

Морфологическая дифференциация бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* на северо-восточной границе инвазивного ареала

А. О. ЮРЦЕВА¹, А. А. УСПЕНСКИЙ^{1, 2}

¹Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: ayurtseva@gmail.com

²Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (ГосНИОРХ им. Л. С. Берга)
199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26

Статья поступила 24.03.2021

После доработки 24.06.2021

Принята к печати 28.06.2021

АННОТАЦИЯ

Бычок-кругляк – небольшая придонная рыба, являющаяся одним из наиболее инвазивных видов. Расселившись далеко за пределы нативного Понто-Каспийского региона, кругляк обитает в настоящее время в бассейнах Балтийского и Северного морей, а также в Великих озерах Северной Америки. Начиная с 2005 г. вид все чаще встречается в восточной части Балтийского моря – Финском заливе, где сформировалась одна из самых северных его популяций. Данное исследование направлено на изучение морфологической дифференциации бычка-кругляка из разных частей Финского залива для оценки пространственной гетерогенности поселений, суждения об их изоляции и вероятных путях расселения. Проведено сравнение четырех выборок по пяти меристическим и 35 пластическим признакам, характеризующим число лучей в плавниках, рядов чешуй вдоль тела, форму тела и головы, расположение и длину плавников. При сравнении использованы различные индексы, параметрические и непараметрические тесты, факторный, кластерный анализ и многомерное шкалирование. Выборки бычка-кругляка, собранные на расстоянии от 40 до 270 км друг от друга, значительно различались по пропорциям тела, расположению и размеру плавников; в меньшей степени различия проявлялись по остальным признакам. Бычок-кругляк из западной части залива существенно отличается от особей из восточной, в пределах которой также наблюдается морфологическая гетерогенность. Результаты исследования свидетельствуют о существовании в Финском заливе поселений бычка-кругляка, каждое из которых отличается морфологическим своеобразием, обусловленным условиями обитания, и ограниченным перемещением особей в пределах залива. На основании полученных результатов сделано предположение о независимом вселении бычка-кругляка в западную и восточную части Финского залива Балтийского моря.

Ключевые слова: *Neogobius melanostomus*, морфологическая гетерогенность, инвазии, Балтийское море, Финский залив.

Биологические инвазии – широко распространенное явление последних десятилетий, связанное с усилением антропогенной деятель-

ности, приводящей к появлению новых возможностей для расселения животных и растений. Одним из наиболее успешных видов

рыб-вселенцев является бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) – небольшая придонная рыба Понто-Каспийского бассейна [Kornis et al., 2012]. За последние 30 лет ареал вида существенно расширился вследствие перевозок с балластными водами судов и последующего саморасселения [Sapota, Skóra, 2005; Kornis et al., 2012; Kotta et al., 2016], и в настоящее время кругляк населяет многие акватории Европы бассейнов Балтийского и Северного морей, а также Великие озера Северной Америки.

В Балтийском море первая устойчивая популяция бычка-кругляка образовалась у побережья Польши уже в 1990-х [Sapota, 2004]. Затем происходило расширение ареала, и он стал также встречаться восточнее, в прибрежных зонах Латвии и Литвы, и западнее, у берегов Германии [Kotta et al., 2016]. К настоящему времени кругляк обосновался вдоль всех побережий Балтийского моря, вытеснив в некоторых его участках местные виды и став промысловым [Puntila et al., 2018]. При этом во многих частях инвазивного ареала бычок-кругляк остается почти не изучен.

Одной из самых северных популяций этого исходно южного вида можно считать популяцию Финского залива Балтийского моря. В западной части залива, у побережий Эстонии и Финляндии, вид впервые отмечен в 2005 г., и в Эстонии в настоящее время является объектом рыболовства [Puntila et al., 2018]. Начиная с 2012 г. бычка-кругляка все чаще отмечают и в восточной части Финского залива, где местами он также достигает высокой численности [Успенский, Насека, 2014; Uspenskiy et al., 2021]. Более высокая частота встречаемости вдоль южного побережья залива и неподалеку от портов подтверждает возможность его выпуска с балластными водами судов и дальнейшего расселения [Uspenskiy et al., 2021]. Однако, насколько разные поселения связаны между собой, остается практически неизученным.

Успешная натурализация инвазивного бычка-кругляка и достижение высокой численности за пределами нативного ареала, без сомнения, невозможны без высоких адаптационных возможностей и экологической пластичности [Kornis et al., 2012]. Одним из наиболее интересных в этой связи представляется исследование морфологических особенностей

популяций из разных частей ареала [Ильин, 1938; Георгиев, 1966; Pinchuk et al., 2003; L'avrinčíková et al., 2005; Заброда, Дирипаско, 2009; Polačik et al., 2012; Diripasko, Zabroda, 2017]. Сравнительные морфологические исследования популяций вида единичны, а для новых местообитаний Балтийского моря почти отсутствуют [Кодухова и др., 2017; Dashinov et al., 2020]. Тем не менее изучение популяционной гетерогенности инвазивного бычка-кругляка представляет существенный интерес, поскольку позволяет судить о дифференциации новых поселений, степени их изоляции и прогнозировать вероятные пути вселения и дальнейшего распространения.

Цель данного исследования – изучение морфологической дифференциации бычка-кругляка в одной из северных акваторий современного ареала вида – в Финском заливе Балтийского моря, для суждения о формировании локальных морфологических особенностей, обособленности отдельных поселений и возможных путях расселения вида в заливе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Места сбора материалов. Материалом для работы послужили 86 особей вида, пойманных в четырех участках Финского залива: Лужской губе (ЛГ), Копорской губе (КГ), около о. Котлин (ОК) и у побережья Финляндии (ПФ) (табл. 1). Размер выборок составлял от 10 до 30 особей. Самая западная выборка (ПФ) собрана на расстоянии более 200 км от остальных, между местами сбора которых было не более 80 км (рис. 1). Сбор проводился в разные сезоны, в основном с помощью удочки, в ОК и ПФ – также с помощью мережи; особи в нерестовой окраске в сборах отсутствовали. Одна особь из выборки ОК и 15 особей из выборки КГ сданы в коллекцию ЗИН РАН (№ 55879 и 55880). Выборка ПФ собрана в Хельсинки и его окрестностях: Emäsalonselkä (экземпляр MZHKK3011) и Эспоо, выборка ОК – западнее о. Котлин и вдоль дамбы (КЗС). Материалы были фиксированы в спирте, кроме шести особей из КГ (формалин) и 18 особей из ОК (15 заморожены, 3 фиксированы в формалине).

Признаки. Использовано пять меристических и 35 пластических признаков. Мери-

Характеристика выборок бычка-кругляка из Финского залива Балтийского моря

Место сбора	Координаты	<i>N</i>	Дата сбора (месяц, год)
Лужская Губа (ЛГ)	59.82886 N, 29.00459 E	30	09.2018
Копорская Губа (КГ)	59.75715 N, 28.44078 E	28	05.2015, 09.2016, 07–08.2017
Около о. Котлин (ОК)	60.03330 N, 29.62601 E	18	2015–2018
Прибрежье Финляндии (ПФ)	60.16570 N, 24.95326 E	10	01.2015, 07.2017, 10.2017, 06.2018

П р и м е ч а н и е. *N* – число особей.

стические признаки характеризовали число лучей в спинных (D1 и D2), анальном (A) и грудном (P) плавниках и число рядов чешуй от заднего края жаберной крышки вдоль тела (Scu). Поскольку у всех особей в передней части D2 и A был один неветвистый луч, учитывалось общее число лучей в этих плавниках. При изучении пластических признаков применяли общепринятую схему промеров [Правдин, 1966], адаптированную для вида [Заброда, Дирипаско, 2009; Diripasko, Zabroda, 2017] (рис. 2). Пластические признаки измеряли с помощью подсоединенного к компьютеру штангенциркуля Mitutoyo. Пол рыб определяли по форме мочепоолового сосочка [Kornis et al., 2012] с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10. Анализ проведен одним оператором (АЮ).

Статистическая обработка. Проверку распределения длин рыб и меристических признаков в выборках на нормальность проводили с помощью критерия хи-квадрат. Для оценки связи с длиной определяли корреляцию Спир-

мена. При сравнении выборок применяли тест Колмогорова – Смирнова.

При изучении пластических признаков использовано 34 индекса – отношения значений признаков к стандартной длине (SL) или длине головы (*s*) для признаков головы. Для оценки аллометрического эффекта определяли корреляцию Спирмена между значениями индексов и SL или *s* (для признаков головы). Для исключения этого эффекта проводился факторный анализ по значениям индексов. Оценка различий всей совокупности выборок по факторам проводилась с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). При интерпретации различий оценивали нагрузки индексов на факторы и проводили сравнение выборок по индексам, которые не коррелировали с длиной, с помощью теста Колмогорова – Смирнова. Для визуализации различий между выборками по средним значениям нескольких факторов проводили многомерное шкалирование и кластерный анализ (алгоритм кластеризации: метод

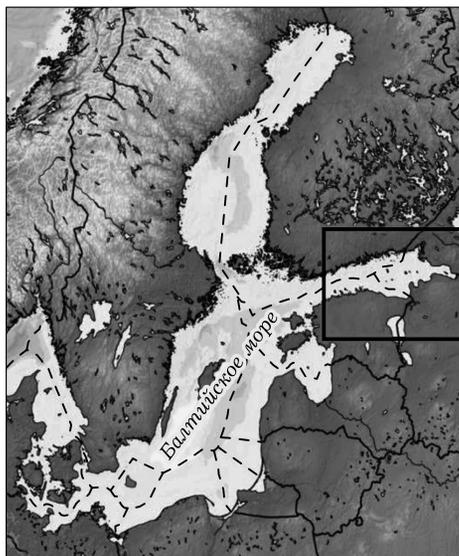
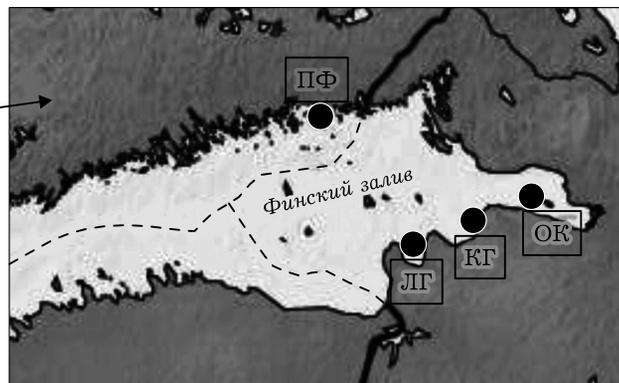


Рис. 1. Места сбора материалов по бычку-кругляку Финского залива Балтийского моря. ЛГ – Лужская губа; КГ – Копорская губа; ОК – о. Котлин; ПФ – прибрежные воды Финляндии. Описание выборок см. в табл. 1



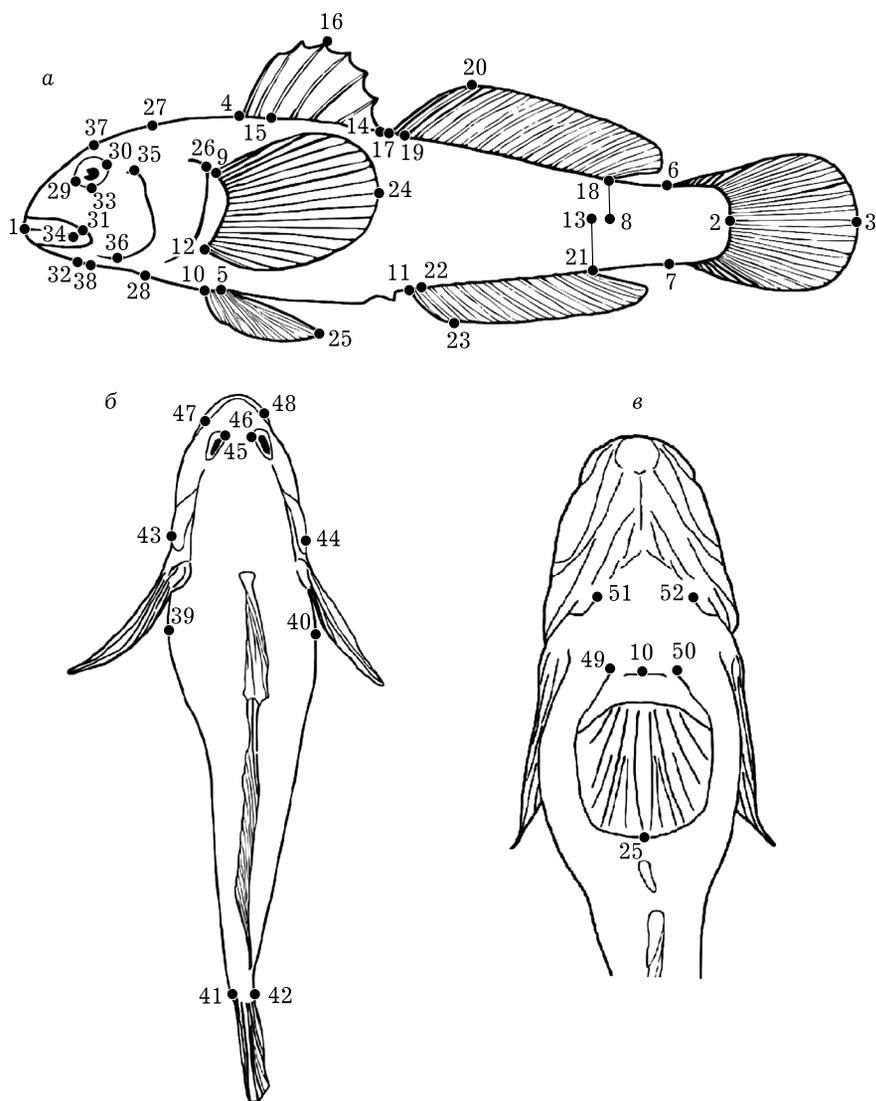


Рис. 2. Схема промеров бычка-кругляка [Diripasko, Zabroda, 2017]: *a* – вид сбоку, *б* – вид сверху, *в* – вид снизу. 1–2 – стандартная длина (SL); 1–3 – общая длина (TL); 1–4 – антедорсальное расстояние (aD); 1–9 – антепекторальное расстояние (aP); 1–10 – антевентральное расстояние (aV); 1–11 – антеанальное расстояние (aA); 1–26 – длина головы (HL); 1–29 – длина рыла (ao); 1–31 – длина верхней челюсти (lm); 1–32 – длина нижней челюсти (lmd); 2–3 – длина хвостового плавника (lC); 2–8 – постдорсальное расстояние (pD); 2–13 – длина хвостового стебля (pl); 4–5 – наибольшая высота тела (H); 4–14 – длина основания первого спинного плавника (lD1); 6–7 – высота хвостового стебля (h); 9–12 – ширина основания грудного плавника (lP); 9–24 – длина грудного плавника (lP); 10–11 – вентроанальное расстояние (V–A); 10–25 – длина брюшного плавника (lV); 11–21 – длина основания анального плавника (lA); 15–16 – высота первого спинного плавника (hD1); 17–18 – длина основания второго спинного плавника (lD2); 19–20 – высота второго спинного плавника (hD2); 22–23 – высота анального плавника (hA); 26–30 – заглазничное расстояние (or); 27–28 – высота головы у затылка (hcz); 29–30 – горизонтальный диаметр глаза (o); 33–34 – расстояние между глазом и углом рта (or); 35–36 – высота щеки (hor); 37–38 – высота головы через середину глаза (hco); 39–40 – наибольшая толщина (ширина) тела (iH); 41–42 – толщина (ширина) хвостового стебля (ih); 43–44 – ширина головы (ic); 45–46 – ширина лба (io); 47–48 – ширина рта (ir); 49–50 – ширина основания брюшного плавника (iV)

ближайшего соседа, мера сходства – евклидовы расстояния).

Статистическая обработка проводилась в программе Statistica 8.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина рыб и соотношение полов. Длина рыб (SL) в выборках возрастала в ряду: КГ, ЛГ, ПФ, ОК (табл. 2). Пойманные у о. Котлин особи были крупнее ($132,2 \pm 34,5$ мм, $M \pm SD$), чем в остальных выборках (ОК > КГ, $p < 0,01$, ОК > ЛГ, $p < 0,01$, ОК > ПФ, $p < 0,05$). Самые мелкие особи пойманы в Копорской губе ($76,1 \pm 20,8$ мм) – они значимо отличались от особей из Лужской губы ($88,2 \pm 13,8$ мм, $p < 0,01$) и финских вод ($101,4 \pm 28,5$ мм, $p < 0,05$). В целом, в материале было больше самцов, чем самок (54 : 32). Соотношение самцов и самок в выборках КГ, ЛГ, ОК и ПФ составляло 0,75 : 1, 2 : 1, 5 : 1 и 2,3 : 1 соответственно. Самцы были крупнее самок ($p < 0,01$): их длина составляла $104,0 \pm 31,9$ и $79,9 \pm 22,7$ мм соответственно.

Меристические признаки. Общее число лучей в плавниках варьировало от 5 до 7 в D1, от 14 до 18 – в D2, от 11 до 15 – в А и от 15 до 19 – в Р, число рядов чешуй вдоль тела – от 50 до 63 (см. табл. 2). Распределения значений значимо отличались от нормального, поэтому для сравнения применяли тест Колмогорова–Смирнова. Различия значимы между парами выборок: КГ > ЛГ по Р ($p < 0,01$), КГ > ЛГ по Scu ($p < 0,01$), ОК > ЛГ по Р ($p < 0,01$), ПФ > ЛГ по Р ($p < 0,05$). Различий между самками и самцами не выявлено ни по одному из меристических признаков. Для совокупности всех выборок обнаружены достоверные корреляции между SL и числом лучей в D1 (–0,22), D2 (0,37) и А (0,49) ($p < 0,05$). Также корреляция выявлена между числом лучей в D2 и А (0,49, $p < 0,05$).

Пластические признаки. Большинство морфометрических индексов имело значимую корреляцию с длиной тела и головы особей (табл. 3), что свидетельствует о присутствии аллометрического эффекта, затрудняющего сравнение различающихся по размеру рыб. Для его исключения проведен факторный анализ, и получено по 10 факторов для характеристики формы тела (TF1 – TF10) и головы (HF1 – HF10). Факторы формы тела

TF1 – TF5 объясняют 20, 18, 10, 8 и 7 % общей дисперсии соответственно, остальные – менее 5 % каждый. Факторы формы головы HF1 – HF6 объясняют 42, 12, 10, 7, 6 и 6 % общей дисперсии соответственно, остальные – менее 5 % каждый.

На факторы формы тела значимое влияние оказывает место сбора рыб ($p < 0,01$), а на факторы головы – место сбора ($p < 0,01$), пол особей ($p < 0,01$), а также их взаимодействие ($p < 0,05$) (табл. 4). При сравнении выборок из разных местообитаний достоверные различия ($p < 0,01$, $p < 0,05$) выявлены по факторам TF2 – TF5, HF1 – HF4, а при сравнении самцов и самок – по факторам TF3, HF1, HF2 и HF6 (табл. 5).

При графическом отображении сходства/различия выборок для факторов тела и головы отмечались сходные картины: наибольшее сходство наблюдалось между особями из Лужской губы и Кронштадта (ЛГ и ОК), в меньшей степени на них были похожи особи из Копорской губы (КГ), обособленное положение занимали особи из финских вод (ПФ) (рис. 3). Для факторов тела этот паттерн был более выражен, чем для факторов головы, которые в большей степени отражали половые различия (см. рис. 3, а, б). Для совокупности всех факторов различия между особями из разных местообитаний значительно выше, чем между особями разного пола, которые при кластеризации объединяются в зависимости от места происхождения (см. рис. 3, в).

Наибольшие нагрузки на факторы TF2 – TF5 имели толщина и высота тела, ширина оснований Р и V, вентроанальное, антевентральное и постдорсальное расстояния, длины оснований D1, D2 и А, толщина хвостового стебля, а на факторы HF1 – HF6 – ширина головы, лба и рта, расстояние между глазом и углом рта, высота головы через середину глаза, заглазничное расстояние, высота головы у затылка, длина рыла и верхней челюсти (табл. 6). Это позволяет говорить о том, что именно этими признаками в наибольшей степени определяются выявленные различия.

Некоторые из индексов указанных выше признаков не коррелируют с длиной особей, в частности, толщина и высота тела (iH, H), постдорсальное расстояние (pD), длина оснований D1, D2, А и длина рыла (ao) (см. рис. 2, табл. 3). Это позволило сравнить

**Значения внешних морфологических признаков в четырех выборках бычка-кругляка
Финского залива Балтийского моря**

	КГ (n = 28)		ЛГ (n = 30)		ОК (n = 18)		ПФ (n = 10)	
	M ± SD	min - max	M ± SD	min - max	M ± SD	min - max	M ± SD	min - max
Меристические признаки								
D1	6,1 ± 0,3	6 - 7	6,0 ± 0,2	5 - 6	5,9 ± 0,4	5 - 7	6,1 ± 0,3	6 - 7
D2	15,9 ± 1,0	14 - 18	16,2 ± 1,0	14 - 18	16,4 ± 0,7	15 - 18	16,6 ± 1,0	15 - 18
A	13,0 ± 0,8	11 - 14	13,2 ± 0,9	11 - 15	13,6 ± 0,7	13 - 15	14,0 ± 0,8	13 - 15
P	18,0 ± 1,0	16 - 19	16,4 ± 0,7	15 - 18	18,1 ± 0,6	17 - 19	17,6 ± 0,5	17 - 18
Scu	57,0 ± 3,8	51 - 63	53,8 ± 2,4	50 - 59	55,9 ± 2,8	52 - 62	54,4 ± 2,0	51 - 57
Пластические признаки								
TL*	90,7 ± 24,8	51,9 - 149,0	104,7 ± 16,2	78,1 - 141,0	152,5 ± 38,1	64,0 - 199,0	119,9 ± 32,3	69,1 - 183,0
SL*	76,1 ± 20,8	44,0 - 124,0	88,2 ± 13,8	65,0 - 121,0	132,2 ± 34,5	53,0 - 185,0	101,4 ± 28,5	56,6 - 158,0
в % SL								
c	22,5 ± 6,7	12,7 - 38,6	25,0 ± 4,1	17,9 - 33,6	37,4 ± 9,4	14,8 - 47,9	28,8 ± 7,4	16,1 - 41,0
H	20,6 ± 1,6	17,7 - 23,5	20,4 ± 1,4	17,6 - 23,3	21,0 ± 2,0	16,3 - 24,0	19,5 ± 2,3	17,0 - 24,3
h	10,6 ± 0,8	8,9 - 11,9	10,9 ± 0,6	9,0 - 12,4	10,7 ± 0,7	9,4 - 12,1	10,9 ± 1,2	10,0 - 13,8
iH	16,1 ± 1,3	12,8 - 18,5	15,5 ± 1,1	12,7 - 17,1	17,5 ± 1,7	13,7 - 20,8	15,2 ± 2,1	12,3 - 19,9
ih	4,7 ± 0,7	3,5 - 6,3	3,7 ± 0,7	2,6 - 4,7	4,3 ± 0,8	2,9 - 5,6	3,0 ± 0,5	2,4 - 3,8
aD	34,4 ± 1,2	31,5 - 36,8	34,3 ± 1,3	31,3 - 36,9	33,2 ± 1,6	31,1 - 37,0	33,7 ± 1,9	30,8 - 36,1
pD	18,2 ± 1,9	11,7 - 21,1	19,7 ± 1,3	17,1 - 21,9	18,5 ± 1,7	15,0 - 22,3	16,9 ± 1,4	13,6 - 18,9
aP	31,4 ± 1,5	27,8 - 34,3	30,8 ± 1,1	28,4 - 33,2	30,2 ± 1,5	25,5 - 31,9	31,1 ± 1,4	28,6 - 33,1
aV	32,5 ± 2,0	28,8 - 37,3	31,1 ± 0,9	29,6 - 33,0	30,4 ± 2,5	25,0 - 35,7	31,8 ± 1,9	27,9 - 34,9
aA	56,0 ± 1,9	52,2 - 60,6	55,1 ± 1,5	52,1 - 58,1	56,0 ± 2,6	49,3 - 59,4	55,5 ± 3,4	46,7 - 58,5
V-A	26,4 ± 2,0	23,5 - 32,4	25,6 ± 1,6	22,3 - 29,3	28,0 ± 1,9	24,2 - 31,0	25,3 ± 2,8	20,0 - 29,3
pl	19,9 ± 3,2	8,8 - 25,1	21,9 ± 1,2	19,3 - 23,9	20,3 ± 1,6	17,9 - 23,4	19,3 ± 0,6	18,4 - 20,2
ID1	17,1 ± 1,3	15,0 - 19,5	17,9 ± 1,1	15,4 - 20,3	17,5 ± 1,8	12,3 - 19,8	17,2 ± 2,1	12,1 - 19,4
hD1	14,3 ± 1,6	11,0 - 17,0	15,7 ± 1,4	12,9 - 18,1	15,1 ± 1,5	12,4 - 18,6	15,5 ± 1,9	12,0 - 18,0
ID2	32,3 ± 1,6	29,8 - 36,7	33,4 ± 1,7	30,6 - 37,6	32,5 ± 1,7	29,3 - 35,7	32,9 ± 2,1	29,7 - 36,2
hD2	15,3 ± 1,7	12,7 - 19,0	15,4 ± 1,3	13,4 - 17,8	14,3 ± 1,2	12,9 - 17,0	14,8 ± 1,8	11,6 - 17,2
lA	25,5 ± 1,6	21,9 - 27,7	25,5 ± 1,7	22,5 - 28,7	25,2 ± 1,6	23,1 - 28,3	26,5 ± 2,1	22,9 - 30,6
hA	12,3 ± 1,6	8,3 - 15,4	13,5 ± 1,5	10,9 - 16,2	11,2 ± 1,3	8,8 - 12,9	11,8 ± 2,2	7,9 - 16,2
lP	26,2 ± 2,3	20,9 - 32,6	28,2 ± 1,4	25,3 - 31,6	26,1 ± 2,1	20,8 - 29,8	27,9 ± 2,1	24,5 - 30,2
iP	11,7 ± 1,1	9,7 - 13,7	11,4 ± 0,8	9,9 - 13,3	12,4 ± 0,9	10,9 - 14,3	11,8 ± 0,9	10,8 - 13,5
lV	22,3 ± 1,4	18,9 - 24,8	22,3 ± 1,0	20,6 - 24,7	20,5 ± 1,7	17,7 - 24,1	21,9 ± 2,1	17,5 - 25,3
iV	7,1 ± 0,6	5,8 - 8,4	7,1 ± 0,4	6,4 - 8,0	7,5 ± 0,5	6,6 - 8,4	7,2 ± 0,6	6,5 - 8,5
lC	19,9 ± 1,5	17,3 - 23,6	19,0 ± 1,1	16,9 - 21,1	17,7 ± 1,0	15,9 - 20,0	19,8 ± 2,1	15,5 - 22,6
в % c								
hcz	68,3 ± 4,1	60,3 - 74,4	68,8 ± 3,5	62,6 - 74,5	68,9 ± 4,1	62,4 - 75,7	64,5 ± 4,5	58,9 - 72,0
ic	68,0 ± 6,5	56,6 - 84,0	71,4 ± 3,6	63,1 - 78,0	74,7 ± 4,6	65,1 - 81,4	70,8 ± 8,7	58,7 - 83,7
ao	35,3 ± 2,9	30,2 - 42,6	36,2 ± 1,9	31,6 - 39,9	35,5 ± 2,0	32,7 - 39,9	33,7 ± 2,2	28,9 - 36,1
o	25,4 ± 3,4	19,1 - 32,4	23,3 ± 2,1	19,0 - 29,1	20,4 ± 2,9	16,1 - 26,8	22,9 ± 2,9	18,2 - 25,5
op	46,9 ± 2,9	38,0 - 50,6	48,9 ± 2,2	45,5 - 54,4	51,1 ± 2,2	46,7 - 55,2	50,0 ± 1,7	47,2 - 51,9
io	14,8 ± 2,4	10,3 - 19,7	16,5 ± 2,7	13,1 - 25,3	17,8 ± 3,2	14,1 - 27,1	15,6 ± 2,9	11,3 - 20,0
lm	31,0 ± 3,5	24,3 - 40,9	28,8 ± 2,2	25,3 - 35,0	32,1 ± 2,8	28,6 - 38,2	30,6 ± 3,3	25,7 - 35,3
lmd	35,7 ± 2,9	29,9 - 41,8	34,6 ± 2,2	29,8 - 39,4	38,9 ± 2,2	34,0 - 42,3	37,8 ± 4,1	32,5 - 44,7
or	21,6 ± 2,9	16,3 - 27,3	22,1 ± 2,4	17,3 - 27,9	24,9 ± 3,3	20,2 - 30,6	21,4 ± 2,9	17,0 - 26,2
hop	42,1 ± 3,2	31,3 - 46,6	42,6 ± 2,5	36,1 - 46,5	41,7 ± 4,7	34,7 - 50,2	41,9 ± 3,3	37,2 - 47,2
ir	41,8 ± 7,3	31,5 - 56,6	41,2 ± 2,9	35,2 - 46,2	43,7 ± 3,4	37,3 - 51,5	42,2 ± 6,2	33,4 - 53,7
hco	54,5 ± 4,5	46,4 - 63,4	53,8 ± 3,3	46,4 - 59,4	54,7 ± 3,3	47,7 - 60,9	52,7 ± 4,9	46,4 - 61,1

* Значения представлены в мм.

П р и м е ч а н и е. Указано среднее значение (M), стандартное отклонение (SD) и диапазон изменчивости (min-max). Обозначение выборок см. в табл. 1. Меристические признаки: D1, D2, A, P – число лучей в первом, втором спинных, анальном и грудном плавниках, Scu – число чешуй вдоль тела. Обозначения пластических признаков см. рис. 2.

Т а б л и ц а 3

Значения коэффициента корреляции Спирмена (r) между индексами пластических признаков и длиной рыб (SL) для признаков тела и длиной головы (c) для признаков головы

Признак	r	Признак	r	Признак	r
H	0,17	ID1	0,15	hcz	0,23*
h	0,28*	hD1	0,12	ic	0,66*
iH	0,18	ID2	0,07	ao	0,18
ih	-0,24*	hD2	-0,34*	o	-0,85*
aD	-0,22*	lA	-0,01	op	0,60*
pD	-0,10	hA	-0,23*	io	0,47*
aP	-0,19	lP	-0,02	lm	0,49*
aV	-0,16	iP	0,51*	lmd	0,58*
aA	0,26*	lV	0,50*	or	0,63*
V-A	0,31*	iV	0,29*	hop	0,14
pl	-0,18	lC	0,42*	ir	0,62*
				hco	0,43*

* Значимые корреляции ($p < 0,05$). Обозн. признаков см. рис. 2.

Т а б л и ц а 4

Влияние факторов “место сбора” и “пол” и их взаимодействия на форму тела и головы у бычка-кругляка Финского залива

Эффект	Значение Уилкса	F	Эффект df	Ошибка df	p
На форму тела					
Место	0,216	4,642	30	203,2	0,000*
Пол	0,894	0,821	10	69,0	0,610
Место + пол	0,741	0,729	30	203,2	0,847
На форму головы					
Место	0,216	4,642	30	203,2	0,000**
Пол	0,701	2,944	10	69,0	0,004**
Место + пол	0,540	1,583	30	203,2	0,034*

П р и м е ч а н и е. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Т а б л и ц а 5

Результаты сравнения групп бычка-кругляка Финского залива Балтийского моря по факторам, характеризующим форму тела (TF1 – TF10) и головы (HF1 – HF10)

Фактор	Сравнение выборок		Сравнение самок и самцов		Фактор	Сравнение выборок		Сравнение самок и самцов	
	F	p	F	p		F	p	F	p
TF1	2,689	0,052	0,279	0,598	HF1	5,281	0,002**	15,871	0,000**
TF2	11,207	0,000**	0,042	0,838	HF2	11,431	0,000**	6,691	0,011**
TF3	18,940	0,000**	8,298	0,005**	HF3	3,871	0,012*	1,774	0,186
TF4	2,790	0,046*	0,009	0,926	HF4	9,841	0,000**	0,758	0,386
TF5	9,392	0,000**	2,831	0,096	HF5	2,286	0,085	0,730	0,395
TF6	0,906	0,442	0,070	0,792	HF6	1,457	0,232	5,150	0,026*
TF7	2,517	0,064	0,198	0,658	HF7	0,302	0,824	1,315	0,255
TF8	1,811	0,152	0,018	0,894	HF8	1,651	0,184	0,007	0,934
TF9	0,382	0,766	2,044	0,156	HF9	2,485	0,066	0,017	0,898
TF10	0,847	0,472	0,525	0,471	HF10	1,435	0,239	0,303	0,583

П р и м е ч а н и е. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

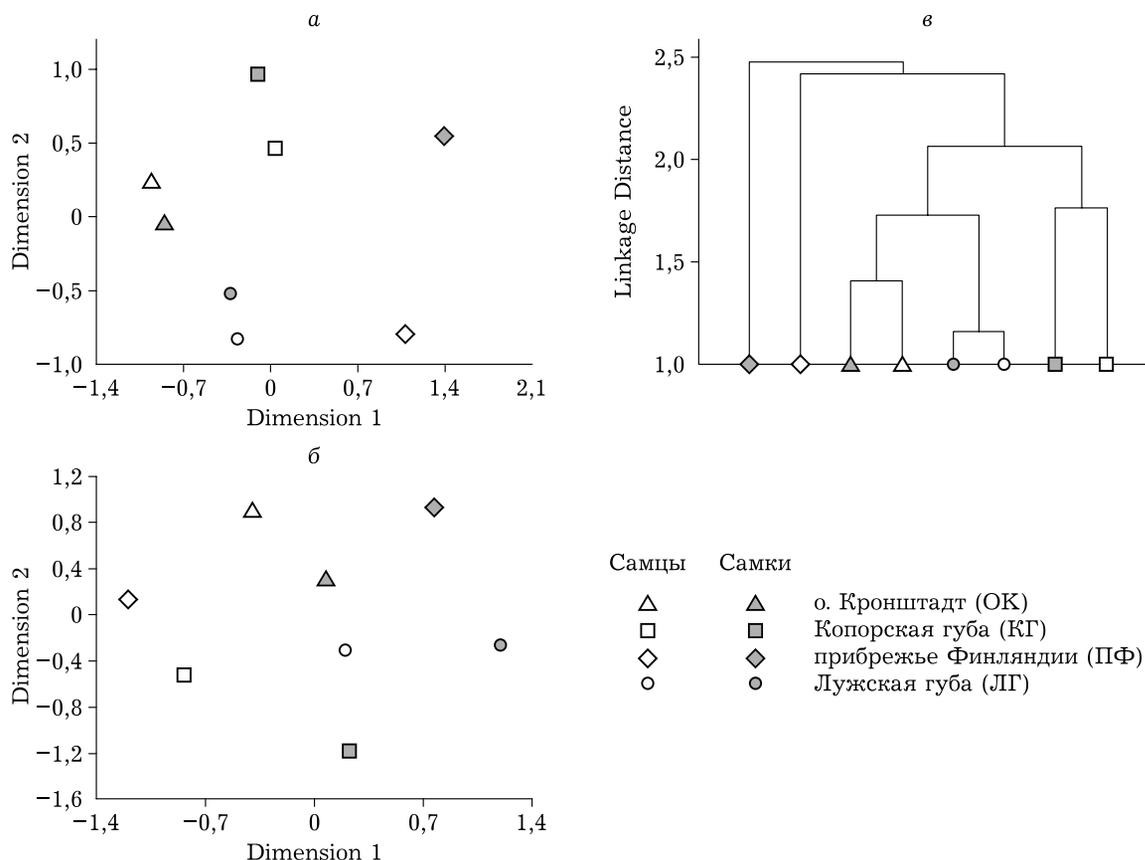


Рис. 3. Морфологическое сходство/различие самцов и самок бычка-кругляка из четырех участков Финского залива Балтийского моря: а – по факторам, характеризующим форму тела (TF2 – TF5), б – по факторам, характеризующим форму головы (HF1 – HF6), в – по совокупности факторов тела и головы (TF2 – TF5, HF1 – HF6)

выборки по их исходным значениям (см. табл. 2). У особей из финских прибрежных вод наблюдаются наименьшие значения индексов iH, H, pD и ao. Эта выборка значительно отличалась от трех остальных по значениям H и pD ($p < 0,05$, $p < 0,01$), от выборки ОК по значению iH ($p < 0,01$) и от выборки ЛГ по значению ao ($p < 0,01$). Выборки из восточной части залива также различались: у особей из Лужской губы более высокие значения pD, чем в двух других выборках ($p < 0,01$ в обоих случаях), большие значения lD1 и lD2, чем в выборке КГ ($p < 0,01$, $p < 0,05$ соответственно), и меньшие значения iH, чем в выборке ОК ($p < 0,01$). Особи из Копорской губы и о. Кронштадт по этим индексам не различались.

Различия между самками и самцами по каждому из этих индексов не выявлены (тест Колмогорова – Смирнова), а при сравнении по всем индексам наблюдаются лишь по пяти признакам головы (o, op, lm, lmd,

Т а б л и ц а 6
Максимальные нагрузки индексов признаков на факторы тела (TF2 – TF5) и головы (HF1 – HF6), по которым выявлены значимые различия между группами бычка-кругляка (см. табл. 5)

Фактор	Признак	Нагрузка	Фактор	Признак	Нагрузка
TF2	iH	0,81	HF1	ic	0,83
TF2	iP	0,66	HF1	or	0,82
TF2	H	0,63	HF1	ir	0,77
TF2	iV	0,60	HF1	hco	0,73
TF2	V-A	0,59	HF2	op	0,65
TF3	aV	0,58	HF2	hcz	0,58
TF3	pD	0,54	HF2	ao	0,56
TF3	lD 1	0,47	HF3	lm	0,54
TF3	lD 2	0,46	HF4	io	0,41
TF4	lA	0,67	HF6	ao	0,49
TF4	lD 2	0,58	HF6	hcz	0,43
TF5	ih	0,66			

Примечание. Сокращенные названия признаков см. рис. 2.

Значения семи индексов морфологических признаков (%), различающихся у самок и самцов бычка-кругляка Финского залива Балтийского моря (тест Колмогорова – Смирнова)

Признак	Самцы (n = 54)		Самки (n = 32)		p
	M ± SD	min – max	M ± SD	min – max	
o	22,2 ± 2,8	16,1 – 27,5	25,3 ± 3,3	18,7 – 32,4	< 0,001**
op	49,6 ± 2,4	44,3 – 55,2	47,7 ± 3,1	38,0 – 52,3	< 0,025*
lm	31,2 ± 3,0	25,8 – 38,2	29,1 ± 2,9	24,3 – 40,9	< 0,005**
lmd	37,3 ± 3,1	30,1 – 44,7	34,5 ± 2,4	29,8 – 42,3	< 0,001**
ir	43,6 ± 5,1	33,4 – 56,6	39,4 ± 4,3	31,5 – 50,1	< 0,001**

П р и м е ч а н и е. Указано среднее значение (M), стандартное отклонение (SD) и диапазон изменчивости (min – max); *p < 0,05, **p < 0,01.

ir), значения которых выше у самцов, кроме размера глаза (o), который в среднем на 3 % больше у самок (табл. 7, см. рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Размер бычка-кругляка. Стандартная длина кругляка в Финском заливе достигала 18,5 см, что близко к максимальной для вида, отмеченной в других инвазивных популяциях Балтийского моря [Sokołowska, Fey, 2011]. Меньший размер особей в нативном ареале, по-видимому, является следствием значительного воздействия промысла на популяции [Москалькова, 1996]. Поимка более крупных рыб около о. Котлин может быть связана с применением мережи при их ловле. Сходным образом в финских акваториях более крупные особи пойманы с помощью мережи, а более мелкие – с помощью удочки. Такая же закономерность отмечена и для других частей ареала вида [Yurtseva, 2017], что может быть связано с селективностью орудий лова и преобладанием младших возрастных групп в прибрежье (где ловили удочкой) и старших – на более удаленных от берега участках, где устанавливали мережи [Uspenskiy et al., 2021].

Соотношение полов и половой диморфизм. Несколько бóльшая доля самцов в сборах также может быть связана с тем, что большинство рыб поймано в прибрежье, где преобладают младшие возрастные группы, в которых доля самцов выше [Uspenskiy et al., 2021]. Снижение доли самцов в старших группах кругляка, вероятнее всего, происходит вследствие их более высокой смертности в ходе нереста, связанной с заботой о потомстве [Костюченко, 1961].

Половой диморфизм бычка-кругляка Финского залива в течение года проявляется в форме головы и не отмечен для других изученных признаков. У самцов из залива больше заглазничное расстояние, длина челюстей и ширина рта и меньше диаметр глаза, что хорошо согласуется с результатами ранее проведенных исследований, в которых у самцов кругляка также отмечали более массивную и широкую голову, больший размер рта и меньший размер глаз [Заброда, Дирипаско, 2009; Demchenko, Tkachenko, 2017]. В нерестовый период половой диморфизм в пропорциях тела, головы и длине плавников у кругляка возрастает [Янковский, 1972; Заброда, Дирипаско, 2009]. Однако при работе с индексами сложно отделить половые различия от аллометрического эффекта, поскольку самцы кругляка обычно крупнее [Костюченко, 1961; Заброда, Дирипаско, 2009; Sokołowska, Fey, 2011].

Сравнение особей из различных участков Финского залива. В целом, у бычка-кругляка из различных участков залива наблюдается сходный диапазон изменчивости меристических признаков, который хорошо согласуется с данными для других популяций вида [Юрцева, 2016]. Однако соотношение рыб с разным числом лучей в плавниках и чешуей вдоль тела в разных участках залива отличается, что в некоторых случаях приводит к различиям между выборками. Так, особи из Лужской губы в среднем имеют меньше лучей в грудных плавниках по сравнению с другими выборками, и меньше рядов чешуей, чем у особей из Копорской губы. Различия по меристическим признакам при сходном диапазоне их изменчивости ранее были показаны также между популяциями из других частей

ареала [Смирнов, 1986; Simonović et al., 1998; Polačik et al., 2012; Yurtseva, 2017; Dashinov et al., 2020].

Развитие меристических признаков находится в тесной зависимости от условий раннего развития рыб, в первую очередь температуры [Lindsey, 1988], поэтому выявленные различия, вероятнее всего, определяются именно этим фактором. Подтверждением этому может служить положительная корреляция числа лучей во втором спинном и анальном плавниках в популяциях бычка-кругляка [Юрцева, 2016], показанная также и в данном исследовании. Поскольку закладка числа плавниковых лучей происходит на ранних стадиях развития [Lindsey, 1988], выявленную корреляцию между их числом и длиной особей можно рассматривать как следствие случайного однонаправленного изменения этих показателей в выборках.

В данном исследовании большинство индексов пластических признаков бычка-кругляка имеют корреляцию с длиной особей, что свидетельствует об аллометрическом эффекте и не позволяет использовать их для сравнения выборок, различающихся по длине рыб. Для бычка-кругляка такая зависимость неоднократно отмечалась и ранее [L'avrinčiková et al., 2005; Diripasko, Zabroda, 2017; Dashinov et al., 2020]. Аллометрического эффекта не отмечено нами лишь для шести индексов: толщины и высоты тела (iH , H), постдорсального расстояния (pD), длины оснований непарных плавников ($1D1$, $1D2$ и $1A$) и длины рыла (ao). Сходным образом для индексов pD , $l2D$ и op этот эффект не наблюдался и в ранее проведенном исследовании [Diripasko, Zabroda, 2017]. Тем не менее при сравнении выборок по совокупности индексов нами применены подходы для исключения аллометрического эффекта.

Географическая гетерогенность бычка-кругляка Финского залива оказалась более выражена по форме тела, расположению плавников и длине их оснований, чем по форме головы, которая в большей степени отражала различия между полами. Между особями из разных участков залива наиболее выраженные различия проявлялись в толщине и высоте тела, длине и толщине хвостового стебля, по расположению брюшного плавника, в длине оснований непарных и ширине

оснований парных плавников. Выявленные различия, вероятнее всего, определяются условиями обитания.

Западная и восточная части Финского залива существенно различаются по гидрологическим характеристикам [Остов, 1971]. В восточной части более выражена сезонная амплитуда температуры: интенсивный прогрев весной (особенно в губах и на мелководьях) и зимнее остывание, при котором часть залива покрывается льдом. На западной части в большей степени сказывается “буферное” влияние открытой части Балтийского моря. Соленость воды в восточной части залива составляет 1–4 ‰, в западной, как правило, – 5–6 ‰. Восточные участки, где были взяты выборки, характеризуются наличием речного стока и обусловленных им течений – р. Невы около о. Котлин, р. Луги в Лужской губе, в Копорской губе – рек Коваши и Систа. В прибрежной зоне последним основным фактором, формирующим течения, является сброс теплой воды через каналы Ленинградской АЭС [Васильев, 2016]. В целом, картина течений в восточной части Финского залива характеризуется преобладанием восточнонаправленных течений вдоль южного побережья и западнонаправленных вдоль северного. В западной части, в районе порта Хельсинки, течения связаны в основном с ветровыми, сгонно-нагонными колебаниями и обусловлены общей динамикой циркуляции воды Балтийского моря.

Толщина и высота тела и хвостового стебля – признаки, связанные с упитанностью рыб и отражающие обилие и доступность подходящего корма. Бычок-кругляк из западной части залива по сравнению с восточной отличался меньшей высотой и толщиной тела, а самые упитанные и крупные особи были отмечены около о. Котлин. Выявленные различия могут объясняться разной кормовой базой в разных частях залива [Demchuk et al., 2021]. Среди возможных факторов, влияющих на нее, – большое распреснение и эвтрофикация восточной части залива, являющейся одной из наиболее высоких в Балтийском регионе [Golubkov et al., 2017]. Разная соленость и эвтрофикация приводят к разной продуктивности экосистем и оказывают влияние на зообентос и рыб [Snickars et al., 2015]. Разные условия в удаленных частях залива могут

приводить к разному обилию и видовому составу бентоса – основного кормового ресурса для бычка-кругляка, и, в конечном итоге, – к адаптивным морфологическим изменениям, связанным с питанием [Andraso et al., 2017].

Различия в длине хвостового стебля, расположении и длине плавников, напротив, более вероятно определяются гидрологическими условиями, оказывающими существенное влияние на развитие рыб. Увеличение указанных признаков может характеризоваться как некоторая “реофильность” популяции кругляка [Смирнов, 1986]. Большая длина непарных плавников способствует лучшей стабилизации тела в воде, тогда как большая ширина грудных плавников позволяет более эффективно перемещаться за счет большей эффективности гребков [Алеев, 1963]. Хвостовой стебель выступает в роли двигателя, сообщающего поступательное движение телу [Алеев, 1963], и его большая длина способствует более эффективному перемещению. Бычок-кругляк из восточной части залива, и особенно из Лужской губы, характеризовался большей длиной постдорсального расстояния, чем из западной, что, по-видимому, является адаптацией к обитанию в водах с большей скоростью течения, и может способствовать более эффективному расселению по акватории. Различия, выявленные между группами бычка-кругляка из различных участков Финского залива по такому набору признаков, позволяют с уверенностью говорить о высокой адаптивной составляющей, определяющей дифференциацию изученных групп.

Можно отметить, что выявленные различия хорошо отражают географические дистанции между местами сбора материала, в частности отличие бычка-кругляка из западной и восточной частей Финского залива. Тем не менее в восточной части залива также наблюдается морфологическая гетерогенность, свидетельствующая об относительной обособленности поселений, расположенных на расстоянии более 40 км, несмотря на присутствие в жизненном цикле личинки, способной к миграции в толще воды [Hensler, Jude, 2007], которая может переноситься течением, и способности взрослых особей к перемещениям в пределах акваторий [Sapota, Skura, 2005].

При рассмотрении причин гетерогенности вида-вселенца в различных частях аре-

ала стоит также учитывать и историю заселения (эффект основателя). О том, каким образом кругляк мог проникнуть в Финский залив, известно крайне мало, еще меньше, чем о других частях Балтийского моря, где он обосновался ранее. Считается, что донорским регионом, откуда инвазивный бычок-кругляк попал в Балтику, является Черное море [Brown, Stepien, 2008]. Особи из Финского залива сходны в последовательности митохондриального гена COI с другими балтийскими популяциями и между собой, что подтверждает происхождение из одного донорского региона бассейна Черного моря [Yurtseva, Vorovikova, 2017]. В Балтику вид мог быть занесен с балластными водами судов, о чем свидетельствует более высокая частота его встречаемости вблизи портов [Kornis et al., 2012; Kotta et al., 2016]. Оказавшись в подходящих условиях, вид сформировал локальные популяции, которые увеличивают численность и расселяются по акватории [Azour et al., 2015], конкурируя с исходными видами. Присутствие в жизненном цикле мигрирующей в толще воды личинки [Hensler, Jude, 2007] способствует расселению вида не только с балластными водами судов, но и с течениями в толще воды. Тем не менее на относительно небольших расстояниях в пределах Гданьского залива Балтийского моря ранее была отмечена генетическая дифференциация, свидетельствующая об ограниченном обмене между поселениями и, возможно, неоднократном вселении вида в разные части моря [Brown, Stepien, 2008; Björklund, Almqvist, 2010].

Морфологические отличия между особями из западной и восточной частей Финского залива могут быть следствием их независимого заселения и связанной с этим генетической гетерогенностью. Первоначальное обнаружение кругляка в восточной части залива около порта Усть-Луга хорошо согласуется с предположением о его вселении с балластными водами, хотя не исключает и возможность саморасселения из более западных акваторий, например из Эстонии, где вид обосновался ранее, особенно учитывая более высокую частоту его встречаемости именно вдоль южного побережья [Puntila et al., 2018; Uspenskiy et al., 2021]. До настоящего времени остается неизвестным, насколько репродуктивно изо-

лированы поселения различных частей Финского залива между собой. Выявленные морфологические отличия свидетельствуют о том, что миграции бычка-кругляка между исследованными акваториями ограничены, и в каждом местообитании формируется отдельное поселение, морфологические особенности которого зависят от локальных условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования получены новые сведения об изменчивости морфологических признаков инвазивного бычка-кругляка из разных участков Финского залива Балтийского моря – северо-восточной границы современного ареала вида. Показано, что особи из четырех локальностей на расстоянии от 40 до 270 км друг от друга различаются по пропорциям тела, расположению и размеру плавников; в меньшей степени различия проявляются по остальным признакам. Диапазоны изменчивости меристических признаков в разных частях акватории сходны, и не отмечено их направленного изменения. Однако показанная корреляция числа лучей во втором спинном и анальном плавниках свидетельствует о значительном влиянии внешних условий на их развитие. По пластическим признакам бычок-кругляк из западной части залива существенно отличается от восточной, в пределах которой также наблюдается морфологическая гетерогенность. Результаты исследования свидетельствуют о существовании в Финском заливе отдельных поселений бычка-кругляка, в каждом из которых развиваются морфологические особенности, связанные с условиями обитания, и ограниченном обмене между поселениями. На основании полученных результатов сделано предположение о независимом вселении бычка-кругляка в западную и восточную части Финского залива. Проведенное исследование значительно расширило наши знания об инвазивном бычке-кругляке в этих акваториях.

Исследование проведено при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (госзадание № АААА-А19-119020790033-9), а также РФФИ (проект 17-05-00782А).

Авторы очень признательны А. И. Золотникову, А. Н. Смирнову, А. С. Дудину, И. И. Тарасову, R. Väinölä, R. Puntala-Dodd, H. Herlevi и M. Italiani

за помощь в сборе материалов, а также рецензенту за ценные советы при подготовке рукописи статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
- Васильев Д. К. Анализ изменения мезоклиматических условий районов расположения АЭС при нормальной эксплуатации (Ленинградская и Белоярская АЭС): магист. дис. Санкт-Петербург: СПбГУ, 2016. 68 с.
- Георгиев Ж. М. Видов состав и характеристика на попечата в Българиa // Изв. Научн. Инст. за рибно стопанство и океанография. 1966. Т. 7. С. 139–228.
- Заброда Т. А., Дирипаско О. А. Оценка половых различий в морфометрических признаках бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) Азовского моря // Вісник Запор. Націон. Універс. 2009. № 2. С. 41–47.
- Ильин Б. С. Бычки (Gobiidae) по материалам экспедиции Академии наук СССР в Мертвый Култук и Кайдак // Тр. по комплексному изучению Каспийского моря. 1938. Вып. 2. С. 111–137.
- Кодухова Ю. В., Боровикова Е. А., Ежова Е. Е., Гуштин А. В. Особенности морфологии бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) юго-восточной Балтики // Регион. экология. 2017. № 3 (49). С. 7–16.
- Костюченко В. А. Возраст и темп роста бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) в Азовском море // Тр. АзЧерНИРО. 1961. Вып. 19. С. 45–60.
- Москалькова К. И. Экологические и морфофизиологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях антропогенного загрязнения водоемов // Вопр. ихтиологии. 1996. № 5. С. 615–621.
- Остов И. М. Характерные особенности гидрологического и гидрохимического режима Финского залива как основа его рыбохозяйственного освоения // Изв. ГосНИОРХ. 1971. Т. 76. С. 18–45.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 374 с.
- Смирнов А. И. Окунеобразные, скорпенообразные, камбалообразные, присоскопорообразные, удильщикообразные // Фауна Украины. 1986. Т. 8, вып. 5. С. 7–320.
- Успенский А. А., Насека А. М. К изучению рыбного населения прибрежных мелководий российского сектора Финского залива // Регион. экология. 2014. № 1-2. С. 48–55.
- Юрцева А. О. Изменчивость меристических признаков бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в нативном ареале и за его пределами // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 1. С. 358–361.
- Янковский Б. А. О географической изменчивости полового диморфизма у бычковых рыб (сем. Gobiidae) бассейна Азовского моря // Природные условия и хозяйство Северо-Западного Приазовья / Геогр. о-во СССР. Мелитополь, 1972. С. 62–65.
- Andraso G., Blank N., Shadle M. J., DeDionisio J. L., Ganter M. T. Associations between food habits and phar-

- yngeal morphology in the round goby (*Neogobius melanostomus*) // Environ. Biol. Fish. 2017. Vol. 100, N 9. P. 1069–1083.
- Azour F., van Deurs M., Behrens J., Carl H., Hüseyin K., Greisen K., Ebert R., Rask P. M. Growth and condition of the non-indigenous round goby (*Neogobius melanostomus*) as a function of its invasion history // Aquat. Biol. 2015. Vol. 24. P. 41–52.
- Björklund M., Almqvist G. Rapid spatial genetic differentiation in an invasive species, the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea // Biol. Invasions. 2010. Vol. 12. P. 2609–2618.
- Brown J. E., Stepien C. A. Ancient divisions, recent expansions: phylogeography and population genetics of the round goby *Apollonia melanostoma* // Mol. Ecol. 2008. Vol. 17, N 11. P. 2598–2615.
- Dashinov D., Czerniejewski P., Balshin S., Synyshyn C., Tasheva-Terzieva E., Stefanov T., Ivanova P., Mandrak N., Uzunova E. Variation in external morphology between the native and invasive populations of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Gobiidae) // Zoomorphology. 2020. Vol. 139, Iss. 3. P. 361–371.
- Demchenko V., Tkachenko M. Biological characteristics of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), from different water bodies // Arch. Pol. Fish. 2017. Vol. 25, Iss. 1. P. 51–61.
- Demchuk A. S., Uspenskiy A. A., Golubkov S. M. Abundance and feeding of fish in the coastal zone of the Neva Estuary, eastern Gulf of Finland // Boreal Env. Res. 2021. Vol. 26. P. 1–16.
- Diripasko O., Zabroda T. Morphometric variability in round goby *Neogobius melanostomus* (Perciformes: Gobiidae) from the Sea of Azov // Zoosyst. Ross. 2017. Vol. 26, N 2. P. 392–405.
- Golubkov S., Golubkov M., Tiunov A., Nikulina V. Long-term changes in primary production and mineralization of organic matter in the Neva Estuary (Baltic Sea) // J. Mar. Syst. 2017. Vol. 171. P. 73–80.
- Hensler S. R., Jude D. J. Diel vertical migration of round goby larvae in the Great Lakes // J. Great Lakes Res. 2007. Vol. 33, Iss. 2. P. 295–302.
- Kornis M. S., Mercado-Silva N., Vander Zanden M. J. Twenty years of invasion: a review of round goby biology, spread and ecological implications // J. Fish Biol. 2012. Vol. 80, N 2. P. 235–285.
- Kotta J., Nurkse K., Puntila R., Ojaveer H. Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *N. melanostomus* in a regional sea // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2016. Vol. 169. P. 15–24.
- L'avrinčíková M., Kováč V., Katina S. Ontogenetic variability in external morphology of round goby *Neogobius melanostomus* from Middle Danube, Slovakia // J. Appl. Ichthyol. 2005. Vol. 21, Iss. 4. P. 328–334.
- Lindsey C. C. Factors controlling meristic variation // Fish Physiol. 1988. Vol. 11. P. 197–274.
- Pinchuk V. I., Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P., Miller P. J. *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) // The freshwater fishes of Europe / Ed. P. J. Miller. Vol. 8/I. Wiesbaden: Aula Verlag, 2003. P. 293–345.
- Polačik M., Janáč M., Vassilev M., Trichkova T. Morphometric comparison of native and nonnative populations of round goby *Neogobius melanostomus* from the River Danube // Folia Zool. 2012. Vol. 61, N 1. P. 1–8.
- Puntila R., Strake S., Florin A. B., Naddafi R., Lehtiniemi M., Behrens J. W., Kotta J., Oesterwind D., Putnis I., Smolinski S., Wozniczka A., Ojaveer H., Ložys L., Uspenskiy A., Yurtseva A. Abundance and distribution of round goby (*Neogobius melanostomus*) // HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheet 2018. HELCOM. 2018. <https://helcom.fi/wp-content/uploads/2020/06/BSEFS-Abundance-and-distribution-of-round-goby.pdf> <https://helcom.fi/wp-content/uploads/2020/06/BSEFS-Abundance-and-distribution-of-round-goby.pdf>
- Sapota M. R. The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdansk – a species introduction into the Baltic Sea // Hydrobiologia. 2004. N 514. P. 219–224.
- Sapota M. R., Skyra K. E. Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic) // Biol. Invasions. 2005. N 7. P. 157–164.
- Simonović P., Valković B., Paunović M. Round goby, a new Ponto-Caspian element for Yugoslavia // Folia Zool. 1998. Vol. 47, N 4. P. 305–312.
- Snickars M., Weigel B., Bonsdorff E. Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea // Marine Biol. 2015. N 162. P. 141–151.
- Sokolowska E., Fey D. P. Age and growth of the round goby *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk several years after invasion. Is the Baltic Sea a new Promised Land? // J. Fish Biol. 2011. N 78. P. 1993–2009.
- Uspenskiy A., Yurtseva A., Bogdanov D. Population characteristics of non-indigenous round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), in the Eastern Gulf of Finland // Acta Ichthyol. Piscat. 2021. Accepted.
- Yurtseva A. A comparative morphological study of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) from different parts of the Baltic Sea (the gulfs of Finland and Riga) // Book of Abstracts of The V Intern. Sympos. 'Invasion of alien species in Holarctic' / Ed. Yu. Yu. Dgebuadze [et al.]. Yaroslavl: Publisher "Fili-gran", 2017. P. 146.
- Yurtseva A., Borovikova E. Morphological characteristics and genetic polymorphism of invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Finland (Baltic Sea) // Book of Abstracts of The V Intern. Sympos. 'Invasion of alien species in Holarctic'. 2017 / Ed. Yu. Yu. Dgebuadze [et al.]. Yaroslavl: Publisher "Fili-gran", 2017. P. 147.

Morphological differentiation of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) by north-east border of the invasive distribution range

A. O. YURTSEVA¹, A. A. USPENSKIY^{1, 2}

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

²*Saint Petersburg Branch of Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography (GosNIORKh n. a. L. S. Berg)
199053, Saint Petersburg, Makarov emb., 26*

The round goby is a small demersal fish considered one of the top invasive fish species. Having settled far beyond its native Ponto-Caspian region, the round goby currently inhabit the basins of the Baltic and North Seas, as well as the Great Lakes of North America. Since 2005, the species has been increasingly occurred in the eastern part of the Baltic Sea – the Gulf of Finland, where one of its northernmost populations was founded. The study is focused on studying the morphological differentiation of the round goby from geographically distant parts of the Gulf of Finland in order to assess the heterogeneity of this population and to suggest the most probable ways of the species penetration and dispersal there. Four samples were compared in 5 meristic and 35 morphometric traits. The traits characterized the number of finrays and rows of scales along the body, the shape of the body and head, and the position and shape of the fins. The comparison was carried out using indices, parametric and nonparametric tests, factorial, cluster analysis and multivariate scaling. Round goby samples collected at a distance of 40 to 270 km significantly differed in body shape, position and size of fins, while other characters were less prominently different between locations. The round goby from the western part of the gulf was the most different from goby of its eastern part, where morphological differentiation between locations was also observed. The results of the study assume the existence of separate round goby populations in the Gulf of Finland, with development of morphological features, associated with local habitat conditions, and the limited migrations of the species within the gulf. On the basis of the results obtained, we suggested independent introduction of the round goby into the western and eastern parts of the Gulf of Finland of the Baltic Sea.

Key words: *Neogobius melanostomus*, morphological differentiation, invasion, Baltic Sea, Gulf of Finland.