими антевентральным расстоянием (50 % против 46 %), высотой хвостового стебля (19 % против 12 %), длиной рыла (42 % против 33 %) и меньшей длиной головы (21 % против 27 %) и шириной лба (51 % против 63 %), чем особи из ее западной части. Таким образом, наиболее часто различия между группами из разных местообитаний наблюдаются по высоте хвостового стебля, длине рыла и ширине лба. Эти различия статистически значимы и превышают порог, установленный для выделения подвидов.

Меристические признаки. Диапазоны изменчивости меристических признаков сходны у особей из озер Карельского перешейка и других частей ареала вида (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В европейских пресных водах обитает три чужеродных вида сем. Ictaluridae, вселенных из Северной Америки, – канальный сомик *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) и два вида рода *Ameiurus* – карликовый (*A. nebulosus*) и черный (*A. melas*) сомики [Кудерский, 1982; Богуцкая, Насека, 2004; Rutkayova et al., 2013]. Только два вида из этих трех ранее были отмечены в акваториях России: канальный и карликовый сомики [Кудерский, 1982; Слынько и др., 2010; Popov, Kotova, 2020]. Черный сомик рассматривался как вид с высоким риском инвазивности для бассейна р. Оби [Interesova et al., 2020], однако сведений о его поимке в российских акваториях обнаружить не удалось. В то же время его морфологическое сходство с карликовым сомиком во многих случаях приводит к ошибкам в видовом определении и, вследствие этого, недооценке области его распространения в Европе [Rutkayova et al., 2013; Movchan et al., 2014]. Для различия близкородственных видов рода *Ameiurus* было рекомендовано изучение формы костных элементов (плавниковых лучей и cleithrum) [Rutkayova et al., 2013]. Изучение этих структур у сомика из озер Карельского перешейка позволило отнести пойманных рыб к виду *A. nebulosus*, что согласуется с недавней публикацией о первой поимке здесь этого вида [Popov, Kotova, 2020]. Однако пути проникновения карликового сомика в водоемы Карельского перешейка остаются неизвестны [Popov, Kotova, 2020].

Американский сомик из озер Медное и Пасторское не отличался по диапазону длин (TL от 13,8 до 23,4 см) от особей этого вида из других инвазивных популяций Европы [Rutkayova et al., 2013; Movchan et al., 2014; Охременко, Гайдученко, 2022]. Сходные по размеру особи из водоемов Белоруссии относятся к пяти возрастным группам (от 1+ до 5+) [Охременко, Гайдученко, 2022]. Можно предположить, что изученные нами особи также принадлежат к этим возрастным группам, хотя нельзя исключать их меньшую скорость роста, учитывая, что они обитают в более северных акваториях.

Диапазоны изменчивости меристических признаков в целом были сходны в выборках из озер Карельского перешейка и других частей

Таблица 2
Значения 30 пластических признаков ($\text{Mean} \pm \text{SE}$) у американского сомика *Ameiurus nebulosus* из разных частей ареала по собственным и литературным данным и результаты их сравнения с помощью критерия Стьюдента (T) и коэффициента различия (CD) [Майр, 1971]

Признак	MED	PAS	POT	LAT1	LAT2 ¹	LAT3 ²	T	CD					
	n = 22	n = 3	n = 1	n = 2	n = 30	n = 26	MED-LAT3	MED-LAT2	MED-LAT3	MED-LAT2	MED-LAT3	MED-LAT2	MED-LAT3
TL, CM	202,36±4,97	179,67±7,33	191,00	189,00±23,00	—	—	2,48*	8,19*	84,08*	—	—	—	—
SL, CM	163,77±4,17	144,33±4,70	158,00	154,00±19,00	153,40±0,20	129,60±0,20	—	0,11	—	0,019	—	—	—
H	22,99±0,50	21,55±1,12	23,80	25,37±1,22	—	23,05±0,14	—	—	—	—	—	—	—
h	11,28±0,16	10,79±0,17	10,76	11,83±0,20	—	11,30±0,09	—	0,12	—	0,019	—	—	—
aA	61,24±0,73	64,83±0,99	60,25	62,20±0,57	62,27±0,22	60,40±0,31	1,36	1,07	4,93	0,224	0,169	0,674	0,674
aD	40,24±0,31	42,02±0,20	39,43	40,62±0,27	36,40±0,18	37,90±0,21	10,56*	6,18*	5,40*	1,551**	0,918	0,726	0,726
pD	53,90±0,62	51,29±0,71	54,05	54,80±0,06	54,97±0,18	56,17±0,32	1,66	3,26*	3,26*	0,274	0,501	0,456	0,456
aP	27,61±0,20	27,61±1,31	25,25	28,66±0,59	21,89±0,22	—	19,15*	—	—	2,658**	—	—	—
aV	48,74±0,41	51,69±0,09	46,65	48,81±0,96	46,07±0,16	49,97±0,20	6,10*	2,72*	15,07*	0,952	0,421	2,031**	2,031**
PV	24,72±0,55	25,70±0,32	25,76	22,84±0,17	24,18±0,26	24,20±0,27	0,88	0,85	0,04	0,134	0,131	0,006	0,006
VA	13,53±0,37	14,37±1,11	16,14	14,31±0,50	16,32±0,15	14,63±0,27	6,98*	2,39*	5,52*	1,097	0,351	0,778	0,778
pI	14,67±0,33	14,34±0,72	15,57	14,48±0,55	12,21±0,31	18,90±0,16	5,45*	11,61*	19,15*	0,759	1,799**	2,658**	2,658**
ID	8,42±0,19	8,15±0,74	8,10	9,13±0,17	9,55±0,15	8,66±0,11	4,70*	1,09	4,88*	0,667	0,166	0,656	0,656
hD	16,37±0,24	16,68±0,71	13,16	16,01±0,06	—	18,78±0,29	—	6,43*	—	—	0,930	—	—
IA	22,41±0,25	24,12±1,01	23,99	22,55±0,41	24,30±0,16	22,10±0,23	6,35*	0,91	7,80*	0,916	0,132	1,064	1,064
hA	14,13±0,24	13,27±0,34	12,15	13,95±0,10	13,18±0,29	15,51±0,28	2,52*	3,74*	5,76*	0,350	0,540	0,769	0,769
IC	22,56±0,30	24,33±0,46	20,63	20,51±0,45	—	16,40±0,26	—	15,54*	—	—	2,257**	—	—
IP	16,43±0,29	17,63±0,64	14,37	14,85±0,18	—	16,55±0,27	—	0,29	—	—	0,042	—	—
IV	14,34±0,24	14,13±0,95	11,71	13,84±0,73	—	15,47±0,26	—	3,19*	—	—	0,461	—	—
c	29,67±1,47	31,07±0,85	25,95	29,87±5,70	26,96±0,20	20,87±0,17	1,82	5,95*	23,16*	0,338	1,133	3,098**	3,098**
ic	75,43±0,93	67,44±1,12	82,44	83,90±4,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—
r	31,88±0,70	29,64±1,00	28,29	33,33±0,33	33,10±0,42	41,69±0,32	1,50	12,77*	16,27*	0,219	1,999**	2,185**	2,185**
o	10,86±0,19	10,42±0,57	12,68	10,86±0,80	12,50±0,27	13,21±0,25	4,92*	7,47*	1,91	0,685	1,083	0,256	0,256
op	51,70±0,41	52,93±1,31	56,59	52,49±1,87	—	49,24±0,21	—	5,32*	—	—	0,819	—	—
or	51,44±1,04	45,74±1,88	52,93	55,71±4,84	—	—	—	—	—	—	—	—	—
hc	61,46±1,05	56,81±2,21	70,98	62,49±2,69	—	65,80±0,81	—	—	—	—	—	0,481	—

io	47,05±0,47	43,27±0,89	49,02	54,56±4,44	63,00±0,66	51,43±0,56	19,79*	6,01*	13,40*	2,756**	0,868	1,792**
cir1	48,35±1,38	41,31±3,58	43,41	41,30±0,88	—	50,05±0,78	—	1,07	—	—	0,163	—
cir2	91,88±2,28	76,64±1,58	90,24	87,93±4,37	—	86,55±1,41	—	1,99	—	—	0,298	—
cir3	59,17±1,84	47,77±2,93	56,59	55,59±0,50	—	56,61±0,92	—	1,24	—	—	1,149	—
cir4	44,03±1,46	40,18±2,28	39,76	43,78±1,10	—	44,79±0,76	—	0,46	—	—	1,090	—

¹ Данные по Rutkayova et al., 2013.

² Данные по Movchan et al., 2014

* Различия значимы при $p < 0,05$.

** Различия превышают принятый показатель подвидового различия ($CD = 1,28$, Майр, 1971).

П р и м е ч а н и е. TL – общая длина, SL – стандартная длина; Н – максимальная высота тела, h – высота хвостового стебля; аА – антеанальная расстояние; аD – антедорсальное расстояние; рD – постдорсальное расстояние; аР – антепентральное расстояние; аV – антевентральное расстояние; PV – пектовентральное расстояние; VA – вентрональное расстояние; pl – длина хвостового стебля; ID – длина основания спинного плавника (длина самото длинного луча); IA – длина основания анального плавника; hA – высота анального плавника; IC – длина хвостового плавника; IP – длина грудного плавника; IV – длина брюшного плавника; с – длина головы; hc – высота головы у затылка; іс – ширина головы; io – ширина лоба; о – диаметр глаза; op – длина заглазничного от дела головы; г – длина рта; cir1–4 – длина усов: около верхней ноздри – cir1, на верхней чешуице – cir2, ближе к середине подбородка – cir3, снаружи подбородка – cir4. Для признаков тела приведены отношения к стандартной длине (SL, %), для признаков головы – к длине головы (с, %). Обозначения выборок: РОТ – р. Потомак (СПА), остальные выборки – как на рис. 1.

Пределы варьирования значений меристических признаков у американского сомика *Ameiurus nebulosus* из разных частей тела по собственным и литературным данным

Признак	MED <i>n</i> = 22	PAS <i>n</i> = 3	ROT <i>n</i> = 1	LAT1 <i>n</i> = 2	LAT2 <i>n</i> = 30	LAT3 <i>n</i> = 26	BEL <i>n</i> = 106
D	6–7	7	7	6–7	7	6–7	7–8
P	8–10	9–10	8–9	8	8–9	7–9	7–9
V	8	8	8	8	8–9	–	6–9
A	19–23	22	22	20–21	18–22	18–22	16–22
C	16–18	18	18	18	17–19	–	14–19
vert	36–37	36–37	37	36–37	–	–	–

П р и м е ч а н и е. Указано общее число неветвистых и ветвистых лучей в плавниках. Данные приведены для обеих сторон тела. Признаки: D, P, V, A, C – число лучей в спинном, грудном, брюшном, анальном и хвостовом плавниках соответственно, vert – число позвонков. Обозначения выборок: РОТ – р. Потомак (СПА), остальные выборки – как на рис. 1.

ареала вида. Ранее предложенное выделение европейского подвида американского сомика *Ictalurus nebulosus rannonicus* [Harka, Pinter, 1990] на основании различий по числу лучей в анальном плавнике не представляется достаточно обоснованным. Некоторая изменчивость меристических признаков в разных исследованиях может быть связана с разными подходами к анализу (разные операторы, методы, размер выборок). Кроме того, закладка элементов меристических признаков рыб, таких как число лучей в плавниках и число позвонков, происходит на ранних стадиях развития и зависит от температурных условий [Tåning, 1952; Lindsey, 1988], что также может приводить к различиям между особями, обитающими в географически удаленных акваториях Европы и Северной Америки. Сходные диапазоны изменчивости меристических признаков в европейских популяциях карликового сомика, по-видимому, свидетельствуют о незначительном градиенте температур во время его раннего развития.

В отличие от меристических, пластические признаки проявляли значительную изменчивость в разных выборках, что привело к значимым различиям между ними по некоторым из признаков. Различия по СД между особями из оз. Медного и других частей ареала по некоторым индексам достигали пороговых значений, достаточных для выделения подвидов [Майр, 1971]. Сходным образом ранее были отмечены различия, достаточные для выделения подвидов, между речной и водохранилищной плотвой; сходные различия были обнаружены также у уклей [Лягина, 1967, 1972, цит. по: Никольский, 1980]. Морфологическая дифференциация ранее также была отмечена у другого успешного вида-вселенца – бычка-кругляка, который образовал морфологически различающиеся поселения в различных частях восточной части Финского залива Балтийского моря [Юрцева, Успенский, 2022]. Стоит отметить, что пластические признаки, о которых написано выше, характеризуют форму тела и головы особей, длину и относительное расположение плавников и непосредственно влияют на локомоцию рыб [Никольский, 1963]. Возможно, морфологические различия, выявленные по этим признакам между инвазивным американским сомиком

из различных европейских акваторий, являются следствием различных условий в реках и озерах, где были собраны особи для сравнительного анализа.

По-видимому, значительное разнообразие внешних морфологических признаков можно рассматривать как результат высокой фенотипической пластичности инвазивных видов, способствующей их быстрой адаптации к различным условиям и позволяющей успешно формировать устойчивые популяции в недавно освоенных местообитаниях. В последнее время появляется все больше исследований, посвященных рассмотрению данного вопроса (см. обзор: [Forsman, 2014; Makhrov et al., 2021]), однако сопоставимых данных, полученных при изучении инвазивных видов рыб, по-прежнему недостаточно.

Ранее проведенное исследование близкородственного американского черного сомика (*A. melas*) из четырех инвазивных европейских популяций показало, что этот вид имеет меньший уровень морфологической изменчивости, чем другие инвазивные виды рыб. На основании полученных результатов авторы пришли к выводу, что фенотипическая пластичность и морфологическая изменчивость не всегда важны для успешного вселения вида [Novomeská et al., 2013]. Возможно, именно вследствие более низкого уровня морфологической изменчивости черный сомик проявляет меньший потенциал к освоению новых акваторий, что подтверждается меньшей протяженностью области распространения его инвазивных популяций в Европе по сравнению с близкородственным американским карликовым сомиком, для которого характерна значительная морфологическая дифференциация, как было показано в данном исследовании. Более подробное сравнительное изучение морфологической пластичности различных инвазивных видов рыб позволит более надежно судить о связи фенотипической пластичности и их потенциале к расселению и освоению новых акваторий.

Авторы выражают признательность И. А. Потехину за предоставленный материал, Центру коллективного пользования Зоологического института РАН за возможность работы на рентгеноустановке ПРДУ-02. Исследование проведено при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (государственное задание № 122031100285-3).

ЛИТЕРАТУРА

- Анnotatedный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 1998. 218 с.
- Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 2. 251 с.
- Богуцкая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Кудерский Л. А. Самоакклиматизация американского канального сомика в Черепетском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 187. С. 219–232.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики / под ред. В. Г. Гептнера, пер. с англ. М. В. Миньи. М.: Мир, 1971. 455 с.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1963. 368 с.
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 184 с.
- Охременко Ю. И., Гайдученко Е. С. Морфометрические показатели американского сомика *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819) в водоемах юго-западной части Беларуси // Природные ресурсы. 2022. № 1. С. 93–98.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / под ред. П. А. Дрягина, В. В. Покровского. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Слынко Ю. В., Дгебуадзе Ю. Ю., Новицкий Р. А., Христов О. А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С. 74–89. [Slyntko Yu. V., Dgebuadze Yu. Yu., Novitskiy R. A., Khristov O. A. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian Basin: composition, vectors, invasion routes, and rates // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2, N 1. P. 49–59. doi: 10.1134/S2075111711010085].
- Юрцева А. О., Успенский А. А. Морфологическая дифференциация бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* на северо-восточной границе инвазивного ареала // Сиб. экол. журн. 2022. Т. 29, № 1. С. 62–75. doi: 10.15372/SEJ20220106 [Yurtseva A. O., Uspenskiy A. A. Morphological differentiation of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) at the northeastern border of its invasive distribution range // Contemporary Problems of Ecology. 2022. Vol. 15, N 1. P. 51–61. doi: 10.1134/S1995425522010103].
- Dyldin Y. V., Hanel L., Fricke R., Orlov A. M., Romanov V. I., Plesnik J., Interesova E. A., Vorobiev D. S., Kochetkova M. O. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 2020. Vol. 45. P. 47–116. doi: 10.5134/251251
- Forsman A. Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion and infection biology // PNAS. 2014. Vol. 111, N 1. P. 302–307. doi: 10.1073/pnas.1317745111
- Harka A., Pinter K. Systematic status of Hungarian bullhead pout: *Ictalurus nebulosus pannonicus* ssp. n. // Tiscia (Szeged). 1990. Vol. 25. P. 65–73.
- Interesova E., Vilizzi L., Copp G. H. Risk screening of the potential invasiveness of non-native freshwater fishes in the River Ob basin (West Siberian Plain, Russia) // Regional Environmental Change. 2020. Vol. 20, N 64. 10 p. doi: 10.1007/s10113-020-01644-3
- Kubicek K. M. Developmental osteology of *Ictalurus punctatus* and *Noturus gyrinus* (Siluriformes: Ictaluridae) with a discussion of siluriform bone homologies // Vertebrate Zool. 2022. Vol. 72. P. 661–727. doi: 10.3897/vz.72.e85144
- Lindsey C. C. Three factors controlling meristic variation // Fish Physiol. 1988. Vol. 11. P. 197–274. doi: 10.1016/S1546-5098(08)60215-0
- Lundberg J. G., Baskin J. N. The Caudal Skeleton of the Catfishes, Order Siluriformes // American Museum Novitates. 1969. N 2398. P. 1–49.
- Makhrov A. A., Artamonova V. S., Borovikova E. A., Karabanyov D. P., Yurtseva A. O., Reshetnikov A. N. A group of successful fish invaders with low phenotypic diversities // Invasion of alien species in Holarctic. Borok-VI: Sixth International Symposium, Book of Abstracts (Borok-Uglich, October 11–15 2021). Kazan: Buk, 2021. P. 140.
- Movchan Yu. V., Talabishka E. M., Velikopol'skiy I. J. Fishes of the Genus *Ameiurus* (Ictaluridae, Siluriformes) in the Transcarpathian Water Bodies // Vestnik Zoologii. 2014. Vol. 48, N 2. P. 149–156. doi: 10.2478/vzoo-2014-0015
- Novomeská A., Kováč V., Katina S., Copp G. H., Pedicillo G., Lorenzoni M., Pompei L., Cucherousset J. Morphological variability of black bullhead *Ameiurus melas* in four non-native European populations // J. Fish Biol. 2013. Vol. 82, N 4. P. 1103–1118. doi: 10.1111/jfb.12035
- Page L. M., Burr B. M. A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico. Boston, New York: Houghton Mifflin Harcourt, 2011. 663 p.
- Popov I., Kotova A. Brown bullhead *Ameiurus nebulosus* – new fish species for Russia // Bio. Comm. 2020. Vol. 65, N 3. P. 238–243. doi: 10.21638/sbu03.2020.303
- Rutkayova J., Biskup R., Harant R., Slechta V., Kosco J. *Ameiurus melas* (black bullhead): morphological characteristics of new introduced species and its comparison with *Ameiurus nebulosus* (brown bullhead) // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2013. Vol. 23. P. 51–68. doi: 10.1007/s11160-012-9274-6
- Scott W. B., Crossman E. J. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish Res. Board Can. 1973. N 184. 966 p.
- Tåning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes // Biol. Rev. Cambridge Philosophical Society. 1952. Vol. 27. P. 169–193.

Morphological characteristics of non-indigenous brown bullhead *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819) in lakes of the Karelian Isthmus (Northwest Europe)

A. O. YURTSEVA*, M. Yu. ZHUKOV

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences
199034, Saint-Petersburg, Universitetskaya emb., 1
E-mail: ayurtseva@gmail.com

Non-indigenous brown bullhead from two lakes of the Karelian Isthmus was studied in relation to 36 morphological features characterizing the shape of the body and head, the position of the fins, the number of finrays and vertebrae. The obtained results were compared with data for the collection materials and earlier published data for other parts of the species distribution range in order to assess the intraspecific differentiation and morphological plasticity of this invasive species. Meristic characters of individuals from geographically distant sites were quite similar and no difference between areas was found. On the contrary, significant differences in morphometric characters between samples from geographically remote water areas of Europe were shown, reaching the thresholds established for subspecies identification. The high level of morphometric variability in the invasive brown bullhead indicates a high phenotypic plasticity in external morphological traits responsible for fish locomotion, which is considered among factors contributing to its successful adaptation to new habitats and determining the invasive potential of this species.

Key words: non-indigenous species, variability, phenotypic plasticity, morphometric characters, invasive potential.