

Монография представляет собой текст диссертации, защищенной в 2003 г. В работе с помощью сравнительно-генетического и сравнительно-морфологического методов проанализированы филогенетические связи и характер внутривидовой дифференциации ленков рода *Brachymystax*. Построена схема филогении мтДНК представителей основных эволюционных линий лососевых рыб подсемейства Salmoninae. Проведен критический анализ филогенетически значимых морфологических признаков у различных представителей Salmoninae, определены уникальные производные признаки для ленков *Brachymystax*, тайменей родов *Hucho* и *Parahucho*; для группировки *Brachymystax* и *Hucho* установлены общие производные признаки; рассмотрены направления эволюции ленков и тайменей. Найдены новые диагностические морфологические признаки для обыкновенного (острорылого) и тупорылого ленков, обоснован их видовой статус, разработан диагностический ключ. Проанализирована генетическая и морфологическая дифференциация острорылого и тупорылого ленков в восточной части ареала рода; рассмотрен вероятный сценарий происхождения этих видов и критически оценена возможная роль процесса смещения признаков (character displacement) в их морфологической дивергенции.



Сергей Владимирович Шедько

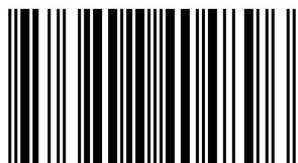
Филогенетические связи ленков рода *Brachymystax*

(Salmonidae, Salmoniformes) и особенности их
видообразования



Сергей Владимирович Шедько

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток. Область научных интересов – филогения, систематика и эволюция пресноводных рыб. Автор и соавтор 65 научных публикаций.



978-3-8484-0489-6

Сергей Владимирович Шедько

**Филогенетические связи
ленков рода *Brachymystax*
(*Salmonidae*, *Salmoniformes*) и особенности их
видообразования**

LAP LAMBERT Academic Publishing

Impressum/Imprint (nur für Deutschland/only for Germany)

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten waren und daher von jedermann benutzt werden durften.

Coverbild: www.ingimage.com

Verlag: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG
Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland
Telefon +49 681 3720-310, Telefax+49 681 3720-3109
Email: info@lap-publishing.com

ДА: Владивосток, Биолого-почвенный институт, 2003

Herstellung in Deutschland:
Schaltungsdienst Lange o.H.G., Berlin
Books on Demand GmbH, Norderstedt
Reha GmbH, Saarbrücken
Amazon Distribution GmbH, Leipzig
ISBN: 978-3-8484-0489-6

Только для России и стран СНГ

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Изображение на обложке предоставлено: www.ingimage.com

Издатель: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG
Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Germany
Telefon +49 681 3720-310, Факс +49 681 3720-3109
Email: info@lap-publishing.com

Напечатано в России
ISBN: 978-3-8484-0489-6

АВТОРСКОЕ ПРАВО ©2012 принадлежат автору и LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG и лицензиарам
Все права защищены. Saarbrücken 2012

Оглавление

	стр.
Введение	3
Глава 1. Развитие представлений о родственных связях и таксономии ленков рода <i>Brachymystax</i>	7
1.1. Филогенетическое положение ленков	7
1.2. Таксономическая структура рода <i>Brachymystax</i>	24
Глава 2. Материал и методы исследований	38
2.1. Материал, методы выделения митохондриальной ДНК лососевых рыб и анализа ее изменчивости с помощью рестрикционных эндонуклеаз	38
2.2. Материал и методы анализа изменчивости гена цитохрома b митохондриальной ДНК лососевых рыб	42
2.3. Материал и методы получения хромосомных препаратов ленков	45
2.4. Сравнительный морфологический материал, использованный для уточнения родовых радикалов ленков, и методы его обработки	46
2.5. Материал по морфометрии и остеологии ленков и некоторые методические приемы его первичной обработки	47
Глава 3. Результаты	54
3.1. Филогенетические связи ленков по данным анализа изменчивости митохондриальной ДНК	54
3.1.1. Рестрикционный анализ полного митохондриального генома ленков и представителей других родов лососевых рыб	54
3.1.2. Анализ данных по нуклеотидным последовательностям митохондриального гена цитохрома b	63
3.2. Родовые радикалы ленков рода <i>Brachymystax</i> и тайменей рода <i>Hucho</i>	70
3.3. Генетическая и морфологическая дифференциация тупорылых и острорылых ленков в восточной части их ареала	89
3.3.1. Генетическая дифференциация	89
3.3.2. Морфологическая дифференциация	100
3.4. Диагностические признаки тупорылых и острорылых ленков	128
Глава 4. Обсуждение	135
4.1. Филогенетические связи ленков и других родов лососевых рыб	135
4.2. Структура рода <i>Brachymystax</i> и таксономический статус тупорылых и острорылых ленков	147
4.3. Видообразование и роль «смещения признаков» в морфологической дифференциации тупорылого и острорылого ленков	157
Выводы	184
Литература	185

Введение

Актуальность проблемы. Лососевые рыбы сем. Salmonidae (сиги, хариусы и лососи) — чрезвычайно разнообразная и широко распространенная в Северном полушарии группа рыб, имеющая важное хозяйственное значение. На протяжении последнего столетия они были всесторонне изучены. В связи с этим лососевые рыбы могли бы претендовать на статус модельной группы для изучения различных аспектов эволюции сравнительными методами (Brooks, McLennan, 1991; Harvey, Pagel, 1991). Однако сохраняющаяся до сих пор неопределенность в вопросе о филогенетических взаимоотношениях как внутри Salmonidae в целом, так и лососей подсем. Salmoninae сдерживает развитие данного направления исследований. В частности, на сегодняшний день нет полного согласия в отношении филогенетического положения одной из ключевых для решения этого вопроса групп — ленков рода *Brachymystax* (см.: Глубоковский, 1995; Дорофеева, 1999; Sanford, 2000; Wilson, Li, 1999).

С другой стороны, не до конца проработан вопрос о таксономической структуре рода *Brachymystax*, состоящего, как считается, из одного полиморфного вида: *B. lenok* Pallas, 1773. Ранее в нем выделены 2 формы, претендующие на статус самостоятельных видов — «тупорылые» и «острорылые» ленки (Беседнов, Кучеров, 1972; Кифа, 1976), но хорошо выраженный хиатус по изученным морфологическим признакам между ними пока найден не был (Алексеев и др., 1986).

Кроме того, ленки рода *Brachymystax* являются одним из перспективных объектов для оценки возможной роли «смещения признаков» (character displacement: Brown, Willson, 1956) в завершающих стадиях видообразования. В природе не часто встречаются ситуации, удобные для изучения этого феномена. Поэтому каждый подобный «природный эксперимент» требует самого пристального внимания (Grant, 1972; Arthur, 1982; и др.).

Цель и задачи исследования. Цель работы состояла в выяснении филогенетического положения, таксономической структуры ленков рода *Brachymystax*, а также в оценке направлений и факторов их эволюции. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить филогенетическое положение ленков по отношению к другим родам Salmoninae на основе анализа изменчивости митохондриальной ДНК (мтДНК);
2. Критически проанализировать морфологические характеристики родовых таксонов лососевых рыб; проверить пригодность ранее предложенных и выявить новые, более приемлемые уникальные и общие производные признаки для ленков и ближайших к ним родов;

3. Опираясь на результаты анализа филогенетического положения ленков, определить основные направления морфологических преобразований в этой группе;

4. Рассмотреть вопрос о таксономическом статусе тупорылых и острорылых ленков; проверить пригодность ранее предложенных и выявить новые, более приемлемые, диагностические признаки;

5. Выяснить уровень и характер генетической и морфологической дифференциации тупорылых и острорылых ленков в восточной части ареала рода;

6. Рассмотреть особенности видообразования в роде *Brachymystax*, уделив при этом особое внимание вопросу о роли смещения признаков в морфологической дифференциации тупорылых и острорылых ленков.

Научная новизна работы.

1. Впервые в рамках одного исследования с помощью сравнительно-генетических и классического сравнительно-морфологического методов проанализированы филогенетические связи и характер внутривидовой дифференциации ленков рода *Brachymystax*.

2. Получена схема филогении мтДНК представителей всех основных эволюционных линий лососевых рыб подсемейства Salmoninae; с высоким уровнем достоверности установлены сестринские отношения ленков рода *Brachymystax* и тайменей рода *Hucho*.

3. Проведен критический анализ филогенетически значимых морфологических признаков у представителей различных родов лососевых рыб, определены уникальные производные признаки ленков и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho*; установлены общие производные признаки для родов *Brachymystax* и *Hucho*; разрешено существовавшее противоречие в их положении на молекулярных и морфологических схемах филогении Salmoninae.

4. Реабилитирована точка зрения о том, что ленки являются специализированной линией, произошедшей от хищной, общей с тайменями *Hucho*, предковой формы.

5. Найдены новые диагностические морфологические признаки для обыкновенного (острорылого) и тупорылого ленков; обоснован их видовой статус; разработан диагностический ключ; для восстанавливаемого вида (тупорылый ленок) подобран старший синоним.

6. Детально исследованы генетическая и морфологическая дифференциация острорылого и тупорылого ленков в восточной части ареала рода; рассмотрен вероятный сценарий происхождения этих видов и критически проанализирована возможная роль процесса смещения признаков в их морфологической дивергенции.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность Л.К. Гинатулиной, И.Л. Мирошниченко, И.В. Картавцевой и Г.А. Немковой (БПИ ДВО РАН) за содействие в обработке генетического материала; А.В. Ермоленко и И.З. Парпура за помощь в отлове рыб; И.А. Черешневу (ИБПС ДВО РАН), Г.А. Немковой, Г.В. Новомодному, Л.К. Гинатулиной, К.А. Кузнецовой и М.Б. Шедько (БПИ ДВО РАН) за переданный коллекционный материал. Особая благодарность — Е.А. Дорофеевой и А.В. Балушкину (ЗИН РАН) за предоставленную возможность ознакомиться с остеологической коллекцией лососевых рыб Лаборатории ихтиологии ЗИН РАН, а также И.А. Черешневу за научное консультирование и Л.К. Гинатулиной за общее руководство при выполнении настоящей работы.

Глава 1. Развитие представлений о родственных связях и таксономии ленков рода *Brachymystax*

1.1. Филогенетическое положение ленков

В 1866 г. А. Гюнтер, изучив 2 экз. ленков из коллекции П.С. Палласа, хранящихся в Museum für Naturkunde (Universität Humboldt, Berlin, Germany; NN 23546, 23560 BZM), установил новый род *Brachymystax* (brachys — короткий, mystax — рыло), представленный одним видом *Brachymystax coregonoides* (Pallas) (Günther, 1866: 162). В качестве родового диагноза он перечислил следующие характеристики: тело покрыто очень мелкой чешуей; ротовая щель умеренной ширины; верхнечелюстная кость — широкая и короткая, у взрослых рыб доходит до вертикали переднего края глаза; верхняя челюсть несколько длиннее, чем нижняя; зубы слабо выражены; сошник с зубами только по его переднему краю; спинной и анальные плавники короткие; яйца мелкие. По мнению А. Гюнтера, в семействе Salmonidae новый род занимает промежуточное положение между родами *Salmo* и *Coregonus*.

В конце XIX столетия Т. Гилл (Gill, 1894) делит представителей Salmonidae на три подсемейства — Salmoninae, Coregoninae и Stenodontinae. К первому он относит роды *Salvelinus*, *Cristivomer*, *Hucho*, *Salmo*, *Oncorhynchus* и *Brachymystax*, ко второму — род *Coregonus*, к третьему — род *Stenodus*. Хариусовых рыб он предлагает рассматривать в ранге самостоятельного семейства Thymallidae с единственным родом *Thymallus*. Обратив внимание на большое внешнее сходство ленка и балканской форели *Salmo obtusirostris* Heckel, он добавляет последний вид в состав рода *Brachymystax* (loc. cit.).

Л.С. Берг (Berg, 1908), исследовав 2 экз. балканской форели *Salmo obtusirostris*, находит, что этот вид невозможно отнести ни к роду *Salmo*, ни к роду *Brachymystax*, и выделяет его в новый род *Salmothymus*. Тем не менее, он отмечает, что родство этого вида с ленками *Brachymystax* несомненно (loc. cit.), и указывает, что род *Brachymystax* через *Salmothymus* «связывается с одной стороны с родом *Salmo* s. str. и *Salvelinus*, а с другой с *Coregonus* и *Thymallus*» (Берг, 1909: 46). Подсемейство лососевых рыб Salmonini он разбивает на три группы родов: 1) Salmoninae [роды — *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus* (подроды — *Salvelinus* и *Hucho*), *Cristivomer*, *Stenodus*], 2) Coregoninae (роды — *Brachymystax*, *Salmothymus*, *Coregonus*), 3) Thymallinae (роды — *Thymallus*, *Phylogephyra*). Ленков *Brachymystax* и форелей *Salmothymus* он сближает с сиговыми рыбами на основе сходного расположения и у тех, и у других места сочленения нижней челюсти и quadratum (впереди вертикали заднего края глаза или под ней) и короткой верхнечелюстной кости (не доходит до заднего края глаза).

Т. Ригэн (Regan, 1914), исходя из собственных результатов изучения скелета, рассматривает лососевых рыб в ранге самостоятельного семейства Salmonidae и выделяет у них два подсемейства: Salmoninae (роды — *Salmo*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Brachymystax*) и Coregoninae (роды — *Stenodus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Phylogephyra*). В основу данного разделения он кладет характер расположения теменных костей; степень развития зубов на челюстях, сошнике, небных костях и языке; размеры чешуи. Относительно ленков он указывает, что род *Brachymystax* очень близок к роду *Hucho*. Кроме того, обращает внимание на тот факт, что, по его данным, число ветвистых лучей в анальном плавнике у сими *Oncorhynchus masou* примерно такое же, как и у некоторых видов тихоокеанских форелей. В результате чего основная отличительная характеристика рода *Oncorhynchus* теряет свою силу. Соответственно, тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* Т. Ригэн включил в состав рода *Salmo*. В последний он включает также и форелей *Salmothymus*, поскольку никаких принципиальных остеологических отличий этих форелей от представителей рода *Salmo* он не обнаружил.

Заметим, что годом ранее на необходимость объединения родов *Oncorhynchus* и *Salmo* указывал также Л.С. Берг, исходя из того же факта малого числа ветвистых лучей в анальном плавнике у *O. masou* (Берг, 1913). Поэтому в его первом издании сводки по пресноводным рыбам России (Берг, 1916) название *Oncorhynchus* используется только в качестве подродового. Вдобавок, согласившись с аргументами Т. Ригэна, в состав подрода *Oncorhynchus* он включает не только тихоокеанских лососей, но и тихоокеанских форелей (от атлантических лососей и форелей *Salmo* s. str. тех и других отличают малые размеры супраэктоиды, наличие вырезки в его задней части и суженные передние концы лобных костей). Кроме того, следуя Т. Ригэну, Л.С. Берг поднимает таксономический ранг лососевых рыб до самостоятельного семейства. При этом каких-либо группировок внутри Salmonidae он не выделяет. Тем не менее, судя по принятому им порядку расположения родов (*Salmo* с подродом *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Brachymystax*, *Stenodus*, *Coregonus* и *Thymallus*), можно сделать вывод, что он продолжает рассматривать ленков как переходный род от собственно лососей к сиговым и хариусовым рыбам.

В.В. Чернавин (1923) на основе изучения скелета лососевых рыб разделяет их на два семейства — Thymallidae и Salmonidae. В последнем он выделяет три подсемейства: 1) Stenodini с родом *Stenodus*, 2) Coregonini с родом *Coregonus* и 3) Salmonini. В свою очередь, подсемейство Salmonini он делит на три группы «более чем родового значения»: (а) группу Brachymystini (род *Brachymystax*), (б) группу Salmonini (роды *Salmo*, *Salvelinus* и *Hucho*) и (в) группу *Oncorhynchus* (loc. cit.). Ленков от остальных лососей подсемейства Salmonini он выделяет в отдельную группу по положению межчелюстных костей (лежат спереди рыла, а

не по его бокам), форме верхнечелюстной кости (выгнута, а не вогнута внутрь или прямая), небольшому размеру зубов на верхнечелюстной кости и мелкой икре. Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* выделены в отдельную группу из-за отсутствия у них в теменной части хондрокраниума парных отверстий (фонтанелей), заостренного, а не раздвоенного спереди роострума и длинных заглазничных костей (доходят до предкрышечной кости). Тихоокеанские форели по этим характеристикам включены в род *Salmo*. В других своих работах (Tchernavin, 1937, 1939) вопрос о положении рода *Brachymystax* среди других лососевых рыб В.В. Чернавин обходит стороной. Однако, судя по той характеристике, которую он дает для Salmonini — большой рот, крупные зубы, более или менее розовое мясо, крупная икра, ленков *Brachymystax* к этой группировке он не относит, перечисляя в ее составе лишь роды *Salmo*, *Salvelinus*, *Hucho* (близки между собой) и *Oncorhynchus* (несколько в стороне) (Tchernavin, 1939: 122).

Л.С. Берг, по результатам исследований В.В. Чернавина, в дополнение ко второму изданию своей монографической сводки по пресноводным рыбам России (Берг, 1923), вновь восстанавливает тихоокеанских лососей в ранге самостоятельного рода *Oncorhynchus*, исключая из его состава тихоокеанских форелей. Систематические отношения лососевых рыб, в конечном итоге, представляются ему в следующем виде. Хариусовых рыб он рассматривает в ранге отдельного семейства Thymallidae. Сиговые рыбы и собственно лососевые рыбы составляют семейство Salmonidae с двумя подсемействами — Coregonini (роды *Stenodus* и *Coregonus*) и Salmonini (Берг, 1940). Внутри последнего подсемейства он выделяет две группы родов, исходя из наличия/отсутствия у взрослых особей пары фонтанелей в теменном отделе хондрокраниума: 1) *Salmo*, *Salvelinus*, *Cristivomer*, *Hucho*; «возможно также» *Salmothymus* и *Brachymystax*; 2) *Oncorhynchus*.

В 1961 г. была опубликована диссертационная работа К. Нордена (Norden, 1961), которая в последующем становится отправной точкой для целого ряда исследований по филогении и систематике лососевых рыб. Проведенный им тщательный анализ скелета множества представителей не только почти всех основных линий лососевых рыб, но и некоторых ближайших к ним родственных групп, позволил сделать ряд важных заключений. По его мнению, различия между лососевыми, сиговыми и хариусовыми рыбами находятся примерно на одном уровне. Первые выделяются широко раздвинутыми теменными костями, вторые — потерей зубов на верхнечелюстной кости, третьи — отсутствием орбитосфеноида. По этой причине К. Норден придает всем этим трем группам один и тот же ранг — ранг подсемейства. Семейство Salmonidae легко отличается от корюшководных рыб по наличию трех, а не одного или двух загнутых последних хвостовых позвонков. Некоторые характеристики, по его мнению, указывают на то, что наиболее близкими к гипотетическому

предку Salmonidae должны считаться представители подсемейства Salmoninae. Именно последние имеют генерализованное строение челюстей, характерное для различных хищных рыб: «невероятно, что большая, хорошо вооруженная зубами верхняя челюсть произошла от такой маленькой, беззубой кости, как у *Coregonus*» (loc. cit., p. 747). По его мнению, на примере хищных сигов рода *Stenodus* очевидно, что если зубы были однажды потеряны, то вновь они не могут быть приобретены. Кроме того, этот гипотетический предок должен был иметь базибранхиальную пластинку, присутствующую у представителей различных примитивных групп рыб, близких к лососевым. Среди Salmonidae эта пластинка обычна только для собственно лососей. С другой стороны, разделенные теменные кости у представителей Salmoninae являются продвинутой характеристикой. Исходное состояние этой характеристики сохранилось у сиговых и хариусовых рыб.

Среди представителей Salmoninae, по мнению К. Нордена, *Brachymystax lenok* морфологически наиболее близок к предковой форме всего семейства Salmonidae — «все особенности лососевых рыб присутствуют, но развиты не в полной мере» (loc. cit., p. 749). Рот у *Brachymystax* среднего размера, зубы на верхней челюсти хорошо выражены, но невелики, икра мелкая. Он предположил, что *Brachymystax*—подобная форма с неразделенными теменными костями, с одной стороны, дала линию, ведущую к хищному *Salmo* с большими челюстями, а, с другой — линию, давшую начало видам рода *Thymallus* с небольшими челюстями и питающихся преимущественно насекомыми, а также линию, давшую в конечном счете сигов рода *Coregonus* с ртом малого размера, редуцированным зубным вооружением и питающихся в основном планктоном. Внутри Salmoninae К. Норден предполагал последовательное отделение предковых форм, которое привело к появлению сначала *Brachymystax*, а затем — *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* и *Oncorhynchus*.

Дж. Раунсфелл (Rounsefell, 1962: 264), основываясь на данных работы К. Нордена, оценил сходство родов внутри Salmoninae и пришел к выводу о том, что роды *Brachymystax* (самый генерализованный) и *Oncorhynchus* (самый продвинутый) наиболее резко отличаются друг от друга и связаны с компактной группой родов *Hucho*, *Salvelinus* и *Salmo* через *Hucho* и *Salmo*, соответственно.

Следует отметить, что морфологическую характеристику ленков *Brachymystax* К. Норден дал на основе исследования лишь одного небольшого экз. ленка (SL=132 мм) из бассейна р. Туманган (Туманная). Таким же непредставительным был его материал и по роду *Hucho* (по одному экз. *Hucho hucho* и *H. perryi*).

Наиболее подробно морфология ленков и тайменей была проанализирована несколько позже, в фундаментальных работах Г.Х. Шапошниковой (Шапошникова, 1967а, 1968б, 1975). Обработав в общей сложности 74 экз. *Brachymystax lenok*, 7 экз. *Hucho hucho*, 56 экз. *H.*

taimen, 72 экз. *H. perryi*, она дала не только подробную характеристику строения черепа (включая кости висцерального скелета), осевого скелета и плечевого пояса, сопровождаемую тщательными иллюстрациями, но и суммировала некоторые биометрические показатели ленков и тайменей. В итоге Г.Х. Шапошниковой пришла к следующим выводам. Роды *Brachymystax* и *Hucho* во многом очень сходны между собой по строению сошника, взаимному расположению зубов на головке сошника и небных костях, а также положению и форме лобных костей. Два вида рода *Hucho* (*H. hucho* и *H. taimen*) настолько близки друг к другу, что, возможно, их следует рассматривать в ранге подвидов одного вида. Сахалинский таймень *H. perryi* резко отличается от них наличием вооруженной зубами базибранхиальной пластинки (у *H. hucho* и *H. taimen* эта пластинка вообще отсутствует), мелкими зубами в средней части язычной пластинки (у *H. hucho* и *H. taimen* зубы имеются только по ее краям), формой лобных костей, малым числом рядов чешуй в боковой линии (не более числа прободенных чешуй), небольшим числом позвонков (около 60). Вдобавок, *H. perryi* отличается как от двух других видов тайменей, так и от ленков присутствием гипэптоида и положением супраэптоида (задний конец лежит поверх лобных костей, а не входит в расщеп их передних концов). Таким образом, предложение о выделении сахалинского тайменя в самостоятельный подвид *Parahucho* (Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972) получило добротное фактическое обоснование. Отличиям ленков *Brachymystax* от тайменей *Hucho* и *Parahucho* (небольшой рот, форма черепа и супраэптоида) Г.Х. Шапошниковой придает существенно большее значение и, вслед за многими другими исследователями, продолжает рассматривать первых в ранге самостоятельного рода. При этом она соглашается с филогенетической схемой родов Salmoninae К. Нордена, постулирующей примитивность рода *Brachymystax*.

К принципиально иным заключениям о вероятной филогении Salmoninae и филогенетической позиции рода *Brachymystax* пришел в те же самые годы Р. Бенке (Behnke, 1968). В 1964—1965 годах после защиты докторской диссертации этот исследователь 10 месяцев провел в Лаборатории ихтиологии Зоологического института, изучая коллекционные материалы и тесно общаясь с сотрудниками Лаборатории и, в частности, с Г.Х. Шапошниковой и Е.А. Дорофеевой. При выработке собственной точки зрения на филогению лососевых рыб Р. Бенке руководствовался известным принципом необратимости эволюции Л. Долло, утверждающим, что однажды потерянные в какой-либо эволюционной линии признаки не могут появиться заново. По мнению Р. Бенке, гипотетический предок лососевых рыб имел максимально развитое зубное вооружение: на верхнечелюстной, межчелюстной, нижнечелюстной, небных костях; на головке и рукоятке сошника; по краям и медиальной поверхности язычной пластинки; на базибранхиальной пластинке. Исходя из

этого, он разделяет Salmoninae на две группировки родов — 1) *Salmo*, *Oncorhynchus* и *Salmothymus*; 2) *Salvelinus*, *Hucho* и *Brachymystax*. Представители первой группы сохранили зубы на рукоятке сошника, а второй — их потеряли. Во второй группе лишь у некоторых видов сохранились другие примитивные характеристики (зубы на базибранхиальной пластинке и средней части язычной пластинки). По мнению этого исследователя, характер зубного вооружения у *Brachymystax* не позволяет согласиться с выдвинутыми ранее предположениями о наибольшей архаичности этого рода — «невероятно, что эволюционная линия без базибранхиальных или медиально расположенных язычных зубов и потерявшая зубы на рукоятке сошника, как у *Brachymystax*, может произвести виды, имеющие эти зубы» (loc. cit., p.10). Таким образом, филогенетические отношения во второй, более продвинутой, группировке родов представлялись ему в следующем виде: от общего предка этой группы отделяется линия гольцов *Salvelinus*, а затем происходит разделение линий, ведущих к современным *Brachymystax* и *Hucho* (Behnke, 1968: fig. 3). В той же работе вновь прозвучало ранее уже высказанное предположение (Regan, 1914) о большей филогенетической близости тихоокеанских форелей к тихоокеанским лососям *Oncorhynchus*, нежели чем к атлантическим лососям и форелям *Salmo*. Отметим, что незадолго до этого тихоокеанских форелей выделили в отдельный подрод *Parasalmo* (Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972).

Через несколько лет после опубликования работы Р. Бенке к аналогичной схеме филогенетических отношений родов подсемейства Salmoninae пришел М. Вилсон (Wilson, 1974 — цит. по: Stearley, Smith, 1993, fig. 1b). К сожалению, результаты его анализа оказались недоступны, поскольку были изложены лишь в виде рукописи диссертации.

Как Г.Х. Шапошникова, так и Р. Бенке сошлись в том, что филогенетическая позиция ленков и тайменей должна проясниться после их кариологического изучения.

Первые сведения по хромосомному набору ленков впервые были получены в начале 70-х годов Е. А. Дорофеевой (Кирпичников, 1974; Шапошникова, 1975; Дорофеева, 1977) и, независимо от нее, южно-корейскими исследователями Ю. Канг и Е. Парк (Kang, Park, 1973). Е.А. Дорофеевой были кариотипированы ленки из бассейна оз. Байкал (личное сообщение). По ее данным, число хромосом ($2n$) у этих ленков оказалось равно 92; 10 хромосом из них отнесены к мета- или субметацентрическим (М), остальные — к субтелоцентрическим, тело- или акроцентрическим (А). Соответственно, число хромосомных плеч (NF) у ленков составило 102 (Дорофеева, 1977). Одновременно этот автор получил первые данные по структуре кариотипа сибирского тайменя *Hucho taimen* из того же речного бассейна: $2n = 84$, $M = 18$, $A = 66$, $NF = 102$ (Дорофеева, 1977). Отметим, что результаты этого исследования были приведены в сводной таблице хромосомных чисел у лососевых рыб. Однако

метафазные пластинки и кариограммы, послужившие основой для этих заключений, так и не были опубликованы.

Так или иначе, но к середине 70-х годов, с появлением новых данных по структуре кариотипов ленков и тайменей, а также ряда видов тихоокеанских гольцов (Викторовский, 1978), заполнился существовавший ранее пробел в кариологической изученности лососевых рыб подсемейства Salmoninae (до этого более или менее подробно были исследованы лишь представители *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo* и *Salmothymus*), и были предприняты две попытки использования кариологических данных в целях выяснения филогенетических взаимоотношений родов лососевых рыб. При этом в обеих попытках (Дорофеева, 1977; Викторовский, 1978) оценка направлений эволюции кариотипов лососевых рыб была произведена с учетом того факта, что незадолго до этого предположение о полиплоидном происхождении лососевых рыб (Svardson, 1945) получило достаточно убедительное подтверждение в исследованиях С. Оно и соавторов (Ohno et al., 1968; Ohno, 1970), продемонстрировавших тетраплоидную природу этих рыб. По этим данным, лососевые рыбы, в сравнении с родственными им группами рыб (сельдевидными и корюшковидными), имеют удвоенное количество ДНК и увеличенное число локусов, кодирующих ряд белков. Кроме того, при конъюгации хромосом в процессе мейоза у лососевых рыб часто наблюдаются мультиваленты (Ohno, 1970). Поскольку число хромосомных плеч у изученных к тому времени видов лососевых рыб варьировало в узких пределах ($NF = 104—106$, за исключением *Salmo salar*, у которого $NF = 74$) и, вдобавок, оно было примерно в два раза больше известного числа хромосом у некоторых видов сельдевидных и корюшковидных ($2n = 48—52$), то С. Оно предполагал, что лососевые рыбы произошли от диплоидного предка, имевшего 48 акроцентрических хромосом. Соответственно, исходное число хромосом у этого предка могло составлять 96 акроцентриков (Ohno, 1970). Ранее к тому же выводу пришел Р. Саймон (Simon, 1963), полагавший, что первоначальное число хромосом у предка лососей было около 100 акроцентрических хромосом.

В связи с этим, ленков, как имеющих обычное для лососей число хромосомных плеч, но характеризующихся наивысшим среди представителей остальных родов лососевых рыб числом хромосом ($2n$ у *Hucho* — 84, у *Salvelinus* — 76—86, у *Salmothymus* — 84, у *Salmo* — 56—80, у *Parasalmo* и *Oncorhynchus* — 56—70 и 52—74) (Дорофеева, 1977: табл. 1; Викторовский, 1978: табл. 9), оба исследователя сочли возможным рассматривать в качестве наиболее примитивной, близкой к исходному полиплоидному предку, линии, раньше других отделившейся от общего предкового ствола лососевых рыб. Дальнейшая эволюция предковой формы лососей, согласно представлениям первого автора, протекала путем последовательного отделения линий, ведущих к современным *Hucho*, *Salvelinus*,

Salmothymus, *Salmo* и *Oncorhynchus*, и сопровождалась уменьшением числа хромосом. По Р. М. Викторовскому, после отделения линии ленков, предковая форма лососей разделяется на две линии, ведущих, с одной стороны, к *Parasalmo* и *Oncorhynchus*, а с другой — к *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmothymus* и *Salmo*. Таким образом, оба исследователя представляют кариологическую эволюцию лососевых рыб в виде однонаправленного процесса уменьшения числа хромосом путем центрических слияний. В результате, филогенетические взаимоотношения родов лососевых рыб, выводимые на основе подобной интерпретации кариологических данных, в полной мере согласуются с представлениями К. Нордена о филогении лососей; в частности, подтверждается его мнение о близости ленков к общему предку лососевых рыб (Norden, 1961).

Следует указать, что работа Ю. Канг и Е. Парк (Kang, Park, 1973) этими авторами не цитировалась и, по всей видимости, была им в то время не известна. Между тем, при исследовании кариотипов ленков из рек южной части Корейского полуострова Ю. Канг и Е. Парк получили несколько отличные результаты. По их данным, кариотип этих ленков характеризуется следующими показателями: $2n = 90$, $M = 26$, $A = 64$, $NF = 116$ (Kang, Park, 1973). При этом среди группы двуплечих хромосом выделяются 5 пар крупных и 4 пары очень мелких хромосом (Kang, Park, 1973: fig. 1). Судя по всему, это несоответствие в числе двуплечих хромосом и суммарном числе плеч, приводимое разными исследователями, может быть вызвано тем, что они использовали разные методы приготовления хромосомных препаратов. Е. А. Дорофеева работала на эмбриональном материале методом давленных препаратов (личное сообщение), в то время как южно-корейские исследователи применили более совершенную методику высушенных препаратов (air-drying method). В результате из-за низкой разрешающей способности методики, использованной Е. А. Дорофеевой, у байкальских ленков из двуплечих хромосом удалось выявить лишь 5 пар крупных метацентрических хромосом.

В начале 80-х годов П. Реб и П. Лиман (Rab, Liehman, 1982) публикуют результаты тщательно выполненного анализа структуры кариотипа у дунайского тайменя *Hucho hucho*, требующие пересмотра взаимоотношений ленков и тайменей рода *Hucho*. По их данным, формула кариотипа этого вида составляет $2n = 82$, $M = 30-32$, $A = 50-52$, $NF = 112-114$ (Rab, Liehman, 1982). При этом среди двуплечих хромосом своими мелкими размерами выделяются 4 пары метацентрических хромосом. Авторы обращают внимание на значительное сходство кариотипов *Hucho hucho* и корейских ленков (Kang, Park, 1973) — и у тех и у других имеется морфологически сходные 4 пары мелких метацентрических и 6 пар субтелоцентрических хромосом и, кроме того, у этих видов оказывается близким и общее число хромосомных плеч. В связи с этим П. Реб и П. Лиман предполагают чрезвычайно

тесные эволюционные связи родов *Brachymystax* и *Hucho*. Сопоставляя свои данные по дунайскому тайменю с данными Е. А. Дорофеевой по кариотипу сибирского тайменя, они отмечают их недостаточно полное соответствие, выражающееся в более низком числе двуплечих хромосом и меньшем суммарном числе хромосомных плеч у последнего вида. Рассматривая возможные причины этого, П. Реб и П. Лиман (Rab, Liehman, 1982) приходят к выводу о том, что хромосомные наборы дунайского и сибирского тайменя на самом деле более сходны, чем это может казаться из опубликованных данных, а имеющиеся различия скорее всего являются следствием несовершенства методики, использованной Е. А. Дорофеевой, не позволившей выявить мелкие мета- и субметацентрические хромосомы.

Вслед за П. Ребом и П. Лиманом (Rab, Liehman, 1982), в том же томе журнала *Folia Zoologica* Ю. Хольчик (Holcik, 1982b) публикует статью, цель которой — дополнить морфологическую характеристику родов *Hucho* и *Brachymystax*, начатую в работах Л. С. Берга (1909, 1948), К. Нордена (Norden, 1961) и Г. Х. Шапошниковой (1967а, 1968б, 1975), в связи с некоторыми находками, которые этот автор сделал при сборе материала и подготовке монографии по тайменям *Hucho*. Согласно его данным, форма и структура чешуй в боковой линии ленков и тайменей (узкие, эллиптические чешуи с большей частью открытыми сенсорными трубочками), наряду с уникальными особенностями строения жирового плавника (толстый, большого размера), а также некоторые другие характеристики указывают на очень тесные эволюционные связи этих двух родов, что, вкуче с другими данными, позволяет роды *Hucho* и *Brachymystax* выделить в отдельную группу в ранге трибы (Huchonini) и, таким образом, противопоставить ее 2 другим группировкам родов в подсемействе Salmoninae — *Salvelinus*, *Salmo* и *Salmothymus* (Salmonini) и *Oncorhynchus* (Oncorhynchini). По мнению Ю. Хольчика, дивергенция предковых форм современных видов рода *Hucho* происходила после того, как от их общего предка отделилась линия *Brachymystax* (Holcik, 1982a, 1982b).

В связи с сохранявшейся неопределенностью в отношении хромосомных наборов у ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho*, Р. М. Викторовский и соавторы (Викторовский и др., 1985) проводят дополнительное изучение их кариотипов на основе материала, собранного в бассейне нижнего Амура. Другая побудительная мотивация этого исследования заключалась в необходимости анализа тех неожиданных фактов, которые вскрылись при изучении кариотипа сахалинского тайменя *Hucho perryi*. Кариологически этот вид оказался настолько резко отличен от других тайменей рода *Hucho* — $2n = 62$, $M = 38$, $A = 24$, $NF = 100$, что было предложено повысить таксономический ранг сахалинского тайменя, ранее выделенного в отдельный подвид *Parahucho* (Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972), до родового (Анбиндер и др., 1982).

Согласно данным, полученным Р.М. Викторовским и соавторами, кариотип ленков составляет $2n = 92$, $M = 30$, $A = 62$, а NF , в зависимости от подхода к классификации хромосом, равно 110—124 (Викторовский и др., 1985). В группе двуплечих хромосом выделяются 5 пар крупных и 4 пары мелких хромосом. Размеры последних (как и у корейских ленков — Kang, Park, 1973: fig. 1) примерно в два раза меньше, чем размеры крупных двуплечих хромосом. Судя по приводимой кариограмме (Викторовский и др., 1985: рис. 1), субметацентрические хромосомы плавно убывают по размеру плеч и незаметно переходят к субтело- и далее к акроцентрическому типу. Этим и объясняется неопределенность в подсчете числа плеч. Однако авторы не проводят сравнение собственных данных с результатами исследования кариотипов корейских ленков (Kang, Park, 1973).

Формула кариотипа сибирского тайменя оказалась равной $2n = 84$, $M = 30$, $A = 54$, а NF (в зависимости от подхода к классификации хромосом) равно 112—116. То есть, по структуре кариотипа этот вид оказывается чрезвычайно близок к дунайскому тайменю. Отметим, что вновь, в сравнении с данными Е.А. Дорофеевой (1977), у тайменя выявляется значительно большее число двуплечих хромосом. Как у ленков и дунайского тайменя, у сибирского тайменя в группе двуплечих хромосом четко обособлена группа, состоящая из 4 пар мелких хромосом. Число пар крупных двуплечих хромосом у сибирского тайменя (7 пар — рис. 2 в Викторовский и др., 1985) промежуточное между их числом у ленков (5 пар — fig. 1 в Kang, Park, 1973; рис. 2 в Викторовский и др., 1985) и у дунайского тайменя (9 пар — pl. 1, 2 в Rab, Liehman, 1982).

Рассмотрев эти и другие факты, Р.М. Викторовский и соавторы признают ошибочность ранее предложенной одним из них схемы филогенетических взаимоотношений родов лососевых рыб (Викторовский, 1978) в той ее части, которая касается положения рода *Hucho*, а именно — его вхождения в состав группировки *Salvelinus*, *Salmothymus* и *Salmo*. На новой филограмме (Викторовский и др., 1985: рис. 3) таймени *Hucho* были объединены в одну группировку с ленками *Brachymystax*. Маркерным признаком, выделяющим эту группу среди остальных родов лососевых рыб, они, вслед за П. Ребом и П. Лиманом (Rab, Liehman, 1982), признают наличие в их хромосомных наборах 4 пар мелких метацентрических хромосом.

В отношении филогенетической позиции *Parahucho* Викторовский и соавторы указывают на то, что включение этого таксона в состав группы (*Parasalmo*, *Oncorhynchus*), как это было сделано некоторыми авторами (Анбиндер и др., 1982; Анбиндер, 1983), на основании совпадения основных характеристик их кариотипов ($2n$ и NF , отношения числа M к A) выглядит малообоснованным. По их мнению, если в эволюции лососей хромосомные

перестройки, приводящие к уменьшению общего числа хромосом, происходят более легко, чем хромосомные мутации, вызывающие увеличение числа хромосом (разделение двуплечих хромосомы на две одноплечие менее вероятно, так как требует появления дополнительных центромер), то совпадения этих формальных параметров у кариологически продвинутых видов в разных филетических стволах должно быть обычным явлением. В связи с этим, Викторовский и соавторы (1985) тайменя *Parahucho* относят к ленково-тайменевой группе родов, особо оговаривая то, что линия пра-*Parahucho* очень рано отделилась от общего ствола, ведущего к *Hucho* и *Brachymystax*.

В 1984 г. в сборнике «Ontogeny and systematics of fishes» в разделе «Примитивные (basal) эвтелеостеи» публикуется краткий обзор основных особенностей онтогенеза и филогенетических взаимоотношений лососевых рыб внутри семейства Salmonidae (Kendall, Behnke, 1984). При анализе филогении Salmonidae (включая сиговых, хариусовых и лососевых рыб) авторы используют основной принцип кладистического анализа — выделение групп на основе производных (апomorphicных) признаков. В основу этого анализа были положены литературные данные (Norden, 1961; Behnke, 1968; Cavender, 1970; Holcik, 1982a, 1982b). На приводимой ими схеме филогении лососевых рыб изображен строго дихотомический порядок ветвления, однако некоторые узлы ветвления на этой схеме оказались ничем не подкрепленные. Так, выделяя группу *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus* авторы не приводят ни одного признака, выделяющего ее среди остальных (Kendall, Behnke, 1984: fig. 78). В результате, эта схема, в той ее части, которая относится к порядку дивергенции внутри собственно лососевых рыб (Salmoninae), по сути ничем не отличается от предыдущей схемы одного из авторов (Behnke, 1968): первый цикл дивергенции приводит к полихотомическому ветвлению линий, ведущих к *Salmo*, *Parasalmo*, *Oncorhynchus*, а также еще одной линии, от которой позже отделяются линия *Salvelinus* и, затем, предковая линия родов *Brachymystax* и *Hucho*. По А. Кендаллу и Р. Бенке, группу родов *Brachymystax*, *Hucho* и *Salvelinus* выделяют следующие признаки: (1) отсутствие зубов на рукоятке сошника и (2) модифицированные чешуи боковой линии; группировку *Brachymystax* и *Hucho* — зубы на небной кости и сошнике формируют непрерывную U-образную полосу на небе. Таким образом, авторы предполагают, что общий предок ныне существующих лососевых рыб имел (1) зубное вооружение как на рукоятке, так и на головке сошника, а также на небных костях, и (2) форма чешуй в боковой линии у него исходно была округлая.

Несколько иначе представляет себе филогенетические отношения внутри Salmoninae Е. Балон (Balon, 1980, 1984, 1988), долгое время изучавший особенности онтогенеза лососевых рыб. По Е. Балону, эволюция онтогенеза рыб проходит в рамках А-Р континиума: А (altricial) — тип онтогенеза, характеризующийся низкими энергетическими запасами яйца,

длинной личиночной стадией, относительно большой плодовитостью; P (precocial) — тип онтогенеза, характеризующийся значительными энергетическими запасами яйца, коротким личиночным периодом, хорошо развитыми личинками, или ювенисами, развивающимися почти непосредственно от эмбриона, низкой плодовитостью. Согласно представлениям этого исследователя, предковыми формами лососевидных рыб скорее всего являлись пелагофильные рыбы по характеру размножения, характеризующиеся высокой плодовитостью, низкой степенью дифференциации зародышей во время эмбрионального периода, сравнительно длинным личиночным периодом с метаморфозом перед переходом к мальковому состоянию. Основным направлением эволюции онтогенеза лососевых рыб, по Е. Балону, является переход от пелагофилии (А-стратегии) к откладыванию икры на грунт и, затем, ее закапыванию в грунт, что может рассматриваться как появление зачатков заботы о потомстве (Balon, 1980, 1984). При этом эволюция онтогенеза лососевых рыб по направлению к укрытию яиц и охране потомства сопровождалась увеличением размеров яиц, достижением высокой плотности желтка в яйцах, сокращением личиночного периода и т. д. (переход к Р-стратегии онтогенеза). Близкие взгляды на эволюцию репродуктивной стратегии у лососевых рыб в те же годы развивает также Дж. Торп (Thorpe, 1982, 1984, 1987). Е. Балон считает, что в эволюции лососевых рыб А↔Р переходы происходили неоднократно (Balon, 1980, 1984), как при дивергенции видов или групп видов, так и при диверсификации на низших таксономических уровнях (в пределах одной локальной популяции). По его мнению, первый крупный А→Р переход произошел во время образования клад — *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus* и *Salmo* и *Parasalmo* плюс *Oncorhynchus* (А и Р-траектории, соответственно, см.: Balon, 1988: fig. 4a). Впоследствии, во второй кладе Р→А переход дал линию *Parasalmo*, а в первой кладе А→Р переход разделил пары родов *Brachymystax*, *Hucho* и *Salvelinus*, *Salmo*.

Д.А. Павлов (1989, 1993), проанализировав особенности онтогенеза лососевых рыб, пришел к выводу о том, что роды *Brachymystax* и *Hucho* имеют наиболее генерализованный тип онтогенеза и в этом отношении среди остальных родов Salmoninae стоят наиболее близко к сиговым и хариновым рыбам. Роды *Salmo* и (особенно) *Oncorhynchus* отличаются наиболее специализированным типом раннего онтогенеза, а род *Salvelinus* имеет промежуточный характер индивидуального развития (Павлов, 1989, 1993). По его мнению, данная картина находится в полном соответствии со схемой К. Нордена (Norden, 1961), предполагающей последовательную дивергенцию родов *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* и *Oncorhynchus*.

Привлекая новые факты, Е.А. Дорофеева пересматривает свои представления о таксономической структуре и филогенетических взаимоотношениях ленков и остальных

родов лососевых рыб. В отличие от прежних взглядов (Дорофеева, 1977, 1982, 1985; Дорофеева и др., 1980), первым циклом дивергенции предковой формы лососевых рыб признается отделение линии, разделившейся впоследствии на две ветви — (1) *Brachymystax* и (2) *Hucho* и *Parahucho*. Рассматривая лососевых в ранге семейства, эту группу родов предлагается выделить в отдельное подсемейство Brachymystacinae (Дорофеева, 1988, 1989). В то же самое время дальнейшая эволюция лососевых рыб представляется в виде последовательного отделения от предкового ствола подсемейства Salmoninae линий, ведущих к современным *Salvelinus* и *Cristivomer* (триба Salvelini), *Salmo* (триба Salmonini), *Parasalmo* и *Oncorhynchus* (триба Oncorhynchini). Среди отличительных характеристик подсемейства Brachymystacinae перечисляются: короткий сошник; отсутствие зубов на рукоятке сошника и промежутка между зубами на головке сошника и зубами на небных костях; открытый сенсорный канал в чешуях боковой линии; длинный и толстый жировой плавник; 14-17 сомитов к концу эпиболии; 43-53 витка спирального клапана средней кишки; диплоидное число хромосом 84-92 и другие. Особо подчеркивается примитивность морфологической организации рода *Brachymystax* и его близость к предполагаемой предковой форме лососевых рыб (Дорофеева, 1989). Согласно этому автору, положение гольцов осталось неопределенным. По одним признакам они сближаются с представителями трибы Brachymystacinae, по другим — с родом *Salmo*. Впоследствии, на основании сходного характера закладки сошника в онтогенезе у гольцов и ленков (Алексеев, 1993; Dorofeyeva, Romanov, 1994), гольцы были перемещены из подсемейства Salmoninae в подсемейство Brachymystacinae (Дорофеева, 1999).

Резко отличное мнение о филогенезе лососевых рыб высказывает в те годы другой российский исследователь — М.К. Глубоковский (1983, 1988). По его представлениям, роды лососевых рыб могут быть разделены на три группы (трибы): 1) Parahuchonini (род *Parahucho*), 2) Salmonini (роды *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* и *Salmothymus*), 3) Oncorhynchini (роды *Parasalmo* и *Oncorhynchus*). Среди них наиболее примитивной и первой отделившейся от предкового ствола является ветвь *Parahucho*, ныне представленная единственным видом — сахалинским тайменем. Дальнейшая эволюция лососевых рыб дала два независимых ствола — Salmonini и Oncorhynchini. Основания, лежащие в корне этих представлений, долгое время оставались неизвестными в связи с тем, что в печати данные взгляды излагались в форме тезисов материалов различных совещаний. Лишь много позже, по материалам диссертации, М.К. Глубоковским была опубликована монография, в которой излагается фактическая сторона — результаты анализа ряда остеологических, краниологических и других морфологических признаков по собственным и, частью, литературным данным (Глубоковский, 1995). Определение порядка дивергенции, а также

самого ранга таксонов лососевых рыб автор производит с позиций филогенетической систематики (Hennig, 1966). В результате, по его мнению, у лососевых рыб, рассматриваемых им в ранге отдельного семейства, следует выделить два подсемейства — Parahuchoninae (род *Parahucho*) и Salmoninae (все оставшиеся роды). В свою очередь, подсемейство Salmoninae предлагается разбить на три трибы: 1) Huchonini (род *Hucho*, включающий *Brachymystax* и *Hucho*), 2) Salmonini (род *Salmo*, включающий *Salmo*, *Salmothymus*, *Salvelinus*, *Salvethymus* и *Cristivomer*), 3) Oncorhynchini (роды *Parasalmo* и *Oncorhynchus*).

Согласно полученной кладограмме (Глубоковский, 1995: рис. 2.18), после отделения предка *Parahucho* происходит дивергенция предковых стволов двух группировок: Oncorhynchini и Huchonini с Salmonini. Дальнейшая эволюция внутри последней группы приводит к последовательному отделению от общего ствола: а) *Salmo* и *Salmothymus*, б) *Salvelinus* и *Baione* (= *Salvelinus fontinalis*), в) *Salvethymus*, г) *Cristivomer* (= *Salvelinus namaycush*), д) *Hucho* и *Brachymystax*. Ленки *Brachymystax* объединяются с тайменями *Hucho* на основе следующих апоморфных, по мнению М.К. Глубоковского, признаков: края головки супраэтноида назад не скошены; задняя часть этой кости располагается встык с передними концами лобных костей; верхнечелюстная кость имеет высокий гребень; канал сейсмочувствительной системы на нижнечелюстной кости имеет более 10 пор; меккелев хрящ — двурогий; каналы в чешуе боковой линии — открытые. Ни у ленков, ни у тайменей *Hucho* уникальных характеристик обнаружено не было. Таким образом, ленки рассматриваются как весьма продвинутая, производная от тайменей форма, характеризующаяся комплексом признаков, отражающих переход от питания крупной добычей к питанию мелкими пищевыми объектами (Глубоковский, 1995). При этом, судя по кладограмме, сходное строение сошника у ленков, тайменей *Hucho* и тайменей *Parahucho*, равно как сходство лососей *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus* по наличию длинного ряда зубов на рукоятке сошника, а также близость всех гольцовых рыб между собой по устройству этой кости в каждом из этих трех случаев рассматривается как гомопластическое сходство.

Заметим, что этот автор недостаточно полно раскрыл аргументацию того, почему те или иные состояния использованных им признаков должны считаться исходными или, наоборот, продвинутыми. Характеристики ближайших родственных лососевым рыбам таксонов (сиговых и хариусовых рыб) для этих целей он также не использовал. Вместо этого, усмотрев некоторое сходство в строении межглазничной перегородки у сахалинского тайменя и корюшковых (весьма далекой, заметим, в филогенетическом отношении группы рыб — см.: Fink, Weitzman, 1982; Lauder, Liem, 1983; Fink, 1984; Rosen, 1985; Johnson, Patterson, 1996) и перечислив некоторые примитивные характеристики этого вида, М.К.

Глубоковский посчитал возможным рассматривать сахалинского тайменя как самого древнего и архаичного по своей морфологической организации вида из ныне существующих видов лососевых рыб. Соответственно, он не находит у него продвинутого состояния ни по одному из изученных признаков.

Другое исследование (Sanford, 1990), посвященное анализу филогенетических взаимоотношений лососевых, сиговых и хариусовых рыб между собой и внутри этих групп, выполнено в значительно более строгих рамках кладистического подхода к реконструкции филогении и разработки классификации организмов. Во-первых, определение направлений трансформации филогенетических признаков К. Сэнфорд производит с использованием внешней группы (outgroup) и онтогенетического критерия. При этом он отмечает, что вряд ли возможно допускать, что какой-то один таксон может быть плезиоморфным по все признакам. Поэтому для этих целей, применительно к анализу взаимоотношений внутри Salmonidae, он выбирает несколько внешних групп — многие виды Argentinioidei, Escoidei, Galaxiidae и Osmeridae (внешние группы первого уровня — те, что ранее включали в состав Salmoniformes: Rosen, 1974; см. также Lauder, Liem, 1983), а так же Clupeomorpha, Elopomorpha, Neoteleostei, Ostariophysii и Osteoglossomorpha (внешние группы второго уровня — «примитивные» группы: см. Fink, Weitzman, 1982; Lauder, Liem, 1983; Fink, 1984; Rosen, 1985). Соответственно, при оценке отношений внутри Salmoninae полярность признаков оценивалась при сравнении с характеристиками сиговых Coregoninae и хариусовых Thymallinae рыб. Во-вторых, К. Сэнфорд выделяет таксоны согласно методологии кладистики: таксономический ранг может быть придан только монофилетическим группировкам — группе видов, произошедших от одного («стволового») вида, и которая включает всех потомков от этого стволового вида (Hennig, 1966). Отметим, что хотя М.К. Глубоковский и утверждал, что при определении ранга таксонов придерживался принципов филогенетической систематики, однако основной принцип кладистики был им нарушен при выделении трибы Salmonini и «большого» рода *Salmo*, которые, как это следует из приводимой кладограммы (Глубоковский, 1995: рис. 2.18), по своей природе оказываются парафилетическими. Это тем более удивительно, так как именно из-за выделения парафилетических, с его точки зрения, таксонов М. К. Глубоковский подвергает критике всех своих предшественников — Р. Бенке, Ю. Хольчика, Е. А. Дорофееву и других.

По К. Сэнфорду, филогенетические взаимоотношения внутри Salmoninae выглядят следующим образом (Sanford, 1990: fig. 5). Подсемейство Salmoninae составляют пять родов: *Hucho* (включая сахалинского тайменя), *Brachymystax*, *Salvelinus* (включая *Cristivomer* и *Baione*), *Salmo* (включая *Salmothymus*) и *Oncorhynchus* (включая виды *Parasalmo*). Эти пять родов разбиваются на три группировки: 1) *Hucho* и *Brachymystax*, 2) *Salvelinus*, 3) *Salmo* и

Oncorhynchus. Взаимоотношения между этими группировками представляют собой неразрешимую трихотомию — *Salvelinus* по разным признакам объединяется то с первой, то с третьей группировкой. Роды *Hucho* и *Brachymystax* составляют монофилетическую группу на основе сходного характера зубного вооружения сошника, присутствия пластиноподобного расширения медиального отростка на задневисочной кости, тонких подглазничных костей, особого строения у них основания брюшных плавников (Sanford, 1990). Сестринские же отношения родов *Salmo* и *Oncorhynchus*, согласно этому автору, подтверждаются лишь одним признаком — наличием у них длинной рукоятки сошника, несущей развитые зубы по всей ее длине.

Отметим, что К. Сэнфорд, в отличие от других исследователей, не нашел каких-либо необычных особенностей в форме и строении чешуй в боковой линии у видов *Hucho*, *Brachymystax* и *Salvelinus*, которые указывали бы на их близкие отношения. Кроме того, К. Сэнфорд обошел вниманием все те характеристики сахалинского тайменя, которые позволили М. К. Глубоковскому говорить о выделении этого вида в отдельное подсемейство *Parahuchoninae* (Глубоковский, 1995).

Примечательную эволюцию в те же самые годы претерпели взгляды Р. Стирли и Г. Смита на филогенетические отношения родов лососевых рыб. В первой публикации на эту тему они, проанализировав с позиций кладистического подхода 43 морфологических признака, получили филогенетическое дерево, ничем существенным не отличающееся от варианта филогении, выдвинутого К. Норденом (Norden, 1961: fig. 2) и многими последующими авторами. Согласно этому дереву (Smith, Stearley, 1989: fig. 2), эволюция *Salmoninae* сопровождалась последовательным отделением родов *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* и *Oncorhynchus* (включая *Parasalmo*). Несколькими годами спустя Р. Стирли приводит результаты их совместной с Г. Смитом и находящейся на стадии подготовки к опубликованию работы по филогении *Salmoninae*, основанной на анализе 104 морфологических признаков у 32 ныне существующих и 4 вымерших таксонов лососевых рыб (Stearley, 1992). Согласно полученной ими схемы (Stearley, 1992, fig. 1), от общего предкового ствола *Salmoninae* первой отделяется линия ленков *Brachymystax* (единственная аутопорофия для этого рода — ширина супраэтноида укладывается в его длине 4 раза), а все остальные роды составляют монофилетическую группировку, исходя из продвинутого у них состояния следующих признаков: число жаберных лучей 10—13; задний конец сошника заходит за боковые решетчатые кости; имеются зубы на рукоятке сошника; предчелюстные кости имеют сравнительно большой карман для рострального хряща; узкая подкрышечная кость; 2 эпуралии в хвостовом скелете.

Следующей отделяется линия балканских форелей *Acantholingua* (= *Salmothymus ohridanus*). Затем — линия группировки *Salmothymus* и *Platysalmo*. Далее расходятся предковые линии двух группировок: *Hucho* с *Salvelinus* и *Salmo* с *Oncorhynchus*. Следует отметить, что в данной схеме допускается огромное количество реверсий. Например, при объединении тайменей *Hucho* в одну монофилетическую группу с гольцами *Salvelinus* по 2 из 6 вышеперечисленных признаков предполагается возврат к исходному состоянию: задний конец сошника не заходит за боковые решетчатые кости; рукоятка сошника без зубов (Stearley, 1992: 645). Кроме того, в каждой из линий (*Brachymystax* с *Hucho* и *Salvelinus*) предполагается независимое появление мелких эллиптических чешуй в боковой линии.

В своей финальной версии анализа филогении лососевых рыб *Salmoninae* Р. Стирли и Г. Смит использовали несколько больший объем материала: 119 морфологических признаков у 33 ныне существующих и 4 вымерших видов (Stearley, Smith, 1993). Кладистический анализ был проведен с помощью компьютерных программ PAUP и HENNIG86. Полярность состояний признаков оценивалась с помощью внешних групп: для выяснения взаимоотношения внутри лососевых рыб (*Salmoninae*, *Coregoninae* и *Thymallinae*) использовались виды родов *Thaleichthys* (*Osmeroidei*), *Novumbra* (*Escoidei*) и *Chanos* (*Chanoidei*, *Ostariophys*). В свою очередь, внешними группами для *Salmoninae* служили некоторые примитивные (плезиоморфные), по мнению авторов, виды сиговых и хариусовых рыб. Окончательный вариант их филогенетической схемы имеет некоторые отличия от того, что был представлен годом ранее. Как и прежде, ленки рода *Brachymystax* (в этот раз, аутопорофных для этого рода характеристик не приводится, поскольку длинный супраэтноид отмечен также и для некоторых видов гольцов) первыми отделяются от предкового ствола лососевых рыб (Stearley, Smith, 1993: fig. 10). Однако следующий узел ветвления представляет собой трихотомию линии *Salmothymus* (1), линии *Acantholingua* (2), предковой линии всех остальных родов лососевых рыб (3). Последняя в дальнейшем разделяется на две линии, которые, в конечном итоге, дали ветви *Hucho* и *Salvelinus*, с одной стороны, и *Salmo* и *Oncorhynchus* (включая *Parasalmo*), с другой. Сахалинского тайменя эти авторы рассматривают в составе рода *Hucho*, для которого они нашли лишь одну «апоморфию» — число жаберных тычинок меньше 16 шт. Заметим, что это является грубейшей ошибкой, поскольку по числу жаберных тычинок (включая зачаточные) таймени фактически не отличаются от некоторых малотычинковых видов *Salmo* и *Salvelinus* (Берг, 1948; Rounsefell, 1962; Holcik et al., 1988).

Отметим, что эти представления резко контрастировали с результатами первых работ по сравнительному анализу изменчивости белков (Осинов, 1991) и митохондриальной ДНК (Шедько, Гинатулина, 1993) у ленков и тайменей, которые свидетельствовали в пользу точки

зрения о близких (сестринских) отношениях родов *Brachymystax* и *Hucho*. Уровень генетических различий между представителями этих родов оказался примерно в 2 раза ниже, чем при сравнении их с сахалинским тайменем *Parahucho* (Осинов, 1991) или при сравнении с представителями других родов лососевых рыб (Гинатулина и др., 1988; Berg, Ferris, 1984; Gyllensten, Wilson, 1987; Grewe et al., 1990).

1.2. Таксономическая структура рода *Brachymystax*

С момента описания ленка П.С. Палласом (*Salmo Lenok* Pallas, 1773: 716-717) прошло почти столетие, пока ихтиологи обратили внимание на неоднородность этого вида. По всей видимости, одним из первых это заметил Б. Дыбовский. В апреле 1865 г. ссыльного Б. Дыбовского из Иркутской тюрьмы перевели для дальнейшего отбытия наказания в село Сиваково, расположенное на берегу р. Ингода, неподалеку от г. Чита. Через год его отправили на поселение в с. Дарасун. С 1866 по 1868 год Б. Дыбовский исполняет обязанности врача в лечебнице, открытой на Дарасунских минеральных водах. Одновременно он проводит исследование рыб, птиц и млекопитающих этого района (Винкевич, 1965). В своей знаменитой работе по ихтиофауне рек Ингода и Онон (Dybowski, 1869) он, кроме всего прочего, дает морфологическое описание ленка, приводя его видовое название под вопросом — «*Salmo coregonoides?* Pall.». При этом, после указания на порядковый номер рисунка ленка, Б. Дыбовский делает примечательную ссылку о том, что, по словам жителей побережья Онона, повсюду встречается 2 вида («Arten») ленка (Dybowski, 1869: 11-12). Один из них называется ими «белый, или ононский ленок», другой «черный, или речной ленок». Первый без пятен, беловатый (светло-оливкового цвета), другой темно-зеленоватый с частыми черными пятнами. По словам Б. Дыбовского, из присланных ему местными жителями экземпляров у обоих видов он обнаружил одинаковое число чешуй и лучей, одинаковую форму сошника и число зубов на нем. Ввиду ограниченности материала и невозможности собрать его самому он не мог «решиться по этому пункту сказать последнее слово». Тем не менее, он отмечает, что голова ленка из р. Акорен отличалась необычной формой верхней и нижней челюстей, а также их относительным расположением, хотя форма сошника и число зубов на нем оставалось прежним. Изображение именно этой головы Б. Дыбовский и приводит на рис. 11 в таблице XVII указанной работы. Сейчас вполне очевидно, что на данном рисунке изображена голова тупорылого ленка. Поэтому становится понятно, чем был обусловлен знак вопроса после латинского названия ленка.

Летом 1869 г. Б. Дыбовский принял участие в качестве врача и натуралиста в работе правительственной комиссии, посетившей Нижний Амур, р. Уссури и оз. Ханка. Что касается рыб, то результаты этой экспедиции опубликованы им тремя годами спустя (Dybowski, 1872). В 1870 г. он заканчивает свою обзорную работу по ихтиофауне всего

бассейна Амура, используя как материалы, собранные во время работы этой комиссии, так и свои прежние данные по Верхнему Амуру. Опубликована она много позднее — в 1877 г. К тому времени Б. Дыбовский успевает еще раз побывать во многих районах бассейна Амура и в конце этого обзора делает соответствующее дополнение. В отличие от прежней, в данной работе он приводит видовое название ленка уже без знака вопроса (Дыбовский, 1877: 19). За год до этого Б. Дыбовский публикует обзор ихтиофауны оз. Байкал (Дыбовский, 1876), где высказывает свое мнение по поводу морфологической изменчивости ленков: «Сравнивая экземпляры ленка ононского и амурского с байкальским, я пришел к убеждению, что хотя они и представляют некоторые отличительные черты, но особенности эти слишком мало значительные, чтобы могли быть приняты в основании характеристики видов. Самые главные отличия состоят в цвете тела, расположении, распределении и формах черных пятен по бокам туловища и во внешнем очертании головы, но эти признаки подвержены значительным изменениям, даже в пределах одной и той же системы вод, а также смотря по полу индивидуума» (loc. cit., с. 20).

В работе 1877 г. он указывает, что у самцов ленков рот «полуобращен вниз, нос вытянут», а у самок рот «передний» (Дыбовский, 1877: 19). Там же, на странице 21 он повторяет измерения двух особей ленков из р. Онон, приведенные им ранее (Dybowski, 1869: таблица к стр. 958), дополняя их данными по промерам головы третьей особи ленка. При этом он указывает половую принадлежность 3-й особи, как «♀?». Скорее всего это измерения той головы тупорылого ленка, рисунок которой дан им в первой работе (Dybowski, 1869: Taf. 18, fig. 11). Тогда можно предполагать, что один из двух оставшихся экземпляров ленков (Дыбовский, 1877: 21) также является тупорылым (самка, с длиной тела в 392 мм), а второй (самец, с длиной тела в 383 мм), напротив — острорылым леном.

Другим исследователем, обратившим внимание на морфологическую неоднородность ленка, был Н. А. Варпаховский, который при исследовании ихтиофауны бассейна р. Обь, отметил, что ленки* из Телецкого озера (ЗИН № 11741, 2 экз., 1898 г., сборщик: Силантьев) несколько отличаются от ленков, обитающих в «иных условиях» (Варпаховский, 1900). Судя по тому, что в других его сборах (ЗИН № 26881, 2 экз., р. Обь, 1896 г., сборщик: Варпаховский), как оказалось (Мина, Алексеев, 1985; собственные наблюдения), присутствовали особи обеих форм ленков (тот, что поменьше — тупорылый, более крупный — острорылый), можно полагать, что именно различия тупорылых и острорылых ленков в бассейне Оби он и имел в виду, решив «как материал для будущих сравнений, дать описание телецкой форели».

* Для ленков Н.А. Варпаховский ошибочно использует название форель *Salmo fario* L., что справедливо подмечено Л.С. Бергом (Berg, 1908: 504).

Несколькими годами спустя Л.С. Берг (Berg, 1906: 397) возвращает первоначальное видовое название ленка, данное ему П.С. Палласом — *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), вместо устоявшегося *Brachymystax coregonoides* (Pallas, 1814). Таким же образом он поступает и с видовым названием сибирского тайменя — использует название *Salvelinus (Hucho) taimen* (Pallas, 1773) вместо *Salmo (Hucho) fluviatilis* (Pallas, 1814).

В сводке по рыбам бассейна Амура Л. С. Берг (1909) при описания ленков ссылался на довольно значительный коллекционный материал, накопленный по этому виду к тому времени в фондах Зоологического музея — всего 57 экз. ленков (14 из бассейна р. Обь, 16 из бассейна р. Енисей, 7 из рек Восточной Сибири, 16 из бассейна Амура, 3 из рек Шантарских островов, 1 из рек побережья Приморья) (loc. cit., с. 47). Л. С. Берг отмечает, что «... вид этот чрезвычайно сильно варьирует (преимущественно в отношении длины maxillare), особенно резко половые отличия. Но сравнив амурских ленков с обскими, я не нахожу между ними видовых отличий» (loc. cit.: с. 48). Характер полового диморфизма у ленков он описывает следующими словами: «Maxillare никогда не заходит за вертикаль заднего края глаза; у самок оно немного не достигает вертикали заднего края глаза, у самцов доходит до вертикали середины глаза или даже короче. Рот у самок конечный, челюсти равной величины, у самцов верхняя челюсть выдается вперед над нижней, и рот полуобращен вниз.» (loc. cit.: с. 47). Таким образом, он почти дословно повторяет характеристику половых различий ленков, данную ранее Б. Дыбовским (см. выше).

Возможно, что только цепь случайных совпадений не позволили Л.С. Бергу разделить ленков на два вида. Действительно, из сопровождающей описание ленков таблицы, в которой приведены значения ряда морфометрических промеров и счетных признаков у них (loc. cit.: с. 43), видно, что основанием для вывода о большой вариабельности ленков явились заметно меньшие размеры челюстей и существенно большее, чем у остальных, число жаберных тычинок у одной из четырех изученных им особей амурских ленков (ЗИН № 13730, р. Хор). Сегодня ясно, что это была особь острорылой, а остальные три — тупорылой формы ленков. Поскольку из этих четырех ленков пол был определен только у двух, и при этом особь острорылого ленка оказалась самцом, а тупорылого — самкой, то последовал вывод о половом диморфизме, в частности — и по длине верхней челюстной кости. Волею случая, в виде объектов сравнения с амурскими ленками были выбраны два ленка из оз. Телецкого (пол был определен у одного экземпляра — он оказался самкой!!!), где, как оказалось впоследствии (Мина, Алексеев, 1985; Осинов и др., 1990; Осинов, 1993), обитают только тупорылые ленки, по своим внешним морфологическим характеристикам близкие к амурским тупорылым ленкам.

Позднее Л.С. Берг приводит изображение одного из нижеамурских тупорылых ленков (Берг, 1916: рис. 72), которое воспроизводилось во всех последующих редакциях его сводки по пресноводным рыбам СССР как изображение типичного ленка (Берг, 1923, 1932, 1948). Заметим, что по строению головы этот экземпляр мало чем отличался от ленка, изображенного в работе Б. Дыбовского.

В 30—40-х годах большая группа японских исследователей работала на п-ове Корея и в северо-восточном Китае. Среди них присутствовал Т. Мори, известный японский ихтиолог с широким кругом интересов в области систематики (судя по его публикациям — от насекомых до млекопитающих). Этот внимательный исследователь отмечал мельчайшие различия рыб как внутри, так и из разных бассейнов и описал множество новых видов и подвидов рыб из рек Кореи и Китая. В 1926 г. он посетил реки Туманган (Тумень, Тумень-ула, Туманная) и Ялуцзян (Ялу), где собрал обширные коллекции рыб (Mori, 1928, 1930). При обработке как собственных сборов, так и материалов, полученных им из Кореи (сборы из других частей бассейна Ялуцзян, где ему побывать не удалось), от его внимания не ускользнули, в частности, отличия ленков из этих двух речных бассейнов, а также от их описаний из других частей ареала. Первой вышла из печати работа по пресноводной ихтиофауне р. Ялуцзян (Mori, 1928). В ней Т. Мори, кроме широко распространенного в бассейне этой реки вида *Brachymystax lenok* (Pallas), отмечает присутствие здесь и другого вида этого рода — *Brachymystax* sp., населяющего только один из притоков верхнего течения р. Ялуцзян (Choshinko, современное название — Пуджонган). При этом он приводит местные названия этих рыб («rangangi» и «iregi», соответственно) и дает очень краткое описание новой формы: «рыло сильно вытянуто, формирующее мясистый конус, нависающий над концом нижней челюсти» (loc. cit., p. 57). Краткость характеристики объясняется тем, что в распоряжении Т. Мори имелся лишь единственный экземпляр этой формы, который он обнаружил среди образцов рыб, присланных ему по почте сотрудниками местной школы. При зоогеографической характеристике состава ихтиофауны р. Ялуцзян он отмечает, что *B. lenok* распространен также в бассейне р. Сунгари и реках Западной Кореи (бассейн Желтого моря), и указывает на присутствие близкой к *Brachymystax* sp. формы и в бассейне р. Сунгари.

Результаты исследования ихтиофауны р. Туманган публикуются двумя годами позднее (Mori, 1930). Т. Мори, сравнив ленков из этого водоема с ленками из р. Ялуцзян, а так же, по всей видимости, с описанием и иллюстрацией ленков из бассейна Амура (Берг, 1916, 1923), счел возможным выделить ленков из р. Туманган в новый вид *Brachymystax tumensis* (Mori, 1930: 42). Приводя подробную морфологическую характеристику нового вида, он указывает, что «этот вид отличается от *B. lenok* (Pallas) большей длиной головы и

верхнечелюстной кости, более острым рылом, меньшим числом пилорических придатков» (loc. cit.). Отличия профиля головы у нового вида от такового у ленка из работы Л.С. Берга очевидны при сравнении тщательно выполненных в обеих публикациях рисунков рыб (ср.: Mori, 1930, Pl. III, fig. 1 с — Берг, 1916, рис. 72).

К середине 30-х годов у Т. Мори сложилось следующее представление о структуре рода *Brachymystax* в восточной части его ареала. По его мнению, реки Кореи и прилегающие территории населяют три вида ленков (Mori, 1935, 1936). *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) распространен в реках западной Кореи (бассейн Желтого моря), бассейне р. Амур, реках Приморья и Сибири. *Brachymystax coregonoides* (Pallas, 1811) (ранее — *Brachymystax* sp.) — в верховьях р. Ялуцзян, бассейне р. Амур и Сибири. *Brachymystax tumensis* Mori, 1930 обитает только на участке побережья северо-востока Кореи от р. Сончхонган (бывшая Джосен) на юге до р. Туманган на севере.

Л.С. Берг, ознакомившись с работами Т. Мори, посчитал название *B. tumensis* младшим синонимом названия *B. lenok*, а в отношении *Brachymystax* sp. сделал отдельную сноску о присутствии в бассейне р. Ялуцзян особой формы ленка (Берг, 1932: 189; 1948: 300). Позднее Т. Мори принял точку зрения Л.С. Берга по статусу ленка из р. Туманган, но продолжал считать *B. coregonoides* отдельным видом (Mori, 1952: 34; цит. по: Шапошникова, 1968б). *B. coregonoides* до сих пор упоминается в перечне рыб Кореи (Chyung, 1977: 122). К сожалению, по недоразумению, вместо фотографии *B. coregonoides* (Chyung, 1977: PL 44-4) в данной работе приведено изображение карликового самца симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort).

Тем временем пополнялись музейные коллекции ленков (см., например: Гладков, 1938) и накапливались данные по морфологии ленков из рек Западной (Березовский, 1924; Меньшиков, 1938, 1948; Подлесный, 1953) и Восточной (Борисов, 1928) Сибири, Верхнего Амура (Никольский, 1956). Обстоятельства того времени сложились так, что в отношении ленков основное внимание исследователей было сосредоточено на их изучении в западной части ареала рода. В 1948 г. Б.Г. Иоганзен и А.Н. Гундризер обнаружили существенные различия ленков из оз. Телецкого (бассейн Оби) и оз. Бедуйского (бассейн р. Абакан, приток р. Енисей) по числу жаберных тычинок — 20-23 у первых и 26-27 у вторых (Гундризер, 1974; Гундризер и др., 1981). В неопубликованной рукописи Б.Г. Иоганзена абаканская форма ленка была выделена в отдельное племя и названа *B. lenok natio tenuispinatus*.

В 1959 г. появляется работа В.П. Митрофанова, в которой ленки из оз. Маркаколь выделяются в отдельный подвид *B. lenok savinovi* (Митрофанов, 1959). Основанием для этого послужило меньшее число у них жаберных тычинок и жестких лучей в спинном плавнике, более короткая голова, меньшая длина основания спинного плавника, а также их отличия в

других пластических признаках и окраске в сравнении с ленками из Ангары (Подлесный, 1953), Лены (Борисов, 1928) и Амура (Берг, 1948; Никольский, 1956). Как сейчас стало ясно, маркакольские ленки сравнивались с описанием острорылых ленков (Подлесный, 1953; Борисов, 1928; Никольский, 1956) или же смешанного материала (Берг, 1948). В качестве причины, обусловившей морфологическую особенность маркакольских ленков, был указан их озерный (ареофильный) образ жизни. Заметим, что, помимо ленков, это озеро населяют три других вида рыб — хариус, пескарь и усатый голец. По данным М.И. Меньшикова (1938), пескарь и усатый голец в оз. Маркаколь представлены отдельными подвидами. Несколько позже было предложено повысить таксономический ранг и маркакольского хариуса — до подвидового (Митрофанов, 1971). Таким образом, в конечном итоге, вся ихтиофауна оз. Маркаколь оказалась эндемична на подвидовом уровне.

В тот же год опубликована работа китайских исследователей, обнаруживших, по их мнению, в бассейне Амура гибридов между тайменем и ленком (Се Чжен-юй и др., 1959). Из представленного краткого описания видно, что они имели дело с острорылыми ленками, а то, что они понимали под «гибридами», скорее всего, особи тупорылой формы ленков.

Чуть позже Ф.Н. Кириллов (1962), изучив морфологию ленков из бассейна р. Вилюй и сравнив их с музейными экземплярами ленков из других частей бассейна Лены, р. Колыма, оз. Байкал, р. Енисей, бассейна Амура, а также сопоставив их характеристики с литературными данными по ленкам из Ангары (Подлесный, 1953) и Оби (Меньшиков, 1948), предложил ленков из бассейна Енисея (включая оз. Байкал и реки Монголии), рек бассейнов моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря выделить в самостоятельный подвид — восточно-сибирский ленок *B. lenok swetowidowi* Kirillov, 1962 (Кириллов, 1962). По его данным, от номинативной формы, характеризуемой им по ленкам из оз. Маркаколь (Г. Х. Шапошникова первая обратила внимание на то, что Ф.Н. Кириллов сравнивал вилюйских ленков не с обскими, а с маркакольскими ленками — Шапошникова, 1968б: 458), новый подвид в первую очередь отличается бóльшим количеством жаберных тычинок — 22-29 против 19-25. Отметим, что изученные им музейные экземпляры ленков из бассейна Амура по числу жаберных тычинок разделились без перекрытия на две группы: шесть экземпляров имели 20-21, а четыре других — 28-30 (Кириллов, 1962: 14). Однако, из-за недостаточного количества материала, положение ленков из восточной части ареала представлялось ему не ясным (Кириллов, 1962, 1972).

Таким образом, оба автора, и В.П. Митрофанов, и Ф.Н. Кириллов, каждый по своему, описывали один и тот же феномен, а именно — то, что маркакольские ленки отличаются от ленков из других частей ареала меньшим числом жаберных тычинок и некоторыми другими внешними морфологическими характеристиками. Г.Х. Шапошникова, проанализировав

известные к этому времени материалы и дополнив их собственными данными по внешним морфологическим и остеологическим признакам ленков, пришла к заключению о недостаточной обоснованности выделения подвидов ленков ввиду их значительной географической изменчивости, отсутствия единообразия в методике подсчета у них некоторых меристических показателей и недостатка сравнительного материала (Шапошникова, 1968б). Особо было отмечено значительное перекрытие пределов вариации числа жаберных тычинок у ленков из западной и восточной частей ареала. Заметим, что одна из вышедших к тому времени работ оказалась ей не известна.

Двумя годами ранее было опубликовано описание нового подвида ленка *B. lenok tsinlingensis* из рек горного массива Циньлин — водораздел рек Хуанхе и Янцзы, Китай, провинция Шэньси (Li, 1966). По мнению автора, в сравнении с ленками из бассейна Амура (использовались данные: Никольский, 1956; Се Чжен-юй и др., 1959), новый подвид отличается небольшим числом пилорических придатков (65-75 против 91-111), чешуй в боковой линии (123-135 против 132-175) и жаберных тычинок (19-23 против 24-26), характером пятнистости тела и плавников, особенностями жизненного цикла. Судя по приводимому рисунку (Li, 1966: 92), ленки из провинции Шэньси по форме тела и головы, окраске очень похожи на тупорылые ленки из нижнего Амура (Берг, 1948: 301). А поскольку и количество жаберных тычинок у них полностью укладывалось в пределы колебания этого показателя у амурских ленков, указываемые Л. С. Бергом (19—27), то, по существу, единственным основанием для выделения нового подвида было иное число пилорических придатков у циньлинских ленков, которое у амурских ленков составляет по Л.С. Бергу (1948) — около 100, а по Се Чжен-юй и соавторам (1959) — 91—111 шт. С другой стороны, и по данному показателю циньлинские ленки не отличались от *B. tumensis* (68 пилорических придатков — Mori, 1930: 42), которого китайские авторы, вслед за Л.С. Бергом, считали синонимом *B. lenok* (Li, 1966: 92).

Наконец, в 1972 г. было опубликовано тезисное сообщение (Беседнов, Кучеров, 1972), в котором впервые недвусмысленно показано существование в бассейне Амура двух форм ленков, обитающих симпатрично. Ранее в научной литературе этот факт в краткой форме был засвидетельствован В.Я. Леванидовым (Леванидов, 1951, 1969). Материалом работы Л.Н. Беседнова и А.Н. Кучерова послужили сборы ленков из бассейна р. Большая Уссурка (бассейн р. Уссури). Оказалось, что ленки из этой реки без особого труда разделяются на две, морфологически резко обособленные, группы. Поскольку эти группы визуально легко различались по форме рыла (у одних ленков — закругленное, у других — заостренное), то они получили название тупорылые и острорылые ленки. Авторы указали, что тупорылые и острорылые ленки отличаются по всему спектру изученных ими признаков: по окраске,

внешним морфологическим, меристическим и остеологическим признакам, жизненному циклу, экологии. По их мнению, тупорылые ленки относятся к виду *B. lenok* (Pallas), в то время, как за острорылыми должно быть закреплено название *B. tumensis* Mori. Как они полагали, острорылые ленки широко распространены не только в бассейне Амура, но и реках бассейнов Охотского и Японского морей.

Фактический материал Л.Н. Беседнов и А.Н. Кучеров так и не опубликовали. Этот пробел был ликвидирован с появлением статьи М.И. Кифы (Кифа, 1976). Материалом для последней работы послужили сборы тупорылых и острорылых ленков из симпатрических популяций трех географически далеко отстоящих друг от друга речных систем бассейна Среднего и Нижнего Амура (реки Зeya, Гур и Амгунь). По объединенным выборкам ленков автор произвел подробное сравнение двух форм ленков по внешним морфологическим и меристическим признакам. Наиболее существенные различия были выявлены по длине верхней челюсти, длине рыла, длине нижней челюсти, наименьшей высоте тела, числу жаберных тычинок и прободенных чешуй в боковой линии. Особо было отмечено отсутствие у ленков полового диморфизма по морфологии головы. Сравнение остеологических признаков у тупорылых и острорылых ленков было проведено только в их выборках из р. Хор. При этом были выявлены значительные отличия форм ленков по пропорциям черепной коробки (у тупорылых ленков череп массивнее, шире и выше) и отдельных костей (у тупорылых ленков существенно больше относительная ширина супраэтноиды, сошника, верхнечелюстной и других костей). Промежуточных по морфологии особей автор не обнаружил. Поэтому был сделан вывод о репродуктивной изоляции форм ленков и, соответственно, предложено рассматривать их как самостоятельные близкородственные виды. Проанализировав первоописание ленков П.С. Палласа (Pallas, 1773), частью опубликованные, а частью хранящиеся в архивах рисунки ленков (см.: Световидов, 1978: рис. 38, 39), а также описание и рисунок одного из типовых экземпляров (Günter, 1866: 163), М.И. Кифа пришел к выводу о том, что название *B. lenok* (Pallas) должно быть закреплено за острорылой формой. С другой стороны, М.И. Кифа, усмотрев сходство в числе жаберных тычинок, положении и размере челюстей у амурских тупорылых ленков и ленков из оз. Маркаколь (Митрофанов, 1959), предложил присвоить тупорылой форме название *B. savinovi* (Mitrofanov).

Эти две работы (Беседнов, Кучеров, 1972; Кифа, 1976) вызвали всплеск интереса к исследованию структуры рода *Brachymystax* у группы исследователей из Института биологии развития РАН и МГУ (М.В. Мина, Е.Д. Васильева, С.С. Алексеев). Через год после опубликования результатов исследования М.И. Кифы, в дополнение к данным Г.В. Никольского (1956), была дана морфологическая характеристика ленков из Верхнего Амура

— рек Керулен и Онон (Мина, 1977). Затем в результате анализа остеологических признаков у ленков из оз. Маркаколь было показано, что, несмотря на сходство амурских тупорылых ленков и маркакольских ленков по внешним морфологическим характеристикам и количеству жаберных тычинок, ленки из оз. Маркаколь по пропорциям черепа и отдельных костей (в частности, по относительной ширине супраэтноида) однозначно сближаются с острорылыми ленками из бассейна Амура (Васильева, 1978). В связи с этим резонно поставлен вопрос о правомерности использования названия *savinovi* для именования амурских тупорылых ленков.

В 1977 г. В.А. Максимов (МГУ) произвел сборы ленков из ряда горных озер Куандо-Чарского водораздела (озера Леприндокан, Большое и Малое Леприндо — Забайкалье, бассейн р. Лена). До этого в литературе имелись сведения о наличии в оз. Леприндокан двух форм ленка — озерного и речного (Томилов, 1954); последний темнее по окраске, на лето он поднимается в озеро из р. Куанда (приток Витима). При обработке этих сборов в оз. Леприндокан были обнаружены тупорылые и острорылые ленки, по своей морфологии сближающиеся с амурскими одноименными формами (Мина, Васильева, 1979).

В тот же год опубликованы данные (Кириллов и др., 1979; сборы 1975 года), позволяющие говорить о том, что тупорылые ленки обитают и в другой части бассейна Лены — р. Ундюлюнг, впадающей в Лену в районе Полярного круга. Этим ленков Ф.Н. Кириллов предлагает выделить в отдельный подвид — ленок Черского *Brachymystax lenok czerskii* Kirillov, 1979 (Кирилов и др., 1979). По его мнению, к тому же подвиду относятся ленки из бассейна р. Амур, рек Шантарских островов, Китая и Кореи, имеющие число жаберных тычинок от 20 до 21.

В дальнейшем С.С. Алексеев тщательно исследует внешние морфологические и остеологические характеристики тупорылых и острорылых ленков из этих двух районов, а также острорылых ленков из других притоков Лены (Алексеев, 1981, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985). Он же (Алексеев, 1983), на основе собственных выборок ленков из нижнего Амура (р. Дуки, оз. Хиванда, оз. Хилки) и Амурского лимана (р. Мы), а также сборов ленков В.А. Максимова из р. Ануй, верховья р. Зеи (нижний и средний Амур, соответственно) и верхнего течения р. Уды (бассейн Охотского моря), заново анализирует внешнюю морфологию и остеологию ленков этого региона. При этом обнаруживается еще один участок симпатрического обитания двух форм ленков — бассейн р. Уда.

Вне бассейна Амура тупорылые и острорылые ленки оказываются во многом сходны между собой по форме рыла, пропорциям головы и относительным размерам челюстей (Мина, Васильева, 1979; Алексеев, 1981, 1985; Борисовец и др., 1983; Алексеев, Кириллов, 1985). Однако, несмотря на внешнее сходство, формы ленков удается достаточно четко

диагностировать по некоторым остеологическим характеристикам. Поэтому, при выяснении географического распространения тупорылых и острорылых ленков, анализ остеологии признается насущной необходимостью. В связи с этим, с упором на изучение остеологических характеристик, уточняется и перепроверяется положение ленков из верхнего Амура (Васильева, Мина, 1980), Оби (Мина, Алексеев, 1985), Селенги (Алексеев, 1986) и рек северного и центрального побережья Приморья (данные по этим ленкам опубликованы лишь частично — Алексеев, Дудник, 1989). В результате, наличие тех же двух форм ленков обнаруживается и в бассейне Оби, где они населяют разные притоки этой реки: острорылые ленки — верхнее течение Иртыша (оз. Маркаколь, реки Кальджир и Курчум), тупорылые — верховья Оби (оз. Телецкое, притоки рек Бия и Чулым). Ленки из рек северного побережья Японского моря оказываются принадлежащими не к острорылой, как считали Л. Н. Беседнов и А. Н. Кучеров (1972), а к тупорылой форме ленков.

Результаты этой серии исследований подытожены в работе 1986 г., в которой С.С. Алексеев с коллегами выражают свою точку зрения на структуру рода *Brachymystax* (Алексеев и др., 1986). Прежде всего, они отмечают условность названия «тупорылые» и «острорылые» ленки, поскольку по профилю головы формы ленков не всегда удается идентифицировать даже внутри одного и того же бассейна (Мина, Васильева, 1979; Алексеев, 1981, 1985). По их данным, объективное разделение двух форм ленков иногда возможно только по комбинации внешних морфологических и остеологических признаков. Наиболее надежно формы ленков идентифицируются по числу жаберных тычинок, относительной ширине супраэтноида и сошника — основным диагностическим признакам. Согласно этим авторам, в пределах одного речного бассейна значения этих показателей для той или иной формы остаются стабильными, в то время как при переходе от одного речного бассейна к другому — изменяются. При этом величина различий по отдельным диагностическим признакам между тупорылыми и острорылыми ленками из одного бассейна меняется от бассейна к бассейну, но направление (знак) различий сохраняется, делая возможным установление принадлежности ленков к той или иной форме. В результате, хотя в каждом из бассейнов тупорылые и острорылые ленки по трем диагностическим признакам четко различаются, географически удаленные популяции ленков разных форм не всегда удается разграничить. В частности, крайне западные популяции острорылых ленков из бассейна Иртыша сближаются с тупорылыми ленками по числу жаберных тычинок (особенно велико их сходство с тупорылыми ленками из бассейна Японского моря), а по относительной ширине супраэтноида — с тупорылыми ленками из р. Уда. На основании клинального характера изменчивости значений диагностических признаков (с запада на восток у острорылых ленков увеличивается число жаберных тычинок, у тупорылых ленков

— уменьшается относительная ширина сошника, в обеих формах — уменьшается относительная ширина супраэтноида) С.С. Алексеев и соавторы утверждают, что в роде *Brachymystax* существуют не две морфологически однородные формы ленков, а два комплекса форм — комплекс тупорылых и острорылых ленков. Поскольку эти два комплекса, рассматривая ленков на всем ареале, по трем диагностическим признакам разграничить не удастся (нет четкого морфологического разрыва — хиатуса), то и основания для выделения в роде *Brachymystax* более одного таксономического вида, по их мнению, отсутствуют.

По С.С. Алексееву и соавторам (1986), клинальный характер изменчивости диагностических признаков у ленков является результатом взаимодействия форм, слагающих комплекс тупорылых и острорылых ленков в процессе их расселения. Они считают возможным «самых тупорылых» острорылых ленков из оз. Маркаколь (на западе ареала рода) и «самых острорылых» тупорылых ленков из рек Приморья (на востоке) рассматривать наиболее близкими к предковой форме и отсюда заключить, что «современный ареал рода сложился в результате колонизации Сибири ленками, ранее населявшими лишь южнее расположенные районы (водоемы на территории современного Китая), а в Сибирь колонисты проникали с запада — в бассейн Оби, с востока — в дальневосточные водоемы» (loc. cit., с. 232). Расселяясь, предковые формы острорылых и тупорылых ленков продвигались навстречу друг к другу и, встретившись, продолжили движение уже на территории, занятой ранее ленками противоположной формы. В тех водоемах, где в процессе расселения образовывались симпатрические популяции форм ленков, каждый раз происходила дивергенция по принципу «смещения признаков» (Brown, Wilson, 1956), в основе которой могло лежать «совершенствование изолирующих механизмов в районах вторичного контакта и «экологическое смещение», обусловленное конкуренцией» (loc. cit., с. 232). В результате морфологические характеристики, по мере проникновения форм ленков в области, занятые другой формой, все более уклонялись от исходных значений, что и привело к характерной картине клинальной изменчивости трех диагностических признаков — числа жаберных тычинок у острорылых ленков, относительной ширины сошника у тупорылых и относительной ширины супраэтноида у обеих форм ленков. Эти три показателя С.С. Алексеев и соавторы считают признаками-индикаторами, характеризующими популяции ленков по «степени острорылости» (СО) или «степени тупорылости» (СТ). Таким образом, по их мнению, в комплексе тупорылых ленков с востока на запад происходит возрастание СТ, в комплексе острорылых — с запада на восток увеличивается СО; другими словами — формируются параллельные клины.

В последующем, с помощью электрофореза, был проведен сравнительный анализ изменчивости аллозимов у тупорылых и острорылых ленков, охвативший основную часть ареала рода — от бассейна Оби до рек Приморья (Осинов и др., 1990). Выявленная картина генетической дифференциации форм ленков оказалась гораздо более сложной, чем представлялась по данным морфологического анализа. Так, с одной стороны, получил подтверждение факт гибридизации тупорылых и острорылых ленков в некоторых локальностях в области их симпатрического обитания, где ранее отмечалось значительное количество морфологически промежуточных особей (до 100% от численности родительских форм), предположительно — гибридов (Мина, Васильева, 1979; Алексеев, 1981, 1983, 1985). При этом из существенных различий в частотах аллелей некоторых полиморфных локусов следовало, что поток генов между формами ленков незначителен и, соответственно, высок уровень их репродуктивной изоляции. С другой стороны, не подтвердилось предполагавшееся на основе анализа морфологических признаков (Алексеев и др., 1986) монофилетическое происхождение тупорылых и острорылых ленков. Исходя из сценария встречного расселения ранее изолированных предковых форм ленков, можно было ожидать более высокого уровня генетической дивергенции между тупорылыми и острорылыми ленками в сравнении с таковым внутри каждого из этого комплекса форм. Однако выборки тупорылых и острорылых ленков разбились на две группы смешанного состава. Одну из групп составили выборки острорылых ленков из Иртыша (р. Кальджир и оз. Маркаколь — бассейн Оби), Селенги и оз. Фролиха (бассейн оз. Байкал — р. Енисей) и тупорылых ленков из р. Куанда (бассейн Витима, Лены), а вторую — выборки тупорылых ленков из р. Хор (бассейн Амура), рек побережья Приморья, р. Пыжа (бассейн Оби) и выборки острорылых ленков из бассейна Лены (рр. Куанда, Моркока, Виллой) и Амура (р. Хор), сформировавших внутри этой группы два отдельных субкластера (Осинов и др., 1990 — табл. 3, рис. 4). Это дало повод выдвинуть гипотезу о множественном гибридогенном видообразовании в роде *Brachymystax* (Мина, 1992).

Годом позже А.Г. Осинов, дополнив исследованный материал выборками тупорылых и острорылых ленков из бассейна Лены (р. Ундюлюнг) и уточнив генетическую интерпретацию электрофоретической изменчивости белковых локусов, получил более определенную картину генетической дифференциации форм ленков (Осинов, 1993). Хотя в данном случае генетических маркеров, позволяющих однозначно идентифицировать обе формы на всем ареале, выявлено не было. Тем не менее, порядок кластеризации выборок ленков оказался в несколько большей мере совместим с морфологическими данными. По результатам этой работы, выборки тупорылых ленков из бассейна Лены объединились уже не с выборками острорылых ленков из западной части ареала рода, а с выборками

тупорылых ленков из бассейна Амура и Оби. В то же время оказалась неустойчивой позиция выборки тупорылых ленков из бассейна Японского моря, тяготевших к кластеру острорылых ленков из бассейна Лены и Амура (Осинов, 1993 — табл. 3, рис.). Как и в предыдущем исследовании, сохранили свое обособленное положение выборки острорылых ленков из западной части ареала рода (бассейна Иртыша и Енисея). Однако автор считает возможным говорить о монофилетическом происхождении форм ленков, а исходя из высокого уровня их репродуктивной изоляции — о придании формам ленков статуса биологических видов.

Таким образом, к началу нашего исследования (1994 г.) в отношении положения ленков *Brachymystax* на филогенетической схеме Salmoninae существовали следующие точки зрения. Согласно первой из них (1) ленки *Brachymystax* составляют самостоятельную кладу, которая первой отделилась от общего ствола филогенетического дерева Salmoninae (Павлов, 1993; Norden, 1961; Stearley, 1992; Stearley, Smith, 1993). Таймени *Hucho* и *Parahucho* принадлежат к другой монофилетической группировке, в которой сахалинские таймени *Parahucho* имеют ранг подрода рода *Hucho* (Шапошникова, 1967а, 1968б, 1975; Vladykov, 1963; Vladykov, Gruchy, 1972). Согласно второй, (2) ленки *Brachymystax* составляют одну и ту же кладу с тайменями *Hucho* и *Parahucho*. Последние филогенетически ближе друг к другу, чем к ленкам *Brachymystax* (Дорофеева, 1985, 1989; Balon, 1988; Behnke, 1968; Holcik, 1982а; Holcik et al., 1988; Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990). Согласно третьей точке зрения, (3) ленки *Brachymystax* составляют одну и ту же кладу с тайменями *Hucho*, но таймени *Parahucho* имеют ранг самостоятельного рода и являются либо сестринской группой к группировке *Brachymystax* и *Hucho* (Викторовский и др., 1985), либо отдельной эволюционной линией, первой отделившейся от общего ствола филогенетического дерева Salmoninae (Глубоковский, 1990, 1995). Результаты первых же работ по выяснению филогенетических взаимоотношений ленков *Brachymystax*, тайменей *Hucho* и *Parahucho* на основе молекулярных данных (Осинов, 1991; Шедько, Гинатулина, 1993) свидетельствовали в пользу третьей точки зрения. Но эти работы были ограничены в наборе таксонов и/или филогенетических признаков и не давали полной картины взаимоотношений этих родов на фоне остальных эволюционных линий Salmoninae.

В области изучения структуры рода *Brachymystax* и внутривидовой дифференциации к тому времени сложилась следующая ситуация. В роде *Brachymystax* формально выделялось 2 комплекса форм (тупорылые и острорылые ленки), представленных одиннадцатью группировками, выделенным по нескольким «диагностическим» признакам. Между этими двумя комплексами форм абсолютный морфологический хиатус обнаружен не был, а наблюдаемые различия между ними имели характер тенденции, поэтому предлагалось

классифицировать данный случай как пример полно-комплексного вида (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986). Однако представлялось вероятным, что при поиске дополнительных диагностических признаков хиатус все же может быть обнаружен. Тем более, что само существование значительных по площади областей симпатрического обитания форм ленков свидетельствовало в пользу их видового статуса. Заметим, что по приморским ленкам морфологические данные в литературе были весьма скудные и неполные. Между тем, тщательное изучение этих ленков могло оказаться ключевым в решении проблемы происхождения форм ленков, выяснения их таксономического статуса. Морфологическая характеристика ленков из бассейна р. Енисей, из которого ленки и были первоначально описаны как самостоятельный вид лососевых рыб, была настолько же поверхностна. Генетически приморские ленки были изучены с использованием электрофоретического метода анализа аллозимной изменчивости (см. выше). Но картина их взаимоотношений с ленками из других географических районов (включая близлежащие) оказалась во многом зависима от интерпретации наблюдаемой изменчивости полиморфных белковых систем. Различные модели наследования для тех или иных локусов приводили в итоге к различному положению приморских ленков относительно тупорылых и острорылых ленков из бассейнов Амура и Лены. Кариологически с применением современных методик были изучены лишь ленки из рек юга Корейского полуострова и из Нижнего Амура. При этом было неясно, какая из форм анализировалась в последнем случае. Много вопросов вызывало также отсутствие обоснования при привлечении гипотезы «смещения признаков» для объяснения характера географической морфологической изменчивости тупорылых и острорылых ленков.

Поэтому, с целью выяснить филогенетические связи ленков, определить направления и факторы эволюции данной линии Salmoninae, решить вопрос о таксономическом статусе форм ленков, охарактеризовать основные особенности их видообразования, нами и был поставлен ряд задач, перечисленных в разделе Введение.

Глава 2. Материал и методы исследований

2.1. Материал, методы выделения митохондриальной ДНК лососевых рыб и анализа ее изменчивости с помощью рестрикционных эндонуклеаз

В сумме изменчивость мтДНК была проанализирована у 233 экземпляров лососевых рыб, отловленных ставными и сплавными сетями, удочками, спиннингом, накидной сетью (парашютом) и сачками в различных районах Приморского края и на п-ове Камчатка (табл. 1).

У только что уснувших рыб извлекали печень, удаляли желчный пузырь и, чтобы впитывалась выступающая кровь, на несколько минут выкладывали на кусок фильтровальной бумаги. После этого печень рыб помещали в отдельные пластиковые пузырьки и укладывали в термостатированный контейнер, со всех сторон обкладывая их кусками льда. В таком виде печеночные ткани доставлялись в лабораторию. Как показал наш опыт, в таких условиях (при хранении на льду, без замораживания) печень сохраняла свою пригодность для выделения мтДНК в течение 7-10 дней с момента поимки рыб.

Выделение митохондрий из печени рыб проводили для каждой особи отдельно, согласно методике Лэнсмэна и соавторов (Lansman et al., 1981).

1. Печень измельчали ножницами до однородной массы, добавляли 5-10-кратный объем буфера MSB-Ca⁺⁺ (0,21 М маннитол; 0,07 М сахараза; 0,05 М трис-НСl, рН 7,5; 3 мМ СаСl₂) и гомогенизировали в ручном стеклянном гомогенизаторе с пестиком, изготовленным из тефлона.
2. Гомогенат фильтровали через мелкий газ, добавляли 0,2 М EDTA (рН 7,5) до финальной концентрации 10 мМ и тщательно перемешивали.
3. Ядра и обломки клеток удаляли центрифугированием гомогената в центрифуге К-23 в бакет-роторе при 1500 оборотах/минуту в течении 10 минут при 0-4° С. Супернатант осторожно сливали в чистые пробирки и повторяли центрифугирование при тех же условиях.
4. Полученный супернатант переносили в прозрачные полипропиленовые пробирки и осаждали фракцию митохондрий на центрифуге К-24 в угловом роторе при 14000 оборотах/минуту в течении 20-30 минут при 0-4° С. Супернатант осторожно сливали, а осадок митохондрий тщательно ресуспендировали в 10-20-кратном объеме буфера MSB- EDTA (0,21 М маннитол; 0,07 М сахараза; 0,05 М трис-НСl, рН 7,5; 10 мМ EDTA) и проводили повторное центрифугирования при тех же условиях.

Промытый таким образом осадок митохондрий использовали для выделения мтДНК методом щелочной денатурации (Palva, Palva, 1985).

1. Осадок митохондрий ресуспендировали в 25-30 мл полипропиленовой пробирке в 4 мл буфера, содержащего 50 мМ глюкозу, 10 мМ EDTA и 25 мМ трис-НСl (рН 8,0).
2. Добавляли 8 мл свежеприготовленного раствора 0,2 М NaOH, содержащего 1% SDS, и тщательно перемешивали.
3. После 5 минут инкубации на ледяной бане к этому составу добавляли 6 мл охлажденного раствора 3 М ацетата калия (5 М по ацетату — Маниатис и др., 1984) и осторожно, но тщательно перемешивали. Пробирку помещали на ночь в морозильную камеру (-10° С).
4. На следующее утро пробирку оттаивали при комнатной температуре и центрифугировали на центрифуге К-24 в угловом роторе при 14000 оборотах/минуту в течении 20-30 минут при 0-4° С.
5. Осторожно, чтобы не захватить хлопья денатурированного белка и фрагментов ядерной ДНК, отсасывали супернатант и переносили в чистую пробирку. К супернатанту добавляли 0,6 объема изопропилового спирта, перемешивали и выдерживали ночь в морозильной камере при 10-20° С.
6. Сформировавшийся осадок, содержащий митохондриальную ДНК, собирали путем центрифугирования на центрифуге К-24 в угловом роторе при 14000 оборотах/минуту в течении 20-30 минут при 0-4° С.
7. С помощью микропипетки осадок ДНК собирали со стенок пробирки, переносили в 1,5 мл микропробирку, заливали 70% этиловым спиртом и центрифугировали в центрифуге Eppendorf в течении 15 минут при комнатной температуре.
8. Полученный осадок растворяли в 450 мкл буфера TE (10 мМ трис-НСl, 1 мМ EDTA, рН 8,0), осветляли центрифугированием, добавляли к раствору NaCl до концентрации 0,15 М и для удаления примесей белков проводили экстракцию равным объемом фенола (насыщенного водой и забуференного), центрифугировали в настольной центрифуге Eppendorf в течении 15 минут при комнатной температуре. Водную фазу осторожно отсасывали микропипеткой, переносили в свежую пробирку и обрабатывали равным объемом смеси — одна часть фенола и одна часть хлороформа (смесь хлороформа и изоамилового спирта в отношении 24:11) с последующим центрифугированием. Далее этап повторялся, но уже со смесью хлороформа и изоамилового спирта (24:1). Наконец, ДНК из водной фазы осаждали добавлением 2,5 объемов этилового спирта, выдерживанием 12 и более часов при температуре -20° С и

центрифугированием на центрифуге Eppendorf в течении 15 минут при комнатной температуре.

9. Осадок очищенной ДНК растворяли в 70-100 мкл буфера TE, хранили в морозильной камере при температуре -20° C и использовали для последующей работы с рестриктазами.

Обработку мтДНК лососевых рыб 16 рестрикционными эндонуклеазами (рестриктазами) проводили в условиях, рекомендованных фирмами-изготовителями ферментов — «НПО Вектор» г. Бердск и «НПО Фермент» г. Вильнюс. Электрофорез продуктов рестрикции проводили в горизонтальной камере, в 0,6-1,2% агарозном геле размером 13x18 см при силе тока 100 мА и напряжении 30-50 V. Для электрофореза использовали 0,5-кратный буфер TBE (Маниатис и др., 1984). Для выявления фрагментов ДНК гель окрашивали раствором флуоресцирующего красителя бромистого этидия и фотографировали на пленку «Микрат 300» под ультрафиолетовым облучателем с длиной волны 254 нм.

Размеры фрагментов ДНК определяли по методу 2x3 точки (Sealy, Southern, 1982) при использовании в качестве маркеров «лестницу» фрагментов, кратную 1 т.п.н (Ladder 1 kb, BRL, Великобритания).

Степень дивергенции гаплотипов мтДНК вычисляли, исходя из доли рестрикционных фрагментов одинакового размера:

$$F = 2m_{xy}/(m_x + m_y),$$

где m_x и m_y — общее число фрагментов, выявленных у гаплотипов X и Y, а m_{xy} — число одинаковых фрагментов (Nei, Li, 1979; Nei, 1987). Долю различающихся нуклеотидов (p) гаплотипов X и Y получали в два приема. Сначала в 10 циклах находили оценку G по итерационной формуле

$$G = \{F(3 - 2G_1)\}^{1/4},$$

подставляя в первом цикле вместо G_1 оценку $F^{1/4}$. Затем находили p по формуле:

$$p = -(2/r)\log_e G,$$

где r — число нуклеотидов в сайте узнавания того или иного типа рестриктаз (Nei, Li, 1979; Nei, 1987). Поскольку нами использовались 2 типа рестриктаз с различной длиной узнаваемой последовательности (6 и 16/3 пар нуклеотидов), то финальную оценку p получали путем взвешивания оценок частных p , где в качестве веса для каждой из них брали усредненное число фрагментов у гаплотипов X и Y.

Стандартные ошибки оценок дистанций вычислялись методом складного ножа

Объем материала, использованного в анализе изменчивости мтДНК у лососевых рыб

Вид	Число особей	Географическое происхождение выборок
Ленок <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas) тупорылый ленок	5	р. Тармасу (приток р. Анной)
	5	р. Арму (приток р. Большая Уссурка)
	13	р. Уссури (Побединская поляна)
	7	р. Арсеньевка
	26	р. Комиссаровка
	17	р. Илистая
	3 + 1	р. Единка и р. Веноковка
	4	р. Максимовка
	16	р. Васильковка (приток р. Аввакумовка)
	12	р. Кривая (приток р. Киевка)
	6	р. Алексеевка (приток р. Партизанская)
	4	р. Стеглянуха (приток р. Шкотовка)
	9	р. Ананьевка (приток р. Раздольная)
	8	р. Арму (приток р. Большая Уссурка)
острорылый ленок	6	р. Арсеньевка
	17	р. Комиссаровка
Сибирский таймень <i>Hucho taimen</i> (Pallas)	5	р. Арму (приток р. Большая Уссурка)
	2	р. Уссури (Побединская поляна)
	1	р. Арсеньевка
	13	р. Комиссаровка
	6	р. Единка
Кунджа <i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas)	6	р. Единка
Мальма <i>Salvelinus malma</i> (Walbaum)	6	р. Единка
Сахалинский таймень <i>Parahucho perryi</i> (Brevoort)	5	р. Единка
Микижа <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum)	3	р. Камчатка
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum)	2	р. Киевка
Сима <i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort)	12	различные реки бассейна Японского моря
Кета <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum)	16	различные реки бассейна Японского моря
Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum)	3	р. Единка

(jackknife method; Efron, 1982), где для получения 16 (15 при анализе изменчивости мтДНК у ленков) псевдооценок p каждый раз удалялись данные по одной из 16 рестриктаз (т. е., для получения первой псевдооценки удалялись данные по первому рестрикционному ферменту, для второй — по второму и т. д.).

Фенограмму различий последовательностей мтДНК-гаплотипов получали на основе матрицы генетических дистанций p при помощи невзвешенного парно-группового метода анализа (UPGMA) или методом ближайшей связи (NJ, neighbor-joined method; Saitou, Nei, 1987), реализованных в пакетах NTSYS (Rohlf, 1993) или PAUP (Swofford, 1998). В отличие от первого, NJ-метод построения филогенетического дерева не требует принятия допущения о постоянстве скорости эволюции и, как показало компьютерное моделирование, чаще чем UPGMA генерирует правильную топологию деревьев (Saitou, Nei, 1987; Nei, 1991).

Устойчивость кластеризации гаплотипов мтДНК оценивалась методом бутстрэпа (Efron, 1982; Felsenstein, 1985). Процедура, реализованная нами в среде Turbo Pascal 6.0 (Borland Int.), заключалась в следующем. (1) Из набора ферментов, производивших полиморфные варианты расщепления мтДНК лососевых рыб, производилась случайная выборка с возвращением (некоторые рестриктазы могли попасть в выборку более чем один раз, другие — могли не попасть вообще). (2) Далее, для этого фиктивного набора ферментов составлялась новая матрица присутствия-отсутствия фрагментов мтДНК у изначально обнаруженных гаплотипов. (3) Наконец, на основе этой матрицы, исходя из доли фрагментов с одинаковой электрофоретической подвижностью, рассчитывались дистанции и строилось UPGMA или NJ-дерево гаплотипов. Обычно этапы 1-3 повторялись 100 раз и, таким образом, всего генерировалось 100 случайных фиктивных матриц наборов фрагментов, 100 случайных фиктивных матриц генетических дистанций и строилось, соответственно, 100 деревьев. Используя вышеуказанные филогенетические пакеты, полученные деревья объединялись по правилу преимущественной кластеризации в одно, согласованное дерево (majority rule consensus tree) — какая-либо группировка гаплотипов признавалась монофилетичной только при условии, что она возникала в более чем 50% циклов бутстрэпа. Доля бутстрэп-повторов, в которых образовывалась та или иная группировка, по определению является доверительным уровнем принятия гипотезы о ее монофилии (Felsenstein, 1985).

2.2. Материал и методы анализа изменчивости гена цитохрома b митохондриальной ДНК лососевых рыб

Данные о полных последовательностях гена цитохрома b девяти видов лососевых рыб Salmoninae были взяты из нескольких генетических банков (табл. 2). В качестве внешней группы (outgroup) были использованы нуклеотидные последовательности этого гена от двух представителей сиговых рыб Coregoninae, филогенетически наиболее близких к лососям Salmoninae и составляющих другое подсемейство лососевых рыб Salmonidae. Кроме того, для проверки монофилии видов Salmoninae в качестве второй внешней группы в анализ были включены данные по таксономически далеко отстоящим группам рыб — двум видам карповых Cyprinidae и одному виду тресковых Gadidae рыб.

Для выравнивания нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b использовалась версия 1.7 пакета ClustalW (Thompson et al., 1994). Восстановление филогении гаплотипов гена цитохрома b лососевых рыб осуществлялось при использовании 4 различных методик: (1) невзвешенного парно-группового метода кластеризации (UPGMA), (2) реконструкции филогенетических деревьев по принципу ближней связи (NJ), (3) метода максимального правдоподобия (ML) и (4) метода максимальной экономии (MP). В первых

Таблица 2.

Источник данных по нуклеотидным последовательностям митохондриального гена цитохром b лососевых и других видов рыб			Литературный источник
№ последовательности в банке данных (GenBank (EMBL, DDBJ))	Условное название гаплотипа	Вид	
U12143	SSALA	<i>Salmo salar</i> Linnaeus — атлантический лосось	Hurst et al., 1999
D58400	STRUT	<i>Salmo trutta</i> Linnaeus — кумжа	Matsuda et al., 1995
D58396	PPERR	<i>Parahucho perryi</i> (Brevoort) — сахалинский таймень	Matsuda et al., 1995
D58399	SFONT	<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill) — ручьевая палия	Matsuda et al., 1995
D58398	SLEUC	<i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas) — кунджа	Matsuda et al., 1995
D58401	PMYKI	<i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum) — микижа	Matsuda et al., 1995
D58402	OMASO	<i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort) — сима	Matsuda et al., 1995
AF125212	OKETA	<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum) — кета	Park et al., 2000
AF125213	BLENO	<i>Brachymystax lenok</i> (Pallas) — ленок	Park et al., 2000
AJ251591	CPOLL	<i>Coregonus autumnalis pollan</i> (Thompson) — ирландский омуль	Sukhanova et al., 2002
AJ251589	CLAVA	<i>Coregonus lavaretus baikalensis</i> (Dybowski) — байкальский сиг-пыжьян	Sukhanova et al., 2002
AB006953	CARAS	<i>Carassius auratus</i> Linnaeus — серебряный карась	Murakami et al., 1998
X61010	CYPRI	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus — сазан	Chang et al., 1994
X99772	GADUS	<i>Gadus morhua</i> Linnaeus — атлантическая треска	Johansen, Bakke, 1996

трех подходах для поиска топологии филогенетических деревьев используется анализ различного рода генетических дистанций. В основе последнего лежит анализ дискретных состояний (в данном случае — присутствие/отсутствие четырех типов нуклеотидов в той или иной позиции последовательностей гена цитохрома *b*) исходя из принципа минимизации числа возможных эволюционных изменений.

Мерой оценки генетических дистанций между гаплотипами гена цитохрома *b* служила доля различающихся нуклеотидов (*p*). UPGMA и NJ деревья получали на основе матриц дистанций *p* с помощью пакета PAUP, версия 4b4a (Swofford, 1998). Кроме дистанции *p* для построения UPGMA и NJ деревьев были также использованы другие, более сложные генетические дистанции, учитывающие различную вероятность 6 типов нуклеотидных замен (JC, K2, HKY85, TamNei — расшифровку см. в: Swofford, 1998). Однако на конечном результате это практически никак не отразилось. Устойчивость кластеризации полученных деревьев проверялась в 1000 циклах бутстрэп-анализа (Felsenstein, 1985), реализованного в том же компьютерном пакете.

Филогенетический анализ методом максимального правдоподобия проводился на основе модели нуклеотидных замещений HKY85 (Hasegawa et al., 1985) с помощью программы NucML из пакета MOLPHY, версия 2.3b3 (Adachi, Hasegawa, 1996), где соотношение числа транзиций и трансверсий (Ts/Tv) определялось эмпирически (была задействована опция «—torb»). Бутстрэп-оценки узлов ветвлений ML деревьев получены RELL методом в 10000 циклах локального бутстрэпа (Adachi, Hasegawa, 1996, p. 49).

Реконструкция филогении гаплотипов цитохрома *b* методом максимальной экономии осуществлялась с помощью пакета PAUP при использовании эвристического поиска с 10 случайными пошаговыми добавлениями гаплотипов и активизированными опциями TBR (всевозможные перестановки по принципу деления начального дерева на две примерно равные части и их последующего соединения в ином порядке) и MulTrees (учет всех промежуточных максимально экономных деревьев). Бутстрэп-анализ узлов ветвлений MP деревьев проводился также с помощью пакета PAUP (выполнено 1000 циклов при тех же условиях).

Для проверки равномерности скорости накопления нуклеотидных замен в гене цитохрома *b* в разных линиях гаплотипов Salmoninae использовался тест относительной скорости (Wilson et al., 1977), реализованный в компьютерных программах RRTree (Robinson, Huchon, 2000) и PHYLTEST (Kumar, 1996).

2.3. Материал и методы получения хромосомных препаратов ленок

Исследованы кариотипы 2 экземпляров острокрылых (по одному из рек Комиссаровка и Арсеньевка) и 3 экземпляров тупорылых (реки Комиссаровка и Арсеньевка) ленок из бассейна р. Усури, а также 9 экземпляров тупорылых ленок из рек, принадлежащих бассейну Японского моря (реки Васильковка и Ананьевка). Для получения хромосомных препаратов рыб отлавливали сачком, ставной либо накидной сетью, затем помещали в контейнеры с водой и доставляли в лабораторию, где содержали необходимое время в холодильнике при +4°C.

Для обработки материала использованы стандартные приемы, применяемые для получения хромосомных препаратов у млекопитающих (Орлов, Булатова, 1983). Рыбам вводили внутривенно 0,04% раствор колхицина (примерно 0,001 мл на 1 г веса); по прошествии 12 часов извлекали ткани надпочечника, пипетировали и подвергали обработке гипотоническим раствором 0,05 М KCl в течение 20 мин; затем центрифугировали 5 мин при 1000 об/мин; осадок ресуспендировали и фиксировали спиртово-уксусной смесью (3:1) не менее 15 мин. После трехкратной смены фиксатора, каплю клеточной суспензии наносили на предметное стекло и окрашивали красителем Гимза или азур-эозином по Романовскому. Морфологию хромосом исследовали под микроскопом Amplital с 100-кратным объективом и 15-кратным окуляром. Фотографирование препаратов осуществлялось при использовании микрофотонасадки Зоркий-4 и фотоаппарата Зенит Е.

Всего было получено 136 метафазных пластинок, пригодных для анализа: 26 от тупорылых ленок из бассейна р. Усури, 83 — от тупорылых ленок из бассейна Японского моря и 27 от острокрылых ленок. Эта часть работы была выполнена нами совместно с И.В. Картавцевой, Г.А. Немковой и Л.К. Гинатулиной.

2.4. Сравнительный морфологический материал, использованный для уточнения родовых радикалов ленок, и методы его обработки

Для оценки родовых радикалов ленок у различных представителей лососевых рыб Salmonidae, а также некоторых из видов корюшковых Osmeridae, умбровых Umbridae и щуковых Esocidae рыб нами были изучены особенности строения скелета (преимущественно скелета головы), морфологии внешних и внутренних органов (табл. 3). Материал собран либо лично автором, либо при его участии, либо приобретен на рынке. Образцы из рек Амгуэма и Анадырь, оз. Аччен, оз. Эльгыгытгын были переданы нам И.А. Чершневым, из р. Катунь — Л.К. Гинатулиной, из оз. Маркаколь — К.А. Кузнецовой, часть образцов из бассейна р. Камчатка — М.Б. Шедько. Кроме того, была просмотрена коллекция черепов и

отдельных костей лососевых рыб, хранящаяся в Лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН, что стало возможным благодаря любезному разрешению, полученному у Е.А. Дорофеевой — куратора лососевой коллекции. Всем им автор считает приятным долгом выразить свою глубокую благодарность.

Для изготовления препаратов скелетов крупных рыб использовали, как правило, свежий или замороженный материал. Рыбы выдерживались непродолжительное время в горячей воде. После чего пинцетом удалялись покровы, мышцы и соединительные ткани. Некоторые из костей хранились в высушенном виде, но большая часть материала для хранения была заключена в 30-40% изопропиловый спирт. Скелет мелких особей изучался на просветленных (путем обработки 0,5-2,0% раствором КОН или трипсином после непродолжительного обесцвечивания раствором перекиси водорода) и окрашенных ализарином красным S препаратах (Якубовский, 1970; Potthoff, 1984; Taylor, Van Dyke, 1985).

Выявление мелких анатомических деталей производилось с использованием бинокулярного микроскопа МБС 10. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата, присоединенного к бинокуляру.

2.5. Материал по морфометрии и остеологии ленков и некоторые методические приемы его перечной обработки

В целом, автором была проанализирована морфология 414 экз. ленков, отловленных в основном с помощью ставных сетей в 17 локальностях Приморского и Хабаровского края (рис. 1). В области симпатрического обитания двух форм (бассейн Уссури и Амура) морфологическому анализу было подвергнуто 183 тупорылых и 39 острорылых ленков: р. Арму, приток р. Большая Уссурка (АР) — 40 тупорылых и 14 острорылых ленков; р. Антоновка, приток р. Павловка (АТ) — 14 тупорылых ленков; р. Левая Извилинка (ИЗ) — 28 тупорылых ленков; верховье р. Уссури (УС) — 34 тупорылых ленка; р. Арсеньевка (АС) — 23 тупорылых и 9 острорылых ленков; р. Комиссаровка (КО) — 18 тупорылых и 16 острорылых ленков; р. Илистая (ИЛ) — 21 тупорылый ленок; р. Тармасу, приток р. Анной (ТА) — 5 тупорылых ленков. В области аллопатрии (бассейн Японского моря) было исследовано 192 тупорылых ленка: р. Самарга (СА) — 7 ленков; 7 ленков из близлежащих рек Единка и Вениоковка (ЕД; n = 6 и 1, соответственно); р. Максимовка (МА) — 6 ленков; р. Васильковка, приток р. Аввакумовка (ВА) — 49; р. Кривая, приток р. Киевка (КР) — 22 ленка; р. Алексеевка, приток р. Партизанская (АЛ) — 16 ленков; р. Стеглянуха, приток р. Шкотовка (СТ) — 9 ленков; р. Нежинка (НЕ) — 36, р. Ананьевка (АН) — 34, р. Пойма (ПО) — 6 ленков. Кроме того, нами были изучены четыре головы острорылых ленков из оз.

Объем материала (экз., в скобках — молодь), использованного при сравнении ленков *Brachymystax* с представителями других родов лососевых рыб, а также с некоторыми видами корюшковых, умбровых и шуковых рыб по внешним морфологическим и остеологическим признакам

Вид	N	Происхождение материала
Esocidae		
<i>Esox reichertii</i> Dybowski	5 (1)	бассейн оз. Ханка — Приморье
Umbridae		
<i>Dallia admirabilis</i> Chereshev	4	р. Амгуэма — Чукотский п-ов
<i>D. pectoralis</i> Bean	(6)	оз. Аччен — Чукотский п-ов
Osmeridae		
<i>Hypomesus japonicus</i> (Brevoort)	10 (7)	залив Петра Великого — Приморье
<i>H. nipponensis</i> McAllister	10 (5)	то же
<i>H. olidus</i> (Pallas)	10 (12)	оз. Азабачье — п-ов Камчатка
	3	р. Амгу — Приморье
<i>Osmerus dentex</i> Steindachner	10	залив Петра Великого — Приморье
	6	Авачинская бухта — п-ов Камчатка
Salangidae		
<i>Salangichthys microdon</i> Bleeker	4	залив Петра Великого — Приморье
Coregoninae		
<i>Coregonus autumnalis migratorius</i> (Georgi)	8	оз. Байкал
<i>C. lavaretus lavaretus</i> (Linnaeus)	1	коллекция ЗИН РАН
<i>C. lavaretus ludoga</i> (Poljakov)	2	коллекция ЗИН РАН
<i>C. lavaretus pidschian</i> (Gmelin)	1	р. Анадырь
	3	коллекция ЗИН РАН
<i>C. muksun</i> (Pallas)	2	коллекция ЗИН РАН
<i>C. nasus</i> (Pallas)	4	коллекция ЗИН РАН
<i>C. peled</i> (Gmelin)	5	коллекция ЗИН РАН
<i>C. ussuriensis</i> Berg	6	р. Амур
	2	коллекция ЗИН РАН
<i>Prosopium coulteri</i> (Eigenmann et Eigenmann)	1	р. Амгуэма
	6	коллекция ЗИН РАН
<i>P. cylindraceus</i> (Pallas)	1	р. Анадырь
	7	коллекция ЗИН РАН
<i>Stenodus leucichthys leucichthys</i> (Güldenstädt)	1	коллекция ЗИН РАН
<i>S. leucichthys nelma</i> (Pallas)	1	р. Анадырь
	6	коллекция ЗИН РАН
Thymallinae		
<i>Thymallus arcticus</i> (Pallas)	3	р. Катунь — Алтай
	1	коллекция ЗИН РАН
<i>Th. mertensi</i> Valenciennes	3	р. Камчатка — п-ов Камчатка
<i>Th. brevirostris</i> Kessler	1	коллекция ЗИН РАН
<i>Th. grubii</i> Dybowski	40 (16)	различные реки бассейна Уссури и Японского моря — Приморье
<i>Th. thymallus</i> (Linnaeus)	1	коллекция ЗИН РАН
Salmoninae		
<i>Brachymystax lenok</i> (Pallas)	234 (22)	Бассейн Амура, Приморье
тупорылый ленок	4	коллекция ЗИН РАН
Острорылый ленок	43 (17)	Бассейн Амура и Иртыша
	39	коллекция ЗИН РАН
<i>Hucho hucho</i> (Linnaeus)	6	коллекция ЗИН РАН
<i>H. taimen</i> (Pallas)	25 (7)	различные реки бассейна Уссури
	6	коллекция ЗИН РАН

Таблица 3 (окончание)

Вид	N	Происхождение материала
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum)	10	р. Единка — Приморье, рынок г. Владивосток
<i>O. keta</i> (Walbaum)	10	р. Аввакумовка, Приморье
<i>O. kisutch</i> (Walbaum)	6 (18)	р. Киевка — Приморье, р. Утка — п-ов Камчатка, рынок г. Владивосток
<i>O. masou</i> (Brevoort)	12 (30)	различные реки бассейна Японского моря — Приморье
<i>O. nerka</i> (Walbaum)	3 (15)	р. Камчатка — п-ов Камчатка, рынок г. Владивосток
<i>O. tshawytscha</i> (Walbaum)	3 (17)	р. Утка — п-ов Камчатка, рынок г. Владивосток
<i>Parahucho perryi</i> (Brevoort)	34 (10)	различные реки бассейна Японского моря — Приморье
	7	коллекция ЗИН РАН
<i>Parasalmo clarki clarki</i> (Richardson)	3	коллекция ЗИН РАН
<i>P. clarki lewisi</i> (Suckley)	1	коллекция ЗИН РАН
<i>P. mykiss</i> (Walbaum)	6 (20)	реки Камчатка и Утка — п-ов Камчатка
<i>Salmo carpio</i> Linnaeus	1	коллекция ЗИН РАН
<i>S. dentex</i> Hasselquist	1	коллекция ЗИН РАН
<i>S. ischchan</i> Kessler	7	коллекция ЗИН РАН
<i>S. letnica letnica</i> Karaman	4	коллекция ЗИН РАН
<i>S. letnica aestivalis</i> Stefanovic	5	коллекция ЗИН РАН
<i>S. letnica balcanicus</i> Karaman	4	коллекция ЗИН РАН
<i>S. marmoratus</i> Cuvier	1	коллекция ЗИН РАН
<i>S. salar</i> Linnaeus	6	коллекция ЗИН РАН
<i>S. trutta trutta</i> Linnaeus	4	коллекция ЗИН РАН
<i>S. trutta caspius</i> Kessler	4	коллекция ЗИН РАН
<i>Salmothymus obtusirostris obtusirostris</i> Heckel	7	коллекция ЗИН РАН
<i>S. obtusirostris oxyrhynchus</i> Steindachner	5	коллекция ЗИН РАН
<i>S. ohridanus</i> Steindachner	11	коллекция ЗИН РАН
<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus)	9	коллекция ЗИН РАН
<i>S. czerski</i> Drjagin	2	коллекция ЗИН РАН
<i>S. lepechini</i> (Gmelin)	2	коллекция ЗИН РАН
<i>S. leucomaenis</i> (Pallas)	31 (20)	различные реки Приморья и Курил
<i>S. malma malma</i> (Walbaum)	17 (14)	оз. Азабачье, р. Утка — п-ов Камчатка
<i>S. malma curilus</i> (Pallas)	76 (46)	различные реки Приморья, Сахалина и Курильских островов
<i>S. namaucush</i> (Walbaum)	3	коллекция ЗИН РАН
<i>Salvethymus svetovidovi</i> Chereshev et Skopetz	1	Оз. Эльгыгыттын, бассейн р. Анадырь

Маркаколь (верховье р. Иртыш — МР). Кроме того, в анализ был включен морфологический и остеологический материал по ленкам из коллекций Лаборатории ихтиологии ЗИН РАН (табл. 4).

С целью охарактеризовать форму головы ленков, у каждой особи было произведено 18 измерений ее головы. Эти промеры были выбраны таким образом, чтобы, во-первых, точки измерения были легко различимы и, во-вторых, чтобы сеть пересекающихся промеров охватила как можно большую площадь головы рыбы (см. рис. 2; обсуждение преимуществ подобных «сетей» промеров приведено в работе: Strauss, Bookstein, 1982). Все измерения выполнены автором при помощи заостренного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм на левой стороне головы недавно отловленных рыб; челюсти рыб при этом приводились в

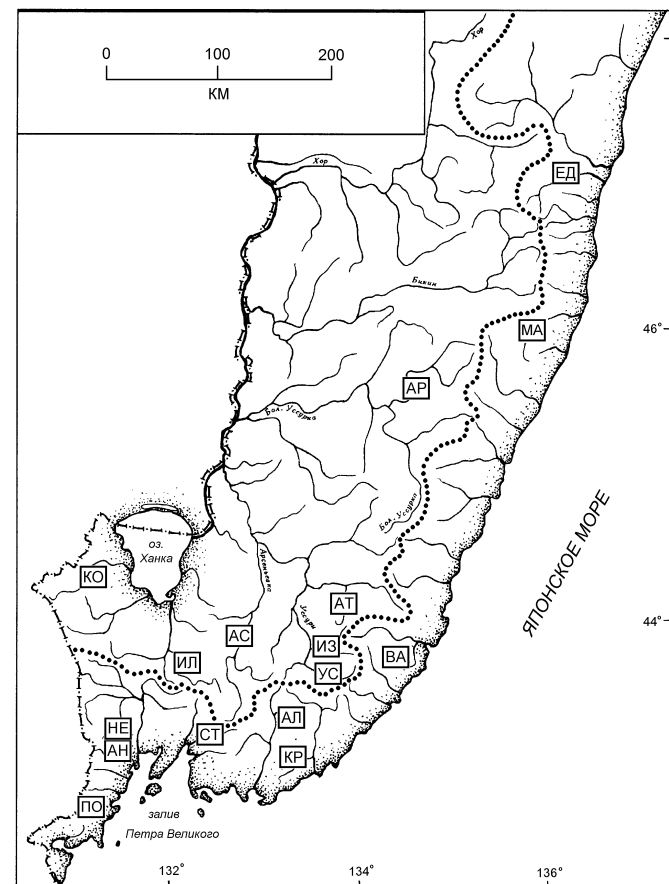


Рис. 1. Географическое расположение выборок ленков и тайменей в Приморье: AP - р. Арму; AT - р. Антоновка; IZ - р. Извилинка; AC - р. Арсеньевка; ИЛ - р. Илистая; УС - верховье р. Усури; КО - р. Комиссаровка; ЕД - реки Единка и Венюковка; МА - р. Максивка; ВА - р. Васильковка; КР - р. Кривая; АЛ - р. Алексеевка; СТ - р. Стеклянуха; HE - р. Нежинка; АН - р. Ананьевка; ПО - р. Пойма. Пунктиром обозначена линия водораздела бассейнов Усури и Японского моря.

сомкнутое положение. Головы ленков из оз. Маркаколь, зафиксированные солью, перед измерениями в течение суток вымачивались в холодной воде.

Стандартная длина (от конца рыла до конца чешуйного покрова тела — SL) исследованных нами рыб варьировала в достаточно широких пределах 19-65 см (в среднем — 28,7 см), что вызвало необходимость использования специальных методов для удаления

той доли изменчивости морфологических признаков, которая обусловлена разным размером особей. Из исходных данных эта компонента изменчивости была удалена с помощью аллометрической коррекции (Reist, 1985) —

$$ACH = OCH - B * (C - MC);$$

где OCH — логарифм первичного измерения; C — log-оценка длины головы особи, взятой в качестве характеристики размера (промер V1_5); MC — log-оценка общей средней C всех 418 исследованных особей, равной 6,86 см; B — наклон общей линии регрессии $OCH = A + B * C$, полученный из анализа ковариации (Sokal, Rohlf, 1981: p. 509—530;

Таблица 4.

Объем материала, использованного для анализа биометрии (БИО) и остеологии (ОСТ) ленков рода *Brachymystax*

Выборки	БИО	ОСТ
<i>ТУПОРЫЛЫЙ ЛЕНОК</i>		
Бассейн р. Уссури		
р. Арму (приток р. Большая Уссурка)	40	16
р. Антоновка (приток р. Павловка)	14	10
р. Левая Извилинка	28	
р. Уссури (Побединская поляна)	34	22
р. Арсеньевка	23	14
р. Комиссаровка	18	13
р. Илистая	21	20
Бассейн р. Амур		
р. Тармасу (приток р. Анной)	5	5
Реки бассейна Японского моря		
р. Самарга	7	6
р. Единка и р. Вениюковка	6 + 1	6 + 1
р. Максимовка	6	6
р. Васильковка (приток р. Аввакумовка)	49	33
р. Кривая (приток р. Киевка)	22	21
р. Алексеевка (приток р. Партизанская)	16	11
р. Стеглянуха (приток р. Шкотовка)	9	9
р. Нежинка	36	22
р. Ананьевка (приток р. Раздольная)	34	19
р. Пойма	6	
Бассейн р. Лена		
р. Хани (приток р. Олекма)*	3	4
<i>ОСТРЫЛЫЙ ЛЕНОК</i>		
Бассейн р. Уссури		
р. Арму (приток р. Большая Уссурка)	14	14
р. Арсеньевка	9	9
р. Комиссаровка	16	16
Бассейн р. Енисей		
оз. Хубсугул*	9	3
р. Селенга*	5	6
бассейн оз. Байкал*	6	14
р. Ус*	13	11
р. Малый Енисей*	3	4
Бассейн р. Иртыш		
оз. Маркаколь	4	4 + 1*

* — материал из коллекции ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург.

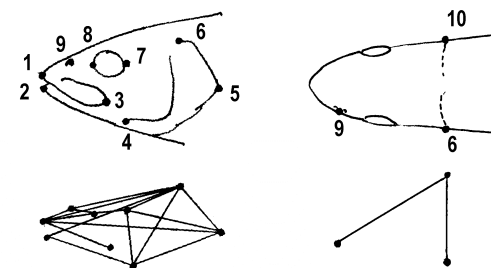


Рис. 2. Схема промеров головы ленков. Пример обозначения промеров: V1_3 — расстояние от точки 1 до точки 3; V1_5 — расстояние от точки 1 до точки 5 и т.д.

программа ANCOVA из пакета BIOM-PC; Rohlf, 1987); ACH — логарифмическая оценка промера, приведенная к общей средней длине головы. Так как между острыхлылыми и тупорылыми ленками практически по всем изученным признакам наблюдались достоверные различия в наклоне линий регрессии, то трансформация их промеров производилась с использованием общих внутригрупповых линий регрессии отдельно для каждой из двух форм ленков. Согласно результатам предварительного анализа, острыхлылые ленки из оз. Маркаколь оказались во многом сходны с тупорылыми ленками. Поэтому при трансформации их промеров использовались оценки наклона линий регрессий, полученные для тупорылых ленков.

Кроме пластических, в данной работе было исследовано несколько меристических признаков — число жаберных тычинок, позвонков и пилорических придатков. Поскольку результаты подсчета меристических признаков во многом зависят от того, какие методики были использованы и какие признаки принимались во внимание, считаем необходимым вкратце описать наш способ обработки этой группы признаков.

Для подсчета жаберных тычинок первая левая жаберная дужка с помощью тонких ножниц отделялась от остальных, расправлялась на куске картона и затем подсушивалась в течении нескольких часов. По нашему опыту, такая предварительная подготовка материала практически исключает ошибку при подсчете жаберных тычинок, поскольку после нее даже зачаточные тычинки становятся ясно видимы. Для подсчета числа позвонков осевой скелет рыб, после выдерживания рыб в горячей воде в течении нескольких минут, очищался

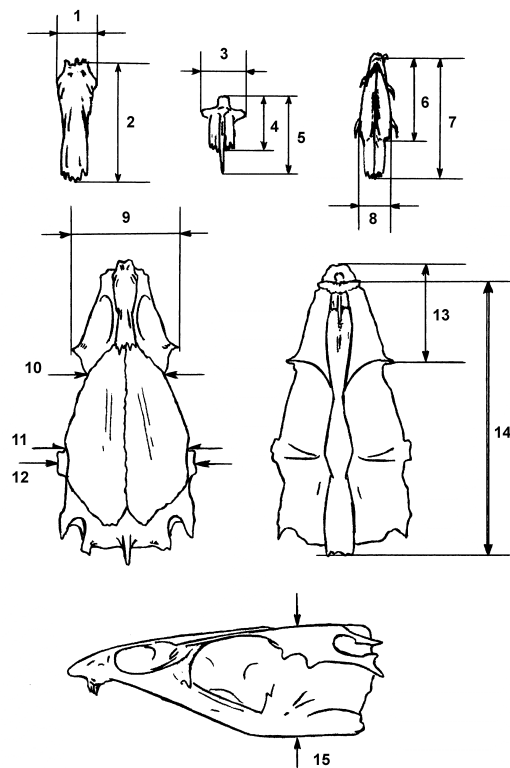


Рис. 3. Схема промеров супраэтноида (supraethmoideum), сошника (vomer), язычной кости (glossohyale) и черепа ленокв

от мяса и высушивался. При подсчете позвонков их разделяли на три типа: туловищные (с парными нижними отростками), переходные (парные нижние отростки соединены перемычкой) и хвостовые (нижние отростки сомкнуты, образуя нижнюю, гемальную дугу) позвонки. В число последних уростиль не включали. Подсчет числа пилорических придатков производился путем удаления их один за другим от стенки кишечника рыб. Перед этим кишечника выдерживались в формалине в течении нескольких дней. По нашим данным, число пилорических придатков у ленокв достигает своего максимального значения уже на самых ранних стадиях онтогенеза: сеголетки ленокв, отловленные в октябре-ноябре, имеют

то же число пилорических придатков, что и взрослые особи. Поэтому материалом для исследования данного признака послужили преимущественно младшие возрастные группы ленокв (годовики-трехгодовики).

Остеологические признаки изучали только на свежем материале. Для очистки костей и черепной коробки головы ленокв выдерживались непродолжительное время в горячей воде. Отпрепарированные черепа и кости до измерений хранились в 30% изопропиловом спирте. Схема промеров черепа и костей ленокв дана на рис. 3.

Все измерения выполнены с помощью штангенциркуля. Семь промеров черепной коробки и восемь измерений трех костей (рис. 3) сделаны для каждой из 163 изученных особей двух форм ленокв: 18 острорылых и 49 тупорылых ленокв из бассейна Уссури и Амура, 96 тупорылых ленокв из бассейна Японского моря. Для 4 тупорылых ленокв из бассейна р. Лена, 38 острорылых ленокв из бассейна р. Енисей и 1 из оз. Маркаколь из коллекций ЗИНа часть промеров выполнить не удалось из-за фрагментарной сохранности материала. Также не удалось проанализировать по полному набору промеров четыре фиксированные солью головы острорылых ленокв из оз. Маркаколь, поскольку при обработке их горячей водой (для очистки черепа от мяса) наблюдалась сильная деформация этмоидальной части черепа.

В анализе были использованы следующие индексы, характеризующие форму отдельных костей или черепа в целом: $SethW=1/2$ (отношение промеров 1 и 2, выраженное в %); $Vw1=3/5$; $Vw2=3/4$; $V1_2=4/5$; $Gw1=8/7$; $Gw2=8/6$; $G1_2=6/7$; $EthL=13/14$; $EthW1=9/14$; $EthW2=10/14$; $SphW1=11/14$; $SphW2=12/14$; $SphH2=15/14$; $Set_L=2/14$; $Set_W=1/14$; $V1_L=5/14$; $V2_L=4/14$; $V_W=3/14$; $G1_L=7/14$; $G2_L=6/14$; $G_W=8/14$ (см. рис. 3).

Статистическая обработка всех данных, кроме специально оговоренных случаев, осуществлена с помощью пакета Statistica 5.5 — StatSoft, Inc., USA. Особенности статистического анализа морфологического материала будут описаны по мере изложения полученных результатов.

Глава 3. Результаты

3.1. Филогенетические связи ленков по данным анализа изменчивости митохондриальной ДНК

3.1.1. Рестрикционный анализ полного митохондриального генома ленков и представителей других родов лососевых рыб

При обработке мтДНК различных представителей лососевых рыб шестнадцатью рестриктазами, пятнадцать из них продуцировали полиморфные варианты расщепления (табл. 5). Используемые рестриктазы разрезали мтДНК в среднем на 57 фрагментов. Таким образом, было проанализировано примерно 340 нуклеотидных пар для каждой из изученных особей, что составляло около 2% от общего размера их митохондриального генома.

В целом, среди представителей 10 видов лососевых рыб было идентифицировано 28 композитных генотипов (мтДНК гаплотипов) (табл. 6). Каждый из них характеризовался уникальным набором вариантов расщепления мтДНК рестриктазами. Эти 28 гаплотипов естественным образом распались на 11 групп (рис. 4). Четыре группы представлены единственным гаплотипом — ТАЙ, САХ, МИК и КИЖ. Остальные семь групп состоят из нескольких, сходных между собой гаплотипов, средний уровень нуклеотидных различий которых не превышает 1%. Между гаплотипами из разных групп уровень нуклеотидных различий более существенен — не менее 2-3% (табл. 7).

Как правило, каждый из изученных видов лососевых рыб имел единственный, присущий только этому виду, набор гаплотипов. Исключение составили два случая. Во-первых, обнаруженные у ленков гаплотипы разбились на две хорошо выраженные группы. Один набор гаплотипов выявлен только у тупорылых ленков — гаплотипы ТА1-3, ТС1-2. У острорылых ленков найден другой, достаточно резко отличающийся от первого, набор гаплотипов — ОС1-4. Во-вторых, у нескольких особей тупорылых ленков и сибирского тайменя из бассейна оз. Ханка был обнаружен «чужой» гаплотип — гаплотип ОС1, характерный для линии острорылых ленков. Судя по всему, этот гаплотип перешел от острорылых ленков к тупорылым ленкам и тайменю в недалеком прошлом в результате интрогрессивной гибридизации. В этой же локальности был обнаружен гибрид между тупорылым ленком и тайменем. Эта особь обладала промежуточными морфологическими характеристиками, но имела ТАЙ гаплотип мтДНК. При анализе выборок из других участков совместного обитания ленков и сибирского тайменя подобной картины не обнаружено.

К выявленным у ленков гаплотипам (ТА1-3, ТС1-2, ОС1-4) наиболее близким оказался гаплотип, обнаруженный у сибирского тайменя рода *Hucho* (ТАЙ). Уровень

Наборы фрагментов, полученные в результате обработки мтДНК лососевых рыб 16 рестриктазами

Рестриктаза	Вариант	Размеры фрагментов (в тысячах пар нуклеотидов)					Сумма
<i>Bam</i> HI	A	16,7*					16,7
	B	11,9	3,55	1,2			16,65
	C	10,3	5,0	1,4			16,7
	D	12,7	4,0				16,7
	E	10,5	5,0	1,2			16,7
	F	9,2	7,0	0,5			16,7
	G	9,2	6,4	0,6	0,5		16,7
	H	14,2	2,44				16,64
<i>Bgl</i> I	A	14,0	2,6				16,6
	B	7,62	6,8	2,6			17,02
	C	6,8	6,0	2,6	1,6		17,0
	D	11,2	3,0	2,6			16,8
	E	6,6	5,5	4,7			16,8
	F	11,6	5,2				16,8
	G	6,8	5,5	4,45			16,75
	H	5,5	4,5	4,45	2,3		16,75
	I	4,5	4,45	4,0	2,3	1,53	16,78
	K	11,0	4,45	1,32			16,77
L	10,0	6,8				16,8	
<i>Bgl</i> II	A	16,7*					16,7
	B	15,4	1,24				16,64
	C	10,0	7,4				17,4
	D	10,4	6,6				17,0
	E	6,6	6,3	4,1			17,0
	F	16,0	0,7				16,7
	G	12,1	4,7				16,8
	H	12,1	3,5	1,2			16,8
	I	9,6	3,5	2,5	1,2		16,8
	K	10,7	6,0				16,7
L	10,7	3,5	2,5			16,7	
<i>Cfr</i> 42I (<i>Sac</i> II)	A	12,8	2,1	1,8			16,7
<i>Eco</i> RI	A	8,1	7,8	0,76			16,66
	B	8,6	8,1				16,7
	C	7,8	4,05	4,05	0,76		16,66
	D	8,6	4,05	4,05			16,7
	E	12,7	4,05				16,75
<i>Eco</i> 32I (<i>Eco</i> RV)	A	8,0	3,8	3,4	1,08		16,28
	B	10,6	3,4	1,08			15,08
	C	8,65	3,8	3,4			15,85
	D	10,3	3,4	0,96	0,65		15,31
	E	11,2	1,8	1,2	0,8		15,0
	F	12,7	1,5	0,8			15,0
	G	13,4	1,2	0,8			15,4
	H	16,0	0,8				16,8
I	8,15	6,9	0,8			15,85	
K	14,1	1,0	0,8			15,9	
L	11,7	2,94	0,8			15,44	

Таблица 5 (продолжение)

Рестрик-таза	Вариант	Размеры фрагментов (в тысячах пар нуклеотидов)						Сумма		
	M	7,95	3,23	2,8	1,15	0,8	15,93			
	N	10,2	4,5	0,8			15,5			
<i>Eco</i> 811 (<i>Sau</i> I)	A	8,05	4,7	2,0	1,35		16,1			
	B	8,05	6,05	2,0			16,1			
	C	12,8	2,0	1,35			16,15			
	D	14,2	2,0				16,2			
	E	7,4	3,5	2,8	2,0		15,7			
	F	9,6	3,5	2,43	0,8		16,33			
	G	11,2	3,5	2,0			16,7			
	H	13,2	3,5				16,7			
	I	11,2	2,15	2,0	1,4		16,75			
<i>Eco</i> 911 (<i>Bst</i> EII)	A	6,3	5,7	4,4	0,6		17,0			
	B	10,1	6,3	0,6			17,0			
	C	9,1	6,3	0,7	0,7	0,6	17,4			
	D	6,1	5,86	3,3	1,2	0,6	17,06			
	E	11,8	3,3	1,2	0,6		16,9			
	F	9,1	4,6	2,3	0,6		16,6			
	G	13,8	2,6	0,6			17,0			
	H	16,2	0,6				16,8			
	I	6,0	4,6	2,6	1,7	1,3	0,6	16,8		
	K	7,1	4,6	3,1	1,7			16,5		
	L	4,6	4,0	3,3	2,9	1,3	1,0	17,1		
	<i>Eco</i> 1051 (<i>Sna</i> BI)	A	11,9	5,0				16,9		
B		8,5	5,0	1,43	1,1	0,5	16,53			
C		8,5	5,0	2,57	0,5		16,57			
D		6,8	5,83	3,7	0,5		16,83			
E		5,83	3,7	2,9	2,0	1,43	0,5	16,36		
F		8,2	5,83	2,0	0,5		16,53			
G		5,65	4,31	4,13	2,0	0,5		16,59		
H		5,83	4,46	2,57	2,0	1,15	0,5	16,51		
I		8,5	4,46	2,0	1,15	0,5		16,61		
<i>Hinc</i> II	A	4,93	3,55	3,33	3,33	0,76	0,6	16,5		
	B	4,93	3,55	3,33	1,74	1,74	0,76	0,6	16,65	
	C	5,51	3,33	3,33	3,23	0,76	0,6		16,76	
	D	4,1	3,0	2,75	2,55	0,93	0,85	0,76	0,6	15,54
	E	4,1	3,1	2,55	1,75	1,3	0,93	0,76	0,6	15,09
	F	4,1	3,1	3,0	2,55	0,93	0,76	0,6		15,04
	G	3,86	3,86	3,44	3,25	0,93	0,85	0,76		16,95
	H	5,6	4,1	3,6	2,75	0,93				16,98
	I	4,8	2,75	2,45	2,42	1,1	0,93			14,45
	K	4,2	3,6	3,4	2,55	1,8	0,85			16,4
	L	4,2	3,4	2,75	2,55	1,8	0,93	0,85		16,48
	M	4,0	3,28	3,28	2,3	1,52	0,76	0,63		15,77
	N	3,8	3,28	2,85	2,85	1,7	1,28	0,63		16,39
	<i>Hind</i> III	A	8,8	3,5	2,3	1,8	0,3			16,7
B		8,8	3,5	1,8	1,21	1,1	0,3		16,71	
C		5,0	3,8	3,5	1,8	1,21	1,1	0,3	16,71	
D		5,0	3,8	3,5	2,3	1,39	0,41	0,3	16,7	
E		6,6	3,5	2,2	1,8	1,21	1,1	0,3	16,71	

Таблица 5 (продолжение)

Рестрик-таза	Вариант	Размеры фрагментов (в тысячах пар нуклеотидов)								Сумма
<i>Nco</i> I	F	6,6	3,5	2,3	2,2	1,8	0,3			16,7
	G	3,8	3,5	2,8	2,3	2,2	1,8	0,3		16,7
	H	5,0	3,5	2,3	2,2	1,8	1,4	0,3	0,2	16,7
	A	8,3	4,4	2,7	1,5					16,9
	B	8,3	4,4	4,2						16,9
	C	8,3	4,4	2,7	0,9	0,6				16,9
	D	7,0	6,4	1,7	1,05	0,8				16,95
	E	8,3	4,4	3,65	0,73					17,08
	F	7,75	5,73	2,7	0,66					16,84
<i>Pvu</i> II	G	5,73	3,65	2,75	2,7	1,24	0,66			16,73
	H	8,3	4,0	3,65	0,66					16,61
	I	14,8	1,24	0,66						16,7
	K	8,3	7,75	0,66						16,71
	A	9,33	3,4	2,4	1,4					16,53
	B	6,8	3,4	2,6	2,4	1,4				16,6
	C	6,8	6,0	3,9						16,7
	D	9,33	6,0	1,4						16,73
	E	8,6	3,4	2,6	1,4	0,8				16,8
F	10,6	3,4	2,6						16,6	
<i>Pst</i> I	G	6,8	4,8	2,6	2,4					16,6
	H	6,8	3,4	2,6	2,4	1,4				16,6
	I	6,8	4,8	2,4	2,3	0,3				16,6
	K	6,8	3,4	2,4	2,3	1,4	0,3			16,6
	A	16,7*								16,7
	B	12,9	3,8							16,7
	C	12,6	4,1							16,7
	D	10,5	4,1	1,7	0,4					16,7
	E	15,6	1,2							16,8
F	14,7	2,1							16,8	
<i>Sca</i> I	G	11,8	2,9	2,1						16,8
	H	10,5	4,1	2,1						16,7
	A	6,4	5,7	5,2						17,3
	B	6,8	4,7	4,2	1,3					17,0
	C	11,4	5,7							17,1
	D	5,2	4,85	4,7	1,9	0,3				16,95
	E	6,0	5,7	5,2	0,4					17,3
	F	6,6	5,3	4,7	0,3					16,9
	G	11,7	5,0							16,7
<i>Xba</i> I	H	5,2	5,0	5,0	0,8	0,6				16,6
	I	4,7	4,5	3,5	1,3	1,1	1,0			16,1
	K	8,7	6,9							15,6
	L	10,6	6,4							17,0
	M	10,6	3,0	1,65	1,3					16,55
	N	5,6	4,8	4,7	1,3	0,5				16,9
	A	9,9	3,5	3,3	0,2					16,9
	B	9,9	3,7	3,3						16,9
	C	13,5	3,3							16,8
D	7,6	6,0	3,3						16,9	
E	5,1	4,7	3,7	3,3					16,8	

Таблица 5 (окончание)

Рестрик-таза	Вариант	Размеры фрагментов (в тысячах пар нуклеотидов)						Сумма
	F	5,1	3,7	3,3	2,5	1,55	0,73	16,88
	G	7,6	3,7	3,3	1,55	0,73		16,88
	H	5,1	3,7	3,3	2,5	2,3		16,9
	I	7,6	3,7	3,3	2,3			16,9

* Один сайт узнавания.

Таблица 6.

Гаплотипы, обнаруженные среди изученных таксонов лососевых рыб

Виды	Гаплотипы мтДНК	Составной генотип*																
		A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
<i>B. lenok</i>	TA1	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A		
	TA2	A	A	B	A	A	B	B	A	A	B	A	A	A	A	B	A	
	TA3	A	A	B	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A	A	A	B	
	TC1	A	A	A	A	A	A	B	A	A	B	A	A	B	A	C	A	
	TC2	A	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A	B	A	C	A
	OC1	A	B	A	A	A	C	A	B	A	A	B	B	B	A	D	C	
	OC2	A	C	A	A	A	C	A	B	A	A	B	B	B	A	D	C	
	OC3	A	B	A	A	A	C	A	B	A	B	B	B	B	A	D	C	
<i>H. taimen</i>	OC4	A	B	A	A	A	C	A	B	A	A	C	B	A	A	D	C	
	TAЙ	A	D	A	A	A	D	A	C	A	C	A	C	C	B	E	B	
<i>S. leucomaenis</i>	КУ1	B	E	C	A	B	E	C	E	B	D	C	D	D	C	F	D	
	КУ2	B	E	C	A	B	F	C	D	B	D	C	D	D	C	F	D	
<i>S. malma</i>	МА1	A	F	D	A	B	G	D	F	C	F	A	D	E	C	G	C	
	МА2	A	F	E	A	B	G	D	F	C	F	A	D	E	C	G	C	
	МА3	A	F	D	A	B	G	D	F	C	E	A	D	E	C	G	C	
<i>P. perryi</i>	САХ	C	G	F	A	A	H	E	G	D	G	D	E	F	B	H	E	
	МИК	D	H	G	A	C	I	F	H	E	H	E	F	G	D	I	F	
<i>Parasalmo mykiss</i>	КИЖ	D	I	H	A	C	K	G	I	F	I	F	G	G	E	K	G	
	СИ1	E	K	H	A	E	L	D	H	G	L	G	H	H	A	L	F	
<i>O. kisutch</i>	СИ2	E	K	I	A	E	L	D	H	G	L	G	H	H	A	L	F	
	СИ3	E	K	I	A	E	L	D	H	G	K	G	H	H	A	L	F	
	СИ4	E	K	H	A	E	L	D	H	G	K	G	H	H	A	L	F	
	КЕ1	F	G	K	A	C	M	H	K	H	M	H	I	I	F	M	I	
<i>O. keta</i>	КЕ2	F	G	K	A	C	M	G	K	H	M	H	I	I	F	M	I	
	КЕ3	F	G	K	A	D	M	G	K	H	M	H	I	I	F	M	I	
	КЕ4	G	G	K	A	C	M	H	K	H	M	H	I	I	F	M	H	
<i>O. gorbuscha</i>	ГО1	H	G	L	A	C	N	I	L	I	N	H	K	K	G	N	I	
	ГО2	H	L	L	A	C	N	I	L	I	N	H	K	K	H	N	I	

* Заглавными буквами обозначены варианты расщепления мтДНК, полученные при её обработке рестриктазами (слева направо) *Bam*H I, *Bgl* I, *Bgl* II, *Cfr* 42I, *Eco* RI, *Eco* 32I, *Eco* 81I, *Eco* 91I, *Eco* 105I, *Hinc* II, *Hind* III, *Nco* I, *Pvu* II, *Pst* I, *Sca* I и *Xba* I. Обозначение одними и теми же буквами наборов фрагментов мтДНК, полученных при обработке разными рестриктазами, не означает сходства этих вариантов расщепления (см. табл. 5).

генетических различий между гаплотипами ленков и сибирского тайменя составил 3,1% (табл. 7). В два с лишним раза более высокий уровень дивергенции наблюдается при сравнении гаплотипов ленков и сибирского тайменя с гаплотипами гольцов *Salvelinus* (КУ1-2, МА1-3 — в среднем, 6,9%) или сахалинского тайменя *Parahucho* (САХ — в среднем, 6,8%). В свою очередь, гаплотипы ленков и сибирского тайменя, а также гаплотипы гольцов удалены от гаплотипов, найденных у тихоокеанских форелей *Parasalmo* (МИК) и лососей *Oncorhynchus* (КИЖ, СИ1-4, КЕ1-3 и ГО1-2), в еще большей степени. Уровень

Таблица 7.

Усредненные оценки нуклеотидных различий (в %) между (ниже диагонали) и внутри (по диагонали) одиннадцати групп гаплотипов, выявленных у представителей 10 таксонов лососевых рыб

Группы гаплотипов	Усредненные оценки нуклеотидных различий (в %) между (ниже диагонали) и внутри (по диагонали) одиннадцати групп гаплотипов, выявленных у представителей 10 таксонов лососевых рыб										
	ТА1-3, ТС1-2	ОС1-4	ТАЙ	КУ1-2	МА1-3	САХ	МИК	КИЖ	СИ1-4	КЕ1-3	ГО1-2
1) ТА1-3, ТС1-2	0,76										
2) ОС1-4	2,24	0,34									
3) ТАЙ	2,97	3,22									
4) КУ1-2	8,01	6,24	8,19	0,38							
5) МА1-3	6,12	6,15	6,82	3,85	0,21						
6) САХ	7,08	6,73	6,54	7,65	7,12						
7) МИК	9,04	8,24	9,41	7,29	8,79	6,86					
8) КИЖ	8,19	9,06	8,35	9,19	8,22	6,44	3,27				
9) СИ1-4	7,25	7,69	8,95	7,60	6,88	5,98	5,15	4,70	0,20		
10) КЕ1-3	9,33	9,36	9,41	9,55	8,91	7,10	5,78	4,70	6,80	0,28	
11) ГО1-2	7,95	7,65	9,00	8,09	8,21	7,63	6,11	5,39	6,00	3,38	0,30

генетических отличий между гаплотипами ленков и сибирского тайменя, с одной стороны, и гаплотипами тихоокеанских форелей и лососей, с другой, составляет в среднем 8,6%. Нуклеотидный состав гаплотипов гольцов и тихоокеанских форелей и лососей в среднем различается по 8,3% нуклеотидных позиций. Как видно из табл. 7, единственный гаплотип, обнаруженный у сахалинского тайменя, примерно в равной мере удален как от гаплотипов ленков и сибирского тайменя, так и от гаплотипов тихоокеанских форелей и лососей (в среднем, 6,8% нуклеотидных различий в обоих вариантах сравнения). Несколько больший уровень отличий выявляется при его сравнении с гаплотипами гольцов (в среднем, 7,4%).

В результате, на фенограмме отличий нуклеотидных последовательностей гаплотипов лососевых рыб (рис. 4) формируются два хорошо выраженных кластера. Первый составляют гаплотипы ленков, сибирского тайменя и гольцов. В состав второго входят гаплотипы тихоокеанских форелей и лососей. Поскольку гаплотип САХ сахалинского тайменя примерно в равной мере удален от гаплотипов ленков и сибирского тайменя или гаплотипов тихоокеанских форелей и лососей, то его положение на фенограмме нельзя признать определенным. При построении методом UPGMA фенограммы различий всех 28 выявленных гаплотипов он формирует единый кластер с гаплотипами тихоокеанских форелей и лососей. Однако если тем же методом построить фенограмму по усредненным данным из табл. 7, то гаплотип САХ окажется внутри кластера ленков, сибирского тайменя и гольцов. При этом он формирует один кластер с гаплотипами ленков и сибирского тайменя, а гаплотипы гольцов по отношению к ним занимают внешнюю позицию (рис. 5).

Для оценки устойчивости (статистической значимости) порядка кластеризации гаплотипов на UPGMA фенограмме был использован метод бутстрэпа (Felsensten, 1985: см. раздел МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ). При этом было установлено следующее.

Внутри 6 групп, состоящих из более чем двух гаплотипов, устойчивого порядка кластеризации, как правило, не наблюдалось. Причиной тому является небольшой уровень отличий гаплотипов между собой внутри той или иной группы. С другой стороны, само существование тех или иных групп не вызывает сомнения, поскольку эти группировки образовывались в 98-100 из 100 циклов бутстрэпа (рис. 4). Столь же высокой (или близкой к тому) оказалась воспроизводимость порядка кластеризации групп гаплотипов, различающихся на уровне 2-4% различий нуклеотидных последовательностей ДНК. Эти кластеры состояли из групп гаплотипов тупорылых и острорылых ленков (в 86 случаях из 100 циклов бутстрэпа), ленков и сибирского тайменя (во всех 100 циклах), двух видов гольцов (в 88 из 100 циклов), микижи и кижуча (в 99 из 100 циклов), кеты и горбуши (во всех 100 циклах).

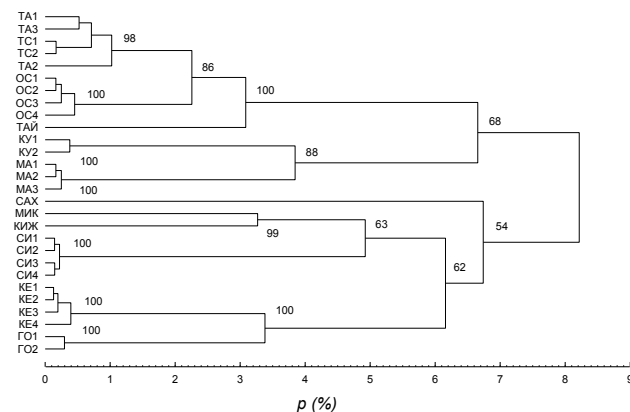


Рис. 4. UPGMA-фенограмма различий мтДНК гаплотипов, выявленных у различных представителей 6 родов лососевых рыб. Числа в узлах ветвления — доля бутстрэп-повторов, в которых данная группировка была монофилетичной. Шкала — доля различающихся нуклеотидных позиций в последовательностях мтДНК (p).

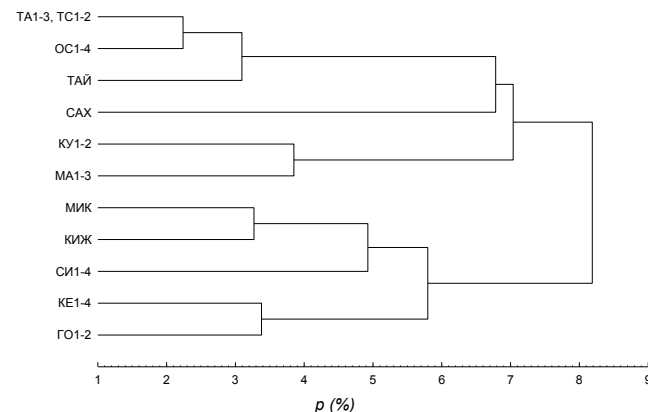


Рис. 5. UPGMA -фенограмма различий мтДНК гаплотипов, построенная по данным табл. 7

С ростом уровня различий нуклеотидных последовательностей мтДНК, повторяемость кластеризации на UPGMA фенограмме заметно снижается. На уровне 5-7% дивергенции три основных кластера (гаплотипы, найденные у ленков, сибирского тайменя и гольцов; микижи, кижуча и симы; а также тихоокеанских форелей и лососей в целом) воспроизводились уже лишь в 62-68 из 100 циклов бутстрэпа (рис. 4). Вследствие чего статистическую достоверность кластеризации на этом уровне различий нельзя признать

высокой. Положение гаплотипа САХ сахалинского тайменя оказалось еще более неопределенным. В 54 из 100 циклов бутстрэпа он присоединялся к группе гаплотипов тихоокеанских форелей и лососей, а в остальных 46 случаях входил в состав группировки гаплотипов ленков, сибирского тайменя и гольцов.

Таким образом, по отношению к остальным мтДНК гаплотипами лососевых рыб, фенетическую позицию мтДНК гаплотипов ленков можно представить в следующем виде.

1. Наиболее сходным с ними является гаплотип ТАЙ обнаруженный у тайменя *Hucho*. Уровень генетической дивергенции внутри этого кластера сравнительно мал и не превышает уровня дивергенции гаплотипов двух видов гольцов.

2. Затем к данной группировке примыкают гаплотипы гольцов *Salvelinus*. При этом уровень генетических отличий между этими двумя кластерами в два с лишним раза выше максимального уровня генетической дивергенции внутри кластера гаплотипов ленков и тайменя *Hucho*.

3. МтДНК гаплотипы тихоокеанских форелей *Parasalmo* и лососей *Oncorhynchus* образуют отдельную группу и занимают внешнее, относительно кластера гаплотипов ленков *Brachymystax*, тайменя *Hucho* и гольцов *Salvelinus*, положение. Уровень генетической дивергенции внутри группы гаплотипов тихоокеанских форелей и лососей оказался наиболее высок и сравним с уровнем различий между гаплотипами ленков и тайменя *Hucho*, с одной стороны, и гаплотипами гольцов, с другой.

4. Гаплотип САХ тайменя *Parahucho* удален от гаплотипов ленков и тайменя *Hucho* примерно в той же степени, что и гаплотипы гольцов *Salvelinus*. Однако этот гаплотип одновременно проявляет вполне очевидное сходство и с гаплотипами тихоокеанских форелей и лососей. В связи с чем, однозначно определить его позицию на основе полученных нами данных не представляется возможным.

После того, как результаты данного исследования были направлены в печать и опубликованы (Shedko et al., 1996), появился ряд материалов, позволяющих уточнить филогенетическую позицию мтДНК не только сахалинского тайменя, но и лососей *Salmo*. М. Мацуда с соавторами (Matsuda M., Oshiro T., Kobayashi T., Ueshima R., Yonekawa H., Sakaizumi M.) к 1995 г. определили полную нуклеотидную последовательность митохондриального гена цитохрома b у сахалинского тайменя, кунджи, ручьевой форели, кумжи, микижи и симы (размер этого гена составляет 1140 пар нуклеотидов, что равняется примерно 7% от всего митохондриального генома лососевых рыб). К сожалению, полученные ими результаты М. Мацуда с соавторами по каким-то причинам так и не опубликовали (М. Мацуда — личное сообщение). Однако информация о нуклеотидных

последовательностях этого гена была помещена ими в общедоступные генетические базы данных (GenBank, EMBL и DDBJ). Недавно в тех же базах данных появилась информация (Park et al., 2000) о полных нуклеотидных последовательностях этого гена у кеты и ленка. Кроме того, к настоящему времени удалось выяснить нуклеотидную последовательность всего митохондриального генома у атлантического лосося (Hurst et al., 1999). Таким образом, оказалось возможным на основе этих данных оценить вероятные филогенетические взаимоотношения мтДНК представителей всех основных линий Salmoninae — *Brachymystax*, *Parahucho*, *Salvelinus*, *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*. Результаты обработки этих материалов представлены в следующем разделе.

3.1.2. Анализ данных по нуклеотидным последовательностям митохондриального гена цитохрома b

Согласно проведенному анализу, в гене цитохрома b лососевых рыб подсемейства Salmoninae 303 из 1140 нуклеотидных позиций были подвержены вариации. Как оказалось, подавляющее большинство нуклеотидных замещений локализовалось в третьей позиции кодонов (267 из 303 — табл. 8). Лишь 2 нуклеотидные замены найдены во второй позиции кодонов (обе у симы). На первую позицию кодонов пришлось 34 нуклеотидные замены. В 100 нуклеотидных позициях мутационные замены были обнаружены лишь у одного из изученных таксонов Salmoninae. Филогенетической информации эти замещения не несли. В 203 нуклеотидных позициях мутационные замены наблюдались у двух и более видов лососевых рыб и, соответственно, были филогенетически значимыми.

Среди видов Salmoninae наименьший уровень различий в нуклеотидных последовательностях гена цитохрома b наблюдался при сравнении гаплотипов семги и кумжи, наибольший — симы и ленка (66 и 157 нуклеотидных замен, соответственно — табл. 9). При сравнениях на межродовом уровне наиболее сходными оказались гаплотипы тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и тихоокеанских форелей *Parasalmo* ($\bar{p} = 8,9 \pm 0,8\%$). Чуть более высокий уровень дивергенции наблюдался при попарном сравнении гаплотипов гена цитохрома b представителей родов *Parahucho*, *Salvelinus* и *Salmo* ($\bar{p} = 11,0 - 11,2\%$). К последней группе тяготел и гаплотип ленка *Brachymystax* ($\bar{p} = 11,0 - 12,7\%$). Наибольший уровень отличий выявлялся тогда, когда в попарных межродовых сравнениях участвовали гаплотипы тихоокеанских лососей и форелей ($\bar{p} = 12,1 - 12,8\%$).

Аминокислотные последовательности белка цитохрома b у карповых и тресковых рыб, с одной стороны, и лососевых, с другой, различались достаточно резко — по 31-47

Таблица 8.

Нуклеотидный состав и число переменных сайтов в гене цитохром *b* мтДНК лососевых рыб (Salmoninae)

	Положение кодона			
	1	2	3	1—3
Встречаемость нуклеотидов (%)				
Т	23,7	40,0	23,1	28,9
С	25,6	26,3	40,5	30,8
А	23,4	19,8	31,1	24,8
G	27,3	13,9	5,3	15,5
Общее число нуклеотидных позиций	380	380	380	1140
Из них —				
1) стабильных:	346	378	113	837
2) с уникальными заменами (у одного из гаплотипов):	18	2	80	100
3) варьирующих у 2-х и более гаплотипов:	16	—	187	203

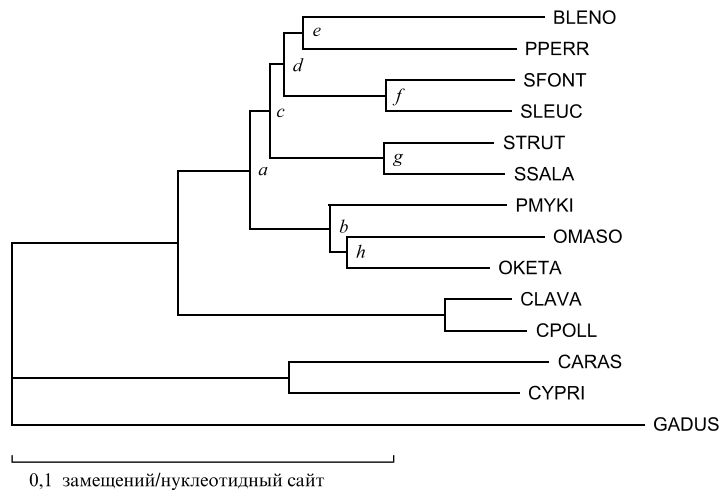
позициям (последовательности были восстановлены при использовании утилиты nuc2rpn из пакета MOLPHY). У различных представителей Salmonidae последовательности цитохрома *b*, как правило, отличались лишь 1-5 аминокислотными остатками. Исключение составили виды тихоокеанских лососей и форелей. Цитохром *b* микижи и кеты отличался от цитохрома *b* видов Coregoninae и представителей остальных родов Salmoninae по 3-7 аминокислотным сайтам. Еще больше отличался этот белок у симы: от цитохрома *b* микижи и кеты — по 7-8, а от остальных видов Salmonidae — по 11-14 аминокислотным позициям. Тест относительной скорости показал, что скорость накопления несинонимичных мутаций в линии, ведущей к гаплотипу OMASO, была достоверно выше ($P = 0,002-0,012$), чем в линиях остальных гаплотипов лососевых рыб, гомогенных в этом отношении (использовалась программа RRTree). Проверка же скорости накопления синонимичных замен показала достоверное ($P = 0,033$) отклонение только для пары сравнения BLENO — PPERR (она была повышенной в линии, ведущей к последнему гаплотипу). При одновременном рассмотрении обоих типов замещений (использовалась программа PHYLTEST) каких-либо значимых отклонений в скорости их накопления в разных линиях гаплотипов Salmoninae выявлено не было.

NJ дерево, построенное на основе матрицы оценок дистанций *p*, демонстрирует разделение гаплотипов гена цитохрома *b* представителей Salmonidae на два отчетливо выраженных кластера (рис. 6). Один из них составляют гаплотипы сиговых рыб Coregoninae, а другой — собственно лососевых Salmoninae. Внутри последних наблюдается последовательный порядок ветвления, выделяющий сначала группу гаплотипов *Parasalmo* и

Таблица 9.
Число нуклеотидных различий между гаплотипами цитохрома *b* лососевых и других видов рыб (выше диагонали — по типу транзаций, ниже — трансверсий)

Гаплотипы:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. GADUS	—	145	149	157	156	159	164	162	167	158	160	161	162	169
2. CARAS	136	—	100	142	141	130	138	142	146	142	144	135	142	140
3. CYPRI	136	34	—	131	134	122	128	123	128	129	126	123	127	129
4. CLAVA	123	119	123	—	36	120	127	123	129	112	120	125	129	126
5. CPOLL	122	120	124	7	—	127	128	125	122	116	120	126	131	128
6. BLENO	122	118	122	49	52	—	95	104	99	113	123	109	119	102
7. PPERR	118	120	122	61	64	30	—	90	90	92	102	102	106	107
8. SFONT	116	122	128	55	58	32	36	—	56	89	100	94	107	112
9. SLEUC	116	124	132	59	64	34	34	16	—	85	99	96	104	99
10. STRUT	118	126	130	57	60	28	30	36	36	—	51	100	104	97
11. SSALA	111	121	127	50	53	25	31	31	31	15	—	102	113	103
12. PMYKI	113	113	127	50	53	37	43	43	45	45	36	—	88	65
13. OMASO	122	120	128	55	58	38	44	42	42	38	35	27	—	75
14. OKETA	118	120	126	49	52	32	34	36	36	34	29	23	20	—

Таблица 10.

Рис. 6. NJ дерево гаплотипов гена цитохрома *b* лососевых и других видов рыб

Oncorhynchus, позже — группы гаплотипов видов *Salmo* и *Salvelinus*, и, наконец, в числе последних — гаплотипы представителей *Parahucho* и *Brachymystax*. Проверка достоверности узлов ветвления полученного NJ дерева с использованием бутстрэп-анализа выявила следующее. На высоком уровне значимости подтвердилось существование кластера, включающего в себя гаплотипы всех изученных представителей Salmoninae (табл. 10). Столь же достоверно выглядели кластеры тихоокеанских лососей и форелей (PMYKI+OMASO+OKETA), лососей *Salmo* (STRUT+SSALA) и гольцов *Salvelinus* (SFONT+SLEUC). В 597 из 1000 циклов бутстрэпа воспроизводился кластер, объединяющий гаплотипы представителей родов *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и *Brachymystax*. Однако все остальные узлы ветвления NJ дерева в части, касающейся гаплотипов Salmoninae, оказались крайне неустойчивыми. В связи с этим, внутри Salmoninae, на родовом уровне, достоверными можно признать лишь следующие ассоциации: (1) кластер гаплотипов *Parasalmo* и *Oncorhynchus* и (2) кластер гаплотипов видов *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и *Brachymystax*.

Как видно из табл. 9, у лососей Salmoninae количество нуклеотидных замен по типу транзиций (Ts) в гене цитохрома *b* чрезвычайно велико. Судя по тому, что число транзиций при попарном сравнении гаплотипов внутри этого подсемейства лишь немногим менее такого при их сравнении не только с гаплотипами сиговых, но и таксономически еще более удаленных от них видов карповых и тресковых рыб, количество транзиций внутри

Бутстрэп-оценки (в %) достоверности узлов ветвлений на филогенетических деревьях гаплотипов цитохрома *b* лососевых рыб

Метод реконструкции филогении	Узлы ветвлений (см. рис. 6)										
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>d*</i>	<i>e</i>	<i>e*</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>	<i>h*</i>
NJ; Ts и Tv	99	100	60	—	—	—	—	100	100	51	—
NJ; только Tv	95	91	89	—	—	—	—	100	91	59	—
UPGMA; Ts и Tv	100	100	69	—	—	—	—	100	100	—	75
UPGMA; только Tv	100	93	66	—	55	—	59	100	98	69	—
ML	88	90	88	56	—	55	—	100	100	—	54
MP; вес Tv:Ts = 1:1	94	98	—	—	—	—	—	100	100	—	56
MP; вес Tv:Ts = 1:2	97	92	—	—	—	—	—	100	100	57	—
MP; вес Tv:Ts = 1:4	75	69	—	—	—	—	—	100	99	—	—

Примечания: "—" - данный узел воспроизводился в менее чем 50% реплик бутстрэпа; *d**, *e**, *h** - узлы ветвлений для кластеров (PPERR+BLENO+STRUT+SSALA), (BLENO+STRUT+SSALA) и (PMYKI+OKETA), соответственно.

Salmoninae близко к своему максимально возможному верхнему пределу. Это означает, что у различных видов Salmoninae в одной и той же нуклеотидной позиции гена цитохрома *b* происходили множественные замещения. Вполне очевидно, что из-за своей неоднократности эти замены имеют малый филогенетический вес. Напротив, как видно из данных той же таблицы, при сравнении гаплотипов у представителей все более и более таксономически удаленных групп рыб количество замен по типу трансверсий (Tv) постепенно увеличивается. Поэтому можно было предполагать, что использование для расчета дистанций и построения NJ дерева мутационных замен только по типу трансверсий позволит получить более достоверные результаты, чем при одновременном рассмотрении как транзиций, так и трансверсий.

Исключение из анализа транзиций не привело к принципиальному изменению общей топологии NJ дерева:

(outgroup, ((BLENO, PPERR, (STRUT, SSALA)), (SFONT, SLEUC)), (PMYKI, (OKETA, OMASO))).

Однако внутри второго кластера произошла перестановка — группа гаплотипов видов *Salvelinus* заняла внешнюю позицию. Как и ожидалось, в этом варианте филогенетической реконструкции бутстрэп-оценка для кластера, включающего гаплотипы видов *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и *Brachymystax*, заметно выросла (табл. 10). Это было вызвано увеличением относительной длины ветви, связывающей узлы ветвлений *a* и *c*. В отличие от предыдущего, в данном варианте NJ дерева длина этой ветви стала достоверно отличаться от нуля ($P = 0,048$ — тест внутренней ветви из пакета PHYLTEST). С другой стороны, это

компенсировалось укорачиванием остальных междоузлий в данном кластере, проявившемся в возникновении трихотомии гаплотипов BLENO, PPERR, (STRUT+SSALA). Немного возросли бутстрэп-оценки для кластера (OMASO+OKETA). В то же время несколько снизился уровень значимости для кластеров гаплотипов тихоокеанских лососей и форелей (PMYKI+OMASO+OKETA), а также лососей *Salmo* (STRUT+SSALA).

Принципиально сходную топологию имело UPGMA дерево, построенное на основе матрицы оценок дистанций p , рассчитанных по всем типам нуклеотидных замен:

(outgroup, (((PPERR, BLENO), ((STRUT, SSALA), (SFONT, SLEUC))), (PMYKI, OKETA), OMASO)))).

Различие заключалось прежде всего в положении гаплотипа OMASO. В отличие от его позиции на NJ дереве, на UPGMA дереве гаплотип OMASO занимал внешнее, относительно группы гаплотипов (PMYKI+OKETA), положение. Эта трансформация достаточно убедительно подкреплялась данными бутстрэпа (табл. 10). Во втором кластере, включавшем гаплотипы представителей родов *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и *Brachymystax*, также произошла перестановка: на UPGMA дереве кластер гаплотипов (BLENO+PPERR) находился снаружи от кластера, объединяющего гаплотипы видов *Salmo* (STRUT+SSALA) и *Salvelinus* (SFONT+SLEUC). Однако воспроизводимость этого порядка ветвления оказалась чрезвычайно низкой (последний кластер образовывался в 36,2% реплик бутстрэпа).

Если матрицу оценок дистанций p рассчитывали только на основе нуклеотидных замен по типу трансверсий, то новый вариант UPGMA дерева отличался от исходного NJ дерева лишь перестановками в кластере гаплотипов видов *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и *Brachymystax*:

(outgroup, (((((STRUT, SSALA), BLENO), PPERR), (SFONT, SLEUC)), (PMYKI, (OKETA, OMASO)))))).

В данном случае внешнюю позицию в этом кластере занимали гаплотипы видов *Salvelinus* (SFONT+SLEUC), затем отделялся гаплотип PPERR и, наконец, разделялись гаплотипы представителей *Brachymystax* (BLENO) и *Salmo* (STRUT+SSALA). Следует отметить, что эти изменения воспроизводились в более чем 50% циклов бутстрэпа (табл. 10).

Поскольку нуклеотидный состав в 3-х позициях кодонов гена цитохрома *b* резко отличался, и, к тому же, число филогенетически информативных замен в первых двух из них было чрезвычайно мало (табл. 8), то при реконструкции филогении методом максимального правдоподобия (ML) были использованы данные только по третьей позиции кодонов. Топология ML дерева, полученного методом объединения ветвей в исходно звездобразном дереве (Star Decomposition — Adachi, Hasegawa, 1996, p. 48), была полностью идентична таковой NJ дерева на рис. 6. Однако последующий анализ конфигурации данного ML дерева с помощью метода локальных перестановок (Local Rearrangement — Adachi, Hasegawa, 1996, p. 49) показал, что наиболее вероятной позицией гаплотипа OMASO является та, которую он

занимал в первом варианте UPGMA дерева: снаружи от группировки (PMYKI+OKETA). Данная позиция гаплотипа OMASO сохранялась в 54% реплик локального бутстрэпа (табл. 10). Как демонстрируют результаты бутстрэп-анализа, воспроизводимость узлов ветвления ML дерева в целом оказалась несколько выше, чем для NJ и UPGMA деревьев.

Поиск топологически наиболее оптимального дерева для всех 105 возможных комбинаций внешней группы и 5 групп гаплотипов (PMYKI+OKETA+OMASO; STRUT+SSALA; SFONT+SLEUC; PPERR; BLENO) привел к той же конфигурации:

(outgroup, (((BLENO, PPERR), (SFONT, SLEUC)), (STRUT, SSALA)), (PMYKI, OKETA), OMASO)))).

Тем не менее, стоит отметить, что статистически большая часть из 105 генерированных деревьев от их наиболее “правдоподобного” варианта достоверно не отличалась. Только 6 из 105 возможных вариантов деревьев были достоверно, при 5% уровне значимости, хуже наилучшего из них ($\Delta\text{LnL}/\text{SE} > 1,96$; где ΔLnL — разница натуральных логарифмов 2-х оценок правдоподобия, а SE — ее стандартная ошибка; см.: Kishino, Hasegawa, 1989), и лишь 19 из них приближались к пороговому уровню ($1,71 < \Delta\text{LnL}/\text{SE} < 1,96$). Наименее правдоподобными филогенетическими деревьями гаплотипов Salmoninae оказались те, в которых внешнюю позицию занимали гаплотипы представителей родов *Parahucho* или *Salvelinus*. Согласно нашим расчетам, проведенным с учетом того, что значение ΔLnL пропорционально размеру выборки нуклеотидов, а SE — ее квадратному корню (Kishino, Hasegawa, 1989: 175), можно ожидать, что различия между наилучшим и 68 вариантами ML деревьев станут достоверными при примерно двукратном увеличении длины секвенированного фрагмента мтДНК. Достоверность же отличий оставшихся 30 деревьев может быть показана только при наличии данных по еще более протяженному участку мтДНК, длиной 4000-9000 пар нуклеотидов (п. н.).

Использование метода максимальной экономии (MP) для анализа филогенетических взаимоотношений гаплотипов цитохрома *b* у лососевых рыб дало значительно менее определенные результаты, чем применение подходов, в которых поиск топологии филогенетического дерева основан на анализе длин его ветвей (NJ, UPGMA и ML методы). При равном филогенетическом весе трансверсий и транзиций ($T_v:T_s = 1:1$) было получено 2 наиболее экономных дерева гаплотипов лососей Salmoninae, характеризующихся одинаковым числом мутационных шагов (1226), но топологически резко отличающихся:

(outgroup, (BLENO, (((PPERR, (SFONT, SLEUC)), (STRUT, SSALA)), (PMYKI, (OMASO, OKETA)))));

(outgroup, ((STRUT, SSALA), (((PPERR, BLENO), (SFONT, SLEUC)), (PMYKI, OKETA), OMASO)))).

При двукратном увеличении веса трансверсий ($T_v:T_s = 1:2$) были также получены 2 равнозначных дерева с числом шагов 1610. Одно из них топологически было идентично

первому из вышеуказанной пары деревьев. Конфигурация другого напоминала полученные ранее варианты NJ, UPGMA и ML деревьев:

(outgroup, ((BLENO, (PPERR, ((SFONT, SLEUC), (STRUT, SSALA))))), (PMYKI, (OMASO, OKETA)))).

Этот же вариант оказался наиболее экономным деревом (число шагов — 2565) и при доведении филогенетического веса трансверсий до их 4-х кратного преимущества над транзициями (Tv:Ts = 1:4). Учитывая явное преобладание нуклеотидных замен по типу транзиций в эволюции гена цитохрома b (табл. 9), принятие этого допущения следует признать оправданным. Можно было считать, что и полученный вариант MP дерева должен быть достаточно реалистичным. Однако результаты бутстрэп-анализа MP деревьев показывают, что воспроизводимость большей части узлов ветвлений во всех этих деревьях (включая последнее) очень низкая (табл. 10). По сути, в рамках этого подхода, филогенетические взаимоотношения 5 основных групп гаплотипов гена цитохрома b изученных видов Salmoninae оказались неразрешимыми.

Таким образом, проведенный анализ показывает, что гаплотипы гена цитохрома b изученных видов Salmoninae образуют монофилетическую группировку. Внутри нее гаплотипы распадаются на пять четко обозначенных групп: гаплотипы (1) тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и форелей *Parasalmo*, (2) лососей *Salmo*, (3) гольцов *Salvelinus*, (4) сахалинского тайменя *Parahucho* и (5) ленка *Brachymystax*. Однозначного решения порядка кластеризации этих группировок на построенных различными методами филогенетических деревьях найти не удалось. Наиболее вероятным представляется обособленное положение кластера гаплотипов видов *Oncorhynchus* и *Parasalmo* и объединение гаплотипов представителей *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и *Brachymystax* в другой кластер. Внутри последнего прослеживается довольно четкая тенденция кластеризации гаплотипов *Parahucho* и *Brachymystax* вместе.

3.2. Родовые радикалы ленков рода *Brachymystax* и тайменей рода *Hucho*

Уникальные производные признаки (аутапоморфии) для рода *Brachymystax*

Надглазничный канал сейсмодатированной системы соединяется с височным каналом заметно позади переднего края pteroticum

По данным И.А. Черешнева (1991), отличительной чертой ленков рода *Brachymystax* может считаться тип соединения каналов сейсмодатированной системы в височно-теменной части головы. У ленков, также как у тайменей *Hucho* и сиговых рыб, окончание надглазничного канала подходит к краю лобной кости заметно позади переднего края pteroticum. Однако, в отличие от тайменей *Hucho* и сиговых рыб, у которых этот канал на

лобной кости заканчивается отдельной порой и не соединяется с височным (проходящим по pteroticum) каналом, у ленков надглазничный канал с ним соединяется. У остальных представителей Salmoninae (*Parasalmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Salvethymus*, *Parahucho*) надглазничный канал подходит к краю лобной кости в непосредственной близости от переднего края pteroticum, где, практически в одном и том же месте, соединяются надглазничный, подглазничный и височный каналы. У хариусов эти три канала стыкуются на последней (верхней) подглазничной кости (Рассадников, 1980; Рассадников, Романов, 1985; Черешнев, 1991). Анализ собственного материала, включавшего также представителей родов *Salmo*, *Salmothymus*, которые этими авторами не исследовались, полностью подтверждает заключение И.А. Черешнева в отношении уникального типа соединения надглазничного канала с височным у ленков *Brachymystax*.

Отметим довольно позднее возникновение этого соединения в онтогенезе ленков. Если, к примеру, у гольцов или тихоокеанских форелей и лососей надглазничный канал соединяется с височным уже у сеголетков, размером 4-5 см, то у 90% сеголетков ленков сходного размера надглазничный канал автономный. Лишь по достижении длины 8-10 см у ленков происходит замыкание этих каналов, и доля особей с автономным надглазничным каналом среди годовиков или двухлеток сокращается до 10-15%.

Костный валик на внутренней стороне лобных костей (frontalia) над задним краем орбиты глаза

У многих видов лососевых рыб можно проследить неоднородную структуру лобных костей в области sphenoticum и pteroticum. Например, у байкальского омуля или уссурийского сига, а также других видов сиговых рыб (см. Шапошникова, 1967б: рис. 1в, 2в; Шапошникова, 1968а: рис. 11в-25в) в этой части frontale можно выделить пластину, несущую ветви надглазничного канала сейсмодатированной системы, располагающуюся сверху основной пластины этой кости. У изученных нами представителей лососевых рыб и хариусов эти пластины сливаются друг с другом, и их границы трудно различимы. У ленков, напротив, обе пластины сростаются не плотно, а так, что двухслойный состав frontale удается проследить на сравнительно большом удалении от краев лобных костей. У сибирского тайменя обе пластины сливаются настолько же плотно, как, например, у хариусов или сахалинского тайменя.

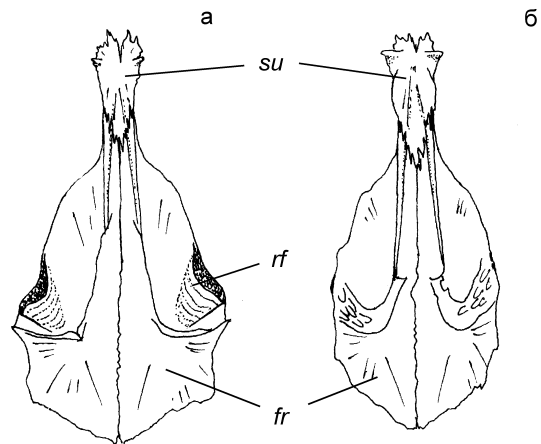


Рис. 7. Наличие валика (*rf*) на внутренней стороне лобных костей у ленков *Brachymystax* (а — тупорылый ленок из р. Уссури) и его отсутствие у тайменя *Hucho* (б — *H. taimen* из р. Ару). Здесь и далее на рисунках 8-14: *aa* — angulo-articulare; *el* — ethmoidale laterale; *fr* — frontale; *mc* — Меккелев хрящ; *pmx* — praemaxillare; *ra* — retroarticulare; *su* — supraethmoideum.

Однако, по нашим наблюдениям, у ленков рода *Brachymystax* двухслойная структура frontale наблюдается не только в области sphenoticum и pteroticum, но и над задним краем орбиты глаза, где на костную пластину frontale, несущую канал сейсмочувствительной системы, снизу накладывается основная костная пластина. При этом над задней частью орбиты глаза костные пластинки у ленков расслаиваются, и пространство между ними заполняется постепенно расходящимися по направлению к периферии пучками губчатых костных волокон. Край этого валика срезан под острым углом к внешнему краю лобной кости (см. рис. 7). У сибирского тайменя на месте этого валика находится скопление губчатой костной ткани, примыкающее спереди к полукружью ребра, при помощи которого лобная кость плотно стыкуется с заднелобной (sphenoticum) и крылоклиновидной костью (alisphenoid). В сравнении с тайменем, это ребро у ленков смещено назад и, вдобавок, не имеет губчатой костной ткани. Поэтому можно предполагать, что данный валик у ленков и описанное выше скопление губчатой костной ткани у сибирского тайменя — исходно гомологичные структуры. Заметим, что у дунайского тайменя описанное скопление губчатой костной ткани нами не обнаружено. С другой стороны, оно присутствует у других представителей Salmoninae (например, у тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и форелей *Parasalmo* или гольцов *Salvelinus*).

Добавочная складка на внешнем, вертикальном гребне подъязычно-челюстной кости (hyomandibulare) (Sanford, 1990)

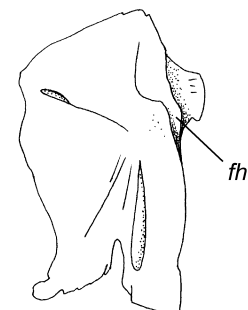


Рис. 8. Иллюстрация хорошо выраженной второй, добавочной складки (*fh*) на внешней стороне hyomandibulare у тупорылого ленка из р. Уссури

Согласно К. Сэнфорду (Sanford, 1990), уникальной производной характеристикой ленков *Brachymystax* является вторая (добавочная) складка на внешнем, вертикальном гребне гиомандибуляре в области крышечного отростка этой кости (см. рис. 8). По нашим данным, эта характеристика довольно изменчива. В разных выборках ленков доля особей, имеющих эту складку, колеблется от 15 до 100% (в среднем — 65%). Тем не менее, учитывая регулярный характер проявления этой характеристики в популяциях ленков обеих форм от оз. Маркаколь на западе до рек побережья Приморья на востоке, мы считаем возможным согласиться с использованием данного признака в качестве аутапоморфии для рода *Brachymystax*, рассматривая его как дополнительного к уже имеющимся.

Аутопоморфии для рода *Hucho*

Мышца подниматель нижней челюсти (adductor mandibulae) закрывает собой место контакта отходящих от sphenoticum мышечных пучков levator arcus palatini и dilator operculi

У сибирского и у дунайского тайменя мышца *adductor mandibulae* простирается вверх настолько далеко, что закрывает собой место контакта отходящих от sphenoticum мышечных пучков *levator arcus palatini* и *dilator operculi* (рис. 9). Частично это вызвано тем, что голова и, соответственно, черепная коробка у этих тайменей сжата в дорсовентральном направлении. При этом поперечное сечение головы у тайменей, как и у другого, высоко специализированного хищника — щуки — квадратное, на что неоднократно обращалось внимание (Берг, 1909, 1948). Такое же квадратное поперечное сечение имеет и тело тайменей. Как показывают специальные эксперименты (Webb, 1984), именно такая

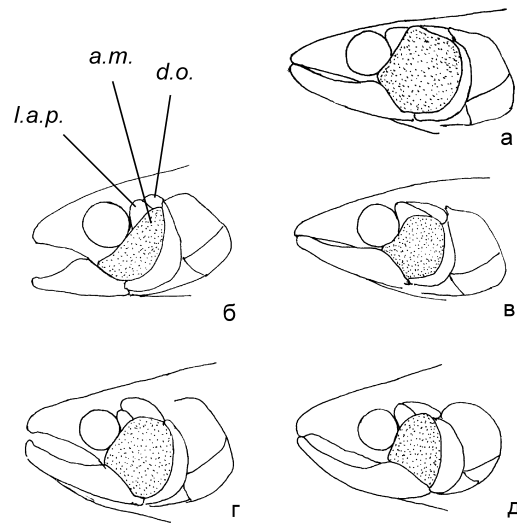


Рис. 9. Положение верхнего края adductor mandibulae (a.m.) относительно мышц levator arcus alatine (l.a.p.) и dilator operculi (d.o.) у тайменей *Hucho* (а — *H. taimen* из р. Аргу) и других представителей лососевых рыб: б — тупорылого ленка (р. Уссури); в — *P. perryi* (р. Аргу); г — *S. leucomaenis* (р. Аргу); д — *O. masou* (р. Ананьевка)

форма головы и тела позволяет хищнику, не вызвав испуга рыбы-жертвы, приблизиться к ней на минимально возможное для завершающего броска расстояние. Отметим, что один из наиболее выраженных хищных видов гольцов — бычья форель *Salvelinus confluentis* — также имеет близкую к квадратной в поперечном сечении голову (Cavender, 1978). Однако adductor mandibulae у этого вида, судя по его описанию, развит в обычной степени, как, к примеру, у ручьевой палии *Salvelinus fontinalis* (Lauder, Liem, 1980: fig. 4). В такой же мере данная мышца развита у ленков, сахалинского тайменя и у других изученных нами представителей Salmonidae (см., также — Greene, Greene, 1914; Tchernavin, 1953; Norden, 1961; Lauder, Liem, 1980).

Вогнутый внутрь передний край предкрышечной кости (praeoperculum)

Увеличенные размеры adductor mandibulae требуют возрастания площади для крепления этой мышцы на костях жаберной крышки. Поэтому неудивительно, что у тайменей *Hucho* наблюдается весьма своеобразная модификация строения предкрышечной кости, где крепится задний край adductor mandibulae. У сибирского и дунайского тайменей внешний, передний край предкрышечной кости в месте ее контакта с подвеском изгибается и

переходит на ее внутреннюю сторону (рис. 10). Край adductor mandibulae, таким образом, располагается сверху вогнутого внутрь переднего края предкрышечной кости. У всех остальных изученных нами видов лососевых рыб (включая сахалинского тайменя и ленков) эта кость имеет обычное устройство, при котором наружный край предкрышечной кости внутрь не загибается и располагается сверху заднего края adductor mandibulae (см., также: Глубоковский, 1995: рис. 2.7, 2.9, 2.11, 4.16-27; Дорофеева и др., 1987: рис. 3.1; Салманов, Каукоранта, 1987: рис. 1, 11; Световидов, 1975: рис. 8; Черешнев, Скопец, 1990: рис. 5; Cavender, 1978: fig. 7a; Cavender, 1980: fig. 2, 4; Vladykov, 1954: fig. 4, 5; и др.).

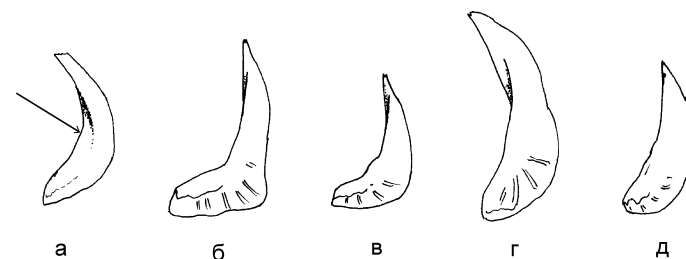


Рис. 10. Вогнутый внутрь передний край праеоперкулум (указан стрелкой) у тайменей *Hucho* (а — *H. taimen*, р. Кама, ЗИН № 11471) в сравнении с его обычным положением у других лососевых рыб: б — тупорылого ленка (р. Уссури); в — *P. perryi* (р. Аргу); г — *S. marmoratus* (р. Неретва, коллекция ЗИН); д — *S. leucomaenis* (р. Аргу)

Плотное соединение межчелюстных костей (premaxillaria) с супраэтноидом (supraethmoideum)

Далеко зашедшая специализация тайменей *Hucho* к хищному образу жизни вызвала у них не только увеличение удельной массы челюстной мускулатуры и изменение формы костей жаберной крышки, к которым эти мышцы прикрепляются, но и глубокие перестройки в строении других отделов скелета головы и тела. Кроме шипового соединения задней части супраэтноида с лобными костями, наблюдающегося, как будет указано ниже, не только у дунайского и сибирского тайменей, но и у ленков, виды *Hucho* выделяются наличием у них еще одного подобного соединения — между передней частью супраэтноида и парой межчелюстных костей (рис. 11). Боковые края передней части головки супраэтноида у них имеют выемки, в которые входят шиповидные восходящие отростки межчелюстных костей. Этим выемкам на головке супраэтноида соответствуют углубления на этмоидальном хряще, в которых располагаются вентральные поверхности этих отростков межчелюстных

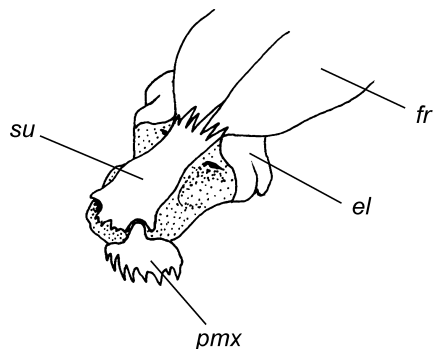


Рис. 11. Контакт supraethmoideum и praemaxillare на манер шипового соединения у тайменей *Hucho* (*H. taimen* из р. Арму)

костей. Функциональная роль этого очень прочного соединения супраэтноида с прилегающими к нему костями заключается, вероятно, в амортизации давления, оказываемого схваченной добычей на зубы межчелюстных костей, сошника и небных костей. В результате это давление передается не только на супраэтноид, но и на покровные кости крыши черепа (лобные кости). Примечательно, что на внутренней поверхности головки супраэтноида у тайменей имеются хорошо выраженные поперечные костные валики, входящие в комплементарные им выемки на дорсальной поверхности этмоидального хряща. По всей видимости, эти образования также служат для предотвращения смещения супраэтноида при удержании активно сопротивляющейся добычи. У тупорылых ленков из рек бассейна Японского моря эти валики довольно хорошо выражены. Однако в других популяциях ленков они плохо развиты, особенно у маркакольских и амурских острорылых ленков. У сахалинского тайменя, также как и у остальных видов лососевых рыб, супраэтноид не имеет ventральных поперечных костных валиков, и восходящие отростки межчелюстных костей, если они и выражены, то располагаются, как правило, по бокам боковых выростов (лопастей) головки супраэтноида, которые у них, в свою очередь, чаще всего смещены назад (Глубоковский, 1995: 58). У ленков восходящие отростки межчелюстных костей располагаются по бокам передней части головки супраэтноида, не доходя (острорылые ленки) или примерно на уровне боковых лопасти головки супраэтноида, которые иногда чуть смещены назад (чаще у тупорылых ленков). Похожий способ контакта супраэтноида с межчелюстными костями, кроме ленков, обнаруживается и

у амурского хариуса. По нашим данным, на головке супраэтноида амурского хариуса обычно имеются хорошо выраженные, поперечно ориентированные боковые лопасти. Эти лопасти формируют впадины, в которых располагаются восходящие отростки межчелюстных костей. Однако, в отличие от ленков и сибирского тайменя, эти отростки имеют плоскую форму. Кроме того, выемки для восходящих отростков межчелюстных костей на дорсальной поверхности этмоидального хряща у амурского хариуса отсутствуют, и поперечные костные валики у хариусов располагаются не на ventральной, как у тайменей или ленков, а на дорсальной поверхности головки супраэтноида. Таким образом, возможно, что способ контакта предчелюстных костей и супраэтноида, наблюдающийся у видов *Hucho*, не более чем дальнейшее развитие варианта соединения этих костей у хариусовых рыб (в сторону усиления его прочности).

Более 10 пор канала сейсмочувствительной системы на нижнечелюстной кости (dentale)

Представляется, что при хищном образе жизни особенно велика должна быть роль тех органов чувств, которые используются для обнаружения добычи. Скорее всего, именно поэтому у тайменей *Hucho* так многочисленны поры в головных каналах сейсмочувствительной системы (Черешнев, 1991; собственные наблюдения). По данным Т. Кавендера (Cavender, 1980), у дунайского тайменя число пор на dentale достигает 15.

М.К. Глубоковский (1995) полагал, что высокое число пор на нижнечелюстной кости (более 10) присуще не только тайменям *Hucho*, но и ленкам. Однако ни нашими данными, ни материалами Т. Кавендера (Cavender, 1980) это мнение не подтверждается — число пор на dentale у ленков, как правило, менее 10. По нашим оценкам, среднее число пор на левой нижнечелюстной кости у сибирского тайменя составляет 13,40 (стандартное отклонение — 0,55; n = 15), в то время как у тупорылых ленков — 6,92 (стандартное отклонение — 0,62; n = 65), у острорылых ленков 6,29 (стандартное отклонение — 0,45; n = 23), у сахалинского тайменя — 7,25 (стандартное отклонение — 0,50; n = 24), у мальмы — 6,04 (стандартное отклонение — 0,51; n = 20). Сходные значения данной характеристики найдены и для других видов гольцов (Cavender, 1980: tabl. 3), среди которых лишь у *S. namaycush* число пор на нижнечелюстной кости может достигать 10. У просмотренных нами видов *Salmo* и *Salmothymus* из коллекции Зоологического института РАН число пор на нижнечелюстной кости варьировало в пределах 5-8.

Таким образом, в отличие от М.К. Глубоковского, мы признаем эту характеристику свойственной только видам рода *Hucho*.

Число туловищных позвонков более чем в два раза превышает число хвостовых позвонков

Еще одна характеристика, по всей видимости, также свидетельствует о высокой степени специализации сибирского и дунайского тайменей к хищному образу жизни. Как и у щуки (Карасев, 1987), у обоих тайменей *Hucho* число туловищных позвонков более чем в 2 раза превышает число хвостовых позвонков (Шапошникова, 1968б). У ленков, сахалинского тайменя и всех остальных видов лососевых рыб, а также различных видов сиговых или хариусовых рыб это соотношение менее 2 (Шапошникова 1968а, 1968б, 1971; Norden, 1961; Cavender, 1978; Morrow, 1980 и др.; собственные данные).

Аутапоморфии для рода *Parahucho*

Мощная хрящевая связка между тяжами pila prooptica и trabecula communis отходит от переднего края орбитосфеноида (orbitosphenoidum), вентральная часть которого не контактирует с trabecula communis по всей своей длине

По строению межглазничной перегородки сахалинский таймень отличается от всех остальных видов Salmonidae.

У хариусов орбитосфеноид отсутствует, и хрящевые тяжи pila prooptica (сверху) и trabecula communis (снизу) связывает не очень широкая, плоская хрящевая «ножка», располагающаяся в передней части орбитальной полости (Norden, 1961: pl. 2; собственные данные).

У сиговых рыб межглазничная перегородка имеет вид тонкой (*Coregonus*) или сравнительно мощной (*Stenodus*) соединительнотканной мембраны (Световидов и др., 1975; Дорофеева и др., 1980; собственные данные). У вальков *Prosopium* она хрящевая, обтекающая орбитосфеноид спереди и снизу (Шапошникова, 1968а; Norden, 1961; собственные наблюдения).

Похожим образом устроена перегородка и у ленков, за исключением того, что в данном случае степень развития ее хрящевой составляющей, как и у всех Salmoninae, несколько выше. Тем не менее, у ленков межглазничная перегородка под орбитосфеноидом довольно часто остается соединительнотканной (собственные наблюдения). У сибирского тайменя *Hucho taimen* межглазничная перегородка состоит в основном из крупного орбитосфеноида, передне-нижний край которого связан тонкой хрящевой ножкой с trabecula communis. И у ленков, и у сибирского тайменя (Глубоковский, 1995: рис. 2.2б, 2.3в; наши данные) также, как и у изученных нами сигов, около передней части орбитосфеноида, в области выхода обонятельных нервов (nervus olfactorius), хрящ перегородки либо очень слабо выражен, либо отсутствует вовсе.

У гольцовых рыб *Salvelinus* и *Salvelinus* хрящевая мембрана межглазничной перегородки — непрерывная, обтекающая орбитосфеноид спереди и снизу (см.:

Глубоковский, 1995 и ссылки в этой работе; собственные наблюдения). Отметим, что половинки орбитосфеноида у гольцов, в отличие от всех остальных видов Salmonidae, не сросшиеся, и мембрана проникает внутрь этой, в данном случае, парной кости (Stearly, Smith, 1993; собственные данные). Более того, у некоторых видов отмечены факты недоразвития и даже полного отсутствия орбитосфеноида (Черешнев, Скопец, 1990; Алексеев и др., 1997; Alexeev, Power, 1995).

В наибольшей степени межглазничная перегородка развита у преимущественно анадромных *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*. Орбитосфеноид у этих видов очень крупный и составляет большую часть перегородки, распространяясь вниз вплоть до хрящевой trabecula communis. Кроме того, у представителей вышеперечисленных родов можно выделить еще один элемент межглазничной перегородки: сравнительно тонкий хрящевой мостик между pila prooptica и trabecula communis, контактирующий с передним краем орбитосфеноида (Горшков и др., 1979: рис. 1-6; Дорофеева, 1967а: рис. 1-3; Дорофеева, 1967б: рис. 1-4; Дорофеева и др., 1983: рис. 1-2; Зелинский, 1985: рис. 4-6; Кузищин, Савваитова, 1996: рис. 2-3; Световидов, 1975: рис. 2; собственные наблюдения). Иногда этот мостик по всей своей длине плотно прилегает к орбитосфеноиду, и тогда устройство межглазничной перегородки у них становится похоже на то, что наблюдается у гольцов (см., например — Дорофеева, 1967а: рис. 4; Световидов, 1975: рис. 1). По всей видимости, этот мостик у лососевых рыб гомологичен плоской хрящевой «ножке» хариусовых рыб.

В отличие от всех остальных видов Salmoninae, у сахалинского тайменя хрящевой мостик между pila prooptica и trabecula communis, контактирующий с передним краем орбитосфеноида, очень массивный, а вентральная сторона орбитосфеноида по всей длине отделена от trabecula communis значительным промежутком, закрытым с боков парой соединительнотканых перепонки (Романов, 1985: рис. 1-4; Глубоковский, 1995: рис. 2.1; собственные данные).

К. Сэнфорд (Sanford, 1990) тайменей *Hucho* и сахалинского тайменя рассматривает как представителей одного и того же рода — рода *Hucho*. По его мнению, эти таймени могут быть выделены на основе следующих двух уникальных характеристик: уменьшенных размеров хрящевого окна в задневисочной яме и укороченной вертикальной рукоятки гиомандибуляре (hyomandibulare). Однако размеры хрящевого окна в задневисочной яме лососевых рыб довольно сильно варьируют от таксона к таксону. У сигов рода *Coregonus* это окно, как правило, хорошо выражено. Напротив, у обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum* края крыловидноушной (pteroticum), верхнеушной (epioticum) и теменной (parietale) кости сходятся так, что хрящевое окно практически исчезает. У тайменей *Hucho*, действительно, это окно также фактически отсутствует. Но, с другой стороны, по нашим

наблюдениям, хрящевое окно у сахалинского тайменя имеется и развито лишь в чуть меньшей степени, чем у ленков *Brachymystax*. Учитывая подобный характер варьирования данной характеристики, мы не можем согласиться с признанием ее в качестве синапоморфии для тайменей *Hucho* и сахалинского тайменя.

В отношении размеров рукоятки hyomandibulare мы также не нашли оснований для объединения этих тайменей в одну группу. Рукоятка этой кости у тайменей *Hucho* действительно довольно короткая. Однако, кроме этих тайменей, такая же рукоятка встречается и среди гольцов *Salvelinus* (Глубоковский, 1995: рис. 2.7; Cavender, 1980: fig. 9). Вдобавок, у сахалинского тайменя она заметно длиннее, чем у тайменей *Hucho*. Соответственно, мы не находим возможным объединение в одну группу сахалинского тайменя и тайменей *Hucho*, рассматривая их как представителей разных родов. Вместо этого мы видим ряд производных характеристик, позволяющих тайменей *Hucho* объединить в одну группу с ленками *Brachymystax*.

Синапоморфии для родов *Brachymystax* и *Hucho*

Шиповое соединение супраэтноида и лобных костей

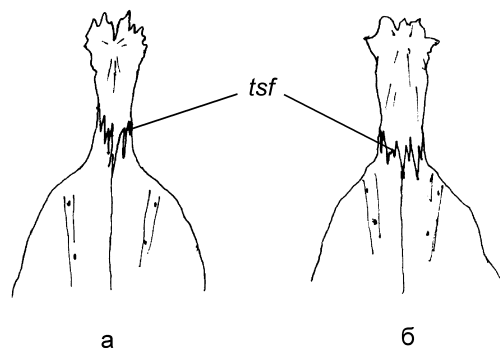


Рис. 12. Вид сверху на шиповое соединение supraethmoideum и frontalia (*tsf*) у ленков *Brachymystax* (а — тупорылый ленок из р. Уссури) и тайменей *Hucho* (б — *H. taimen* из р. Арму)

Супраэтноид располагается сверху этмоидального хряща, между его обонятельными впадинами. Это в той или иной степени удлинённая, сравнительно тонкая костная пластинка. Условно в супраэтноиде можно выделить головку и хвостовую часть, отделённую от

головки более или менее выраженной перетяжкой. Спереди супраэтноид граничит с парой межчелюстных, а сзади — с парой лобных костей.

Впервые на особый тип соединения супраэтноида и лобных костей у ленков и тайменей *Hucho* обратила внимание Г.Х. Шапошникова (1968б). Она указывала, что у этих видов, в отличие от сахалинского тайменя, задняя часть супраэтноида расщеплена на множество отростков, которые входят между комплементарными им отростками лобных костей, обеспечивая довольно прочное соединение супраэтноида с лобными костями (см. рис. 12, 11 и 7, а также — Hensel, Holcik, 1983: fig. 1). В отличие от ленков и тайменей *Hucho*, у сахалинского тайменя задний край супраэтноида непрерывный (у молоди — с медиальной выемкой) и заканчивается одним выступающим отростком, налегающим сверху на передний край лобных костей. Позднее эту характеристику использовал М.К. Глубоковский (1995) в качестве синапоморфии, выделяющей группировку *Brachymystax-Hucho*, характеризуя ее как соединение этих костей «встык». Этот автор обнаружил, что для остальных видов лососевых рыб свойственен тот же тип соединения супраэтноида и лобных костей, что и для сахалинского тайменя (хвостовая часть супраэтноида располагается поверх передней части лобных костей). Проанализированные нами материалы подтверждают эти наблюдения.

С другой стороны, следует отметить, что соединение супраэтноида и лобных костей посредством взаимопроникновения их расщепленных концов (для именованного которого, на наш взгляд, более подходит термин шиповое соединение, применяемый при столярных работах для обозначения подобного типа соединения материалов) свойственно не только ленкам и тайменям. Подобное шиповое соединение супраэтноида и лобных костей можно указать и для некоторых видов хариусовых рыб. У крупных особей монгольского, европейского и амурского хариусов задняя часть супраэтноида часто расщеплена на множество шипов (Русских, Зиновьев, 1977: рис 1-2; собственные данные). Но этмоидальная часть черепа у них менее развита, чем у лососевых рыб. Поэтому контакт супраэтноида и лобных костей у этих видов очень слабый.

Уникальность шипового способа сочленения супраэтноида и лобных костей у ленков и тайменей заключается, с одной стороны, в его максимальной выраженности, а с другой стороны — в наличии дополнительных структур, усиливающих прочность этого соединения. У ленков и тайменей на внутренней поверхности каждой из пары лобных костей, вблизи их медиального края, имеется продольно ориентированный костный валик (между этими валиками лежит дорсальный хрящевой тяж хондрокраниума), плавно переходящий в подобный валик на внутренней боковой поверхности супраэтноида, протягивающийся до центра роста этой кости (последний легко выявляется по пересечению скульптурных линий при просмотре кости на просвет), где он постепенно сходится с подобным валиком,

протягивающимся по противоположному краю супраэтноида. В передней части лобной кости этот валик продолжается в виде сравнительно мощной балки, выступающей до половины длины супраэтноида и продольно вырезанной сверху. В эти вырезы на передних отростках лобных костей и входят боковые валики на внутренней поверхности задней части супраэтноида (см. рис. 7).

Длина основания жирового плавника примерно равна длине основания анального плавника

Обсуждая систематическую позицию тайменей, К. Хольчик (Holcik, 1982b) привлек внимание к тому факту, что тайменям *Hucho* в полной мере свойственна одна из отличительных черт ленков, впервые подмеченная еще в середине прошлого века А. Гюнтером (Günther, 1866: 163) — очень крупный жировой плавник. По оценкам К. Хольчика, длина основания жирового плавника, выраженная в % от длины основания анального плавника, у обоих тайменей (дунайского и сибирского) и ленка примерно в 1,5-2 раза больше длины основания жирового плавника у кумжи *Salmo trutta* и гольца *Salvelinus fontinalis* (67-78 против 43-44 %, соответственно). Кроме того, этот автор отметил, что ленки и таймени имеют иную форму жирового плавника: жировой плавник у них трапециевидный, в то время как для гольцов, лососей и форелей *Salmo* (включая *Salmothymus*), *Parasalmo* и *Oncorhynchus* характерен жировой плавник вытянутой формы.

По нашим данным, если, как это делал К. Линдсей (Lindsey, 1962), за начало основания жирового плавника принять точку пересечения линий дорсальной поверхности тела и верхнего края жирового плавника (К. Хольчик за начало основания жирового плавника, по всей видимости, брал конец чешуйного покрова на передней части основания жирового плавника), то его относительная длина у ленков и тайменей получается еще большей. У осторыльных ленков — в среднем 103,6% (стандартное отклонение — 4,1%; n = 28); у тупорыльных ленков — 98,7% (стандартное отклонение — 5,2%; n = 41); у сибирского тайменя — 100,5% (стандартное отклонение — 6,4%; n = 25). Относительная же длина основания жирового плавника у сахалинского тайменя много меньше, чем у ленков и тайменей *Hucho* — 56,0% (стандартное отклонение — 4,3%; n = 34), поскольку его внутренний край глубоко вырезан, как и у большинства остальных представителей Salmoninae. Таким образом, наши данные подтверждают ранее высказанное мнение (Дорофеева, 1989; Holcik, 1982a,b; Holcik et al., 1988) об обособленном положении ленков *Brachymystax*, дунайского и сибирского тайменей *Hucho* среди остальных видов лососевых рыб по относительным размерам их жировых плавников. Подчеркнем, что сахалинский таймень в эту группу не входит и сближается с представителями остальных родов лососевых рыб, у которых длина основания жирового плавника составляет в среднем менее 60% от длины основания анального плавника.

В то же время, стоит оговориться, что, в строгом смысле, крупный жировой плавник не является уникальной характеристикой для лососевых рыб в целом. Судя по многочисленным фотографиям и рисункам рыб, опубликованным в различных сводках или оригинальных работах, многие виды сиговых рыб имеют сходную форму жирового плавника (см., например — Борисов, 1928; Берг, 1948), а некоторые из них отличаются и довольно большим его относительным размером, например муксун или чир (Борисов, 1928: рис. 9; Берг, 1948: рис. 198, 199; Lindsey, 1962). У последних видов и расположение жирового плавника близко к тому, что наблюдается у дунайского, сибирского тайменей и ленков: он начинается почти на уровне начала основания анального плавника (практически у всех остальных видов Salmonidae передний край жирового плавника располагается над серединой основания анального плавника или ближе к его концу). Интересно, что среди сиговых рыб наибольшее сходство с дунайским и сибирским тайменями, а также ленками по форме, относительным размерам и расположению жирового плавника демонстрируют гибриды между омулем и муксуном или между омулем и пыжьяном (муксуновая и омулевая незначительны — Дрягин, 1933: табл. 2, рис. 1, 2; Дрягин, 1936).

Длинные, эллиптические чешуи в боковой линии

На особенности строения чешуй боковой линии тайменей и ленков впервые обратил внимание К. Хольчик (Holcik, 1982b; Holcik et al., 1988). На основе анализа музейных коллекций рыб, собранных в Европе и Монголии, этот автор нашел, что костная трубка канала сейсмочувствительной системы в чешуях боковой линии у ленков (осторыльных — из рек Монголии) и двух видов тайменей (дунайского и сибирского), в отличие от всех остальных видов лососевых рыб, с внутренней стороны чешуй большей частью не замкнута. Кроме того, К. Хольчик отмечает своеобразную форму этих чешуй у ленков и тайменей в виде эллиптических, сильно вытянутых пластинок и указывает, что сходную организацию чешуй боковой линии имеют гольцы. Позднее признак «открытый канал с.с. системы в чешуях боковой линии» использовался как один из признаков, свидетельствующих о филогенетической близости ленков и тайменей (Дорофеева, 1989; Глубоковский, 1995).

Анализ собственного материала показал, что строение чешуй боковой линии у тупорыльных и осторыльных ленков и сибирского тайменя практически идентично. Это сжатые в дорсовентральном направлении, узкие чешуйки, несущие канал сейсмочувствительной системы, открывающийся наружу тремя отверстиями, как и у всех остальных, исследованных нами,

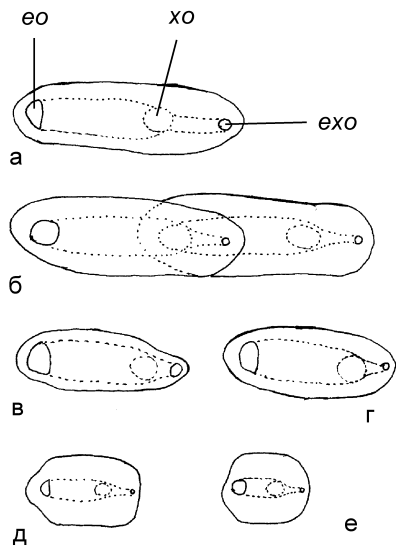


Рис. 13. Строение сейсмо-сенсорного канала и форма чешуи боковой линии у *Brachymystax* (а — тупорылый ленок из р. Уссури), тайменей *Hucho* (б — *H. taimen* из р. Арму), *S. malma* (в — р. Максимовка), *S. leucomaenis* (г — р. Амгу), *P. perryi* (д — р. Амгу); *S. obtusirostris* (е — р. Врлика, коллекция ЗИН). *eo* и *xo* — входное (на внешней стороне чешуи) и выходное (на внутренней стороне чешуи) отверстия сейсмо-сенсорного канала; *exo* — отверстие канальца, открывающегося наружу.

лососевых, а также хариусовых и сиговых рыб: в передней части, на внешней поверхности чешуй — входным; несколько далее середины чешуй, на внутренней поверхности — выходным; вблизи их каудальной части наружу открывается тонкий канал, посредством которого основной канал боковой линии сообщается с внешней средой (рис. 13). Таким образом, полученные нами данные не подтверждают наличия у ленков и тайменей открытого с внутренней поверхности чешуй канала боковой линии. Дело в том, что стенки этого костного канала очень тонкие. Вдобавок, чешуи боковой линии у ленков и тайменей погружены глубоко в кожу и с трудом поддаются препарировке. Поэтому, скорее всего, при извлечении чешуй из фиксированных экземпляров рыб стенки каналов были разрушены, что и ввело в заблуждение К. Хольчика. О том, что этот исследователь имел недостаточно представительный материал и не вполне разобрался с устройством чешуй боковой линии у исследованных им видов лососевых рыб, кроме неоднообразной ориентации чешуй на прилагаемых фотографиях (Holcik, 1982b: fig. 2 — у второй по счету чешуйки передний конец обращен вниз, в то время как у остальных трех — вверх), свидетельствуют также их

очень схематичные рисунки, на которых костные трубки, несущие канал сейсмодатчика системы, изображены лишь с двумя отверстиями (входным и выходным). Совершенно непонятно, каким образом у рыб с таким устройством сейсмодатчика может функционировать боковая линия, поскольку при таком строении чешуй сообщение канала сейсмодатчика с внешней средой невозможно, так как чешуи боковой линии перекрываются своими концами: выходное отверстие канала на первой чешуйке располагается непосредственно над его входным отверстием на последующей чешуйке и т. д.

Форма чешуй в боковой линии сахалинского тайменя скорее прямоугольная, нежели овальная; трубка канала с.с. системы сравнительно узкая (укладывается 3-4 раза в ширине чешуи); концентрические кольца скопления склеритов на боковых лопастях — многочисленны и хорошо выражены (они заметны также у ленков и сибирского тайменя, а у гольцов проявляются очень слабо). В целом, по строению чешуй боковой линии сахалинский таймень заметно отличается от ленков, тайменей *Hucho* и гольцов и сближается с представителями остальных родов лососевых рыб (*Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*), обладающих более примитивным строением чешуй боковой линии (канал боковой линии — узкий, боковые лопасти — хорошо выражены и несут ясно различимые концентрические кольца). Ранее к тому же выводу пришел М. К. Глубоковский (1995). В связи с этим, указание Р. Стирли и Дж. Смита (Stearley, Smith, 1993) об одинаковой форме чешуй боковой линии у сахалинского и дунайского тайменей следует признать ошибочным. Кроме гольцов, ленков, дунайского и сахалинского тайменей, эллиптическую форму чешуй Р. Стирли и Дж. Смит обнаружили и у форели *Salmo (Salmothymus) obtusirostris* (для близкой к этому виду охридской форели *Salmothymus ohridanus* авторы указывают обычную форму чешуи). Нашими данными это заключение также не подтверждается. Исследование образцов этих балканских форелей, хранящихся в Зоологическом институте РАН, показало, что форма чешуй боковой линии у *S. obtusirostris* и *S. ohridanus* одинакова и принципиально ничем не отличается от той, что наблюдается у других лососей и форелей (*Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*), а также у сахалинского тайменя (см. рис. 13-е).

Относительно подмеченного К. Хольчиком (1982b) сходства ленков и тайменей с гольцами *Salvelinus* по форме чешуй боковой линии необходимо отметить следующее. В целом, строение чешуй боковой линии у гольцов во многом напоминает ее строение у ленков и тайменей. Однако сравнение обнаруживает ряд существенных отличий: общие размеры этих чешуй у гольцов заметно меньше (при той же ширине длина чешуй боковой линии у гольцов примерно в полтора раза меньше); площадь, занимаемая каналом, у гольцов значительно больше, так, что плоские боковые лопасти чешуек в значительной мере редуцированы, и форма чешуй боковой линии действительно приближается к трубковидной;

сообщающееся с внешней средой ответвление канала боковой линии у гольцов более короткое, так как выходное отверстие канала смещено в каудальном направлении. Эти отличия позволяют говорить о вторичном сходстве ленков и тайменей *Hucho*, с одной стороны, и гольцов, с другой, по этой характеристике.

Свойственные ленкам, тайменям *Hucho* и гольцовым рыбам трубковидные чешуи боковой линии несомненно являются продвинутой характеристикой, поскольку у всех остальных видов лососевых (включая сахалинского тайменя), а также у сиговых и хариусовых рыб чешуи боковой линии — округлые, с многочисленными, отчетливо выраженными склеритами. Вдобавок, представители этих трех родов выделяются не только своеобразной формой чешуй боковой линии, но и отличаются другим, дополнительным свойством их чешуйного покрова — число чешуй в боковой линии у них на несколько десятков штук меньше числа чешуй в соседних рядах, не несущих канал сейсмодатчика системы. Следует особо оговорить то, что К. Хольчик полагал, что этот признак характерен только для ленков и тайменей (Holcik, 1982b: табл. 4). Однако задолго до появления его работы было известно, что данное различие в числе чешуй в боковой линии и соседних продольных рядах, кроме вышеуказанных видов, свойственно гольцам в целом, а также лососю Кларка и горбуше (Берг, 1948; Stokell, 1951; Morton, Miller, 1954 и др.). У большинства же остальных видов лососевых рыб, включая сахалинского тайменя, число чешуй в боковой линии и число чешуй в соседних рядах, не несущих канал сейсмодатчика системы, существенно не отличается.

Некоторые из ранее предложенных для группы родов *Brachymystax—Hucho* синапоморфий нашими данными не подтверждаются.

Венечный отросток меккелевого хряща

По данным М.К. Глубоковского (1995), у ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* меккелев хрящ — «двурогий», в то время как у всех остальных представителей лососевых рыб — «однорогий». По мнению этого исследователя, «двурогий» меккелев хрящ является филогенетически продвинутой (апomorphicной) характеристикой и, наряду с другими признаками, выделяет роды *Brachymystax* и *Hucho* в отдельную группировку.

Изучение собственного материала по лососевым рыбам убедило нас в том, что «двурогий» меккелев хрящ ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* есть не что иное, как меккелев хрящ с венечным отростком в его основании (рис. 14). Венечный отросток меккелева хряща обнаружен нами не только у вышеуказанных представителей Salmoninae, но и у всех рассмотренных видов хариусов рода *Thymallus*, а также у многих представителей сиговых рыб родов *Coregonus* (*C. autumnalis migratorius*, *C. lavaretus ludoga*, *C. l. pidschian*, *C. nasus*, *C. peled*) и *Prosopium* (*P. coulteri*, *P. cylindraceum*).

В то же время, так же как и у большинства представителей Salmoninae (виды родов *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Salmo*, *Salmothymus*, *Salvelinus*), у некоторых представителей рода *Coregonus* (*C. lavaretus baicalensis*, *C. l. pallasi*, *C. muksun*, *C. ussuriensis*, а также у части особей *C. nasus*) и видов рода *Stenodus* венечный отросток нами обнаружен не был.

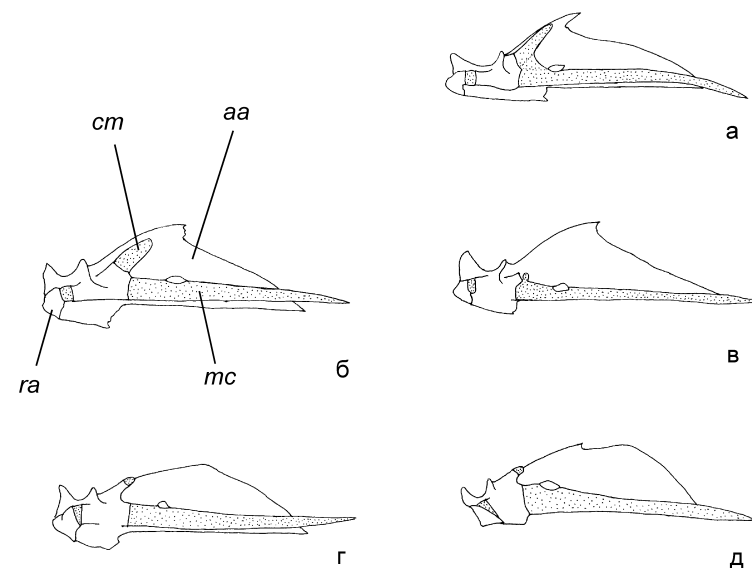


Рис. 14. Венечный отросток (cm) Меккелевого хряща у *H. taimen* (а), тупорылого ленка (б), *P. perryi* (в — редуцирован), *Thymallus grubii* (г) и *Coregonus autumnalis migratorius* (д)

В связи с широким распространением венечного отростка меккелевого хряща среди представителей различных таксонов Salmonidae можно утверждать, что его отсутствие должно считаться продвинутой, а не исходной, как это полагал М.К. Глубоковский (1995), характеристикой. В пользу этого свидетельствуют и онтогенетические данные. По нашим наблюдениям, у сеголетков сахалинского тайменя (длиной 5-6 см), как правило, сохраняется довольно хорошо выраженный венечный отросток меккелева хряща. У взрослых же рыб, хотя верхний пазух articulare*, в норме вмещающий основание данного отростка, легко

* Нижняя челюсть Teleostei состоит из следующих элементов (Jollie, 1986): меккелева хряща, кожного происхождения зубной (dentale) и угловой (angulare) костей, эндохондральных сочленовой кости (articulare) и retroarticulare, а также лежащей на поверхности меккелева хряща меккелевой кости

идентифицируем, собственно вечный отросток либо уменьшен в размерах, либо вообще отсутствует. Кроме того, зачаток вечного отростка меккелевого хряща был обнаружен у молоди кумжи *Salmo trutta* длиной 1,6-5,5 см (Francillon, 1974: fig. 2, 5, 7, 15). У более крупных же особей этого вида вечный отросток отсутствовал (Francillon, 1974: fig. 19, 20, 21; Francillon, 1977: fig. 9). У исследованных нами сеголетков гольцов, тихоокеанских лососей и форелей следы присутствия у них вечного отростка не обнаружены. Не обнаружил данной структуры и М. Жолли (Jollie, 1984), тщательно исследовавший развитие скелета в постнатальном онтогенезе кижуча *Oncorhynchus kisutch*. У просмотренной нами молоди амурского хариуса, ленков и сибирского тайменя вечный отросток меккелева хряща имеется почти в таком же виде, как и у взрослых особей этих видов.

Таким образом, можно с достаточной долей уверенности предполагать, что в процессе эволюционного развития в большинстве основных линий лососевых рыб вечный отросток был утерян полностью (*Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Salmo*, *Salmothymus*, *Salvelinus*) или частично (*Parahucho*). Судя по всему, он был недавно потерян и у части видов рода *Coregonus*, а также и в роде *Stenodus*.

Края головки супраэтноида назад не скошены

По данным М.К. Глубоковского (1995), среди всех остальных представителей Salmoninae только у ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* края головки супраэтноида назад не скошены. Действительно, наши материалы показывают, что у тайменей *Hucho* и ленков *Brachymystax* боковые выросты (лопасти) головки супраэтноида чаще всего поперечно ориентированы. Тем не менее нужно заметить, что иногда у части особей ленков они могут быть несколько смещены назад. Однако края головки супраэтноида, выступающие под прямым углом к его продольной оси, встречаются также и у некоторых видов гольцов *Salvelinus* (Глубоковский, 1995: рис. 4.20; Cavender, 1980: fig. 7). Вдобавок, края головки супраэтноида не скошены назад не только у тайменей *Hucho* и ленков *Brachymystax*, но и у хариусов рода *Thymallus* (Русских, Зиновьев, 1977: рис. 2; Тугарина, 1981: рис. 6-7; Norden, 1961: Pl. 4; Cavender, 1980: fig. 6; собственные данные) и некоторых видов сиговых рыб (Norden, 1961: Pl. 11, Pl. 12; Cavender, 1980: fig. 6). Таким образом, согласно критерию внешней группы, продвинутым состоянием этой характеристики (положение краев головки супраэтноида) должно считаться то, которое наблюдается у большинства представителей Salmoninae (края головки супраэтноида скошены назад). Более того, у молоди сахалинского тайменя и гольцов (Романов, 1985: рис. 6; Alekseyev, Power, 1995: fig. 1; собственные данные) боковые выросты головки супраэтноида также поперечно ориентированы. С

(coronomeckelian). У всех эвтелеостей (включая и всех Salmonidae) angulare слито с articulare, а retroarticulare сохраняет независимое состояние.

возрастом края головки супраэтноида у этих видов смещаются назад. Таким образом, и по онтогенетическому критерию определения полярности признаков то состояние, которое наблюдается у ленков и тайменей *Hucho*, не может быть признано продвинутым.

Высокий гребень на верхнечелюстной кости (maxillare)

По данным М.К. Глубоковского (1995), ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* от всех остальных представителей Salmoninae отличает высокий гребень на maxillare. Поскольку при этом расшифровки, что такое высокий гребень, дано не было, то трудно понять, что под этим подразумевается. Никаких уникальных особенностей в строении верхнечелюстной кости у ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* нами не найдено. Напротив, по нашим наблюдениям, таймени *Hucho* и *Parahucho* имеют очень сходную форму этой кости, очень близкую к той, что имеется, к примеру, у видов *Salmo*. Таким образом, мы не считаем возможным рассматривать эту характеристику в качестве синапоморфии для группы родов *Brachymystax*—*Hucho*.

Как уже было отмечено выше, правомерность использования двух других признаков, предложенных М.К. Глубоковским (Глубоковский, 1995, с. 59-60: более 10 пор сейсмочувствительной системы на dentale, каналы в чешуе боковой линии — открытые), как синапоморфий для группировки *Brachymystax*—*Hucho* нашими данными также не подтверждается.

3.3. Генетическая и морфологическая дифференциация тупорылых и острорылых ленков в восточной части их ареала

3.3.1. Генетическая дифференциация

Анализ изменчивости мтДНК ленков

Выделение и очистка мтДНК из печени рыб, ее обработка 15 рестриктазами (табл. 11), электрофорез и выявление продуктов расщепления проводились так, как описано ранее (см. раздел 2.1). Каждый вариант расщепления, полученный в результате разрезания мтДНК рестрикционным ферментом, обозначался заглавной буквой (А, В, С ...). Каждая особь была обозначена многобуквенным кодом, который описывает ее составной митохондриальный генотип — гаплотип, в дальнейшем. Степень дивергенции последовательностей мтДНК между различными гаплотипами (p) рассчитывалась по уравнению 20 из работы Нея и Ли (Nei, Li, 1979), исходя из доли фрагментов мтДНК с одинаковой электрофоретической подвижностью. Стандартные ошибки оценок дистанций вычислялись методом складного ножа (jackknife method; Efron, 1982), где для получения 15 псевдооценок p каждый раз

удалялись данные по одной из 15 рестриктаз (т. е., для получения первой псевдооценки удалялись данные по первому рестриktionному ферменту, для второй — по второму и т. д.).

Матрица генетических дистанций служила основой для построения методом ближайшей связи (neighbor-joined method; Saitou, Nei, 1987; использовался пакет NTSYS — Rohlf, 1993) дендрограммы различия нуклеотидных последовательностей гаплотипов — NJ-дерева. Полученная дендрограмма ориентировалась относительно внешней группы — гаплотипа, обнаруженного у представителя ближайшего к ленкам рода *Hucho* [сибирского тайменя *Hucho taimen* (Pall.)]. Этот метод построения филогенетического дерева не требует принятия допущения о постоянстве скорости эволюции и, как показало компьютерное моделирование, несколько чаще, чем UPGMA, генерирует правильную топологию деревьев (Saitou, Nei, 1987; Nei, 1991).

Устойчивость кластеризации гаплотипов мтДНК оценивалась методом бутстрэпа (Efron, 1982; Felsenstein, 1985). Процедура, реализованная в среде Turbo Pascal 6.0 (Borland Int.), заключалась в следующем. При обработке мтДНК ленков и таймелей из 15 рестриktionных ферментов только 12 производили полиморфные варианты расщепления, т. е. содержали филогенетическую информацию (табл. 11). Поэтому, (1) из этого исходного набора ферментов производилась случайная выборка с возвращением 12 рестриктаз (некоторые рестриктазы могли попасть в выборку более чем один раз, другие — могли не попасть вообще). Далее, (2) для этого фиктивного набора ферментов составлялась новая матрица присутствия-отсутствия фрагментов мтДНК у изначально обнаруженных гаплотипов — десяти, в данном случае (см. табл. 11). Наконец, (3), на основе этой матрицы, исходя из доли фрагментов с одинаковой электрофоретической подвижностью, рассчитывались дистанции и строилось NJ-дерево гаплотипов. Этапы 1-3 повторялись 100 раз и, таким образом, всего было генерировано 100 случайных фиктивных матриц наборов фрагментов, 100 случайных фиктивных матриц генетических дистанций и построено, соответственно, 100 NJ-деревьев. Используя пакет NTSYS, полученные деревья объединялись по правилу преимущественной кластеризации в одно, согласованное дерево (majority rule consensus tree) — какая-либо группировка гаплотипов признавалась

Таблица 11.

Гапλο-типы мтДНК	Прониххождение выборов**																										
	Составной генотип*										Бассейн Японского моря																
	Бассейн Японского моря					Бассейн р. Усури (Амура)					Бассейн р. Усури (Амура)					Бассейн р. Усури (Амура)											
	ЕД	МА	ВА	КР	АЛ	СТ	АН	ТА	АР	УС	АС	ИЛ	КО***	ЕД	МА	ВА	КР	АЛ	СТ	АН	ТА	АР	УС	АС	ИЛ	КО***	
ТА1	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	4	4	16									
ТА2	A	V	A	A	V	A	V	A	A	V	A	V	A	V	A	12											
ТА3	A	V	A	A	V	A	V	A	A	V	A	V	A	V				6	4	9							
ТС1	A	A	A	A	V	A	V	A	V	A	C	A	5	4	10	7	10	14/0/0									
ТС2	A	A	A	A	V	A	V	A	V	A	C	A	1	3													
ОС1	B	A	A	C	A	V	A	V	B	A	D	C	2								1	7	11/0/3				
ОС2	C	A	A	C	A	V	A	V	A	D	C	1															
ОС3	V	A	A	C	A	V	A	V	V	A	D	C	1														
ОС4	V	A	A	C	A	V	A	C	V	A	D	C	1								5				0/17/0		
ТАЙ	D	A	A	D	A	C	A	C	A	C	V	E	5	2	1						2				1/0/10		

* Заглавными буквами обозначены варианты расщепления мтДНК, полученные при ее обработке рестриктазами (слева направо) Bgl I, Bgl II, Cfr-421, Eco RI, Eco 321, Eco 8 II, Eco 9 II, Eco 105 I, Hinc II, Hind III, Mso I, Pvu II, Pvu I, Sca I и Xba I. Обозначение одними и теми же буквами наборов фрагментов мтДНК, полученных при обработке разными рестриктазами, не означает сходства этих вариантов расщепления (см. табл. 11).

** Обозначения локальностей даны в поллинии к рис. 1.

*** Косой линией разделено, соответственно, количество особой тупорылахи и острорыльных ленков, таймелей в выборках из р. Комиссаровка, имевших данный гаплотип мтДНК (см. текст). Число острорыльных ленков, имевших данный гаплотип, выделено подчеркиванием.

монофилетичной только при условии, что она возникла в более чем 50% циклов бутстрэпа. Доля бутстрэп-повторов, в которых образовывалась та или иная группировка, по определению, является доверительным уровнем принятия гипотезы о ее монофилии (Felsenstein, 1985).

Результаты расщепления мтДНК ленков и тайменей рода *Hucho* рестриктазами даны в табл. 5. В целом при использовании 15 ферментов было выявлено 9 различных вариантов мтДНК гаплотипов. В аллопатрических популяциях тупорылой формы ленка обнаружено 3 различных гаплотипа: в реках Единка, Максимовка и Васильковка — ТА1; в р. Кривая и реках залива Петра Великого — ТА2 и ТА3, соответственно. Внутрипопуляционная изменчивость мтДНК не выявлена.

В области симпатрии у острорылой формы выявлено 4 различных гаплотипа: в р. Арму — ОС1-4; в выборке из р. Арсеньевка обнаружено два гаплотипа (ОС1, ОС4); в р. Комиссаровка все острорылые ленки имели один и тот же гаплотип — ОС4. В выборках тупорылых ленков из рек Арму и Уссури найдено по 2 гаплотипа в каждой — ТС1-2, а из рек Тармасу и Арсеньевка — один (ТС1). У тайменей из рек Арму, Уссури и Арсеньевка обнаружен один единственный гаплотип — ТАЙ.

В выборках из р. Комиссаровка в 1993, 1995 и 1996 гг. у ленков, морфологически относящихся к тупорылой форме (n=26), наряду с характерным для тупорылых ленков из рек Арму и Уссури гаплотипом ТС1, были обнаружены также «чужие» гаплотипы, до этого встреченные только у острорылых ленков и тайменя — ОС1 и ТАЙ (табл. 11). По-видимому, присутствие гаплотипа ОС1 у тупорылых ленков свидетельствует об имевшей место интрогрессивной гибридизации между ними и острорылыми ленками. В свою очередь, обнаружение гаплотипа ТАЙ у тупорылых ленков говорит о происходящей в настоящее время гибридизации в этой реке между тупорылыми ленками и тайменем. Нами получено прямое тому подтверждение — в 1995 г. была отловлена особь (самец), которая имела ТАЙ-генотип мтДНК, но по ряду морфологических признаков (окраска; форма тела, головы и плавников; положение места соединения нижней челюсти с черепом и края верхнечелюстной кости относительно заднего края глаза и другим показателям) была промежуточной между ленком и тайменем и, по всей видимости, являлась гибридом F1, или бэкроссом. В этой связи, находка гаплотипов ОС1 у 3 из 13 тайменей из р. Комиссаровка (остальные 10 имели гаплотип ТАЙ; табл. 11) может интерпретироваться не только как следствие прошедшей интрогрессивной гибридизации между тайменем и острорылыми ленками, но и, учитывая высокую долю тупорылых ленков, имеющих эти гаплотипы, как результат опосредованной передачи гаплотипа ОС1 через тупорылых ленков. Аналогичная картина была обнаружена

для выборки тупорылых ленков из другой реки — Илистой, относящейся, как и р. Комиссаровка, к бассейну оз. Ханка, в которой гаплотипы ТС1 и ОС4 найдены примерно в той же пропорции.

Парные оценки дистанций между гаплотипами и их стандартные ошибки даны в табл. 12. Средняя дивергенция последовательностей (π) между различными гаплотипами мтДНК внутри тупорылой формы ленка (0,78±0,42%; стандартная ошибка π вычислялась методом складного ножа) оказалась в два раза больше, чем внутри острорылой формы (0,34±0,48%). Средняя дистанция между гаплотипами мтДНК тупорылого ленка из аллопатрических популяций ($\pi=0,90\pm0,30\%$) в несколько раз превышала таковую у ленков из области симпатрии ($\pi=0,17\pm0,17\%$). Гаплотипы мтДНК тупорылых и острорылых ленков дивергировали в среднем по 2,31% нуклеотидных позиций. Дивергенция последовательностей мтДНК ленков и тайменей была несколько выше и составила в среднем около 3,17% нуклеотидных позиций.

Таблица 12.

Оценки нуклеотидных различий (p, в %) между гаплотипами мтДНК (ниже диагонали), их стандартные ошибки (выше диагонали) и общее число выявленных фрагментов (по диагонали)

Гаплотипы	ТА1	ТА2	ТА3	ТС1	ТС2	ОС1	ОС2	ОС3	ОС4	ТАЙ
ТА1	50	0,553	0,312	0,320	0,303	0,600	0,618	0,533	0,670	0,791
ТА2	1,177	51	0,507	0,493	0,500	0,652	0,667	0,782	0,728	1,094
ТА3	0,534	0,982	49	0,376	0,368	0,654	0,671	0,551	0,726	0,848
ТС1	0,718	0,905	0,925	50	0,172	0,651	0,667	0,713	0,652	0,810
ТС2	0,534	1,120	0,733	0,171	49	0,705	0,722	0,651	0,759	0,760
ОС1	1,873	2,815	2,325	2,208	1,979	50	0,170	0,169	0,229	0,807
ОС2	1,931	2,874	2,385	2,267	2,038	0,168	51	0,229	0,274	0,821
ОС3	2,096	2,502	2,567	1,931	2,208	0,168	0,338	51	0,253	0,846
ОС4	1,873	2,815	2,325	2,756	2,507	0,345	0,522	0,522	50	0,915
ТАЙ	2,560	3,826	2,874	3,130	2,874	3,130	3,188	3,392	3,546	53

На дереве, построенном методом ближайшей связи на основе матрицы дистанций, гаплотипы мтДНК ленков группируются в два основных кластера (рис. 15-а), один из которых образуют гаплотипы ТА1-3 и ТС1-2 тупорылых ленков, а другой, более компактный, сформирован гаплотипами ОС1-4 острорылых ленков. Гаплотип ТА1 ленков из рек восточного побережья Приморья занимает внешнюю позицию по отношению к кластеру, образованному двумя парами остальных гаплотипов тупорылых ленков из близлежащих рек залива Петра Великого и р. Кривая (ТА2-3), а так же из бассейна р. Уссури (ТС1-2). Гаплотип ОС4, преобладающий в выборках острорылых ленков из Комиссаровки и Арсеньевки, занимает внешнюю, по отношению к другим гаплотипам острорылых ленков, позицию. Остальные гаплотипы острорылых ленков (ОС1-3) образуют другой кластер.

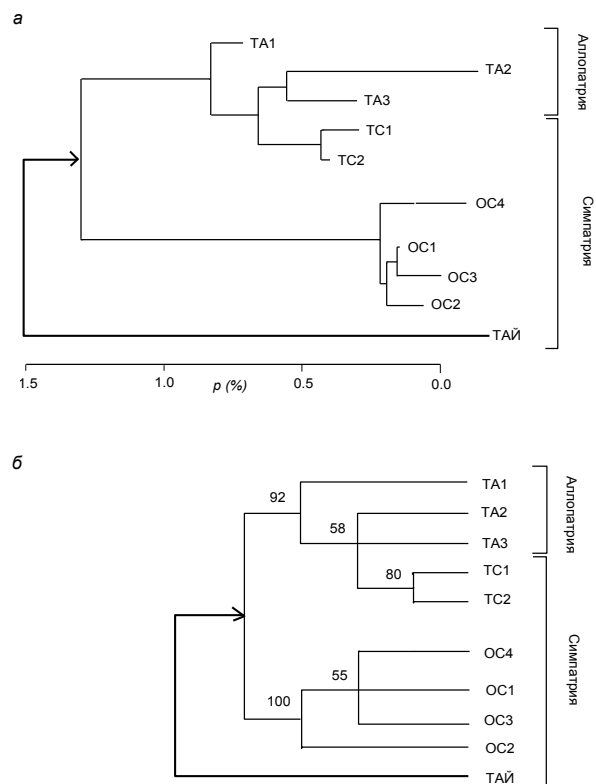


Рис. 15. NJ-дерево (а) гаплотипов мтДНК ленков и их согласованное дерево (б), полученное в результате бутстрэп-анализа (цифры в основании кластеров - доля бутстрэп-повторов, в которых образовывалась данная группировка)

Бутстрэп-анализ на достаточно высоком уровне значимости подтвердил существование двух основных группировок гаплотипов мтДНК ленков (ТА1-3, TC1-2; и OC1-4), с одной стороны, и продемонстрировал низкую устойчивость деталей ветвлений внутри каждой из них, с другой (рис. 15-б). Так, если гаплотип ТА1 в большинстве случаев (в 58 из 100 циклов) занимал такую же, внешнюю относительно остальных гаплотипов мтДНК тупорылых ленков, позицию, то для гаплотипов ТА2-3 и TC1-2 оказалась более вероятна

трихотомия, включающая три группы: ТА2; ТА3 и TC1-2. Кластер OC1-OC3 гаплотипов острорылых ленков образовывался в менее чем 50% бутстрэп-повторов, а гаплотип OC2 в большинстве циклов бутстрэпа (в 55 из 100) занимал внешнее по отношению к остальным гаплотипам острорылых ленков положение.

По типу клональных линий мтДНК, обнаруженных в выборках тупорылых ленков из рек Приморья, изученные локальности разделяются на четыре группы: (1) бассейны рек Уссури и Анной; (2) реки восточного побережья Приморья; (3) р. Кривая (приток р. Киевка) и (4) реки залива Петра Великого (табл. 11). Если группу смежных локальных популяций ленков разных или одной и той же речной системы, объединенных в настоящем или в недавнем прошлом значительным потоком генов и отличных по генетическому составу от других подобных групп популяций, обозначить термином популяционная группировка, или племя (patio), то можно считать, что эти четыре группы локальностей населяют отдельные племена тупорылых ленков — уссурийское, восточно- и южноприморское, а также киевское. В свою очередь, внутри уссурийского племени тупорылых ленков можно выделить две группы популяций: собственно уссурийскую и ханкайскую. В обеих из них по численности преобладает гаплотип TC1. Однако, если для первой группы отмечен еще гаплотип TC2, то во второй значительную долю составляет «чужой» гаплотип OC1. По всей видимости, между популяциями тупорылых ленков из рек бассейна оз. Ханки и притоков Уссури достаточно долгое время поддерживается некоторая степень изоляции. Для тупорылых ленков из рек бассейна Японского моря произвести более дробное разделение изученных локальностей не удастся ввиду отсутствия какой бы то ни было внутривидовой изменчивости. Острорылые ленки из бассейна оз. Ханка, в отличие от тупорылых ленков из этого бассейна, по набору гаплотипов мтДНК мало отличаются от острорылых ленков из р. Арсеньевка. В обеих этих выборках численно доминирует гаплотип OC4. Судя по другому преобладающему гаплотипу, острорылые ленки из р. Арму представляют собой отдельную популяцию.

Анализ изменчивости кариотипов ленков

Согласно полученным данным, у изученных ленков из четырех приморских рек (рис. 16) можно выделить три варианта кариотипов (рис. 17-19).

1) Метацентрических хромосом — 8 пар, последние ранжированы на 4 пары крупных (М) и 4 пары мелких (m). Субмета- (SM) и субтелоцентрических (ST) хромосом — 9 пар. Акроцентрических хромосом (А) — 28 пар. Таким образом, суммарное число хромосом (2n) у него составляет 90, а число хромосомных плеч (NF) равно 124. Данный вариант кариотипа

($M = 8$; $m = 8$; $SM+ST = 18$; $A = 56$; $2n = 90$; $NF = 124$) был найден у тупорылых ленков из рек Ананьевка и Васильковка.



Рис 16. Места сбора кариологического материала от тупорылого (●) и острорылого (■) ленков в Приморском крае: 1— р. Васильковка; 2 — р. Ананьевка; 3 — р. Арсеньевка; 4 — р. Комиссаровка. Различной штриховкой показано распространение 3-х группировок тупорылого ленка в реках побережья Приморья, выявленных при анализе морфологических и генетических данных. Пунктир — линия водораздела между бассейном р. Усури и бассейном Японского моря.

2) Метацентрических хромосом — 8 пар (4 пары крупных и 4 пары мелких). Субмета- и субтелоцентрических хромосом — 7-8 пар. Число пар акроцентрических хромосом — 30-31. Общее число хромосом ($2n$) у этого варианта равно 92, а NF — 122-124. Данный вариант ($M = 8$; $m = 8$; $SM+ST = 14-16$; $A = 60-62$; $2n = 92$; $NF = 122-124$) был зафиксирован у тупорылых ленков из рек Арсеньевка и Комиссаровка.

Отметим, что для одной, сравнительно крупной пары субметацентриков (на рис. 17-19 она помечена звездочкой) выявлена вариация в длине коротких плеч. В связи с этим, на некоторых метафазных пластинках данная пара хромосом морфологически оказывалась весьма сходной с хромосомами из группы крупных метацентриков (см. рис. 18, где она помещена в один ряд с метацентрическими хромосомами).

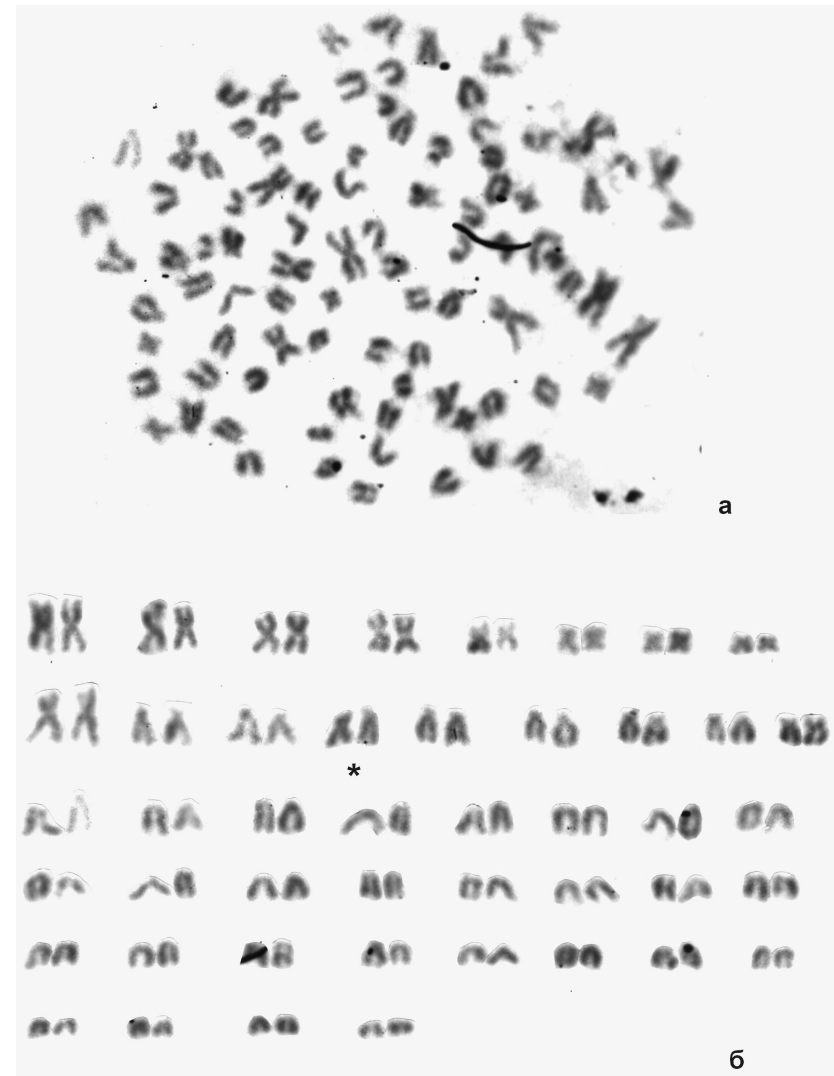


Рис. 17. Метафазная пластинка (а) и кариогрaмма (б) тупорылого ленка из р. Ананьевка



Рис. 18. Метафазная пластинка (а) и кариогамма (б) тупорылоного ленка из р. Арсеньевка



Рис. 19. Изменчивость двулучных хромосом у тупорылых (а — р. Ананьевка; б — р. Васильковка; $2n = 90$; в, г — р. Арсеньевка; $2n = 92$) и острорылых (д — р. Арсеньевка, е — р. Комиссаровка; $2n = 90$) ленок

3) Метacentрических хромосом — 8 пар (4 пары крупных и 4 пары мелких). Субмета- и субтелоцентрических хромосом — 7 пар. Акроцентрических хромосом — 30 пар.

Соответственно, у этого варианта, $2n = 90$, а $NF = 120$. Данный вариант кариотипа ($M = 8$; $m = 8$; $SM+ST = 14$; $A = 60$; $2n = 90$; $NF = 120$) был обнаружен у острорылых ленков из рек Арсеньевка и Комиссаровка.

Таким образом, кариотип тупорылых ленков из бассейна р. Уссури выделяется наибольшим числом хромосом ($2n = 92$ против $2n = 90$ у остальных). Отличительной чертой кариотипа тупорылых ленков из рек бассейна Японского моря является стабильное проявление сравнительно высокого числа субмета- субтелоцентрических хромосом (9 пар против 7-8 у остальных). В свою очередь, кариотип острорылых ленков можно отличить по комбинации признаков. От кариотипа тупорылых ленков из бассейна р. Уссури он отличается меньшим числом хромосом ($2n = 90$ против $2n = 92$), а от тупорылых ленков из рек бассейна Японского моря — малым числом субмета- и субтелоцентрических хромосом (7 пар против 9 пар у последних). В связи с этим у него наблюдается наименьшее число хромосомных плеч (120 против 122-124).

3.3.2. Морфологическая дифференциация

Внешние морфологические признаки: промеры головы рыб

В смешанных выборках двух форм ленков из бассейна Амура довольно часто отмечаются гибридные особи (Алексеев, 1983; Осинев и др., 1990; Осинев, 1993). Поскольку такие особи обычно имеют промежуточные между родительскими формами характеристики (Алексеев, 1983), то включение их в анализ могло уменьшить уровень различий тупорылых и острорылых ленков. Для того, чтобы выявить подобных особей в наших выборках из области симпатрического обитания двух форм ленков, был проведен анализ по методу главных компонент. Данный метод, путем замены исходных признаков их линейными комбинациями, во многих случаях позволяет более четко, чем при сравнении по отдельным признакам, разделить объекты исследования (в данном случае — особей ленков) на однородные группы и с успехом использовался ранее для выявления гибридных экземпляров рыб (Neff, Smith, 1979). Результаты анализа главных компонент корреляционной матрицы полного набора нетрансформированных признаков (18) объединенной выборки ленков представлены на рис. 20. Первая компонента включала в себя подавляющую часть общей вариации — 98%. Поскольку все признаки имели высокие и, одновременно, сходные по величине факторные нагрузки на первую компоненту (от 0,96 до 0,99), то ее можно интерпретировать как компоненту, отражающую общий размер изученных особей.

Наибольший вклад во вторую компоненту (1% общей дисперсии) вносили признаки

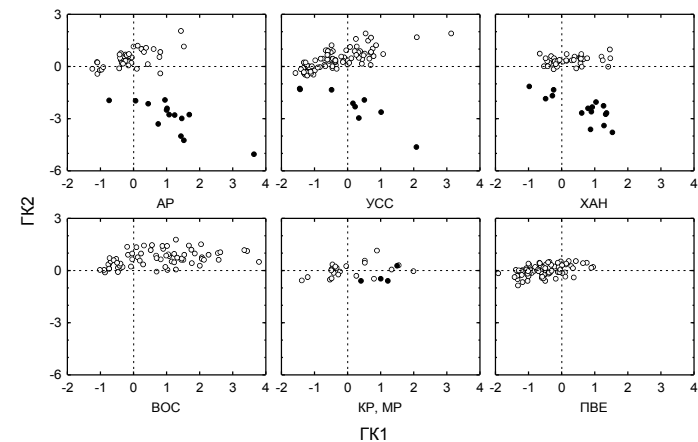


Рис. 20. Распределение объединенной выборки ленков (● и ○ — особи острорылых и тупорылых ленков, соответственно) в пространстве двух первых главных компонент (ГК1 и GK2) для 18 промеров головы рыб. В целях наглядности распределение дано раздельно по регионам (AP — р. Аму; YCC — реки Уссури, Извилка, Антоновка, Арсеньевка и р. Тармасу; XAH — реки Комиссаровка и Илистая; ВОС — реки Самарга, Единка, Максимовка и Васильковка; КР — р. Кривая; МР — оз. Маркаколь; ПВЕ — реки Алексеевка, Стеглянуха, Нежинка, Ананьевка и Пойма).

V1_9, V1_8, V8_9 (эти признаки имели отрицательные по знаку нагрузки — от -0,12 до -0,23) и V6_5, V4_7, V2_4, V7_5 (признаки с положительными нагрузками — от 0,08 до 0,13). Таким образом, вторая главная компонента отражает форму головы ленков в виде контраста, с одной стороны, длины рыла, а с другой — формы заглазничной области головы и длины нижней челюсти. Соответственно, особи, имеющие удлиненное рыло и небольшие значения последних четырех промеров, проецируются на нижнюю часть оси ординат — это острорылые ленки. Проекция особей тупорылых ленков, имеющих короткое рыло, большую, чем у острорылых ленков, высоту и длину заглазничной области головы и более длинную нижнюю челюсть, располагаются в верхней части второй главной компоненты. Поскольку в пространстве первых двух главных компонент изученные образцы без перекрывания разделились на две четко выраженные группы (одна из которых включала особей острорылых ленков, а вторая — тупорылых), то был сделан вывод об отсутствии в наших выборках гибридных особей. Как видно из рис. 20, с увеличением размеров особей (размер особей на рис. 20 возрастает слева направо) различия между тупорылыми и острорылыми ленками усиливаются. Однако характер этого возрастания, при сравнении острорылых и тупорылых ленков из разных речных бассейнов, не одинаков. Согласно результатам ковариационного анализа, по наклону линии регрессии второй главной компоненты на первую, изученные выборки ленков распадаются на три группировки — (1) выборки

островных ленков из бассейна Уссури и оз. Ханка, (2) выборки тупорылых ленков из р. Арму, притоков верхнего течения Уссури, Анюя и (3) выборки тупорылых ленков из бассейнов оз. Ханки и Японского моря. Внутри каждой из них, по наклону линий регрессий, выборки ленков мало отличаются друг от друга: $F = 0,009$, $d. f. = 2, 33$, $P = 0,99$ — для первой; $F = 0,93$, $d. f. = 5, 132$, $P = 0,54$ — для второй и $F = 1,66$, $d. f. = 11, 207$, $P = 0,92$ — для третьей группировки. В то же время, между этими группами выборок наблюдаются существенные различия: общий наклон линии регрессии для островных ленков равен $-0,81$, а для двух групп выборок тупорылых ленков — $0,69$ (р. Арму и притоки Уссури) и $0,42$ (бассейны оз. Ханки и Японского моря). В результате, по форме головы (второй главной компоненте), тупорылые ленки из бассейнов оз. Ханки и Японского моря в целом оказываются удалены от островных ленков в несколько меньшей степени, чем тупорылые ленки из р. Арму и притоков верхнего течения Уссури. Четыре особи островных ленков из оз. Маркаколь проявляют несомненное сходство с тупорылыми ленками из бассейна Японского моря.

Сравнение по отдельным признакам. Для последующего анализа были исключены сложные (составные) признаки, включающие в себя по сути несколько измерений, а также, как показал анализ главных компонент, малозначимые промеры. В результате, оставшиеся 11 измерений представляли собой элементарные признаки, отражающие либо форму рыла (V1_9, V1_8, V8_9), либо размер челюстей (V1_3, V2_4), или форму заглазничной области головы (V4_7, V4_6, V4_5, V7_6, V7_5, V6_5). Дополнительно был введен 12 признак, характеризующий степень нависания верхней челюсти над нижней — V1_2 (вычислялся как разница трансформированных значений промеров V1_6 и V2_6).

Параметрическая характеристика выборок по сокращенному набору признаков дана в табл. 13. Статистическая обработка полученных данных предполагала проведение множественных парных сравнений выборок между собой. Очень часто, особенно в ихтиологической литературе, для этих целей используются критерии, разработанные для сравнения двух независимых выборок (например, таких как t-критерий). При этом в каждом сравнении пар выборок достоверность их различия оценивается при использовании одного из общепринятых уровней значимости — 0,05 или 0,01. Между тем, хорошо известно (Sokal, Rohlf, 1981), что если одновременно проверяется достаточно много гипотез, то имеется некоторая вероятность получить «значимые результаты» даже при отсутствии эффектов. Вероятность того, что по крайней мере одна гипотеза будет отвергнута, когда на самом деле все гипотезы верны (α), равна $1 - (1 - \alpha')^k$ (где α' — частный уровень значимости; k — общее число парных сравнений), что примерно составляет $\alpha' \cdot k$. Поэтому, если, например, требуется проверить k гипотез на общем уровне значимости $\alpha = 0,05$, то частный уровень

значимости α' для каждого из критериев будет приблизительно равен $0,05/k$ — так называемая поправка Бонферрони (Sokal, Rohlf, 1981; Rice, 1989). Поэтому здесь и далее при статистическом анализе различий нескольких выборок по признакам, с близким к нормальному распределению, мы использовали специальные критерии множественного сравнения. В тех случаях, когда распределение не соответствовало нормальному, достоверность различий оценивалась при использовании поправки Бонферрони.

Поскольку небольшой объем материала из ряда локальностей мог существенно снизить мощность статистических критериев при сравнении выборок ленков, то было произведено их объединение. При объединении выборок (Урбах, 1964: с. 115-119), выборочные средние усреднялись без процедуры взвешивания — т.е., каждая из локальностей рассматривалась как самостоятельная генеральная совокупность. В первую очередь были объединены три малочисленные и достаточно близкие между собой выборки островных ленков из бассейна Уссури и оз. Ханка. Объединение выборок тупорылых ленков проводилось с учетом результатов исследования изменчивости их мтДНК (см. раздел 3.3.1). Согласно этим данным, выборки тупорылых ленков должны были быть разбиты на пять группировок — выборки (1) из бассейна р. Уссури (включая выборку из бассейна Анюя), (2) оз. Ханка, (3) восточного и (4) южного побережья Приморья, а также (5) р. Кривая. Однако проведенный нами анализ канонических переменных всего набора рассматриваемых показателей у тупорылых ленков (табл. 14, рис. 21) показал, что выборка тупорылых ленков из р. Арму существенно отличается от остальных выборок из бассейна Уссури и должна рассматриваться как самостоятельная единица при сравнении «признак за признаком» тупорылых ленков из разных районов между собой и с объединенной выборкой островных ленков. Выборка тупорылых ленков из бассейна Анюя сближается с выборками тупорылых ленков из верхнего течения Уссури. Но, из-за ее географической удаленности и малочисленности, в последующем сравнении она не участвовала.

Результаты статистического сравнения объединенных выборок ленков по внешним морфологическим признакам представлены в табл. 15 (использовался критерий множественных сравнений GT2 — Sokal, Rohlf, 1981: р. 248-250; программа MCPAIR из пакета BIOM-PC; Rohlf, 1987). Согласно полученным данным, практически по всем изученным показателям островные ленки из бассейна Уссури с высокой достоверностью отличаются от тупорылых ленков. Исключение составляет лишь их сравнение с тупорылыми ленками из бассейна оз. Ханка по признаку V7_6.

Характеристика выборок ленков (средняя/стандартное отклонение) по внешним морфологическим признакам

Выборки	n	Признаки											C	
		V1_3	V1_9	V1_8	V8_9	V2_4	V4_7	V4_6	V4_5	V7_6	V7_5	V6_5		V1_2
Острорылые ленки														
AP	14	2.65	1.49	2.24	0.81	3.16	2.00	3.36	3.51	1.99	3.33	2.23	0.35	24.4
		0.12	0.07	0.07	0.06	0.07	0.09	0.10	0.09	0.09	0.08	0.14	0.09	0.8
AC	9	2.65	1.55	2.22	0.74	3.09	2.01	3.42	3.49	2.04	3.36	2.23	0.31	24.1
		0.09	0.08	0.08	0.06	0.10	0.11	0.10	0.08	0.12	0.12	0.08	0.11	1.1
KO	16	2.68	1.51	2.21	0.77	3.26	2.04	3.43	3.55	1.92	3.28	2.19	0.29	24.1
		0.12	0.07	0.10	0.04	0.10	0.10	0.14	0.13	0.09	0.12	0.19	0.08	0.9
MP	4	2.80	1.39	1.92	0.69	3.49	2.14	3.60	3.70	1.97	3.44	2.39	0.10	—
		0.07	0.09	0.12	0.05	0.09	0.05	0.08	0.06	0.04	0.12	0.19	0.08	
Тупорылые ленки														
AP	40	2.90	1.16	1.92	0.82	3.51	2.27	3.59	3.59	2.08	3.61	2.52	0.04	23.6
		0.09	0.07	0.08	0.06	0.10	0.10	0.10	0.08	0.09	0.09	0.12	0.08	0.9
AT	14	2.94	1.23	1.91	0.76	3.52	2.28	3.61	3.65	2.07	3.61	2.55	0.01	23.8
		0.06	0.07	0.06	0.05	0.10	0.09	0.05	0.11	0.08	0.07	0.08	0.07	0.9
ИЗ	28	2.91	1.28	1.91	0.74	3.50	2.29	3.67	3.68	2.10	3.57	2.55	0.02	24.2
		0.09	0.05	0.06	0.03	0.09	0.07	0.11	0.09	0.10	0.12	0.11	0.06	0.6
УС	34	2.92	1.28	1.91	0.73	3.49	2.32	3.67	3.63	2.04	3.57	2.57	0.03	23.5
		0.08	0.06	0.07	0.05	0.09	0.07	0.10	0.08	0.06	0.10	0.10	0.10	0.7
AC	23	2.83	1.21	1.84	0.71	3.40	2.24	3.59	3.68	2.06	3.64	2.61	0.04	23.1
		0.11	0.09	0.07	0.06	0.09	0.10	0.12	0.11	0.12	0.14	0.12	0.06	1.0
KO	18	2.97	1.33	1.92	0.67	3.47	2.24	3.55	3.64	1.98	3.58	2.52	0.07	24.1
		0.10	0.06	0.09	0.03	0.06	0.08	0.06	0.11	0.07	0.07	0.10	0.09	0.5
ИЛ	21	2.91	1.30	1.94	0.71	3.45	2.27	3.56	3.61	1.99	3.60	2.56	0.08	24.2
		0.06	0.06	0.07	0.04	0.07	0.07	0.05	0.04	0.06	0.07	0.10	0.07	0.8
ТА	5	2.89	1.28	1.85	0.69	3.42	2.37	3.60	3.63	2.08	3.76	2.74	0.01	23.2
		0.05	0.03	0.06	0.09	0.06	0.06	0.11	0.03	0.09	0.05	0.13	0.07	0.6
СА	7	2.91	1.32	1.92	0.71	3.52	2.19	3.48	3.53	2.05	3.55	2.42	0.09	23.2
		0.07	0.04	0.07	0.02	0.08	0.10	0.08	0.09	0.08	0.06	0.12	0.07	0.7
ЕД	7	2.91	1.31	1.94	0.70	3.46	2.23	3.54	3.63	2.07	3.58	2.49	0.10	22.7
		0.07	0.05	0.06	0.03	0.14	0.05	0.10	0.11	0.12	0.08	0.06	0.07	0.9
МА	6	2.87	1.26	1.84	0.66	3.48	2.22	3.49	3.55	2.03	3.57	2.55	0.01	22.7
		0.14	0.06	0.07	0.05	0.10	0.08	0.05	0.06	0.14	0.14	0.12	0.07	0.5
ВА	49	2.90	1.24	1.89	0.71	3.50	2.27	3.53	3.59	2.06	3.61	2.46	0.06	23.0
		0.09	0.07	0.06	0.04	0.11	0.08	0.08	0.12	0.05	0.09	0.13	0.08	0.6
KP	22	2.84	1.33	1.95	0.71	3.35	2.19	3.54	3.63	2.10	3.63	2.43	0.08	23.1
		0.07	0.06	0.07	0.04	0.07	0.07	0.09	0.09	0.08	0.08	0.11	0.08	0.8
АЛ	16	2.88	1.30	1.90	0.71	3.41	2.13	3.44	3.54	2.05	3.65	2.46	0.08	23.7
		0.06	0.05	0.06	0.05	0.08	0.09	0.09	0.08	0.06	0.11	0.10	0.10	0.6
СТ	9	2.90	1.34	1.89	0.69	3.45	2.30	3.61	3.64	2.10	3.67	2.42	0.01	24.6
		0.09	0.05	0.07	0.02	0.11	0.08	0.06	0.13	0.09	0.11	0.09	0.09	0.8
HE	36	2.94	1.31	1.89	0.68	3.48	2.19	3.44	3.60	2.04	3.56	2.33	0.06	25.6
		0.08	0.07	0.08	0.03	0.09	0.09	0.08	0.07	0.09	0.10	0.10	0.10	0.7
АН	34	2.93	1.26	1.91	0.70	3.43	2.14	3.45	3.61	2.04	3.57	2.40	0.07	25.1
		0.08	0.08	0.07	0.05	0.08	0.09	0.07	0.08	0.10	0.11	0.12	0.11	0.5
ПО	6	2.92	1.35	1.89	0.72	3.47	2.26	3.50	3.59	2.12	3.63	2.43	0.01	24.3
		0.07	0.03	0.03	0.07	0.07	0.04	0.08	0.09	0.04	0.13	0.12	0.07	0.06

Примечание. Для каждой особи все промеры были приведены к общей средней длине головы (промер V1_5) всех 418 изученных особей, равной 6,86 см. промер V1_2 — разница промеров V1_6 и V2_6. Схема остальных промеров дана на рис. 2. C — длина головы в % к стандартной длине особи (V1_5/SL). Расшифровка обозначений выборок дана в разделе 2.5. Географическое расположение выборок представлено на рис. 1.

Таблица 14.

Стандартизированные канонические коэффициенты и собственные значения первых двух канонических переменных (КП1 и КП2) для трёх различных вариантов дискриминантного анализа

Признаки	1. Только тупорылые ленки — все 12 промеров		2. Обе формы ленков — промеры рыла и челюстей	3. Обе формы ленков — промеры заглазничной области головы
	КП1	КП2	КП1	КП1
V1_3	0,04	-0,10	0,69	—
V1_9	0,21	0,80	-0,38	—
V1_8	-0,03	-0,31	-0,67	—
V8_9	-0,42	-0,41	-0,15	—
V2_4	-0,10	-0,05	0,27	—
V1_2	0,06	-0,09	-0,28	—
V4_7	-0,36	0,36	—	0,64
V4_6	-0,37	0,29	—	0,26
V4_5	-0,23	0,22	—	0,25
V7_6	0,03	-0,04	—	-0,02
V7_5	-0,12	-0,08	—	-0,04
V6_5	-0,61	0,29	—	0,58
Собственное значение	1,79	0,99	6,43	2,10
% общей дисперсии	46	25	80	65

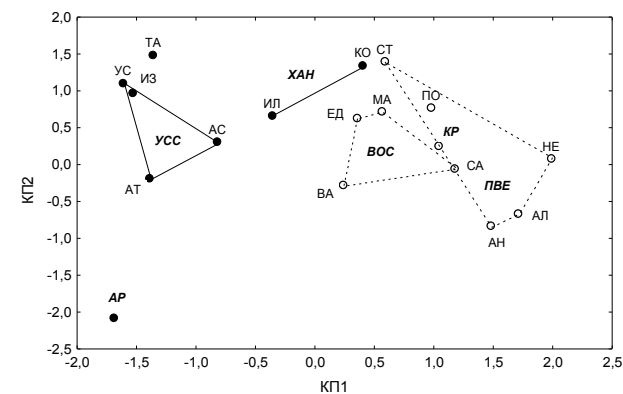


Рис. 21. Распределение центров выборок тупорылых ленков (● и ○ — бассейны Уссури и Японского моря, соответственно) в пространстве первых двух канонических переменных (КП1 и КП2), полученных при использовании 12 промеров головы рыб (см. первый вариант в табл. 14)

Достоверные, хотя и меньшие по масштабам, отличия выявляются также и внутри тупорылых ленков. По признакам V1_9 и V8_9 выборки тупорылых ленков из р. Арму и притоков верховой Уссури значительно различаются не только между собой, но и при их сравнении с остальными выборками тупорылых ленков. По признаку V4_7 намечается

разделение объединенных выборок тупорылых ленков на две группы. Первую, с высокими значениями этого признака, составляют выборки ленков из области симпатрии, а вторую, с низкими значениями этого показателя, — выборки ленков из бассейна Японского моря. При этом в каждой из них можно выделить выборку с промежуточными характеристиками — это, соответственно, выборки ленков из оз. Ханка и восточного побережья Приморья. Сходные результаты дает и сравнение выборок тупорылых ленков по другим промерам, отражающим высоту заглазничной области головы рыб, — V4_6 и V6_5. Хотя в последнем случае в роли выборки с промежуточным характером выступают ленки из р. Арму, а в ряду выборок ленков из бассейна Японского моря (ленки восточного побережья, ленки из р. Кривая и ленки из рек залива Петра Великого) обнаруживаются достоверные отличия крайних членов этого ряда. Среди выборок тупорылых ленков из области симпатрии выделяются ленки из бассейна оз. Ханка, а среди выборок ленков с побережья Приморья — ленки из р. Кривая. У первых, как уже было отмечено, среднее значение признака V7_6 совпадает с таковым острорылых ленков, и, соответственно, достоверно отличается от такового в остальных выборках тупорылых ленков. Вторые, в сравнении с другими выборками тупорылых ленков, имеют существенно меньшую длину нижней и верхней челюсти (V2_4 и V1_3, соответственно — см. табл. 13 и табл. 15). По другим признакам выборки тупорылых ленков либо однородны (V1_8 и V7_5), либо не проявляют какой-либо закономерности в характере географической изменчивости (V4_5). По признаку V1_2 проглядывается возможность разделения выборок на две группы (тупорылые ленки из р. Арму, притоков верховой Уссури, с одной стороны, и остальные выборки, с другой). Однако высокая изменчивость промера V1_2 делает большинство сравнений между членами этих группировок статистически незначимыми. На основе изложенного, можно сделать вывод о том, что и в реках западного склона Сихоте-Алиня (участок совместного обитания тупорылых и острорылых ленков), и в реках восточного склона, впадающих в Японское море (область аллопатрии), тупорылые ленки из разных речных систем не однородны. Вследствие сравнительно высокого уровня изменчивости внутри обоих бассейнов, наиболее отличающиеся группы выборок тупорылых ленков оказываются связаны рядом промежуточных. Этот континуальный характер изменения в состоянии морфологических признаков у тупорылых ленков при переходе от одного речного бассейна к другому нагляднее всего иллюстрируется результатами множественного дискриминантного анализа (рис. 21): резкие отличия тупорылых ленков из рек южного побережья Приморья от тупорылых ленков из р. Арму или притоков верхнего течения Уссури по 12 изученным признакам сглаживаются малым уровнем дифференциации тупорылых ленков из рек восточного побережья и бассейна оз. Ханка.

В отношении четырех острорылых ленков из оз. Маркаколь необходимо отметить следующее. По многим признакам они оказываются весьма сходны с тупорылыми ленками (табл. 13). Однако, на наш взгляд, невысокие значения промера V1_3 и, напротив, сравнительно большие значения признака V1_9 вкупе с малой величиной признаков V7_6, V6_5 и V4_7 позволяют достаточно уверенно отделить их от большинства выборок тупорылых ленков, включая некоторые выборки ленков из бассейна Японского моря.

Таблица 15.

Результаты парных сравнений выборок острорылых и тупорылых ленков по внешнеморфологическим признакам (критерий GT2 — Sokal, Rohlf, 1981)

	ОЛ	АР	УСС	ХАН	ВОС	КР	ПВЕ	ОЛ	АР	УСС	ХАН	ВОС	КР	ПВЕ
	V1_3							V4_6						
ОЛ	2,66							3,40						
АР	**	2,90						**	3,59					
УСС	**		2,90					**		3,64				
ХАН	**			2,94				**	**	**	3,56			
ВОС	**				2,90			**	**	**		3,51		
КР	**			**		2,84		**	**	**			3,54	
ПВЕ	**					*	2,91	**	**	**	**			3,49
	V1_9							V4_5						
ОЛ	1,52							3,52						
АР	**	1,16						**	3,59					
УСС	**	**	1,25					**	**	3,66				
ХАН	**	**	**	1,32				**			3,62			
ВОС	**	**	*		1,28			**	**			3,58		
КР	**	**	*			1,33		**					3,63	
ПВЕ	**	**	**				1,31	**	**					3,60
	V1_8							V7_6						
ОЛ	2,23							1,98						
АР	**	1,92						**	2,08					
УСС	**		1,89					**		2,07				
ХАН	**			1,93				**	**	**	1,99			
ВОС	**				1,90			**			**	2,05		
КР	**					1,95		**			**		2,10	
ПВЕ	**						1,90	**			**			2,07
	V8_9							V7_5						
ОЛ	0,77							3,33						
АР	**	0,82						**	3,61					
УСС	**	**	0,73					**		3,60				
ХАН	**	**	**	0,69				**			3,59			
ВОС	**	**	**		0,69			**				3,58		
КР	**	**	**			0,71		**					3,63	
ПВЕ	**	**	**				0,70	**						3,62
	V2_4							V6_5						
ОЛ	3,17							2,22						
АР	**	3,51						**	2,52					
УСС	**		3,48					**		2,57				
ХАН	**			3,46				**			2,54			
ВОС	**				3,49			**	**	*		2,48		
КР	**	**	**	**	**	3,35		**	**	**	*		2,43	
ПВЕ	**	**	**	**	**		3,45	**	**	**	**	**		2,41

Таблица 15 (окончание)

	ОЛ	АР	УСС	ХАН	ВОС	КР	ПВЕ	ОЛ	АР	УСС	ХАН	ВОС	КР	ПВЕ
	V4_7							V1_2						
ОЛ	2,01							0,31						
АР	**	2,27						**	0,04					
ВУС	**		2,28					**		0,03				
ХАН	**			2,25				**	**	0,08				
ВОС	**		**		2,23			**	*		0,07			
КР	**	*	**			2,19		**				0,08		
ПВЕ	**	**	**	**			2,20	**						0,05

Примечание. ОЛ — объединённая выборка острорылых ленков (локальности: АР, АС и КО); АР, КР — выборки тупорылых ленков из р. Арму и р. Кривая; УСС, ХАН, ВОС, ПВЕ — объединённые выборки тупорылых ленков из притоков верхнего течения Усури (локальности: АТ, ИЗ, УС и АС), бассейна оз. Ханка (локальности: КО и ИЛ), восточного (локальности: СА, ЕД, МА и ВА) и южного (локальности: АЛ, СТ, НЕ, АН и ПО) побережья Приморья. По диагонали — среднее значение признаков в объединённых выборках. * и ** — различия в средних достоверны на общем (фиксированном) уровне значимости 0,05 и 0,01, соответственно.

Сравнение форм ленков по сумме признаков. Оценка степени близости выборок ленков по комплексу изученных признаков основывалась на результатах анализа канонических переменных или множественного дискриминантного анализа (МДА). В отличие от использованного ранее анализа главных компонент, объектами исследования в данном случае выступают не отдельные особи, а их группы, состав которых определяется заранее. При этом в задачу анализа канонических переменных входит поиск линейных комбинаций исходных переменных для разделения групп объектов или центров тяжести различных рассматриваемых групп. Эти новые переменные рассчитываются таким образом, что в их пространстве различия между группами объектов максимизированы по отношению к изменчивости внутри групп, что позволяет достичь их наиболее оптимального разделения. В сущности, МДА является специальным случаем анализа главных компонент, который проводят на характеристических объектах, связанных с центром тяжести различных групп. Поэтому результаты МДА и анализа главных компонент, выполненного при использовании в качестве исходных данных выборочных средних, оказываются во многом сходны. Однако, по нашим наблюдениям, разделение выборок, основанное на МДА, получается гораздо более четкое, чем при использовании последнего подхода за счет того, что сходные выборки демонстрируют большую агрегированность даже тогда, когда одна из них по какому-либо признаку имеет выпадающие из общего ряда значения. В сравнении с анализом главных компонент, интерпретация новых синтетических переменных, полученных с помощью МДА, более сложна, когда число исходных признаков — велико. Поэтому здесь и далее исходные наборы признаков мы разбивали на гомогенные группы, описывающие те или иные характеристики объектов сходным образом, что позволяло в большинстве случаев нивелировать этот негативный эффект.

Для облегчения интерпретации канонических переменных, 12 отобранных признаков, с учетом результатов анализа главных компонент, были разделены на две группы (табл. 14).

Первую составили признаки, описывающие длину рыла и челюстей, а также расположение носовых отверстий. Во вторую группу включили признаки, характеризующие форму и размеры заглазничной области головы рыб. Анализ канонических переменных проводился отдельно для каждого из двух наборов признаков. Поскольку в обоих случаях четкое разделение выборок двух форм ленков наблюдалось только в пространстве первой канонической переменной, то обсуждение дифференциации ленков по осям других переменных (второй, третьей и т.д.) было опущено.

Как видно из полученных данных (табл. 14, 16; рис. 22), уровень дифференциации форм ленков для этих двух групп признаков оказался не одинаковым — по первой группе признаков различия между выборками острорылых и тупорылых ленков более резко выражены, чем по второй. Во-первых, об этом свидетельствует большая величина собственного значения первой канонической переменной для группы признаков, характеризующих рыло и челюсти. Во-вторых, общий уровень дивергенции выборок двух форм ленков, оцениваемый на основе дистанций Махалонобиса (D^2), рассчитанных для этой группы признаков, многократно превышает таковой для признаков, описывающих заглазничную область головы. При этом в первом варианте дискриминантного анализа наибольший вклад в разделение выборок тупорылых и острорылых ленков вносили признаки, фактически не игравшие какой-либо значимой роли в дифференциации выборок внутри тупорылой формы ленков — длина верхней челюсти и длина рыла (V1_3 и V1_8). Напротив, во втором варианте, те признаки, которые имели наибольший вес при разделении выборок тупорылых ленков между собой (V6_5 и V4_7), характеризовались наивысшими каноническими коэффициентами и при совместном анализе выборок двух форм ленков (табл. 14). Как следствие, распределение выборочных средних проекций особей тупорылых ленков на первую каноническую ось в этих двух последних вариантах дискриминантного анализа оказывается весьма сходным (сравни средние проекции на ось абсцисс на рис. 21 и ось ординат на рис. 22).

В целом, по первой группе признаков, выборки тупорылых ленков оказались слабо дифференцированы (см. табл. 16). Можно выделить лишь ленков из рек Кривая и Арму, удаленных от острорылых ленков, соответственно, в наименьшей и наибольшей степени. Остальные же выборки тупорылых ленков мало отличаются друг от друга и находятся примерно на равном удалении от острорылых ленков.

Таблица 16.

Усреднённые по группам дистанции Махаланобиса (D^2) между выборками осторылых и тупорылых ленков, вычисленные по признакам, отражающим форму и размеры заглазничной области головы (V4_7, V4_6, V4_5, V7_6, V7_5, V6_5 — выше диагонали), а так же форму рыла, длину рыла и челюстей (V1_9, V1_8, V8_9, V1_2, V1_3, V2_4 — ниже диагонали)

	Группы выборки									
	ОЛ	АР	УСС	ХАН	ВОС	КР	ПВЕ	МР		
ОЛ	2,0	19,1	25,1	20,1	15,3	14,1	14,0	11,5		
АР	3,87	17,8-19,9	22,4-29,2	17,4-22,3	8,8-18,2	12,2-15,9	9,0-24,1	8,5-13,1		
УСС	86,1	—	1,8	1,6	1,6	2,4	4,6	7,6		
ХАН	73,7-97,2	6,3	0,7-2,5	1,4-1,8	0,9-2,6	—	2,1-6,2	—		
ВОС	62,2-92,2	3,5-8,1	1,7	1,4-4,1	1,1-8,9	4,0-8,5	3,2-15,4	7,0-8,1		
КР	70,6	13,4	3,2	0,4	2,5	4,7	5,9	6,3		
ПВЕ	52,7-85,6	9,8-17,0	0,9-6,0	1,8	1,9-3,9	4,2-5,2	4,5-7,6	5,1-7,5		
МР	75,5	11,9	2,8	1,9	1,7	2,4	3,5	8,4		
	52,0-98,9	7,3-15,9	0,9-5,8	0,2-3,8	2,2	1,7-4,2	1,3-6,5	6,5-9,4		
	48,5	14,8	5,5	3,8	5,5	—	2,1	7,8		
	39,8-54,4	—	4,3-7,8	2,2-5,4	2,6-8,2	—	1,4-2,8	—		
	74,2	13,1	2,9	1,6	2,3	3,9	4,0	10,1		
	52,8-89,8	9,1-17,4	1,4-5,9	0,4-2,7	0,8-4,2	1,5-5,6	2,1	7,6-13,4		
	54,7	26,4	11,6	8,3	7,8	7,4	8,7	—		
	42,0-62,7	—	8,9-15,3	7,6-9,0	4,6-10,6	—	6,4-13,2	—		

Примечание. Под чертой — пределы вариации D^2 . По диагонали — средние значения D^2 внутри той или иной группы выборки. ОЛ — выборки осторылых ленков (локальности: АР, АС и КО); АР, КР — выборки тупорылых ленков из р. Арму и р. Кривая; УСС, ХАН, ВОС, ПВЕ — выборки тупорылых ленков из притоков верхнего течения Усури (локальности: АТ, ИЗ, УС и АС), бассейна оз. Ханка (локальности: КО и ИЛ), восточного (локальности: СА, ЕД, МА и ВА) и южного (локальности: АЛ, СТ, НЕ, АН и ПО) побережья Приморья, соответственно. МР — осторылые ленки из оз. Маркаколь.

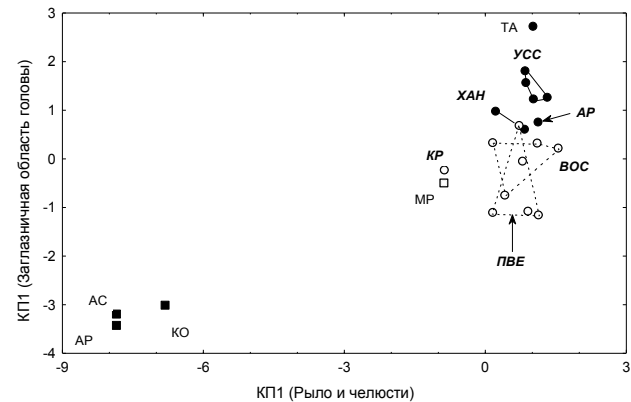


Рис. 22. Распределение центров выборки ленков (■ и □ — осторылые ленки из бассейна Амура и оз. Маркаколь, соответственно; ● и ○ — тупорылые ленки из бассейна Амура и Японского моря, соответственно) в пространстве канонических переменных, полученных при использовании различных наборов внешних морфологических признаков: ось абсцисс — первая каноническая переменная для промеров рыла и челюстей; ось ординат — первая каноническая переменная для промеров заглазничной области головы рыб (см. две последние колонки в табл. 14)

По второй группе признаков, судя по дистанциям D^2 , уровень дивергенции внутри тупорылых ленков остается примерно на том же уровне. С другой стороны, в два-пять раз уменьшаются дистанции между осторылыми и тупорылыми ленками. По степени удаленности от осторылых ленков, выборки тупорылых ленков разделяются на две группы — выборки ленков из бассейна Усури и Японского моря. Более близкими к осторылым ленками при этом оказываются ленки из рек юга побережья Приморья. Важно указать, что, в отличие от предыдущего варианта анализа, наблюдается закономерное возрастание различий между выборками из разных бассейнов (в среднем, $D^2 = 4,65$), в сравнении с уровнем дивергенции между выборками внутри бассейнов — в среднем, для групп выборок внутри бассейна Усури и Японского моря, D^2 равно 1,97 и 2,67, соответственно (для первой группы признаков значения этих же показателей составляет 6,48, 7,63 и 3,92, соответственно).

Таким образом, по сумме двух дистанций D^2 , рассчитанных для двух наборов признаков, наиболее удаленными от осторылых ленков оказываются выборки тупорылых ленков из р. Арму и притоков верхнего течения р. Усури. При сравнении осторылых ленков и тупорылых ленков из р. Кривая обнаруживается наименьший уровень дивергенции. Тупорылые же ленки из бассейна оз. Ханки, восточного и южного побережья Приморья занимают промежуточное между этими двумя группами положение. Справедливости ради необходимо отметить, что, по отношению к общему уровню дивергенции тупорылых и

острорылых ленков из области симпатрии, суммарная разница дистанции D^2 между тупорылыми ленками из рек западного и восточного склонов Сихоте-Алиня в большинстве случаев составляет незначительную величину — не более 10%.

Малый объем выборок тупорылых ленков из бассейна р. Анюй и острорылых ленков из оз. Маркаколь не позволяет провести их полноценное сравнение с остальными выборками ленков. Отметим лишь следующее. Тупорылые ленки из бассейна Анюя, имея большие значения промеров, отражающих высоту заглазничной области головы рыб (см. табл. 13, промеры V4_7 и V6_5), по второй группе признаков оказываются удалены от острорылых ленков даже в еще большей степени, чем тупорылые ленки из бассейна Уссури (см. рис. 22). Острорылые же ленки из оз. Маркаколь проявляют значительное сходство с тупорылыми ленками из бассейна Японского моря, особенно с ленками из р. Кривая. Заметим однако, что почти идентичное положение средних проекций особей ленков из р. Кривая и оз. Маркаколь на первую каноническую переменную для признаков, характеризующих рыло и челюсти, обусловлено различными причинами. Относительно остальных выборок ленков из рек побережья Приморья, выборка ленков из р. Кривая смещена в сторону острорылых ленков прежде всего из за малого размера их нижней челюсти. Напротив, характерное положение маркакольских ленков определяется небольшими размерами их верхней челюсти (по размеру нижней челюсти они практически не отличаются от тупорылых ленков: см. табл. 13).

«Диагностические признаки»: относительная ширина супраэтноида, сошника, число жаберных тычинок и другие показатели

К разряду «диагностических признаков», т. е. признаков, позволяющих дифференцировать тупорылых и острорылых ленков в смешанных выборках и определять принадлежность к той или иной форме их изолированных популяций, ранее относили прежде всего число жаберных тычинок, а также индексы двух костей — ширина супраэтноида и сошника, выраженная в % от наибольшей длины кости (Кифа, 1976; Васильева, 1978; Минна, Васильева, 1979; Алексеев, 1983).

Характеристика выборок ленков из рек Приморья по числу жаберных тычинок (*Sb*), относительной ширине супраэтноида и сошника (*SethW*, *Vw1*) дана в табл. 17; схема измерений этих и других костей представлена на рис. 3; статистическая оценка значимости выявленных различий дана в табл. 18. В этих таблицах приведены также данные и по другим признакам, оказавшихся, на наш взгляд, весьма полезными при выяснении границ географических группировок тупорылых ленков и решении других вопросов: по дополнительным индексам сошника (*Vw2* и *VI_2*), индексам язычной кости (*Gw1*, *Gw2* и *GI_2*), числу пилорических придатков (*Pc*) и позвонков (*Vt*). Оценка достоверности различий между выборками ленков по остеологическим и другим признакам, имеющим отличное от

нормального частотное распределение вариант и большую дисперсию, проводилась с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни. Если частотное распределение было близко к нормальному, применялся критерий GT2. При этом, с учетом ранее выявленной популяционной структуры, объединялись малочисленные и близкие друг к другу выборки.

Таблица 17.

Характеристика выборок ленков (средняя/стандартное отклонение) по промерам супраэтноида (*SethW*), сошника (*Vw1*, *Vw2*, *VI_2*), язычной кости (*Gw1*, *Gw2*, *GI_2*), а также меристическим признакам — числу жаберных тычинок (*Sb*), пилорических придатков (*Pc*) и позвонков (*Vt*)

Выборки	n	<i>SethW</i>	<i>Vw1</i>	<i>Vw2</i>	<i>VI_2</i>	<i>Gw1</i>	<i>Gw2</i>	<i>GI_2</i>	n	<i>Sb</i>	n	<i>Pc</i>	n	<i>Vt</i>
острорылые ленки														
AP	14	25.1 1.9	60.1 5.3	86.8 8.1	72.4 4.3	28.1 1.7	46.3 2.5	60.9 2.6	10	30.4 1.7	—	—	—	—
AC	9	26.1 1.3	63.8 7.4	84.6 10.7	75.6 4.1	25.6 2.0	45.2 2.5	60.7 2.2	13	28.7 1.0	11	93.7 10.4	5	60.0 0.7
KO	16	25.8 1.8	63.2 4.4	86.5 11.7	73.3 4.0	29.1 1.5	47.1 3.3	61.7 2.6	9	28.9 0.8	10	93.3 7.6	6	60.2 0.8
MP	4	29.2 2.9	64.6 5.7	97.6 5.4	66.2 2.9	32.9 2.9	49.6 2.4	66.4 3.2	5	22.0 0.7	—	—	—	—
тупорылые ленки														
AP	16	39.1 2.9	80.9 8.9	119.7 11.0	67.6 4.7	38.0 3.7	52.4 4.0	72.5 3.3	40	21.2 0.8	—	—	—	—
AT	10	40.7 2.7	77.0 8.0	118.2 14.9	65.5 5.4	36.9 2.2	51.0 3.2	72.5 3.7	14	20.7 1.2	11	104.8 8.3	—	—
UC	22	38.5 2.4	73.4 10.2	114.6 12.1	64.0 6.1	36.4 1.4	50.1 2.6	72.8 3.4	20	21.0 0.9	12	103.1 8.5	5	61.6 0.5
AC	14	40.3 2.9	76.9 5.5	117.4 8.2	65.7 5.9	38.2 2.3	54.3 2.7	70.4 1.6	16	21.1 1.2	12	102.3 12.0	10	61.7 0.7
KO	13	36.2 2.2	79.4 6.5	114.3 4.8	69.5 5.5	41.1 4.6	55.4 5.8	74.2 2.1	14	20.6 0.7	—	—	6	61.7 0.5
ИЛ	20	41.5 3.0	77.4 6.6	111.3 10.3	69.8 5.4	37.2 2.2	53.0 2.9	70.2 1.7	18	21.2 0.9	12	101.3 8.9	—	—
ТА	5	42.6 3.8	83.1 3.6	127.1 6.7	65.6 4.7	43.2 5.7	60.2 5.7	71.7 3.5	5	20.4 0.8	5	104.8 15.4	5	62.0 0.7
СА	6	37.8 4.7	71.1 4.1	105.8 6.7	67.4 4.5	33.5 2.7	49.4 2.6	71.1 1.9	7	22.9 0.7	—	—	—	—
ЕД	7	37.8 1.9	70.9 8.3	108.2 9.2	65.6 5.9	34.9 2.4	50.2 1.3	69.5 1.8	7	23.3 0.8	10	93.4 9.2	—	—
МА	6	37.3 1.8	67.8 5.2	101.6 7.4	66.9 5.1	33.7 1.6	46.7 1.3	72.3 2.9	6	22.7 0.5	8	92.4 5.7	4	60.5 1.0
ВА	33	36.1 2.0	69.6 7.0	108.7 11.5	64.3 4.4	33.5 2.5	47.1 3.7	71.2 2.9	40	22.1 1.0	20	96.8 7.9	14	59.7 0.5
КР	21	37.0 2.7	70.8 7.9	109.7 10.0	64.6 4.9	31.8 2.2	49.3 4.6	64.7 2.5	20	23.5 0.9	12	82.9 5.5	7	59.6 0.5
АЛ	11	36.2 2.6	63.2 7.0	95.3 8.8	66.3 3.7	32.6 3.9	47.6 3.6	68.4 2.8	15	21.3 1.3	14	77.0 8.7	11	59.6 0.7
СТ	9	38.5 1.1	61.1 5.1	96.8 11.1	63.7 7.7	31.4 2.7	49.8 2.5	66.0 3.4	8	21.5 0.9	—	—	—	—
НЕ	22	35.4 2.0	60.4 4.3	91.2 7.9	66.4 4.9	28.6 1.9	41.2 2.7	69.6 2.4	29	21.7 0.8	14	77.5 5.8	6	59.2 0.8
АН	19	36.6 2.8	61.9 4.1	92.7 6.5	66.6 4.0	29.3 1.7	42.0 2.3	69.8 2.0	18	21.5 1.0	12	80.7 7.3	16	59.6 0.9
Всего:	277								313		163		95	

Таблица 18.

Результаты парных сравнений выборок острорылых и тупорылых ленков по остеологическим признакам и числу пилорических придатков (критерий Манна-Уитни — Sokal, Rohlf, 1981; при выполнении множественных сравнений, уровень значимости корректировался по методу Бонферрони — Rice, 1989)

Выборки	ОЛ	УСС	ВОС	КР	ПВ1	ПВ2	ОЛ	УСС	ВОС	КР	ПВ1	ПВ2
	<i>SethW</i>						<i>Gw1</i>					
ОЛ	25,6						27,8					
УСС	**	39,6					**	37,7				
ВОС	**	**	36,7				**	**	33,6			
КР	**	*		37,0			**	**		31,8		
ПВ1	**	*			37,2		*	**			32,2	
ПВ2	**	**				36,0	**	**	**	**	**	28,9
	<i>Vw1</i>						<i>Gw2</i>					
ОЛ	62,2						46,4					
УСС	**	77,5					**	52,6				
ВОС	**	**	69,7				**	**	47,2			
КР	**	**		70,8			**	**		49,3		
ПВ1	**	**	**	**	62,2		**	**			48,5	
ПВ2	**	**	**	**		61,1	**	**	**	**	**	41,6
	<i>Vw2</i>						<i>GI_2</i>					
ОЛ	86,2						61,2					
УСС	**	116,1					**	72,0				
ВОС	**	**	107,5				**	**	71,3			
КР	**	**		109,7			**	**	**	64,7		
ПВ1	*	**	**	**	95,9		*	**	**		66,3	
ПВ2	**	**	**	**		91,9	**	*	**	**	*	69,7
	<i>VI_2</i>						<i>Pc</i>					
ОЛ	73,5						93,5					
УСС	**	66,9					**	102,8				
ВОС	**	**	65,1				**	**	95,0			
КР	**	**		64,6			**	**	**	82,9		
ПВ1	**	**			65,1		**	**	**		78,3	
ПВ2	**	**				66,5	**	**	**	**	**	

Примечание. ОЛ — объединённая выборка острорылых ленков (локальности: АР, АС и КО). УСС, ВОС — объединённые выборки тупорылых ленков из бассейна Уссури (локальности: АР, АТ, УС, АС, КО и ИЛ) и рек восточного побережья Приморья (локальности: СА, ЕД, МА и ВА). КР — выборка тупорылых ленков из р. Кривая. ПВ1 и ПВ2 — объединённые выборки ленков из рек Уссурийского и Амурского заливов залива Петра Великого (локальности: АЛ, СТ и НЕ, АН, соответственно; при сравнении по *Pc*, выборки из залива Петра Великого на группы не разделялись). По диагонали — среднее значение признаков в объединённых выборках. * и ** — выборки достоверно различаются на общем (фиксированном) уровне значимости 0,05 и 0,01, соответственно.

По числу жаберных тычинок острорылые ленки из бассейна Уссури резко отличаются от тупорылых ленков, которые, в свою очередь, так же оказываются неоднородными. По *Sb* выборки тупорылых ленков можно расположить в следующий ряд — ленки из бассейна Уссури ($\overline{Sb} = 20,97^*$), рек залива Петра Великого ($\overline{Sb} = 21,50$), восточного побережья ($\overline{Sb} = 22,75$) и р. Кривая ($\overline{Sb} = 23,50$). Согласно критерию GT2, все парные сравнения

* Здесь, для *Sb* и далее — для *Vt*, приводятся невзвешенные средние.

указанных группировок между собой, а также с объединённой выборкой острорылых ленков ($\overline{Sb} = 29,33$), проявляют высоко достоверные различия ($P < 0,05$ или $0,01$).

Не меньшие различия между двумя формами ленков наблюдаются и по признаку *SethW*. По этому показателю изученные выборки разделяются на три группы — в максимальной степени отличающиеся между собой выборки острорылых и тупорылых ленков из области симпатрии, а также выборки тупорылых ленков из бассейна Японского моря. При этом достоверных различий между группами выборок ленков из рек побережья не обнаруживается (см. табл. 18).

Довольно неожиданная картина сложилась по относительной ширине сошника (*Vw1*). Тупорылые ленки из бассейна Уссури имеют самую большую ширину сошника — как правило, около 80% от его длины. Сошник тупорылых ленков из рек восточного побережья Приморья и р. Кривой заметно уже — *Vw1* около 70%. Острорылые же ленки из бассейна Уссури и тупорылые ленки из рек залива Петра Великого демонстрируют наименьшие значения *Vw1* (около 60%) и по этому показателю друг от друга достоверно не отличаются (табл. 18). Тем не менее, как это видно из значений других индексов этой кости (*Vw2* и, особенно — *VI_2*), детали строения сошника у острорылых ленков из бассейна Уссури и тупорылых ленков из рек залива Петра Великого резко отличны. У острорылых ленков больше относительный размер основания сошника (*VI_2*), который внутри тупорылых ленков практически неизменен.

Похожая картина наблюдается и при сравнении ленков по относительной ширине язычной кости (*Gw1*). Самую широкую язычную кость имеют тупорылые ленки из бассейна Уссури; наименьшую — острорылые ленки из этого бассейна и тупорылые ленки из рек западной части залива Петра Великого (Амурского залива, локальности: НЕ и АН); промежуточные характеристики присущи тупорылым ленкам из других рек побережья Японского моря. Так же, как и в случае с сошником, использование двух дополнительных индексов — *Gw2* и *GI_2* (основанных на той же схеме измерений, что и индексы *Vw2* и *VI_2*), позволяют вскрыть гомопластический характер сходства острорылых ленков и тупорылых ленков из рек Амурского залива в общей форме язычной кости.

Значительная географическая изменчивость выявлена также по числу пилорических придатков (*Pc*) ленков (табл. 17). Выборки тупорылых ленков распадаются на три группы — ленки из (1) бассейна Уссури с наибольшим числом *Pc*, (2) рек восточного побережья Приморья и (3) рек залива Петра Великого и р. Кривая, имеющих наименьшие значения этого показателя. Острорылые ленки из бассейна Уссури по *Pc* неотличимы от тупорылых ленков из второй группировки. Как видно из представленных в табл. 17 данных, только по этому признаку тупорылые ленки из р. Кривая образуют одну группу с выборками ленков из

залива Петра Великого. По другим изученным «диагностическим» признакам они объединяются с ленками из восточной части побережья Приморья.

По числу позвонков осторыльные ленки из бассейна Уссури и ленки из рек, впадающих в Японское море, достоверно не отличаются (табл. 18). Тупорыльные же ленки из этого бассейна имеют на 1-2 позвонка больше (различие достоверно на уровне значимости 0,01, критерий GT2). При этом число хвостовых и переходных позвонков остается прежним (как правило, 23-24 и 2-3, соответственно), а увеличивается число туловищных позвонков — чаще всего 35-36 против 33-34 в остальных выборках.

По отношению к осторыльным ленкам, пять тупорыльных ленков из бассейна Аноя по большинству остеологических признаков демонстрируют наиболее экстремальные значения, превышающие характеристики тупорыльных ленков из бассейна Уссури. В то же время, вполне очевидно их сходство с последними по меристическим показателям.

Четыре осторыльных ленка из оз. Маркаколь по большинству изученных признаков оказываются чрезвычайно близки к аллопатрическим выборкам тупорыльных ленков. С другой стороны, сравнительно узкий супраэтноид однозначно указывает на их генетическую связь с осторыльными ленками.

Таким образом, не составляет особого труда заметить тот факт, что и по признакам, описанным в данном разделе, тупорыльные ленки из зоны симпатрии отстоят от осторыльных ленков несколько дальше, чем изолированные популяции тупорыльных ленков из рек бассейна Японского моря. Сходство осторыльных ленков с последними (особенно с тупорыльными ленками из рек западной части залива Петра Великого) оказывается настолько велико, что по некоторым «диагностическим» признакам они не различимы. Однако в основе этого сходства скорее всего лежит независимое возникновение у осторыльных и тупорыльных ленков сходных характеристик. Тем более, что в ряде случаев в роли «диагностических» признаков выступают такие обобщенные характеристики, как относительная ширина кости, для которых одни и те же значения могут быть достигнуты различными путями.

Для того, чтобы выяснить, как соотносятся у ленков характеристики супраэтноида, сошника, язычной кости с пропорциями черепной коробки, был проведен дополнительный анализ изменчивости исходных измерений этих костей (по которым рассчитывались индексы) и нескольких промеров черепа.

Сопоставление характеристик супраэтноида, сошника, язычной кости и пропорций черепной коробки у осторыльных и тупорыльных ленков

Семь промеров черепной коробки и восемь измерений трех костей (рис. 3) были сделаны для каждой из 163 изученных особей двух форм ленков: 18 осторыльных и 49

тупорыльных ленков из бассейна Уссури и Аноя, 96 тупорыльных ленков из бассейна Японского моря.

Согласно результатам дисперсионного анализа, по длине основания черепа (Lb — от передней части поперечного ряда зубов на сошнике до заднего края парасфеноида) изученные выборки друг от друга достоверно не отличаются ($P > 0,05$). Поэтому размерная изменчивость из первичных данных была удалена при помощи вычисления относительных значений промеров (индексов), где в качестве числителя использовалась длина основания черепа. В другом варианте анализа для удаления размерной изменчивости использовалась аллометрическая коррекция (Reist, 1985). Однако результаты сравнений оказались практически идентичны тем, что были получены на основе индексов. Поэтому, в целях обеспечения возможности сопоставления наших данных с литературными, приводятся результаты анализа индексов костей.

Параметрическая характеристика выборок по изученным остеологическим признакам представлена в табл. 19, результаты статистического сравнения выборок даны в табл. 20.

Супраэтноид. Осторыльные ленки, имеющие более длинную, чем у тупорыльных ленков, этмоидальную часть черепа ($EthL$), характеризуются и значительно большей длиной супраэтноида (Set_L). Кроме того, осторыльные ленки выделяются наименьшей шириной супраэтноида (Set_W).

Четкой корреляции между длинами этмоидальной части черепа и супраэтноида у тупорыльных ленков нами не выявлено. Так, несмотря на то, что тупорыльные ленки из бассейна Уссури и рек западной части залива Петра Великого по $EthL$ достоверно не отличаются, они имеют существенные различия по Set_L — у первых супраэтноид заметно короче. Ширина супраэтноида в выборках ленков из бассейна Японского моря в большинстве случаев оказывается несколько меньше, чем у тупорыльных ленков из области симпатрии. Однако достоверные различия между ними обнаруживаются только в двух из четырех парных сравнений (табл. 20).

Сошник. Самый длинный сошник имеют осторыльные ленки. Несколько меньше оказалась длина сошника у тупорыльных ленков из залива Петра Великого. Остальные выборки тупорыльных ленков характеризуются еще более коротким сошником и между собой достоверно не отличаются. Аналогичная картина наблюдается и по длине основания сошника ($V2_L$). По ширине сошника (V_W) выделяются ленки из бассейна Уссури и Аноя (самый широкий сошник), в то время как остальные выборки по этому показателю однородны.

Согласно полученным данным, наименьшие среди тупорыльных ленков значения относительной ширины сошника у ленков из рек залива Петра Великого являются

следствием возрастания длины этой кости, при примерном сохранении ее изначальной ширины. Напротив, у тупорылых ленков из бассейна Уссури и Анюя увеличивается ширина кости, а длина остается прежней.

Таблица 19.

Характеристика выборок ленков (средняя/стандартное отклонение) по пропорциям черепа, индексам костей его этмоидальной части и язычной кости

Признаки	Выборки											
	ОЛ	УС	АС	ИЛ	ТА	МА	ВА	КР	АЛ	СТ	НЕ	АН
<i>Lb</i> (см)	<u>4.05</u> 1,07	<u>4.11</u> 0,61	<u>4.16</u> 0,74	<u>4.21</u> 0,59	<u>3.91</u> 1,3	<u>4.22</u> 0,51	<u>4.17</u> 1,33	<u>4.02</u> 0,94	<u>4.05</u> 1,15	<u>3.95</u> 0,82	<u>4.20</u> 0,73	<u>4.14</u> 0,67
<i>EthL</i>	<u>41,3</u> 1,9	<u>32,0</u> 2,0	<u>33,3</u> 0,9	<u>33,3</u> 1,4	<u>31,8</u> 1,4	<u>34,9</u> 1,0	<u>35,0</u> 1,4	<u>34,8</u> 1,1	<u>32,1</u> 0,8	<u>32,2</u> 0,4	<u>33,1</u> 0,8	<u>34,4</u> 1,1
<i>EthW1</i>	<u>37,5</u> 1,7	<u>39,5</u> 1,2	<u>40,2</u> 1,5	<u>41,1</u> 1,4	<u>39,6</u> 0,9	<u>37,9</u> 0,7	<u>40,1</u> 1,2	<u>37,5</u> 1,6	<u>35,8</u> 1,3	<u>35,8</u> 1,2	<u>36,1</u> 1,2	<u>36,2</u> 1,4
<i>EthW2</i>	<u>29,6</u> 1,2	<u>31,0</u> 1,2	<u>31,3</u> 1,3	<u>31,5</u> 0,9	<u>32,2</u> 0,8	<u>29,6</u> 1,4	<u>30,3</u> 0,7	<u>29,5</u> 1,2	<u>27,9</u> 0,8	<u>29,3</u> 1,1	<u>27,9</u> 0,9	<u>28,5</u> 0,8
<i>SphW1</i>	<u>43,1</u> 1,2	<u>44,5</u> 1,0	<u>45,0</u> 1,6	<u>43,5</u> 1,3	<u>46,4</u> 1,5	<u>43,0</u> 1,5	<u>44,0</u> 1,1	<u>42,4</u> 1,2	<u>42,3</u> 1,4	<u>41,9</u> 1,2	<u>41,1</u> 0,7	<u>41,1</u> 0,7
<i>SphW2</i>	<u>49,0</u> 1,9	<u>52,5</u> 1,3	<u>52,9</u> 0,7	<u>51,1</u> 1,4	<u>53,7</u> 1,5	<u>50,6</u> 1,4	<u>52,8</u> 1,4	<u>51,1</u> 1,1	<u>51,4</u> 1,0	<u>50,8</u> 0,9	<u>49,4</u> 0,8	<u>49,5</u> 0,8
<i>SphH2</i>	<u>36,9</u> 1,1	<u>40,0</u> 0,8	<u>39,8</u> 0,8	<u>39,3</u> 0,9	<u>40,1</u> 1,3	<u>38,3</u> 0,4	<u>38,9</u> 0,9	<u>39,2</u> 1,1	<u>39,0</u> 0,5	<u>37,6</u> 0,6	<u>37,6</u> 0,4	<u>38,0</u> 0,6
<i>Set_L</i>	<u>39,0</u> 1,8	<u>29,9</u> 1,0	<u>29,1</u> 1,8	<u>29,6</u> 1,9	<u>29,7</u> 2,1	<u>32,0</u> 2,5	<u>30,9</u> 1,5	<u>32,7</u> 2,4	<u>30,5</u> 1,7	<u>31,8</u> 1,1	<u>31,0</u> 1,3	<u>31,3</u> 1,7
<i>Set_W</i>	<u>10,4</u> 0,8	<u>11,7</u> 0,5	<u>11,7</u> 0,5	<u>12,2</u> 0,5	<u>12,6</u> 0,8	<u>12,1</u> 0,3	<u>11,0</u> 0,5	<u>12,1</u> 0,5	<u>11,0</u> 0,7	<u>12,2</u> 0,7	<u>11,1</u> 0,5	<u>11,2</u> 0,6
<i>V1_L</i>	<u>23,7</u> 1,7	<u>19,9</u> 1,1	<u>19,5</u> 1,5	<u>19,9</u> 1,5	<u>19,1</u> 0,8	<u>20,3</u> 0,9	<u>20,1</u> 1,7	<u>20,3</u> 1,0	<u>21,7</u> 1,5	<u>21,6</u> 1,1	<u>22,5</u> 1,6	<u>22,3</u> 1,1
<i>V2_L</i>	<u>17,2</u> 1,2	<u>13,3</u> 1,0	<u>12,7</u> 1,0	<u>13,9</u> 1,0	<u>12,5</u> 1,3	<u>13,2</u> 1,2	<u>12,8</u> 1,3	<u>13,0</u> 1,1	<u>14,4</u> 0,7	<u>14,7</u> 1,2	<u>15,2</u> 1,0	<u>15,1</u> 0,8
<i>V_W</i>	<u>14,2</u> 0,7	<u>14,9</u> 1,2	<u>14,9</u> 0,8	<u>15,4</u> 0,8	<u>15,8</u> 1,3	<u>13,3</u> 0,5	<u>14,0</u> 0,7	<u>14,1</u> 1,1	<u>13,9</u> 1,0	<u>13,0</u> 0,5	<u>13,6</u> 0,6	<u>13,8</u> 0,7
<i>G1_L</i>	<u>28,8</u> 0,6	<u>29,1</u> 0,8	<u>27,4</u> 0,6	<u>27,6</u> 1,5	<u>27,9</u> 1,6	<u>28,6</u> 0,2	<u>27,9</u> 1,2	<u>29,1</u> 1,0	<u>27,0</u> 1,6	<u>29,0</u> 1,2	<u>29,2</u> 1,3	<u>29,6</u> 1,1
<i>G2_L</i>	<u>17,7</u> 1,0	<u>21,1</u> 0,8	<u>19,3</u> 0,6	<u>19,4</u> 1,1	<u>20,0</u> 1,3	<u>20,6</u> 0,8	<u>19,9</u> 0,9	<u>18,9</u> 1,1	<u>18,4</u> 1,1	<u>18,2</u> 0,8	<u>20,3</u> 0,7	<u>20,6</u> 1,0
<i>G_W</i>	<u>7,8</u> 0,7	<u>10,5</u> 0,4	<u>10,5</u> 0,7	<u>10,3</u> 0,6	<u>12,0</u> 1,2	<u>9,6</u> 0,4	<u>9,3</u> 0,6	<u>9,3</u> 0,4	<u>8,8</u> 0,7	<u>9,1</u> 0,7	<u>8,4</u> 0,5	<u>8,7</u> 0,6
n	18	10	14	20	5	6	23	20	9	7	16	15

Таблица 20.

Результаты парных сравнений выборок острорылых и тупорылых ленков по пропорциям черепа, индексам костей его этмоидальной части и язычной кости (критерий Манна-Уитни — Sokal, Rohlf, 1981; при выполнении множественных сравнений, уровень значимости корректировался по методу Бонферрони — Rice, 1989)

Выборки	ОЛ	УСС	ВОС	КР	ПВ1	ПВ2	ОЛ	УСС	ВОС	КР	ПВ1	ПВ2
	<i>EthL</i>						<i>SphW1</i>					
ОЛ	41,3						43,0					
УСС	**	33,0						44,2				
ВОС	**	**	35,0						43,8			
КР	**	**		34,8			**	**		42,4		
ПВ1	**	**	**	**	32,2		**	*	*		42,2	
ПВ2	**	*	*	*	**	33,7	**	**	**	**		41,1
	<i>EthW1</i>						<i>SphW2</i>					
ОЛ	37,5						49,0					
УСС	**	40,5					**	52,0				
ВОС	**	**	39,6				**		52,3			
КР	**	**	**	37,5			**	*	*	51,0		
ПВ1	**	**	**	**	35,8		*	*	*	*	51,1	
ПВ2	**	**	**	*	*	36,1	**	**	**	**	**	49,4
	<i>EthW2</i>						<i>SphH2</i>					
ОЛ	29,6						36,9					
УСС	**	31,3					**	39,6				
ВОС	**	**	30,1				**	*	38,8			
КР	*	**	**	29,5			**	*	*	39,2		
ПВ1	**	**	**	*	28,5		**	*	*	*	38,4	
ПВ2	**	**	**	**	*	28,2	**	**	**	**	*	37,8
	<i>Set_L</i>						<i>V2_L</i>					
ОЛ	39,0						17,2					
УСС	**	29,5					**	13,4				
ВОС	**	**	31,1				**		12,9			
КР	**	**	**	32,6			**	*	*	13,0		
ПВ1	**	**	**	*	31,1		*	*	*	*	14,5	
ПВ2	**	**	**	*	*	31,1	**	**	**	**	*	15,1
	<i>Set_W</i>						<i>V_W</i>					
ОЛ	10,4						14,2					
УСС	**	11,9					*	15,1				
ВОС	**	**	11,2				**	**	13,9			
КР	**	**	**	12,1			**	*	*	14,1		
ПВ1	**	**	**	*	11,5		**	*	*	*	13,5	
ПВ2	**	**	**	*	*	11,2	**	**	**	**	*	13,7
	<i>V1_L</i>						<i>G1_L</i>					
ОЛ	23,7						28,8					
УСС	**	19,8						27,9				
ВОС	**	**	20,1				*	*	28,1			
КР	**	**	**	20,3			*	*	*	29,1		
ПВ1	*	**	*	*	21,7		*	*	*	*	27,9	
ПВ2	**	**	**	**	*	22,4	**	**	**	*	*	29,4

Таблица 20 (окончание)

	$G2_L$					G_W					
ОЛ	17,6					7,8					
УСС	**	19,7				**	10,4				
ВОС	**		20,0			**	**	9,4			
КР			*	18,9		**	**		9,3		
ПВ1		**	**		18,3	*	**			8,9	
ПВ2	**			**	**	20,4	*	**	**	**	8,5

Примечание. ОЛ — острорылые ленки. УСС, ВОС — объединённые выборки тупорылых ленков из бассейна Уссури (локальности: УС, АС, КО и ИЛ) и рек восточного побережья Приморья (локальности: МА и ВА). КР — выборка тупорылых ленков из р. Кривая. ПВ1 и ПВ2 — объединённые выборки ленков из рек Уссурийского и Амурского заливов залива Петра Великого (локальности: АЛ, СТ и НЕ, АН, соответственно). По диагонали — среднее значение признаков в объединённых выборках. * и ** — выборки достоверно различаются на общем (фиксированном) уровне значимости 0,05 и 0,01, соответственно.

При сравнении у тупорылых ленков индексов сошника и параметров этмоидальной части черепа получены следующие результаты. Так же как и для индексов супраэтноида, какой-либо существенной корреляции между длиной этмоидальной части черепа и характеристиками сошника не наблюдается. В то же время прослеживается некоторая согласованность в изменчивости индексов сошника и ширины этмоидального отдела. При возрастании ширины черепа на уровне боковых решетчатых костей ($EthW1$ и $EthW2$) — возрастает ширина сошника (тупорылые ленки из области симпатрии), при уменьшении значений признаков $EthW1$ и $EthW2$ — несколько увеличивается длина сошника (тупорылые ленки из рек залива Петра Великого). В отличие от других видов лососевых рыб, у ленков, так же как и у их ближайших родственников — тайменей, наибольшая ширина сошника одновременно является и наибольшей шириной этой части этмоидального отдела черепа. Поэтому, если за точку отсчета взять характеристики ленков из рек восточного побережья, то у этих ленков переходы от одной формы рыла к другой можно представить в следующем виде. У острорылых ленков удлинен этмоидальный отдел черепа, при сохранении его изначальной ширины на уровне зубного ряда на головке сошника и боковых решетчатых костей. У тупорылых ленков из бассейна Уссури и Анюя увеличена ширина этмоидального отдела и в передней, и задней его части. У тупорылых ленков из рек залива Петра Великого ширина этмоидального отдела черепа уменьшена, но только на уровне боковых решетчатых костей. В результате, по общей форме этмоидального отдела черепа эти ленки оказываются к острорылым ленкам ближе, чем тупорылые ленки из рек восточного побережья, и это несмотря на то, что для перехода от последних к острорылым ленкам требуется вдвое меньшее число эволюционных шагов. Таким образом, по нашему мнению, некоторое сходство этих двух групп ленков и по форме рыла, и по относительной ширине сошника по своему происхождению является вторичным.

Язычная кость. Эта кость располагается в передней части нижней челюсти и также, как и сошник, в принципе должна характеризовать форму передней части головы

ленков. Поэтому неудивительно, что результаты сравнения выборок ленков по индексам этой кости и сошника во многом совпадают. С другой стороны, в отличие от сошника, на характеристики язычной кости, кроме параметров этмоидальной части черепа, оказывают свое влияние и особенности строения нижней челюсти. Эта разница особенно заметна при сравнении ленков по длине основания язычной кости, несущего зубное вооружение ($G2_L$). У тупорылых ленков наблюдается практически полное совпадение значений $G2_L$ и $V1_L$. В то время как у острорылых ленков второй показатель значительно больше первого. Причина этого различия кроется в существенно меньшей длине нижней челюсти у острорылых ленков (табл. 13). В связи с чем, у острорылых ленков наблюдается не только уменьшение длины и ширины основания язычной кости, но и происходит редукция ее зубного вооружения: у острорылых ленков, в сравнении с тупорылыми, зубы на этой кости заметно меньшего размера.

У тупорылых ленков из области симпатрии (бассейн Уссури и Анюя), по сравнению с остальными выборками тупорылых ленков, язычная кость короче и значительно шире. Тупорылые ленки из рек западной части залива Петра Великого, выделяясь среди тупорылых ленков самым длинным сошником, имеют и более длинную и узкую язычную кость. По нашему мнению, различие в характеристиках язычной кости между тупорылыми ленками этих двух речных бассейнов также является следствием разной ширины у них этмоидальной части черепа. Таким образом, и по относительной ширине язычной кости (см. табл. 17) сходство острорылых ленков из бассейна Уссури и тупорылых ленков из рек залива Петра Великого оказывается вторичным и проистекает из-за действия двух различных процессов: у первых — уменьшаются размеры нижней челюсти, тогда как у последних — уменьшается ширина этмоидальной части черепа.

Пропорции черепа в его средней части ($SphW1$, $SphW2$ и $SphH2$). Череп ленков из рек южного побережья Приморья оказывается одним из самых узких и на уровне клиновидно-ушных костей. При этом данные ленки достоверно не отличаются от острорылых ленков по ширине черепа на уровне боковых отростков клиновидно-ушных костей ($SphW2$) и имеют наименьшую его ширину в их основании ($SphW1$). В целом, у острорылых ленков отростки клиновидно-ушных костей развиты в меньшей степени, чем у тупорылых ленков. Об этом свидетельствует меньшая, в сравнении с тупорылыми ленками, величина разницы промеров 12 и 11 (см. раздел 2.5) в % $Lb(Pr_Sph)$, в среднем, 6,1 — у острорылых и 7,5-9,1 — у тупорылых ленков; критерий Манна-Уитни показал высокую достоверность различий между формами ленков, тупорылые ленки по этому показателю однородны. Наиболее широкий череп обнаружен у тупорылых ленков из бассейна Уссури и рек восточного побережья. По высоте черепа выделяются, с одной стороны, острорылые

ленки и тупорылые ленки из некоторых рек залива Петра Великого, а с другой — тупорылые ленки из области симпатрии, имеющие наименьшие и наибольшие значения признака *SphH2*, соответственно.

Таблица 21.

Стандартизированные канонические коэффициенты (вклад признаков в разделение выборок ленков) и собственные значения первой канонической переменной для двух вариантов дискриминантного анализа

Признаки	1. Показатели ширины и высоты черепной коробки, ширины супраэтноида, сошника и язычной кости	2. Показатели длины этмоидального отдела черепа, супраэтноида, сошника и язычной кости
<i>EthW1</i>	0,67	—
<i>EthW2</i>	-0,17	—
<i>SphW1</i>	0,20	—
<i>SphW2</i>	0,10	—
<i>SphH2</i>	0,42	—
<i>Set_W</i>	0,00	—
<i>V_W</i>	-0,03	—
<i>G_W</i>	0,52	—
<i>EthL</i>	—	0,84
<i>Set_L</i>	—	0,45
<i>V1_L</i>	—	-0,26
<i>V2_L</i>	—	0,04
<i>G1_L</i>	—	0,27
<i>G2_L</i>	—	-0,56
Собственное значение	5,97	8,37
% общей дисперсии	57	72

Сравнение выборок ленков по всему комплексу изученных остеологических признаков было проведено с использованием анализа канонических переменных (табл. 21 и рис. 23). При этом, как и ранее, весь набор признаков был разбит на две группы, одну из которых составили промеры, ориентированные вдоль оси тела (промеры длины), а вторую — перпендикулярные ей (промеры ширины и высоты). Дискриминантный анализ выборок ленков проводился отдельно по каждому из этих двух наборов признаков. В обоих вариантах анализа наивысший уровень различий обнаруживался между симпатрично обитающими острорылыми и тупорылыми ленками. Как и следовало ожидать, по набору промеров ширины и высоты среди выборок тупорылых ленков ближе всех к острорылым ленкам оказались выборки ленков из рек залива Петра Великого. Напротив, по набору промеров длины — выборки ленков из р. Кривая и рек восточного побережья Приморья (рис. 23, табл. 22). Судя по значениям канонических коэффициентов (табл. 21), эта перестановка скорее всего вызвана тем, что у тупорылых ленков из р. Кривая и рек восточного побережья Приморья, в сравнении с ленками из рек залива Петра Великого, несколько выше значения

признака *EthL*, имеющего самый высокий вклад в первую каноническую переменную для этого варианта дискриминантного анализа.

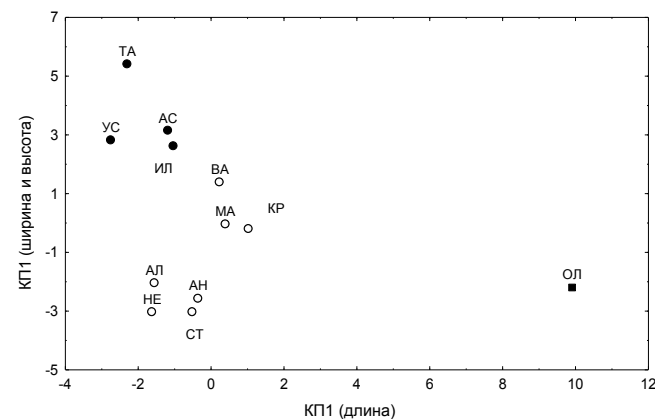


Рис. 23. Распределение центров выборок ленков (■ — острорылые ленки, ● и ○ — тупорылые ленки из бассейна Амура и Японского моря, соответственно) в пространстве канонических переменных, полученных при использовании различных наборов остеологических признаков: ось абсцисс — первая каноническая переменная для промеров длины этмоидального отдела черепа, супраэтноида, сошника и язычной кости; ось ординат — первая каноническая переменная для промеров ширины и высоты черепной коробки, ширины супраэтноида, сошника и язычной кости (см. табл. 21)

При сравнении результатов двух видов дискриминантного анализа, выполненного, с одной стороны, для остеологических (рис. 23), а с другой — для внешнеморфологических (рис. 22) признаков, обращает на себя внимание заметное сходство в характере расположения выборочных средних проекций особей острорылых и тупорылых ленков на оси канонических переменных. Это говорит о том, что оба набора признаков в принципе характеризуют один и тот же феномен — вариацию ленков по форме головы рыб.

Характер изменчивости окраски тела и плавников

У лососевых рыб окраска довольно часто оказывается видоспецифическим признаком, особенно во время нереста. Поскольку можно было полагать, что и у ленков характер окраски является одним из признаков, по которым происходит распознавание конспецифического брачного партнера, то здесь приводится описание типов окраски, обнаруженных у приморских ленков. Этот составной признак можно разложить на

Таблица 22.

Усреднённые по группам дистанции Махаланобиса (D^2) между выборками острорылых и тупорылых ленков, вычисленные для остеологических признаков, характеризующих ширину черепной коробки, супраэтноида, сошника, язычной кости, высоту черепа (*EthW1*, *EthW2*, *SphW1*, *SphW2*, *SphH2*, *Set_W*, *V_W*, *G_W* — выше диагонали), а также длину этмоидального отдела черепа, супраэтноида, сошника и язычной кости (*EthL*, *Set_L*, *V1_L*, *V2_L*, *G1_L*, *G2_L* — ниже диагонали)

	Группы выборок				
	ОЛ	УСС	ВОС	КР	ПВЕ
ОЛ	—	49,9	31,3	36,6	26,8
УСС	—	46,6-52,9	25,8-36,8	—	16,8-40,9
	150,3	5,8	15,5	16,4	39,7
ВОС	133,3-178,0	6,1	10,7-18,4	15,6-17,9	27,7-50,0
	107,4	9,8	12,2	10,9	22,6
КР	105,8-109,0	3,9-14,4	3,2	4,7-17,0	12,9-38,8
	92,8	14,4	9,0	—	13,7
ПВЕ	—	9,4-22,2	6,4-11,5	—	10,5-15,5
	134,9	10,9	16,6	13,9	9,2
	117,5-147,9	6,6-20,3	8,2-21,2	10,2-17,4	8,2

Примечание. Под чертой — пределы вариации D^2 . По диагонали — средние значения D^2 внутри той или иной группы выборок. ОЛ — объединённая выборка острорылых ленков (локальности: АР, АС и КО); УСС, ВОС и ПВЕ — выборки тупорылых ленков из притоков верхнего течения Усури (локальности: УС, АС и ИЛ), восточного (локальности: МА и ВА) и южного (локальности: АЛ, СТ, НЕ и АН) побережья Приморья, соответственно; КР — выборка тупорылых ленков из р. Кривая.

следующие элементы: общий фон тела, наличие и интенсивность розовых или малиновых пятен на боках тела, окраска нижней челюсти, характер и расположение темных пятен.

Общий фон тела только что отловленных острорылых ленков — светлый с преобладанием серых оттенков. После смерти происходит потемнение окраски, и интенсивность темных тонов возрастает. В нижней части тела, от грудного к брюшному плавнику, проходит широкая полоса темно-серого цвета. На боках тела, вдоль боковой линии, начиная от середины или конца грудного плавника, имеется ряд крупных (размером примерно с крышечную кость), округлых, с расплывчатыми краями пятен розового или малинового цвета. Общее их число доходит до 5-6, и тогда этот ряд заканчивается у основания анального плавника. Обычно их количество составляет 3-4 шт. Бока тела и спину за спинным плавником покрывают темно-серые или черные, размером со зрачок, пятна с неправильной, иногда х-образной, формой и расплывчатыми краями. Несколько таких пятен находится на жаберной крышке. Мелкие, более резко очерченные, пятна (8-12 шт.) располагаются на жировом плавнике. Иногда на верхней лопасти хвостового плавника, недалеко от его основания — несколько темных пестрин. Между лучами спинного плавника — серые, вытянутые вдоль лучей и иногда в 1-3 местах прерывающиеся пятна. Нижняя

челюсть, включая губу, — полностью белая (в ряде приморских деревень местное название острорылых ленков — белогуб).

Общий фон тела у свежепойманных тупорылых ленков из бассейна Усури — светлый с преобладанием коричневых, сиреневых или фиолетовых оттенков. Интенсивность коричневых тонов резко усиливается после смерти особи. В нижней части тела, от грудного к брюшному плавнику, проходит широкая полоса темно-коричневого цвета. У мелких ленков, размером до 20-25 см., из-за их более светлой окраски (чаще серебристой), вдоль боковой линии, начиная от спинного плавника, иногда просматриваются розовые пятна, очень слабой интенсивности. Иногда они видны и у более крупных ленков. Бока тела и спина за спинным плавником покрыты крупными черными пятнами с округлой, часто вытянутой в дорсо-вентральном направлении, формой. Поскольку каждое из таких пятен окружено 1-2 рядами чешуй, окрашенных менее интенсивно, чем общий фон тела, то пятна выглядят очень контрастно — так называемые глазчатые пятна. Размер пятен по вертикали, как правило, более диаметра зрачка глаза (самые крупные пятна располагаются выше боковой линии под спинным плавником и далее до жирового). Несколько таких пятен находится и на жаберной крышке. На жировом плавнике — до 7-8 шт. черных пятен, размером доходящих до величины зрачка. На хвостовом плавнике пятна отсутствуют. Между лучами спинного плавника — 4-5 рядов темно-серых или черных пятен, из которых первые ряды у его основания — крупные, округлые, а последний, верхний ряд — в виде вытянутых полосок. Нижняя губа и нижняя челюсть сверху — серые.

Тупорылые ленки из р. Васильковка имеют иной характер окраски. Общий фон тела только что выловленных ленков — светлый с преобладанием коричневых и серых оттенков. Потемнение общего фона тела после смерти выражено не столь резко, как у вышеописанных тупорылых ленков. В нижней части тела, от грудного к брюшному плавнику, проходит широкая полоса темно-серого цвета. Розоватые пятна на боках тела не просматриваются. У ленков из этой реки, так же как у тупорылых ленков из рек залива Петра Великого, наблюдается сцепленный с полом диморфизм по окраске. У самцов и большей части самок бока тела и спина после спинного плавника усеяны мелкими (обычно менее диаметра зрачка) и заметно более многочисленными, чем у других тупорылых ленков, пятнами. Как правило, эти пятна имеют неправильную, чаще х-образную форму (на хвостовом стебле — почти всегда). На жаберной крышке пятна мелкие, округлой формы. На жировом плавнике до 4-5 шт. темно-серых, расплывчатых пятен. Вокруг этих пятен — слабо выраженная депигментированная зона. На верхней и нижней лопастях хвостового плавника (чаще всего — у его основания) обычны довольно многочисленные мелкие, темные пестрины. Между лучами спинного плавника — 4-5 рядов темно-серых или черных пятен. Последний, верхний

ряд пятен, в виде вытянутых полосок — иногда слабо выражен или отсутствует. Из 22 просмотренных самок из этой реки у 3 пятнистость не была выражена вообще. Одна самка имела промежуточную между этими двумя типами окраску — немногочисленные, разрозненные пятна присутствовали только на боках тела и спине. У всех особей нижняя губа и нижняя челюсть сверху серые.

Бликий тип окраски имеют тупорылые ленки из других рек восточного побережья Приморья — Единки, Самарги и Максимовки. Отличие заключается лишь в несколько меньшем количестве и более крупном размере темных пятен на теле. Кроме того, депигментированная зона вокруг пятен более четко выражена, х-образные пятна встречаются гораздо реже, а самки совсем без пятен нами в этих реках не отмечались.

Тупорылых ленков из рек залива Петра Великого (включая р. Киевка) от всех остальных тупорылых ленков отличает широкое распространение здесь сцепленного с полом диморфизма по окраске (самцы — пятнисты, самки — без пятен). Впервые на это явление обратил внимание Г.Д. Дулькейт (1925), обнаруживший его у ленков из притоков р. Раздольная. По нашим данным, абсолютная дифференциация самцов и самок по наличию-отсутствию темных пятен наблюдается не только в бассейне этой реки, но и в р. Партизанская. В остальных исследованных нами реках (Пойма, Седанка, Шкотовка и Киевка) некоторые из самок имеют достаточно хорошо выраженные, но немногочисленные темные пятна. Обычно общий фон тела только что отловленных ленков — светлый с преобладанием серых и коричневатых оттенков. У крупных ленков в нижней части тела, от грудного к брюшному плавнику — широкая полоса темно-серого или бурого цвета. У большей части просмотренных особей (как у самок, так и у самцов) на боках тела (чаще в задней его половине) — слабо выраженные розоватые или с сиреневым оттенком пятна. У некоторых самок эти пятна начинаются сразу за головой и, сливаясь при этом друг с другом, образуют одну непрерывную розовато-сиреневую, довольно широкую полосу, ярким солнечным днем хорошо видимую под определенным углом освещения. Характер пятнистости, если таковая присутствует, следующий. Бока тела и спина за спинным плавником покрыты крупными (размером с зрачок и более), округлыми, часто вытянутыми в дорсо-вентральном направлении, черными, контрастными (глазчатыми) пятнами. Среди них изредка можно встретить и х-образные (чаще на хвостовом стебле). Несколько пятен располагаются на жаберной крышке. На жировом плавнике до 4-5 шт. темно-серых, расплывчатых пятен. На верхней лопасти хвостового плавника, недалеко от его основания, обычны немногочисленные, но довольно крупные темные пестрины. Между лучами спинного плавника — 3-4 ряда темно-серых или черных пятен. Последний (верхний) ряд пятен в виде вытянутых полосок — слабо выражен или отсутствует. Пятна могут

отсутствовать и между лучами передней части спинного плавника. У всех особей нижняя губа и нижняя челюсть сверху — серая, остальная ее часть — белая.

Таким образом, всех изученных тупорылых ленков отличает от осторылых ленков из бассейна Уссури следующие особенности окраски: 1) отсутствие четко выраженных малиновых или розовых пятен на боках тела; 2) характер пятнистости на боках тела — наличие глазчатых пятен; 3) пигментация нижней челюсти — наличие темной «маски»; 4) всегда хорошо выраженная пятнистость спинного плавника; 5) пятнистый жировой плавник; 6) преобладание в окраске тела коричневых тонов. Тупорылых ленков из бассейна Уссури и рек залива Петра Великого от всех остальных ленков отличает крупный размер и округлая форма темных пятен на боках тела. Более выраженным коричневым фоном тела, отсутствием темных пестрин на хвостовом плавнике и несколько большей интенсивностью пятен на спинном выделяются тупорылые ленки из бассейна Уссури. Уникальной чертой тупорылых ленков из рек залива Петра Великого является широкое распространение у них сцепленного с полом диморфизма по окраске. По всей видимости, довольно частое проявление у них на боках тела слабых розоватого или сиреневого оттенка пятен находится в прямой связи с этим феноменом.

Результаты сравнительного анализа морфологии тупорылых ленков из рек Приморья вкратце подытожены в табл. 23. При этом, для наглядности, в этой таблице использована ранговая характеристика морфологических особенностей популяционных группировок. Наличие в этом регионе у тупорылых ленков четырех генетически отличных и почти одновременно разошедшихся друг от друга изолированных групп популяций дает возможность, основываясь на принципе максимальной экономии (минимизируя общее число изменений состояний признаков, допускаемых при переходе от одной популяционной группировке к другой), восстановить морфологические характеристики их предковой популяции, обитавшей в прошлом в бассейне р. Уссури, откуда и происходило заселение ленками рек побережья Приморья. С этих позиций, те состояния морфологических признаков, которые присутствуют в большинстве из четырех изученных группировок, должны считаться предковыми, а остальные — продвинутыми характеристиками. В результате, близкие между собой по большинству изученных показателей ленки из восточноприморской и киевской группировок оказываются и наиболее близкими по своей морфологии к предполагаемой предковой популяции, давшей начало всем четырем

Таблица 23.

Ранговая характеристика приморских тупорылых ленков по результатам анализа всей суммы изученных признаков

Признаки	Популяционная группировка:			
	Уссурий- ская	Восточно- приморская	Киевская	Южнопри- морская
Внешние морфологические:				
1. Рыло и челюсти	2	2	1	2
2. Заглазничная область головы	2, 3	1	1	1
Остеологические:				
3. Супраэтноид	2	1	1	1
4. Сошник	3	2	2	1
5. Язычная кость	3	2	2	1
6. Череп — длина этмоидальной части	3	1	1	2
7. Череп — ширина и высота	3	2	2	1
Меристические:				
8. <i>Sb</i>	3	1	1	2
9. <i>Pc</i>	3	2	1	1
10. <i>Vt</i>	2	1	1	1
Окраска:				
11. Фон тела	1, 2	1, 2	1, 2	1
12. Пятнистость тела	2	1, 2	2	2
13. Пятнистость спинного плавника	1, 2	1	1	1
14. Половой диморфизм	1	1, 2	3	3

Примечание. Значения отдельных или суммарных показателей у тупорылых ленков преобразованы в ранги в порядке возрастания их отличий от таковых острорылых ленков, *Pc* — в порядке возрастания значений; предполагаемые предковые для приморских тупорылых ленков состояния тех или иных признаков выделены в рамки (см. текст).

группировкам приморских тупорылых ленков (табл. 23). Несколько более продвинутой оказывается морфология тупорылых ленков из южноприморской группировки. Наконец, практически все перечисленные в этой таблице характеристики тупорылых ленков из бассейна Усури являются новоприобретениями.

3.4. Диагностические признаки тупорылых и острорылых ленков

Сравнение приморских острорылых и тупорылых ленков, выполненное в предыдущем разделе (3.3.2), показало, что они легко идентифицируются по числу жаберных тычинок (*Sb*) и ряду остеологических признаков: индексам супраэтноида (*SethW*, *Set_L*, *Set_W*), сошника (*VI_2*, *V2_L*) и черепа (*EthL*, *Pr_Sph*). Кроме того, острорылые ленки отличаются по индексам *Vw2*, *VI_L*, *SphW2* и *SphH2* от всех приморских тупорылых ленков, за исключением выборок последних из рек залива Петра Великого.

Для того, чтобы проверить, сохраняют ли эти характеристики свою диагностическую ценность в других частях ареалов ленков, в анализ были включены коллекционные материалы по ленкам из рек Сибири, хранящиеся в лаборатории Ихтиологии Зоологического института РАН.

Таблица 24.

Сравнение морфологических характеристик (средняя/стандартное отклонение) выборок ленков из Сибири и Приморья

Признаки	острорылые ленки						тупорылые ленки				
	МА	ЕН	БА	СЕ	ХУ*	АМ	ЛЕ	УСС	ВОС	КР	ПВ
<i>Sb</i>	<u>22.0</u> 0,7	<u>25.4</u> 1,3	<u>23.7</u> 1,6	<u>23.8</u> 1,8	<u>22.1</u> 1,3	<u>29.3</u> 1,2	18—22	<u>21.0</u> 1,0	<u>22.4</u> 0,9	<u>23.5</u> 0,9	<u>21.5</u> 1,0
n	5	16	6	5	9	32	3	127	60	20	70
<i>SethW</i>	<u>30.4</u> 3,4	<u>31.8</u> 2,9	<u>31.8</u> 2,5	<u>32.5</u> 2,4	<u>28.2</u> 3,1	<u>25.6</u> 1,7	<u>41.7</u> 3,6	<u>39.6</u> 2,7	<u>36.7</u> 2,3	<u>37.0</u> 2,7	<u>36.4</u> 2,2
<i>Vw1</i>	<u>66.8</u> 6,9	<u>69.7</u> 9,2	<u>67.0</u> 5,6	<u>62.4</u> 7,5	<u>67.7</u> 9,9	<u>62.2</u> 5,4	<u>85.8</u> 6,7	<u>77.5</u> 7,6	<u>69.7</u> 6,6	<u>70.8</u> 7,9	<u>61.5</u> 4,8
<i>Vw2</i>	<u>95.3</u> 6,9	<u>87.1</u> 9,3	<u>85.0</u> 7,8	<u>79.2</u> 6,9	<u>89.6</u> 9,0	<u>86.2</u> 10,2	<u>109.3</u> 8,2	<u>116.1</u> 10,1	<u>107.5</u> 10,2	<u>109.7</u> 10,0	<u>93.2</u> 8,1
<i>VI_2</i>	<u>70.4</u> 9,7	<u>79.9</u> 3,5	<u>78.9</u> 3,2	<u>78.7</u> 4,1	<u>75.2</u> 6,7	<u>73.5</u> 4,1	<u>78.7</u> 5,9	<u>66.9</u> 5,5	<u>65.1</u> 4,7	<u>64.6</u> 4,9	<u>66.0</u> 4,8
n	5	15	14	6	3	39	4	100	52	21	61
<i>Lb</i> (cm)	<u>5.68</u> 0,59	<u>3.93</u> 0,49	<u>6.63</u> 1,16	<u>4.58</u> 0,64	—	<u>4.05</u> 1,07	<u>5.24</u> 1,04	<u>4.14</u> 0,71	<u>4.18</u> 1,16	<u>4.02</u> 0,94	<u>4.11</u> 0,80
<i>EthL</i>	<u>34.6</u> 1,5	<u>37.4</u> 1,3	<u>38.1</u> 1,8	<u>34.4</u> 1,1	—	<u>41.3</u> 1,9	<u>33.9</u> 0,9	<u>32.9</u> 1,4	<u>35.0</u> 1,3	<u>34.8</u> 1,1	<u>33.2</u> 0,8
<i>EthW1</i>	—	<u>34.7</u> 1,4	<u>38.0</u> 2,7	<u>35.6</u> 1,7	—	<u>37.5</u> 1,7	<u>37.7</u> 0,4	<u>40.4</u> 1,3	<u>39.6</u> 1,1	<u>37.5</u> 1,6	<u>36.0</u> 1,3
<i>EthW2</i>	—	<u>31.1</u> 1,1	<u>30.7</u> 1,7	<u>27.4</u> 2,5	—	<u>29.6</u> 1,2	<u>31.5</u> 0,5	<u>31.4</u> 1,1	<u>30.2</u> 0,8	<u>29.5</u> 1,2	<u>28.3</u> 0,9
<i>Pr_Eth</i>	<u>8.6</u> 0,8	<u>7.7</u> 1,4	<u>9.8</u> 1,4	<u>8.9</u> 1,0	—	<u>9.62</u> 1,9	<u>12.9</u> 1,2	<u>15.0</u> 1,5	<u>13.6</u> 1,6	<u>15.1</u> 1,3	<u>13.3</u> 1,3
<i>Olf_cav</i>	<u>21.9</u> 1,6	<u>24.0</u> 1,3	<u>25.4</u> 1,2	<u>24.1</u> 1,1	—	<u>25.0</u> 1,7	<u>22.1</u> 1,0	<u>22.3</u> 1,1	<u>23.3</u> 1,0	<u>22.0</u> 0,7	<u>21.9</u> 0,8
<i>PrEt_Olf</i>	<u>38.4</u> 5,9	<u>32.3</u> 6,1	<u>38.4</u> 4,6	<u>37.0</u> 3,7	—	<u>38.1</u> 5,4	<u>58.4</u> 3,5	<u>67.5</u> 5,9	<u>58.3</u> 6,9	<u>68.8</u> 5,6	<u>60.9</u> 5,7
<i>PrEt_Set</i>	<u>23.3</u> 3,5	<u>20.3</u> 3,4	<u>25.1</u> 4,7	<u>24.0</u> 4,4	—	<u>24.1</u> 4,9	<u>42.7</u> 2,0	<u>51.1</u> 5,2	<u>43.8</u> 5,9	<u>46.9</u> 4,6	<u>43.3</u> 4,9
<i>SphW1</i>	<u>44.8</u> 0,9	<u>45.1</u> 1,3	<u>45.2</u> 2,1	<u>44.2</u> 0,5	—	<u>43.1</u> 1,2	<u>44.3</u> 0,8	<u>44.4</u> 1,3	<u>43.8</u> 1,2	<u>42.4</u> 1,2	<u>41.4</u> 0,9
<i>SphW2</i>	<u>51.4</u> 1,5	<u>49.4</u> 1,2	<u>49.3</u> 1,4	<u>49.9</u> 1,1	—	<u>49.0</u> 1,9	<u>51.7</u> 0,3	<u>52.2</u> 1,2	<u>52.3</u> 1,4	<u>51.1</u> 1,1	<u>50.0</u> 0,9
<i>SphH2</i>	<u>39.1</u> 1,3	<u>36.1</u> 0,7	<u>36.5</u> 0,8	<u>36.9</u> 0,8	—	<u>36.9</u> 1,1	<u>36.0</u> 1,9	<u>39.7</u> 0,9	<u>38.8</u> 0,8	<u>39.2</u> 1,1	<u>38.0</u> 0,5
<i>Pr_Sph</i>	<u>6.6</u> 0,7	<u>4.2</u> 1,2	<u>4.2</u> 0,9	<u>5.7</u> 0,7	—	<u>6.1</u> 1,4	<u>7.4</u> 0,7	<u>7.7</u> 1,3	<u>8.6</u> 1,1	<u>8.6</u> 1,2	<u>8.5</u> 1,1
<i>PrSp_Set</i>	<u>19.1</u> 2,9	<u>11.1</u> 3,3	<u>10.6</u> 2,2	<u>15.4</u> 2,2	—	<u>15.0</u> 3,0	<u>24.6</u> 3,3	<u>26.4</u> 4,9	<u>27.9</u> 4,2	<u>27.1</u> 4,3	<u>27.6</u> 4,1
<i>Set_L</i>	<u>35.5</u> 1,2	<u>38.1</u> 2,4	<u>39.3</u> 3,2	<u>37.4</u> 2,6	—	<u>39.0</u> 1,8	<u>30.3</u> 2,2	<u>29.5</u> 1,7	<u>31.1</u> 1,7	<u>32.7</u> 2,4	<u>31.1</u> 1,5

Таблица 24 (окончание)

Признаки	острорылые ленки						тупорылые ленки				
	МА	ЕН	БА	СЕ	ХУ*	АМ	ЛЕ	УСС	ВОС	КР	ПВ
<i>Set_W</i>	<u>10,8</u> 0,9	<u>12,1</u> 0,7	<u>12,5</u> 1,2	<u>12,1</u> 0,6	—	<u>10,4</u> 0,8	<u>12,6</u> 0,6	<u>12,0</u> 0,5	<u>11,2</u> 0,5	<u>12,1</u> 0,5	<u>11,3</u> 0,6
<i>VI_L</i>	<u>22,6</u> 2,1	<u>21,3</u> 2,1	<u>23,1</u> 1,9	<u>24,3</u> 1,9	—	<u>23,7</u> 1,7	<u>19,6</u> 2,3	<u>19,7</u> 1,3	<u>20,1</u> 1,5	<u>20,3</u> 1,0	<u>22,1</u> 1,3
<i>V2_L</i>	<u>15,8</u> 1,3	<u>16,9</u> 1,2	<u>18,3</u> 1,9	<u>19,0</u> 0,9	—	<u>17,2</u> 1,2	<u>15,3</u> 0,6	<u>13,3</u> 1,0	<u>12,9</u> 1,3	<u>13,0</u> 1,1	<u>14,9</u> 0,9
<i>V_W</i>	<u>15,0</u> 0,9	<u>14,7</u> 1,0	<u>15,4</u> 1,3	<u>15,0</u> 0,7	—	<u>14,2</u> 0,7	<u>16,8</u> 1,4	<u>15,2</u> 0,9	<u>13,9</u> 0,7	<u>14,1</u> 1,1	<u>13,6</u> 0,7
n	4	11	10	6	—	18	3	49	29	20	47

Примечание. * — для изучения были доступны только разрозненные кости. МА — оз. Маркаколь; ЕН — реки Ус и Малый Енисей; БА — оз. Байкал; СЕ — р. Селенга; ХУ — оз. Хубсугул; АМ — бассейн р. Амур (реки Арму, Комиссаровка и Арсеньевка); ЛЕ — р. Хани (бассейн р. Лена); УСС — реки Арму, Усури, Антоновка, Арсеньевка, Комиссаровка, Илестая и Тармасу; ВОС — реки Самарга, Единка, Максимовка и Васильковка; КР — р. Кривая; ПВ — реки Алексеевка, Стеглянуха, Нежинка и Ананьевка. Новые остеологические индексы (см. рис. 3 и 24): $Pr_Eth = 17/14$, $Olf_cav = 16/14$, $PrEt_Olf = 17/16$, $PrEt_Set = 17/2$, $Pr_Sph = (12-11)/14$, $PrSp_Set = (12-11)/2$. Жирным шрифтом выделены значения признаков, по которым выявлены достоверные отличия ($P < 0,05$) на верхнем уровне иерархической схемы дисперсионного анализа (т.е., между тупорылыми и острорылыми ленками).

Статистическое сравнение осуществлялось при использовании иерархической (гнездовой) схемы дисперсионного анализа (nested ANOVA), где верхний уровень составляли формы ленков, а нижний — их различные географические выборки. В данном случае оценивалось достоверность отличий компоненты дисперсии, связанной с различиями между формами ленков и компоненты, отражающей вариацию выборок внутри каждой из этих двух форм. При этом из анализа были исключены* малочисленные выборки ленков — острорылых из оз. Маркаколь и тупорылых из р. Лена. Кроме того, чтобы несколько выровнять численности выборок, всех оставшихся острорылых ленков из рек Сибири объединили в одну выборку. Таким образом, в конечном итоге, в сравнении участвовали 2 выборки острорылых (Сибирь, Амур) и 4 выборки тупорылых ленков, вложенные в соответствующие факторы — формы ленков.

Как оказалось (табл. 24), только часть из перечисленных выше признаков может рассматриваться в качестве диагностических — индексы *SethW*, *Set_L*, *VI_2*, *V2_L*, *EthL*, *Pr_Sph*). Причем индекс *VI_2* является явным претендентом на исключение из этой группы, поскольку тупорылые ленки из бассейна р. Лена и острорылые ленки из оз. Маркаколь имеют промежуточные характеристики.

Целенаправленный поиск диагностических признаков выявил несколько других характеристик, позволяющих с достаточной долей уверенности различать острорылых и тупорылых ленков на всем протяжении рассмотренной части их ареала. При анализе признаков, которые могли бы служить родовыми радикалами ленков *Brachymystax*, попутно

нами было обнаружено, что тупорылые ленки имеют чрезвычайно длинные, заостренные передние отростки боковых решетчатых костей (*ethmoidale laterale*). В среднем, длина данных отростков у них составляет 13-15% от *Lb* или 58-68% от длины обонятельной впадины этмоидального отдела хондрокраниума (см. рис. 24-25, а также индексы *Pr_Eth* и *PrEt_Olf* в табл. 24). У острорылых ленков эти отростки заметно короче (8-10% от *Lb*) и, как правило, подстилают не более 40% длины обонятельной впадины этмоидального отдела хондрокраниума. Более того, по нашим наблюдениям, ни виды рода *Hucho*, а также ни один из перечисленных в таблице 3 других видов лососевых рыб не имеют таких длинных передних отростков *ethmoidale laterale*. Литературные данные также свидетельствуют о том, что, за исключением тупорылых ленков, лососевым рыбам в целом свойственны либо короткие, чаще закругленные, передние отростки боковых решетчатых костей, либо их практически полное отсутствие (см.: Шапошникова, 1967а, 1967б, 1968а, 1968б, 1971; Глубоковский, 1995 и многие другие работы, перечисленные в этих источниках). В связи с чем мы считаем, что данный признак (длинные, заостренные передние отростки боковых решетчатых костей) является уникальной, продвинутой (апomorphicной) характеристикой, отличающей тупорылых ленков не только от острорылых ленков, но и от всех других представителей *Salmonidae*.

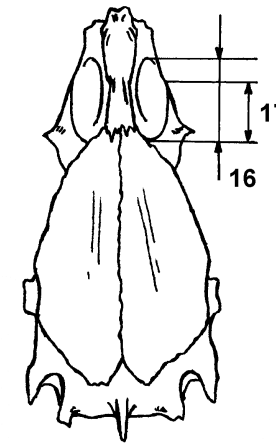


Рис. 24. Схема промеров обонятельного отдела черепа ленков

* Но их значения учитывались при окончательной интерпретации результатов.

Кроме того, среди различных видов лососевых рыб, осторылые ленки, по всей видимости, имеют самый длинный супраэтноид, длина которого у них составляет в среднем 36-39% от *Lb*. Поэтому для диагностических целей можно использовать еще два индекса: длина передних отростков *ethmoidale laterale* и длина отростков *sphenoticum* в % длины супраэтноида (*PrEt_Set* и *PrSp_Set*, соответственно). Как и в случае индексов *Pr_Eth* и *PrEt_Olf*, результаты дисперсионного анализа продемонстрировали достоверность отличий тупорылых и осторылых ленков и по этим двум показателям (табл. 24).

Таким образом, идентификация тупорылых и осторылых ленков возможна при использовании следующих остеологических индексов: *SethW*, *Set_L*, *V1_2*, *V2_L*, *EthL*, *Pr_Sph*, *Pr_Eth*, *Olf_cav*, *PrEt_Olf*, *PrEt_Set* и *PrSp_Set*. Среди перечисленных, на наш взгляд, наиболее пригодными для этих целей являются два индекса (*PrEt_Olf* и *Set_L*), в пространстве которых изученные особи ленков практически без перекрывания распадутся на две совокупности — тупорылые и осторылые ленки (рис. 26).

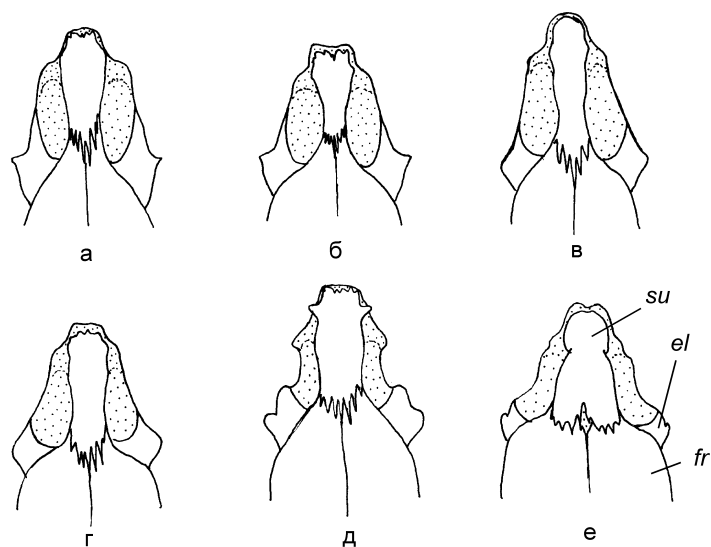


Рис. 25. Степень развития передних отростков *ethmoidale laterale* (*el*) у тупорылых ленков (а — из р. Ананьевка, б — из р. Арму) в сравнении с осторылыми ленками (в — из р. Арму, г — из оз. Маркаколь), *H. taimen* (д — р. Арму) и *S. leucomaenis* (е — р. Амгу). *fr* — frontale, *su* — supraethmoideum.

В то же самое время, по результатам визуального просмотра ленков из коллекции Зоологического института можно заключить, что определение принадлежности особи к

тупорылым или осторылым ленкам по внешним морфологическим признакам (форма головы и тела, окраска) в некоторых случаях оказывается довольно трудной задачей.

Способ хранения фиксированного материала в этой коллекции исключал возможность использования для этих целей морфометрии, поскольку в большинстве случаев у образцов было деформировано рыло. Тем не менее, было вполне очевидно, что, принимая во внимания весь спектр изменчивости формы головы у тупорылых ленков, выделить морфометрические признаки, четко дифференцирующие формы ленков, вряд ли возможно. Как иллюстрацию данного заключения можно рассматривать практически идентичное положение исследованных на нашем материале ленков из оз. Маркаколь и тупорылых ленков из некоторых рек Приморья на проекциях главных компонент (см. рис. 20).

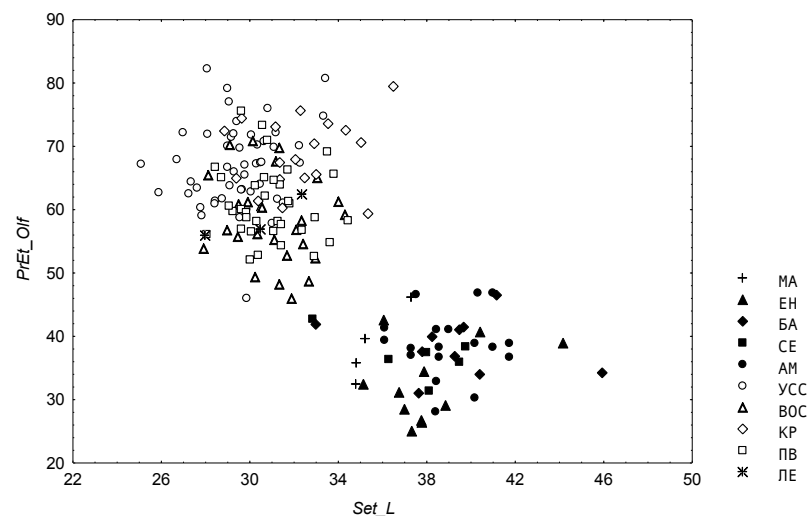


Рис. 26. Распределение особей тупорылых и осторылых (затитые символы) ленков в пространстве двух диагностических остеологических индексов. Расшифровку обозначения выборок см. в табл. 24.

Несколько более пригодными в целях диагностики оказывается характер окраски. К сожалению, яркие розовые или малиновые пятна, украшающие бока осторылых ленков, при фиксации теряются. При хранении выцветают также мелкие темные пятна на плавниках и теле. Однако, по нашим наблюдениям, характерный серебристый (светлый) фон тела плюс отсутствие или слабая выраженность глазчатых пятен (размытые края темных пятен) на теле в большинстве случаев помогает отличить осторылых ленков от тупорылых. Среди осторылых ленков особняком стоят ленки из оз. Маркаколь, среди которых имеются

темные, густо пятнистые особи с «леопардовым» окрасом. У таких особей пятна покрывают все тело, голову, спинной, жировой и хвостовой плавники. Стоит, однако, указать, что, судя по имеющейся в нашем распоряжении фотографии, у свежее пойманных «леопардовых» маркакольских ленков все-таки присутствует один из отличительных признаков острорылых ленков – яркие розовые пятна на боках тела.

В итоге можно утверждать, что хотя успешная идентификация тупорылых и острорылых ленков возможна только при использовании остеологических признаков, характер окраски в сочетании с другими внешними признаками (числом жаберных тычинок и формой головы, к примеру) все же имеет определенную диагностическую ценность.

Глава 4. Обсуждение

4.1. Филогенетические связи ленков и других родов лососевых рыб

Филогенетические связи внутри подсемейства Salmoninae в целом и взаимоотношения *Brachymystax*, *Hucho* и *Parahucho*, в частности, долгое время составляют предмет дискуссий. Среди исследователей, использовавших различные методические подходы для решения этих проблем, полного согласия достигнуто не было (см. раздел 1.1).

Лишь по результатам исследования филогении лососевых рыб генетическими методами взаимоотношения *Brachymystax*, *Hucho* и *Parahucho* выглядят вполне определенно и в настоящий момент могут считаться однозначно установленными.

Проведенный анализ изменчивости мтДНК демонстрирует чрезвычайно близкие отношения родов *Brachymystax* и *Hucho*. Уровень генетических различий между ними составил 3,1% нуклеотидных замен, что в 2 с лишним раза меньше отличий их мтДНК от мтДНК представителей других родов (*Parahucho*, *Salvelinus*, *Oncorhynchus* и *Parasalmo*). У лососевых рыб подобный уровень дивергенции мтДНК, как правило, наблюдается между видами одного и того же рода (табл. 7; Гинатулина и др., 1988; Олейник, Полякова, 1994; Berg, Ferris, 1984, Thomas et al., 1986; Gyllensten, Wilson, 1987; Thomas, Beckenbach, 1989; Grewe et al., 1990; Shedlock et al., 1992; Phillips et al., 1995; Kitano et al., 1997; Oohara et al., 1997 и др.).

Настолько же тесные филогенетические связи родов *Brachymystax* и *Hucho* выявлены при исследовании изменчивости ядерных генов или их продуктов. По данным электрофоретического анализа 35 аллозимных локусов (Осинов, 1991; Osinov, Lebedev, 2000), уровень генетической дивергенции между этими родами (0,2-0,3 — дистанция Нея) оказался намного ниже, чем между ними и остальными родами лососевых рыб (*Salvelinus*, *Parahucho*, *Salmo*, *Oncorhynchus* и *Parasalmo* — 0,6-1,4). Также, как и в случае с мтДНК, такой сравнительно низкий уровень аллозимных дистанций, выявленный между *Brachymystax* и *Hucho*, у лососевых рыб более характерен для видов одного и того же рода, чем для межродовых сравнений (Осинов, 1991; Олейник, Полякова, 1992; Осинов, 1999; Utter et al., 1973; Ferguson, Fleming, 1983; Johnson, 1984; Osinov, Lebedev, 2000 и др.). В полном согласии с этими выводами находятся результаты сравнения у представителей различных родов лососевых рыб нуклеотидных последовательностей интрона С второй копии гена гормона роста (GH2C), располагающегося в ядерной ДНК (Oakley, Phillips, 1999). У ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* этот интрон отличается по 1,3-2,3% нуклеотидных позиций, в то время как между ними и другими родами (*Salvelinus*, *Parahucho*, *Salmo*, *Salmothymus*,

Oncorhynchus и *Parasalmo*) лососевых рыб дистанции намного выше —3,5-7,0% (рассчитано по данным из работы: Oakley, Phillips, 1999). Аналогичная картина выявлена и при анализе изменчивости генов ядерной рибосомальной ДНК: у ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* они отличаются по 2,0% нуклеотидных позиций, а при их сравнении с видами *Parahucho* и *Salvelinus* доля различающихся нуклеотидов доходит до 2,7-6,3% (Phillips et al., 1995).

Кариологические данные давно рассматриваются как свидетельство сестринских отношений родов *Brachymystax* и *Hucho*, поскольку среди остальных изученных представителей Salmoninae (включая тайменей *Parahucho*) только у видов этих родов имеются четыре пары характерных мелких метацентрических хромосом (Викторовский и др., 1985; Фролов, 2000; Rab, Liehman, 1982; Phillips, Rab, 2001; настоящая работа).

Поэтому трудно объяснить причину того, что в подавляющем большинстве работ, посвященных анализу филогенетических отношений внутри Salmoninae морфологическими методами, таймени *Parahucho* объединялись в один кластер с тайменями *Hucho*, а ленки *Brachymystax* занимали внешнюю позицию относительно либо этой группировки (Дорофеева, 1985, 1989; Behnke, 1968; Holcik, 1982a; Holcik et al., 1988; Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990), либо всех остальных родов Salmoninae (Norden, 1961; Stearley, 1992; Stearley, Smith, 1993). Характерно, что последняя точка зрения была вновь предложена в одной из недавних работ по исследованию филогении лососевых рыб на основе сравнительно анализа морфологических признаков (Wilson, Li, 1999). Одной из причин, вероятно, может быть ограниченность доступного для изучения материала по ленкам и тайменям. Это прежде всего относится к зарубежным исследователям. Другой возможной причиной может быть то, что объединение родов иногда могло проводиться при использовании смеси плезиоморфных и апоморфных признаков (Дорофеева, 1985, 1989, 1999; Behnke, 1968). Среди различных морфологов, исследовавших филогению лососевых рыб, лишь М.К. Глубоковский (1990, 1995) последовательно развивал точку зрения о сестринских отношениях родов *Brachymystax* и *Hucho* и исключал из этой группировки тайменей *Parahucho*. Пригодность некоторых из предложенных им синапоморфий для группировки *Brachymystax* и *Hucho* результатами настоящей работы не подтвердилась. Тем не менее три оставшихся синапоморфии подтверждают его точку зрения и, таким образом, снимают противоречие между генетическими и морфологическими вариантами филогенетических отношений родов *Brachymystax*, *Hucho* и *Parahucho*.

Тесное родство ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* подтверждается и паразитологическими данными. Среди всех Salmoninae только представители этих двух родов являются хозяевами паразитических раков рода *Basanistes* (Гусев, 1987). Кроме того, среди всех Salmoninae только на ленках *Brachymystax* и тайменях *Hucho* паразитирует

сравнительно большая (8 видов) «ленково-тайменевая» группа моногеней рода *Tetraonchus*, отличающаяся особым строением прикрепительного диска (Пугачев, 1980; 1984; Гусев, Пугачев, 1985; Ермоленко и др., 1998).

Если разделение ленков и тайменей на две эволюционные линии (1-я — *Brachymystax* и *Hucho*; 2-я — таймени *Parahucho*) примерно одного и того же ранга может считаться твердо установленным фактом, то филогенетическая позиция этих линий внутри Salmoninae все еще остается не ясной, и в этом вопросе даже генетические методы анализа филогении приводят к совершенно различным результатам.

Исходя из полученных нами данных по полному митохондриальному геному и гену цитохрома b, можно сделать следующие заключения. Проведенный анализ показывает, что мтДНК-гаплотипы изученных видов Salmoninae образуют единую монофилетическую группировку. Внутри нее гаплотипы распадаются на пять четко обозначенных групп: гаплотипы (1) тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и форелей *Parasalmo*, (2) лососей *Salmo*, (3) гольцов *Salvelinus*, (4) сахалинского тайменя *Parahucho* и (5) ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho*. Однозначного решения порядка кластеризации этих пяти группировок на построенных различными методами филогенетических деревьях нам найти не удалось. Тем не менее, наиболее вероятным представляется обособленное положение кластера гаплотипов видов *Oncorhynchus* и *Parasalmo* и объединение гаплотипов представителей *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho*, *Brachymystax* и *Hucho* в другой кластер. Внутри последнего прослеживается довольно четкая тенденция кластеризации гаплотипов *Parahucho* вместе с гаплотипами *Brachymystax* и *Hucho**.

Те же пять основных эволюционных линий Salmoninae выявлены и по данным электрофоретического исследования изменчивости аллозимов (Osinov, Lebedev, 2000). Неожиданным оказалось то, что на всех построенных с применением различных филогенетических подходов деревьях линия *Salmo* заняла сестринское положение по отношению к группе родов *Brachymystax* и *Hucho*. Кроме того, необычную позицию заняла линия *Salvelinus* в том случае, когда для построения филогенетических деревьев были использованы методы максимальной экономии. На деревьях, полученных с помощью данного подхода, гольцы *Salvelinus* заняли внешнее положение по отношению к остальным линиям Salmoninae. В целом же, как отмечают сами авторы, однозначного решения филогенетических взаимоотношений группировок — *Brachymystax*, *Hucho* и *Salmo*;

* Здесь следует указать, что когда в анализ мтДНК филогении на основе сравнения полной нуклеотидной последовательности гена цитохрома b включали данные по фрагменту этого гена у дунайского тайменя *Hucho hucho*, длиной 300 п. н. (AF172397 — GenBank), то во всех вариантах филогенетических реконструкций этот таймень занимал сестринскую позицию по отношению к *Brachymystax*, а гаплотип *Parahucho* тогда оказывался снаружи от этой группы.

Parahucho; *Oncorhynchus* и *Parasalmo*; *Salvelinus* — им получить не удалось (Osinov, Lebedev, 2000).

На филогенетических деревьях, построенных по данным о нуклеотидных последовательностях интронов С дублированного гена гормона роста (GH1C и GH2C), группа родов *Brachymystax* и *Hucho* оказалась снаружи другого сравнительно компактного кластера остальных родов Salmoninae (Oakley, Phillips, 1999). Кроме отличий от группировки *Brachymystax* и *Hucho* по нуклеотидному составу гомологичных участков интронов GH1C и GH2C, членов второй группировки родов (*Parahucho*, *Salmo*, *Salvelinus*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*) объединяет наличие у них сравнительно крупной (81 п. н.) делеции в интроне GH2C. Сахалинский таймень *Parahucho* на этих деревьях объединялся в один кластер с лососями *Salmo*, а гольцы *Salvelinus*, тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* и форели *Parasalmo* составляли два других кластера. Интересно, что нуклеотидные последовательности интрона С гена гормона роста у *Salmo trutta* и форели *Salmothymus* (= *Acantholigua*) *ohridanus* оказались настолько сходными, что в кластере *Salmo* лосось *S. salar* оказался снаружи от группировки *Salmo trutta* и *Salmothymus ohridanus* (Oakley, Phillips, 1999: fig. 4).

Таким образом, налицо значительное противоречие филогенетических схем Salmoninae, построенных по различного рода молекулярным данным. Одной из причин сложившейся ситуации может быть несовершенство использованных для решения этой задачи методов.

Электрофоретический анализ изменчивости аллозимов имеет ряд ограничений, одно из которых является критическим в плане реконструкции филогении. Этот метод выявляет только те аллели, которые продуцируют изоферменты, различающиеся по электрофоретической подвижности. Точечная мутация гена может вызвать замену одной аминокислоты в полипептиде, но при этом общий заряд белковой молекулы изменится только в том случае, если новая аминокислота имеет другой электрический заряд. В 15 из 20 аминокислот боковые группы либо неполярны, либо не ионизированы при нейтральном pH. Отсюда следует, что велика вероятность такого замещения одного аминокислотного остатка другим, которое не выявится при электрофорезе. В результате этого неодинаковый набор аминокислотных остатков может продуцировать один и тот же суммарный заряд полипептида (Левонтин, 1978; Utter et al., 1987; Nei, 1987; и др.). Поэтому идентичность электрофоретической подвижности белковых зон не является абсолютным свидетельством идентичности соответствующих белков; при этом чем более отдаленные группы организмов сравниваются, тем более возрастает вероятность ошибки ложной гомологизации. Различные роды лососевых рыб, судя по значительной величине генетических дистанций между ними, и

являются именно такими группами, для которых проблема гомологичности сравниваемых белковых вариантов выступает на первый план. В качестве показательного примера можно рассматривать работу А. Фергюсона и К. Флеминга (Ferguson, Fleming, 1983), которые по данным анализа 30 белковых локусов получили дендрограмму, на которой виды *Salmo*, *Salvelinus* и *Coregonus* образовали один кластер, а *Parasalmo* — другой. Эти авторы отмечают, что, возможно, их данные отражают не столько филогению, сколько конвергентное сходство изученных представителей лососевых рыб на уровне белков. В связи с этим не исключено, что необычные позиции *Salmo* (близость к *Brachymystax* и, особенно, к *Hucho*) и *Salvelinus* в работе А.Г. Осина и В.С. Лебедева (2000) вызваны именно принципиальной невозможностью точной гомологизации аллелей, выявляемых электрофоретическим методом.

Данные по интрону С гена гормона роста (Oakley, Phillips, 1999) также не свободны от недостатков. Поскольку это некодирующие последовательности, то различные мелкие инсерции и делеции составляют значительную долю в изменчивости данного фрагмента ДНК лососевых рыб. В этих условиях операция выравнивания нуклеотидных последовательностей для последующего анализа представляет собой весьма трудную задачу. Как указывают авторы, именно по этой причине они отказались от включения в анализ данных по интрону С гена гормона роста у хариуса *Thymallus arcticus*, которого они предполагали использовать как внешнюю группу при реконструкции филогении лососевых рыб. «Свободный», в сравнении с кодирующими последовательностями генов, характер эволюции интрона С вероятно и определил необычный состав двух кластеров во второй группировке родов Salmoninae, где *Parahucho* объединился с *Salmo*, а *Salvelinus* с *Oncorhynchus* и *Parasalmo*.

Известно, что применительно к решению задачи реконструкции филогении разрешающая способность метода анализа изменчивости мтДНК с помощью рестриктаз в целом выше, чем у электрофоретического метода анализа изменчивости белков (Nei, 1987). Но и здесь возможны ошибки в гомологизации фрагментов ДНК ввиду присутствия в митохондриальном геноме «горячих» точек, где происходят множественные мутации. Кроме того, определенная фракция фрагментов ДНК из-за своих малых размеров просто не выявляется с помощью электрофореза. Отдельную проблему составляет репрезентативность наборов получаемых фрагментов ДНК как приближенной характеристики всего митохондриального генома. Как показало компьютерное моделирование, и то, и другое может сказываться на достоверности филогенетических реконструкций (Шедько, 1992). В данном конкретном случае обнадеживает тот факт, что анализ мтДНК лососевых рыб с помощью рестриктаз и секвенирование гена цитохрома b в сущности дали весьма сходные

результаты в отношении филогенетических взаимоотношений их митохондриальных геномов.

Однако при использовании мтДНК как филогенетического маркера на первый план выходит другая проблема. А именно — проблема соответствия филогении мтДНК лососей и филогении собственно лососевых рыб (носителей мтДНК). Как известно (Moritz et al., 1987), даже в случае безошибочной реконструкции генной и видовой филогении, полного их топологического совпадения ожидать не приходится. Их ожидаемое соответствие может нарушаться при наличии высокого уровня внутривидового полиморфизма мтДНК при разделении предковых популяций (Neigel, Avise, 1986). Однако гораздо более серьезное несоответствие генных и видовых схем филогении может возникать вследствие межвидовой интрогрессивной гибридизации (Ferris et al., 1983).

Известно, что число митохондрий в сперматозоидах позвоночных животных составляет ничтожно малую величину относительно их количества в яйцеклетке. Например, у выюнов рода *Misgurnus* это соотношение равно примерно 1:1000000 (Озернюк, 1978), у амфибий *Xenopus* — 1:1000000 (Dawid, Blackler, 1972), у мышей рода *Mus* — 1:10000 (Gyllensten et al., 1991). После оплодотворения и последующего размножения зародышевых клеток единичные копии мтДНК самца в результате случайных процессов, как правило, теряются. Поэтому мтДНК позвоночных животных наследуется строго по материнской линии. В случае интрогрессивной гибридизации, когда гибридное потомство при возвратных скрещиваниях с родительскими формами способно производить в той или иной степени плодовитых особей, мтДНК одного вида может включиться в состав митохондриального генофонда другого. Этому способствует то, что подавляющее большинство мутационных замен в последовательностях мтДНК родственных видов функционально нейтрально.

Подобные случаи в той или иной степени обширной одно- или двунаправленной интрогрессии мтДНК все чаще обнаруживаются при подробном анализе географической изменчивости мтДНК у различных видов Salmoninae (Hammar et al., 1991; Verspoor, Hammar, 1991; Wilson, Hebert, 1993, 1996; Bernathez et al., 1995; Baxter et al., 1997; Glemet et al., 1998; Wilson, Bernathez, 1998). В настоящей работе также был зафиксирован случай однонаправленного переноса мтДНК от острорылого ленка к тупорылому и к сибирскому тайменю *Hucho taimen* (см. раздел 3.3.1).

В результате случайных процессов (Avise et al., 1984) чужой клон мтДНК может затем закрепиться и полностью вытеснить исходные клоны мтДНК из популяции вида-реципиента. Если с течением времени видовой ареал в будущем будет сформирован за счет иммиграции особей именно из того участка ареала, где произошла интрогрессия чужой мтДНК, то у вида-реципиента может произойти полное замещение его изначального митохондриального

генофонда. Как следствие, филогенетическая позиция вида-реципиента по мтДНК данным будет отличаться от истинной, поскольку на филогенетическом древе он будет сближаться с видом-донором чужой мтДНК.

Как правило, при интрогрессивной гибридизации проникновение в чужой генофонд генов, кодируемых ядерной ДНК, происходит со значительно меньшей интенсивностью. Поэтому наиболее простым путем проверки мтДНК филогении на предмет воздействия на нее возможных эпизодов интрогрессивной гибридизации является ее сопоставление с филогенетическими схемами, полученными путем анализа изменчивости генов, кодируемых ядерной ДНК.

В отношении мтДНК филогении лососевых рыб такое сравнение выявляет несколько случаев возможного переноса мтДНК от одного вида к другому, с последующим полным замещением исходных вариантов мтДНК клонов у видов-реципиентов. Так, несоответствие филогенетической позиции горбуши по данным анализа мтДНК (Гинатулина и др., 1988; Thomas et al., 1986; Thomas, Beckenbach, 1989; Kitano et al., 1997; Oohara et al., 1997; и др.), с одной стороны, и аллозимным данным (Олейник, Полякова, 1992; Осинов, 1999; Utter et al., 1973; Osinov, Lebedev, 2000) и последовательностям ядерной ДНК (Phillips, Pleyte, 1991; Oakley, Phillips, 1999), с другой, наиболее правдоподобно объясняется произошедшим в прошлом переносе мтДНК от кеты к горбуше (Smith, 1992).

Различное положение тихоокеанских форелей *P. mykiss* и *P. clarki* на мтДНК филогенетических деревьях (обычно вместе с кижучем и чавычей формируют отдельный кластер внутри тихоокеанских лососей — Thomas et al., 1986; Thomas, Beckenbach, 1989; McVeigh, Davidson, 1991; Oohara et al., 1997; наши данные) и филогенетических схемах, построенных по данным анализа изменчивости ядерной ДНК или ее продуктов (как правило, занимают внешнюю, относительно видов тихоокеанских лососей, позицию — Олейник, Полякова, 1992; Медников и др., 1999; Осинов, 1999; Utter et al., 1973; Phillips, Pleyte, 1991; Oakley, Phillips, 1999; Osinov, Lebedev, 2000), по нашему мнению, также может быть следствием прошлого переноса мтДНК от одной из предковых форм тихоокеанских лососей к предковой форме тихоокеанских форелей.

Наконец, переносом мтДНК от членов группировки *S. alpinus* — *S. malma* к бычьей форели *S. confluentus* можно объяснить (Phillips et al., 1995) сходство этих видов по мтДНК данным (Grewe et al., 1990; Phillips et al., 1995) и их существенную дивергенцию (*S. confluentus* сближается с *S. leucomaenis*) по ядерной рибосомальной ДНК (Phillips et al., 1994), аллозимам (Crane et al., 1994) и кариотипу (Cavender, Kimura, 1989).

Поэтому, если допустить, что филогенетическая позиция группировки *Brachymystax* и *Hucho*, установленная по данным о последовательностях интрона С (внешняя по отношению

к остальным родам Salmoninae: Oakley, Phillips, 1999), является истинной, то альтернативное положение данной группировки на схеме мтДНК филогении лососевых рыб (внутри одного кластера с представителями родов *Parahucho*, *Salvelinus* и *Salmo*) можно трактовать как следствие произошедшей в прошлом интрогрессивной гибридизации, вызвавшей перенос мтДНК от предковой формы родов *Parahucho*, *Salvelinus* и *Salmo* к предковой форме родов *Brachymystax* и *Hucho*.

В то же самое время возможно и другое объяснение сложившегося противоречия между этими тремя (Osinov, Lebedev, 2000; Oakley, Phillips, 1999; настоящая работа) вариантами филогении Salmoninae.

Возникшие сложности в реконструкции базальных ветвлений в основании филогенетического дерева мтДНК лососевых рыб, по всей видимости, не случайны и, на наш взгляд, лишь в небольшой степени вызваны недостаточной эффективностью использованных методов. Сравнительно короткая длина ветвей, связывающих узлы ветвлений a, c, d, e дерева на рис. 6 (см. также рис. 4-5) наводит на мысль о том, что дивергенция основных линий лососевых рыб происходила в сравнительно сжатые сроки, т. е. имела характер адаптивной радиации (Шедько, 1998б). Это предположение подкрепляется результатами исследований аллозимной изменчивости (Олейник, Полякова, 1992; Осинов, 1999; Ferguson, Fleming, 1983; Johnson, 1984; Osinov, Lebedev, 2000), также демонстрирующими их примерную равноудаленность. Сходная картина равной удаленности основных линий внутри группировки *Parasalmo* — *Oncorhynchus* по митохондриальным и аллозимным генетическим дистанциям (см. ссылки выше) дает основание предполагать, что и их дивергенция носила такой же «взрывной» характер.

При условии «взрывной» диверсификации предковых линий современных родов Salmoninae, число синапоморфий, маркирующих порядок их дивергенции, должно быть мало. К тому же высокая насыщенность повторными мутациями потенциально вариативных позиций неминуемо должна приводить к уничтожению («затиранию») этих немногочисленных, но филогенетически важных нуклеотидных или аминокислотных замен. Очевидно, что в таких условиях использование разных филогенетических маркеров будет приводить к различным вариантам филогенетических схем, которые будут объединяться лишь одной общей чертой — все они будут более похожи на филогенетический «куст» с множеством примерно одного и того же ранга «стволов», нежели чем на филогенетическое «дерево» с одним стволом и более или менее последовательным характером ветвления «веток».

Обсуждение филогенетических схем Salmoninae, полученных на основе морфологических данных, по нашему мнению, теряет смысл ввиду изложенной выше

ситуации с оценкой родовых радикалов и филогенетических взаимоотношений родов *Brachymystax*, *Hucho* и *Parahucho*, вскрывшей множество неточностей и, зачастую, достаточно серьезных ошибок. Отметим лишь, что «кустовая» схема филогении лососевых рыб была предложена уже в одной из первых, по сути, интуитивной попытке решения этой задачи (Behnke, 1968: fig. 3). В этой работе особое внимание было уделено анализу распространения среди различных представителей Salmoninae некоторых морфологических структур, находящихся на той или иной стадии редукции в данной группе рыб. На наш взгляд, примеры этих морфологических редукций также могут рассматриваться как свидетельство полихотомических взаимоотношений пяти основных линий внутри Salmoninae.

Так, например, для лососевидных рыб наличие вооруженной зубами базибранхиальной пластинки (бб-пластинки) — несомненно исходная (примитивная) характеристика (Behnke, 1968 и многие последующие авторы). Среди сиговых рыб наблюдается крайняя степень редукции этого признака — у представителей *Coregonus* и *Stenodus* бб-пластинка отсутствует. У представителей более примитивного *Prosopium* бб-пластинка имеется, но без зубов. У хариусовых рыб бб-пластинка также отсутствует (Norden, 1961). В линии *Brachymystax*—*Hucho* у ленков наблюдается промежуточная степень редукции этой структуры — бб-пластинка имеется, но без зубов, а у тайменей *Hucho* бб-пластинка полностью редуцирована (Шапошникова, 1968б; собственные наблюдения). В линии *Salvelinus* (включая гольцов *Salvelinus*) у большинства видов гольцов сохраняется исходное состояние (бб-пластинка с более или менее многочисленными зубами), а у *S. fontinalis* зубы на бб-пластинке отсутствуют (Шапошникова, 1971; Черешнев и др., 1989; Черешнев, Скопец, 1990; Vladykov, 1954; Norden, 1961 и многие другие). Исходное состояние этой структуры сохраняется и в линии *Parahucho* (Шапошникова, 1968б; Norden, 1961; Vladykov, 1963; Behnke, 1968; и др.). В линии *Salmo* (включая форелей *Salmo*) у большинства видов бб-пластинка без зубов. Лишь у охридских форелей (*S. ohridanus*) наблюдается промежуточная степень редукции — у части особей бб-пластинка несет немногочисленные зубы (Световидов, 1975). В линии *Oncorhynchus* и *Parasalmo* у большинства видов бб-пластинка без зубов. Исключение составляет *P. clarki* (Norden, 1961) и некоторые из крайне южных популяций сими (Behnke et al., 1962). Таким образом, среди лососевых рыб лишь таймени *Hucho* теряют бб-пластинку. Поскольку таймени *Hucho*, как это было показано выше, морфологически являются высоко специализированными видами, то разумно полагать, что именно интенсивный, односторонний отбор приводит к потере второстепенных характеристик (в популяционной генетике подобный феномен именуется бутылочным горлышком). Если бы в эволюции лососевых рыб происходило

последовательное ветвление предковых линий групп современных родов (как это, например, предполагали многие авторы, начиная с К. Нордена), то, в конечном итоге, в какой-то части линий Salmoninae либо зубы, либо бб-пластинка, скорее всего, были бы необратимо утрачены. На самом же деле в четырех из пяти линий Salmoninae представлены различные стадии редукции этой структуры. На наш взгляд, наиболее просто это можно объяснить допустив, что эти линии дивергировали примерно в одно и то же время от их общего предка, имевшего тенденцию к утрате зубного вооружения бб-пластинки. Принципиально сходное заключение можно сделать и при анализе распределения среди видов лососевидных рыб другой морфологической структуры, проявляющей различные степени редукции — располагающегося под супраэтноидом эндохондрального окостенения (гипэтноида).

Кариологические данные мало пригодны для выяснения филогенетических связей внутри Salmoninae, поскольку уровень изученности кариотипов лососевых рыб таков, что в этих целях могут быть использованы только такие общие параметры как число хромосом и число хромосомных плеч. В различных эволюционных линиях лососевых рыб одинаковые значения этих характеристик могут быть достигнуты различными путями (и при этом неоднократно!). Поэтому проблема идентификации гомологичных состояний признаков для кариологических данных стоит даже еще более остро, чем для аллозимных данных. Тем не менее, укажем, что если допустить, что кариотип предковой формы современных Salmoninae имел сравнительно высокое (около 120) число хромосомных плеч (Фролов, 2000; Hartley, 1987; Phillips, Rab, 2001) и в нем присутствовал ряд мелких (свойственных хариусовым рыбам) метацентрических хромосом (Phillips, Rab, 2001), то схема, предполагающая внешнее положение группировки *Brachymystax* и *Hucho* по отношению к компактному кластеру всех остальных группировок лососевых рыб (Oakley, Phillips, 1999) получит дополнительное подтверждение. Однако вопрос о том, какой именно кариотип был у предка лососевых рыб, остается открытым, и без проведения тонкого цитогенетического анализа с применением современных методик дифференциальной окраски и мечения отдельных участков хромосом в целях их гомологизации решен быть не может.

Таким образом, исходя из результатов сравнительных молекулярно-генетических исследований, которые на сегодняшний день выглядят наиболее показательными в плане оценки филогенетических взаимоотношений внутри Salmoninae, можно сделать следующие выводы.

1. Ленки *Brachymystax* очень близки к тайменям *Hucho*, и вместе они составляют одну из 5-ти основных группировок внутри Salmoninae.
2. Оставшиеся роды образуют четыре других группировки — *Parahucho*, *Salvelinus* (включая *Salvelinus*: Brunner et al., 2001), *Salmo* (включая *Salmothymus* и

Acantholigua: Световидов, 1975; Phillips et al., 2000; Snoj et al., 2002) и *Oncorhynchus* вместе с *Parasalmo*.

3. Друг от друга эти пять группировок удалены генетически примерно в равной степени, что позволяет допустить «кустовую» схему их филогенетических взаимоотношений.

Среди 5-ти основных линий Salmoninae лишь в ленково-тайменевом филуме (*Brachymystax* и *Hucho*) все его представители обитают исключительно в пресноводных водоемах. Экологически они делятся на две четко очерченные группы: эврифагов (*Brachymystax*) и хищников (*H. hucho*, *H. taimen*, *H. ishikawai*, *H. bleekeri*). Возникает вопрос: какой из этих двух экологических типов может считаться предковым для этой компактной группы родов? Некоторые авторы считали, что ленки настолько генерализованы, что некоторые особенности их морфо-экологической организации (малые размеры рта, в первую очередь) могут рассматриваться как предковые для всех остальных Salmoninae (Берг, 1909; Norden, 1961; и многие другие). Альтернативу этой точке зрения составляют взгляды других авторов (Глубоковский, 1990; 1995; Behnke, 1968), считавших ленков морфологически сравнительно высоко специализированной группой. На наш взгляд, более правильной является вторая точка зрения.

Имеются некоторые признаки, указывающие на то, что эврифагию ленков в сочетании с небольшими размерами их челюстей следует рассматривать как новоприобретение для ленково-тайменевых филумов, и общий предок ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho*, скорее всего, вел хищный образ жизни. Как это уже было описано выше, таймени *Hucho* отличаются прочно организованным строением рыла. Они имеют плотный контакт супраэтноида с лобными и межчелюстными костями. В ротовой полости сошник плотно сочленяется с небными костями так, что в результате образуется одна непрерывная U-образная полоса мощных зубов на небе. Принимая во внимание ярко выраженный хищный образ жизни тайменей *Hucho*, можно предполагать, что функциональная роль таких соединений костей заключается, вероятно, в амортизации давления, оказываемого сопротивляющейся схваченной добычей на зубы межчелюстных костей, сошника и небных костей (см. выше). У других хищных тайменей *Parahucho* форма сошника и способ его сочленения с небными костями во многих деталях повторяет то, что наблюдается у тайменей *Hucho*. Не случайно, что из-за этих особенностей их долгое время относили к роду *Hucho*. Организация рыла у ленков еще более сходна с таковой тайменей *Hucho*, отличаясь, в сущности, лишь отсутствием шипового контакта супраэтноида и межчелюстных костей и формой зубов. Все таймени имеют большие, острые, конические, загнутые внутрь зубы на челюстях и в ротовой полости. У ленков эти зубы также довольно велики, но имеют другую форму. Как правило, они притупленные, сравнительно узкие (не конические) и часто

искривленные. Трудно объяснить такое принципиальное их сходство в организации рыла с тайменями другими причинами, нежели как их общим происхождением от хищной предковой формы.

Другими словами, мы полагаем, что линия ленков *Brachymystax* отделилась от предковой формы линии *Hucho*, имевшей хищный образ жизни, и специализировалась к эврифагии (ярко выраженный смешанный характер питания ленков общеизвестен и отмечался многими авторами: Леванидов, 1951, 1959; Гундризер, 1974; Алексеев, 1981; Баасанжав и др., 1985). При этом переход линии *Brachymystax* к питанию преимущественно различными организмами бентоса и дрифта сопровождался уменьшением размеров рта (челюстей) и увеличением числа жаберных тычинок. Подобные переходы (от генерализованных хищных форм к бентофагам) неоднократно происходили в эволюционном развитии лососей Salmoninae и, зачастую, сопровождалась сходными морфологическими преобразованиями.

Например, специализированная к бентофагии балканская форель *Salmo (Salmothymus) obtusirostris* обладает всеми основными чертами генерализованных *Salmo*, включая длинный сошник, вооруженный зубами по всей длине его рукоятки. В связи с этим ее можно рассматривать как производную от последних форму (Световидов, 1975; Behnke, 1968), что находится в соответствии с результатами недавних молекулярно-генетических исследований (Snoj et al., 2002). В данной линии переход к бентофагии сопровождался уменьшением размера челюстей (сочленение нижней челюсти — под задним краем орбиты глаза), изменением их позиции (верхняя челюсть нависает над нижней, формируя мясистое рыло) и увеличением (25-32 у *S. obtusirostris* против 13-25 у различных видов *Salmo*) числа жаберных тычинок (Берг, 1948; Световидов, 1975; Behnke, 1968). Таким образом в парах *Brachymystax—Hucho* и *Salmo (Salmothymus) obtusirostris* — генерализованные *Salmo* налицо довольно полная аналогия в состоянии этих характеристик. Похожим образом складывается картина и при сравнении европейского хариуса *Thymallus thymallus* с более генерализованными *T. arcticus*, *T. grubii* и др. У первого короче челюсти, верхняя челюсть нависает над нижней, больше жаберных тычинок (Берг, 1948; Русских, Зиновьев, 1977). В связи с этим мы полагаем, что непосредственный предок современных ленков *Brachymystax* имел не только челюсти небольшого размера, но и обладал конусовидным рылом с несколько нависающей верхней челюстью. Соответственно, среди различных морфотипов современных ленков наиболее близкими к предковому типу можно считать острорылых ленков из бассейна р. Селенга, р. Иртыш, р. Енисей и тупорылых ленков из рек побережья Японского моря. Большинство из перечисленных популяций ленков характеризуется умеренно высоким числом жаберных тычинок (около 22-24), которое можно признать

исходным для современных ленков в целом. С такой позиции острорылые ленки с сильно выступающим рылом, высоким числом жаберных тычинок (25-30), обитающие в бассейне Амура и некоторых реках Сибири, определяются как филогенетически продвинутые. Аналогичным образом, продвинутыми оказываются и тупорылые ленки с конечным положением рта и крайне низким (19-21) числом жаберных тычинок (бассейны рек Амур, Лена, Обь и некоторых прилегающих речных бассейнов). Ранее к такому же выводу, но с несколько других позиций, пришли Алексеев и соавторы (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986). Заметим, что сходное заключение было сделано нами, исходя из характера распределения различных морфометрических и счетных характеристик среди тупорылых ленков из бассейна р. Уссури (Амура) и их изолированных популяций восточного склона Сихотэ-Алиня (см. раздел 3.3.2).

Таким образом, представляя ленков как боковую ветвь общей предковой формы филума тайменей *Hucho*, основное направление их морфологической эволюции можно определить как прогрессирующую адаптацию к питанию мелкими кормовыми объектами (прежде всего — бентосом).

4.2. Структура рода *Brachymystax* и таксономический статус тупорылых и острорылых ленков

Согласно существующим представлениям (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986; Дорофеева, Савваитова, 1998), род *Brachymystax* представлен единственным полнокомплексным видом *B. lenok* (Pallas, 1773). В составе этого вида выделяют два комплекса форм: комплекс форм острорылых ленков и комплекс форм тупорылых ленков. Каждый из этих двух комплексов состоит из нескольких аллопатрических форм, отличающихся теми или иными морфологическими характеристиками. Каждую из этих аллопатрических форм предложено рассматривать в ранге категории *patio* — племя, которое может состоять из одной или нескольких популяций. Таким образом, в комплексе форм острорылых ленков выделяют обское, ленское, амурское, удинское племена. Аналогично, комплекс форм тупорылых ленков слагают обское, ленское, амурское, шантарское, удинское, приморско-корейское племена (Мина, 1986). Племена разных комплексов могут обитать в одних и тех же речных бассейнах (Амур, Уда, Лена) или же могут иметь аллопатрическое распространение (Иртыш, Обь, Селенга, Колыма и др.).

Данные представления о структуре рода *Brachymystax* сложились в результате анализа географической изменчивости трех основных и ряда вспомогательных диагностических признаков. Набор этих признаков определился в самых первых работах, вскрывших проблему неоднородности рода *Brachymystax*. Ф.Н. Кириллов (1962, 1972) в качестве диагностического признака использовал число жаберных тычинок. Л.Н. Беседнов и А.Н.

Кучеров (1972) разделяли тупорылых и острорылых ленков из р. Большая Уссурка по числу жаберных тычинок, позвонков и чешуй, форме супраэтноида и сошника. М.И. Кифа (1976) обнаружил существенные различия амурских тупорылых и острорылых ленков по числу жаберных тычинок, позвонков и чешуй, длине рыла и верхнечелюстной кости, высоте черепа, форме орбитосфеноида, супраэтноида, сошника и некоторых других костей черепа. Е.Д. Васильева (1978) при установлении принадлежности ленков из оз. Маркаколь в качестве диагностического признака использовала относительную ширину супраэтноида. М.В. Мина и Е.Д. Васильева (1979), обнаружив присутствие двух форм ленка в бассейне р. Лена, идентифицировали особей, исходя из числа жаберных тычинок и относительной ширины супраэтноида. В последующих работах было установлено, что наиболее пригодными в целях диагностики являются следующие три признака: число жаберных тычинок, относительная ширина супраэтноида и относительная ширина сошника. Другие (как правило, остеологические признаки) были использованы от случая к случаю и в основном в тех сложных ситуациях, когда в смешанных выборках форм ленков обнаруживались гибридные особи (Алексеев, 1981, 1983, 1985).

При рассмотрении этих трех основных диагностических признаков в плане их использования для придания каждому из комплексов форм ленков статуса таксономических видов было высказано мнение об их ограниченной пригодности для этих целей (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986).

Действительно, на большей части ареала тупорылых ленков среднее число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у них довольно стабильно и варьирует в пределах 20-21 шт. У острорылых ленков среднее число жаберных тычинок, как правило, заметно больше и составляет от 24 до 30 шт. Однако число жаберных тычинок в выборках тупорылых ленков из рек восточного побережья Приморья и р. Кривая, с одной стороны, и острорылых ленков из бассейна рек Иртыш, Селенга и части выборки из оз. Байкал, с другой, практически не отличается (в среднем 22-24 шт.). Таким образом, данная характеристика может иметь лишь вспомогательную диагностическую ценность.

В отличие от числа жаберных тычинок, относительная ширина сошника в различных географических выборках острорылых ленков варьирует в достаточно узких пределах — в среднем от 59 до 65%. На большей части ареала тупорылых ленков относительная ширина сошника составляет значительно большую величину — как правило, более 77%. Однако, по нашим данным, по относительной ширине сошника тупорылые ленки из рек побережья Приморья практически неотличимы от острорылых ленков.

Более определенный характер носят отличия тупорылых и острорылых ленков по относительной ширине супраэтноида. В выборках острорылых ленков относительная

ширина супраэтноида, как правило, менее 31%, в то время как в выборках тупорылых ленков она более 34%. Однако из-за высокой дисперсии кривые распределения этого показателя в выборках острорылых ленков из бассейна рек Иртыш, Енисей, Селенга и выборки тупорылых ленков из р. Уда или некоторых рек залива Петра Великого сильно перекрываются (хиатус отсутствует). Поэтому данная характеристика также не может быть признана в качестве диагностической.

Анализ обширной библиографии, посвященной изучению структуры рода *Brachymystax*, со всей очевидностью показывает, что набор использованных для этой цели признаков сформировался стихийным образом, и их выбор был обусловлен теми или иными задачами при решении конкретной ситуации в том или ином регионе. Как можно видеть из этой литературы, поиском удобных диагностических признаков специально никто не занимался.

Обнаруженный хиатус по степени развития передних отростков *ethmoidale laterale* и отростков *sphenoticum* между тупорылыми и острорылыми ленками делает, на наш взгляд, возможным выделение в роде *Brachymystax* двух самостоятельных видов. Преимущество предлагаемого основного диагностического признака (индекс *PrEt_Olf*) заключается в его уникальной природе. Как уже было указано ранее, среди всех лососевых рыб чрезвычайно длинные передние отростки *ethmoidale laterale* найдены только у тупорылых ленков. По объективным причинам мы не имели возможности проанализировать морфологию тупорылых ленков со всего ареала. Однако, по косвенным признакам, мы можем предполагать, что тупорылые ленки и из других географических районов имеют такие же сильно развитые передние отростки *ethmoidale laterale*. Тупорылые ленки из бассейна Оби близки к тупорылым ленкам из бассейна Амура, и некоторые из отличительных признаков тупорылых ленков у них развиты даже в большей степени, чем у амурских тупорылых ленков. К примеру, им свойственны максимальные среди тупорылых ленков значения относительной ширины супраэтноида и сошника (Мина, Алексеев, 1985). Проблемные тупорылые ленки из р. Уда хотя и имеют сравнительно узкий супраэтноид, тем не менее, по сумме признаков они оказываются даже ближе к амурским тупорылым ленкам, чем тупорылые ленки из рек побережья Приморья (Алексеев, Дудник, 1989). Практически идентичные значения индекса *PrEt_Olf* у изученных нами тупорылых ленков из Приморья при наличии высокой изменчивости у них других «диагностических» признаков (число жаберных тычинок, индексы супраэтноида и сошника) говорят о том, что длинные отростки *ethmoidale laterale*, вероятно, появились в предковой популяции тупорылых ленков до того, как произошло их расселение по современному ареалу. Аналогичные заключения можно

сделать и по другим предлагаемым нами новым диагностическим характеристикам (индексы *Set_L*, *PrEt_Olf*, *PrEt_Set* и *PrSp_Set*).

Кроме выявленных четких морфологических отличий, другим свидетельством в пользу видового статуса острорылых и тупорылых ленков является достаточно высокая степень их репродуктивной изоляции даже в тех случаях, когда между ними происходит гибридизация. В некоторых частях бассейна Амура или Витима, наряду с типичными тупорылыми и острорылыми ленками, довольно часто обнаруживались морфологически промежуточные особи, которые рассматривались как гибриды F1 (Алексеев, 1983, 1985). Анализ электрофоретической изменчивости ферментных белков подтвердил это предположение (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993). Поскольку в таких зонах совместного обитания встречались особи, имевшие «чужие» аллели нескольких диагностических локусов в гетерозиготном состоянии, то можно было считать, что по крайней мере часть из них является гибридами F2, или бэккроссами и, таким образом, предполагать существование в настоящее время между формами ленков обмена генами (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993). Более того, допускалось, что в прошлом масштабы интрогрессивной гибридизации вступавших в контакт форм ленков были более значительны, что привело к частичному смешиванию генофондов тупорылых и острорылых ленков (Осинов и др., 1990; Мина, 1992; Осинов, 1993). Данные по изменчивости мтДНК подтверждают это мнение. Например, гаплотип ОС1 у острорылых ленков из р. Комиссаровка нами не обнаружен. Скорее всего, этот гаплотип все же присутствовал в предковой для бассейна оз. Ханка популяции острорылых ленков, но был с течением времени ими утрачен. Вероятно, гибридизация между острорылыми и тупорылыми ленками происходила в тот момент, когда острорылые ленки впервые проникли в этот речной бассейн и их численность была низка. Поскольку гаплотип ОС1 сохранился в следующих поколениях тупорылых ленков, то можно считать, что гибриды между двумя формами ленков в принципе достаточно жизнеспособны и плодовиты. Обнаружение гаплотипа ОС1 у тайменя и гаплотипа ТАЙ у тупорылых ленков говорит о том, что даже между ленками и тайменем уровень постзиготической изоляции не достаточен, чтобы предотвратить интрогрессию генов. По-видимому, степень репродуктивной изоляции форм ленков, а также ленков и тайменей определяется прежде всего надежностью презиготических барьеров скрещивания, таких как места и сроки нереста, опознавательные признаки и т. д. Свою роль, возможно, играет и относительная численность гибридизующих форм: происходящая в настоящий момент в р. Комиссаровка гибридизация между ленками и тайменем может быть напрямую связана с заметно более высокой относительной численностью тайменей в этом водоеме в сравнении с другими реками бассейна Усури. Отсутствие гаплотипа ОС4 в наших выборках тупорылых ленков предполагает, что в

настоящее время гибридизация между тупорылыми и острорылыми ленками в р. Комиссаровка если и происходит, то с низкой частотой. Тем не менее, необходимо подчеркнуть, что несмотря на прошлую и продолжающуюся в настоящее время в некоторых районах гибридизацию острорылого и тупорылого ленка полного слияния их генофондов не наблюдается. То, что они поддерживают свою морфологическую и генетическую обособленность даже при наличии некоторого «подсоса» чужих генов, говорит о далекой зашедшей дивергенции острорылых и тупорылых ленков по типам индивидуального развития и особенностям их жизненных циклов.

Существенные физиологические отличия острорылого и тупорылого ленков, о наличии которых можно судить по паразитологическим данным, также можно рассматривать как еще одно свидетельство высокого уровня дивергенции острорылых и тупорылых ленков. Особенно наглядно это проявляется при рассмотрении зараженности плавательных пузырей ленков нематодами *Cystidicola farionis* и *Salvelinema salmonicola*. Впервые на различный характер зараженности плавательных пузырей тупорылых и острорылых ленков этими нематодами обратил внимание С.С. Алексеев (1983), обнаруживший, что 13 из 26 особей острорылых ленков из р. Дуки поражены нематодой *Cystidicola farionis*, в то время как все 14 особей тупорылых ленков из этой реки оказались незараженными. Нами при сборе морфологического и генетического материала по приморским ленкам обязательно просматривались их плавательные пузыри на наличие в них нематод. Ни у одной особи тупорылых ленков нематод в плавательном пузыре мы не обнаружили. Поэтому единственный случай нахождения в плавательном пузыре одной особи тупорылого ленка из р. Пойма (залив Петра Великого) 2 экз. нематоды *S. salmonicola* может рассматриваться как случайная находка. В данном регионе (южное побережье Приморья) нематода *S. salmonicola* паразитирует прежде всего у мальмы и молоди сима (экстенсивность инвазии 20-90%: Ермоленко и др., 1998; собственные наблюдения). У подавляющей части особей острорылых ленков из различных рек континентальной части Приморья плавательный пузырь был инвазирован нематодой *S. salmonicola* (экстенсивность инвазии — от 60 до 100%: Ермоленко и др., 1998; собственные наблюдения). Нематода *C. farionis* является обычной паразитом плавательного пузыря острорылых ленков из бассейна Лены — оз. Большое Леприндо (Пронин, 1966), Вилюйского водохранилища (Кириллов и др., 1979), оз. Большое Токо (Алексеев, Кириллов, 1985); оз. Хубсугул (Пронин, 1976); оз. Байкал (Матвеева, Матвеев, 1990) и р. Енисей (Гундризер, 1974). У тупорылых же ленков из оз. Телецкое данной нематоды не обнаружено, несмотря на то, что *C. farionis* с высокой экстенсивностью (37,5%) инвазирует здесь телецкого сига (Титова, 1965).

Нематоды двух родов *Cystidicola* и *Salvelinema* очень сходны как по составу definitive хозяев, так и по месту локализации, морфологии и типу промежуточных хозяев, к которым относят различных амфипод (Margolis, Moravec, 1982). По нашему мнению, есть все основания полагать, что различие между тупорылыми и острорылыми ленками по зараженности этими нематодами не связано с их возможными различиями в спектрах питания (в рационе и тех и других амфиподы составляют значительную долю, особенно в зимний период), а вызваны их различной физиологической восприимчивостью к заражению нематодами. Возможно, что этот признак (отсутствие восприимчивости к нематодам *S. salmonicola* и *C. farionis*) имеет простую генетическую основу и определяется как доминантный, поскольку у 13 гибридных особей ленков из р. Дуки нематода *C. farionis* найдена не была (Алексеев, 1983).

Другие примеры таких же достаточно четких отличий тупорылых и острорылых ленков по зараженности как широкоспецифичными (скребень *Metechinorhynchus cryophilus*), так и узкоспецифичными (моногении рода *Tetraonchus*) паразитами можно найти в работе А.В. Ермоленко и соавторов (1998).

Ситуация с видовыми названиями ленков выглядит следующим образом. Ленки, как самостоятельный вид *Salmo Lenok* (Pallas, 1773: 716-717), были описаны по особям из бассейна р. Енисей, поскольку только эту реку упоминает (причем дважды!) П.С. Паллас, указывая на распространение нового вида. Характеристика ленка весьма сжатая, но вполне достаточная для того, чтобы отличить его от сибирского тайменя, описанного им здесь же под именем *Salmo Taimen* (Pallas, 1773: 716). Из-за отсутствия рисунков и краткости описания нет полной уверенности в том, какого именно из ленков П.С.Паллас описал (острорылого или тупорылого). Однако фраза «Maxilla superiор paulo longior...»* (l.c., 716 s.) позволяет считать, что это был острорылый ленок. Судя по литературным данным (Мина, Алексеев, 1985) и результатам просмотра ихтиологической коллекции Зоологического института (ЗИН №№ 11741, 42694, а также, частью: №№ 26881, 29854), у тупорылого ленка из западной части ареала этого вида положение переднего края верхней челюсти почти такое же, как у сибирского тайменя («...maxilla inferior paulo longior...» —l.c., 716 s.), которого П.С. Паллас и противопоставлял ленку. Косвенным свидетельством того, что описание относится к острорылому ленку, является также тот факт, что в бассейне Енисея в пределах Алтая и Саян тупорылый ленок до сих пор не обнаружен (см.: данные в работах — Подлесный, 1953; Гундризер, 1974; Алексеев и др., 1986; ЗИН №№ 9838, 9876, 9877, 9966, 10610, 15935, 28119; собственные наблюдения).

* «Верхняя челюсть немного длиннее нижней...» (Паллас, 1786: 521).

В другом своем фундаментальном труде П.С. Паллас по непонятной причине дает ленку новое название — *Salmo coregonoides* (Pallas, 1814: 362-364). Точно также он поступает и с сибирским тайменем, переименовывая его в *Salmo fluviatilis*. В этой работе он приводит рисунок одного из ленков (l.c., Tab. LXXIV, fig. I), использовавшегося им при описании *Salmo coregonoides*. Откуда была получена особь, с которой этот рисунок был сделан, а также другой, оставшийся не опубликованным (Световидов, 1978: рис. 38), не известно. Судя по этим рисункам, рисунку головы и характеристике одного из синтипов *Salmo coregonoides* (= *Brachymystax coregonoides* — Gunther, 1866: 163), а также фотографиям двух синтипов (Световидов, 1978: рис. 36-37), это также, скорее всего, особи острорылого ленка. Отметим, что описания *Salmo coregonoides* и *Salmo lenok* не идентичны, но ключевая фраза «...maxilla superiore longiore...» (Pallas, 1814: 362) не только сохранилась, но стала еще в большей степени отражать одно из основных отличий острорылого ленка от тупорылого. Поэтому следует признать правоту Л.С. Берга (Berg, 1906), посчитавшего название *Brachymystax coregonoides* (Pallas, 1814) младшим синонимом названия *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773).

Учитывая изложенное, мы, вслед за М.И. Кифа (1976), для острорылого ленка используем название *Brachymystax lenok*. Однако, в отличие от этого автора, ленков из оз. Маркаколь мы, вслед за другими исследователями (Васильева, 1978; Мина, Алексеев, 1985), относим не к тупорылому, а к острорылому ленку. Ранее В.П. Митрофанов (1959) выделил ленков из оз. Маркаколь в отдельный подвид — *Brachymystax lenok savinovi*. Однако использованные им при описании нового подвида признаки (число жаберных тычинок, лучей в спинном и анальном плавниках, чешуй в боковой линии, длина головы, основания спинного плавника и др.) проявляют крайне высокую степень изменчивости у острорылого ленка, что в настоящее время не позволяет рассматривать этих ленков в ранге валидного подвида. Ленки из р. Вилюй ранее были описаны Ф.Н. Кирилловым (1962) в ранге подвида *Brachymystax lenok swetowidowi*. В качестве диагностического признака для них указывалось высокое число жаберных тычинок (обычно — 25-27). Но по этой характеристике данный подвид неотличим от типичных ленков из бассейна р. Енисей (см.: Подлесный 1953; Алексеев и др., 1986; табл. 24), поэтому, вслед за другими авторами (Алексеев, Кириллов, 1985; Алексеев и др., 1986; Мина, 1986), мы не считаем валидным и подвид *Brachymystax lenok swetowidowi*.

Анализ литературы показывает, что для тупорылого ленка пригодны три видовых названия: *Brachymystax tumensis* Mori, 1930; *Brachymystax tsinlingensis* Li, 1966 и *Brachymystax czerskii* Kirillov, 1979.

Ленки *Brachymystax tumensis* Mori, 1930 из р. Туманган (другие варианты названия этой реки: Тумень-ула, Тумыньцзян, Туманная), впадающей в Японское море близ южной оконечности залива Петра Великого, судя по их описанию (Mori, 1930: р. 42, Fig. 1), некоторым остеологическим характеристикам годовой особи ленка из этой реки, изученной К. Норденом (Norden, 1961)*, другой информации (Cheng et al., 1980; с. 30-32; рис. 9), вне всякого сомнения являются тупорылыми и оказываются весьма близки к ленкам из бассейна залива Петра Великого. Отличительными чертами ленков из р. Туманган являются: длинная, коническая голова ($C=26,3-26,7$ % от SL ; длина головы больше, чем наибольшая высота тела — $H=20,0-24,4$ % от SL), длинная верхнечелюстная кость (37 % в длине головы), остроконечное, удлинненное рыло и малое число пилорических придатков — 68 шт. (по последним данным [Cheng et al., 1980], их число варьирует в пределах 60-77 шт.). Число жаберных тычинок и позвонков у них составляет 20-24 (Mori, 1930; Cheng et al., 1980; Huang et al., 1989) и 54-57 шт. (Cheng et al., 1980), соответственно. Характеризуя этих ленков, Т. Мори указывает, что тело рыб покрывают многочисленные, крупные (судя по рисунку, больше диаметра зрачка) темно-коричневые пятна, располагающиеся также на спинном и хвостовом плавнике. По перечисленным характеристикам, ленки из р. Туманган фактически ничем не отличаются от ленков из притоков р. Раздольная (реки Нежинка и Ананьевка), которых от всех прочих, изученных нами или описанных в литературе тупорылых ленков, обитающих на территории России, выделяет следующая комбинация внешнеморфологических признаков: длинная, коническая голова с приоткрытым рылом, большой размер пятен (у самцов), покрывающих не только тело, но, частично, и хвостовой плавник, небольшое число (68-90; для всего бассейна рек залива Петра Великого — 62-93) пилорических придатков. Лишь число позвонков у ленков из залива Петра Великого несколько больше — 58-61. По другим оценкам (Cheng et al., 1980) можно предполагать, что в р. Туманган обитают ленки и с несколько меньшей относительной длиной головы — $C=21,7-24,4$, наибольшая высота тела которых варьирует в пределах 18,9-24,4. Однако, судя по рис. 9 из этой работы, форма тела и головы этих ленков близка к той, которая была описана Т. Мори. Весьма вероятно, в целом спектр морфотипов ленков из р. Туманган вполне подобен тому, что обнаружен нами в реках южного Приморья (в реках Уссурийского залива обитают в основном «короткоголовые», а Амурского — «длинноголовые» ленки). Отметим, что реки, впадающие в Амурский залив залива Петра Великого и р. Туманган, составляют ареал трех эндемичных видов рыб — туменского язя *Leuciscus tumensis* Mori,

* Этот экземпляр длиной 13,2 см (SL), отловленный в июне 1913 г., хранится в зоологическом музее Мичиганского университета № UMMZ 172490. Судя по рисунку (PL 12-I), относительная ширина супраэктоида ($SethW$) у него составляет примерно 26-33% (точное значение этого показателя трудно оценить, поскольку задний край супраэктоида сильно расщеплен).

1930; большоголового пескаря *Gobio macrocephalus* Mori, 1930 и корейского вьюна *Misgurnus buphoensis* Kim et Park, 1995 (Шедько, 2001; Шедько С.В. — неопубликованные данные). По всей видимости, фаунистическая общность этих бассейнов сложилась в результате того, что в периоды плейстоценовых регрессий уровня моря бассейны рек Раздольная и Туманган неоднократно объединялись в единый речной бассейн (Линдберг, 1972; Худяков и др., 1972; Марков, 1983). Поэтому мы полагаем, что изученные нами ленки из рек западной части залива Петра Великого могут рассматриваться как близкие к топотипу таксона *Brachymystax tumensis* Mori, 1930.

Ленки из рек горного хребта Циньлин (центральный Китай, провинция Шэньси), выделенные Ш.-Ч. Ли (Li, 1966) в новый подвид *B. lenok tsinlingensis*, несомненно, также являются представителями линии тупорылых ленков. Это мелкие (SL не более 30 см.), рано созревающие рыбы (в 2 полных года), имеющие небольшое число пилорических придатков (65-75)*, жаберных тычинок (19-23) и позвонков (58-59). У циньлинских ленков пятна, покрывающие тело — большого размера (не менее 1/2 диаметра глаза), «глазчатые», и располагаются они не только на теле, но и на спинном, анальном и основании хвостового плавников. По перечисленным характеристикам, а также по длинной голове ($C=21,6-27,1$; у особи, изображенной на рисунке — около 25,2), приоткрытому рылу, большим челюстям, форме заднего края жаберной крышки, размеру и характеру расположения пятен эти ленки ничем существенным не отличаются от ленков из р. Туманган и рек залива Петра Великого. Поэтому название *B. tsinlingensis* Li, 1966 мы считаем младшим синонимом названия *Brachymystax tumensis* Mori, 1930.

Ленки из р. Ундюлюнг выделены в отдельный подвид *Brachymystax lenok czerskii* Kirillov, 1979, по сути, только на основании малого числа жаберных тычинок: 19-23, в среднем 21,1 (Кириллов и др., 1979), что характерно для тупорылых ленков в целом. Позднее они были достаточно подробно изучены другими авторами (Алексеев, Кириллов, 1985), отнесшими их по сумме признаков к линии тупорылых ленков. По данным этих авторов, характеристики тупорылых ленков р. Ундюлюнг, также как и тупорылых ленков из других частей из бассейна Лены, сочетают в себе, с одной стороны, черты, свойственные амурским тупорылым ленкам (сходство в значениях показателей $SethW$ и VwI), а с другой — особенности строения головы и черепной коробки, присущие тупорылым ленкам из бассейна

* Здесь уместно будет заметить, что в случае с *B. tumensis* и *B. tsinlingensis* число пилорических придатков выступает в качестве диагностического признака, поскольку у острокрылых ленков оно никогда не бывает таким низким, как у этих ленков или тупорылых ленков из рек залива Петра Великого: у острокрылых ленков из Иртыша — 80-102 (Huang et al., 1989), Ангары — 73-115 (Подлесный, 1953), бассейна Лены, в среднем — 97,2-116,5 (Алексеев, 1981, 1985; Скрябин, 1981; Алексеев, Кириллов, 1985), российской части бассейна Амура, в среднем — 93,3-98,1 (Алексеев, 1983; настоящая работа), китайской части этого бассейна — 91-111 (Се Чжен-юй и др., 1959).

Уды или рек Приморья (практически те же значения *EthW1*, *SphW2*, *SphH2* и некоторых других признаков). Уникальной чертой, выделяющей ленских тупорылых ленков среди остальных, является форма крышечной кости (*operculum*) — максимальная ширина этой кости составляет около 80-83% от ее длины (Алексеев, 1981, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985), в то время как в остальных группировках тупорылых ленков значения этого показателя, в среднем — не менее 87%. Не исключено, что ленские тупорылые ленки могут рассматриваться как валидный подвид *Brachymystax tumensis czerskii* Kirillov, 1979, но для окончательного суждения по этому поводу нужны дополнительные исследования.

На основе изложенного мы считаем, что по правилу приоритета за тупорылым ленком должно быть закреплено название *Brachymystax tumensis* Mori, 1930.

Для различных видов рода *Brachymystax* в пределах изученной части ареала мы предлагаем использовать следующий диагностический ключ:

1(2). Длина передних отростков *ethmoidale laterale* составляет 24-46% (в среднем 32-38) длины ольфакторной впадины; длина передних отростков *ethmoidale laterale* составляет 14-34% (в среднем 20-25) длины супраэтноида; длина супраэтноида составляет 33-46% (в среднем 35-39) длины основания черепа; длина отростков сфенотикум — 5-19% [оз. Маркаколь: 15-22] (в среднем 10-15, оз. Маркаколь: 19) длины супраэтноида. [Верховья р. Иртыш, оз. Маркаколь, верховья Оби (здесь он, по видимому, в настоящее время весьма редок или вымер), весь бассейн р. Енисей с притоками, оз. Байкал с притоками, бассейн р. Селенга, оз. Хубсугул, весь бассейн р. Лена, бассейны рек Индигирка и Колыма, весь бассейн р. Амур, бассейны рек Уда и Тугур и верховья р. Ялуцзян]

..... ***Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) – Острорылый ленок**

2(1). Длина передних отростков *ethmoidale laterale* составляет 46-83% (в среднем 58-68) длины ольфакторной впадины; длина передних отростков *ethmoidale laterale* составляет 34-65% (в среднем 43-51) длины супраэтноида; длина супраэтноида составляет 25-35% (в среднем 30-33) длины основания черепа; длина отростков сфенотикум — 17-36% (в среднем 25-28) длины супраэтноида. [Бассейны рек Обь, Лена (мозаично: в бассейнах рек Витим, Ундюлюнг, Олекма), весь бассейн р. Амур, бассейны рек Уда и Тугур, о-в Большой Шантар, реки Амурского лимана, северо-западной части Сахалина, реки побережья Приморья и Северной Кореи, р. Ялуцзян и другие реки п-ова Корея, впадающие в бассейн Желтого моря, некоторые реки северо-восточного и центрального Китая]

..... ***Brachymystax tumensis* Mori, 1930 – Тупорылый ленок**

4.3. Видообразование и роль «смещения признаков» в морфологической дифференциации тупорылого и острорылого ленков

Знание приблизительного исторического возраста происхождения тех или иных форм иногда может помочь в понимании причин и особенностей их дивергенции. Определенное представление о возрасте двух видов ленков можно получить, исходя из генетических данных. Согласно результатам настоящей работы, последовательности мтДНК ленков и сибирского тайменя отличаются в среднем по 3,17% нуклеотидных позиций (табл. 12). Использование оценки скорости эволюции для суммарного митохондриального генома, полученной для лососевых рыб (около 1% замещенных нуклеотидов за 1 миллион лет дивергенции — Шедько, 1991; 1992; Smith, 1992), позволяет предполагать, что время дивергенции митохондриальных клональных линий ленков и тайменя составляет около 3 млн. лет. Тогда с учетом того, что внутривидовой уровень дивергенции последовательностей мтДНК у ленков в среднем составлял от 0,34 до 0,78%, можно допустить, что предковые формы ленков и тайменя разошлись около 2,6 млн. лет назад, т.е. на рубеже конца плейстоцена — начала плейстоцена. Таким образом, мы предполагаем, что дивергенция общей предковой формы ленков и тайменя на две экологически резко отличающихся эволюционных линии было инициировано известными масштабными изменениями природной среды, начавшимися в этот период времени. Из результатов недавних палеонтологических исследований видно, что в средне- и высокоширотных пресноводных ихтиоценозах Азии в это время происходит значительная перестройка, маркируемая выпадением из их состава теплолюбивых элементов евросибирской и китайской (синоиндийской) фауны (Сычевская, 1989). Очевидно, что она определялась исчезновением или трансформацией прежних экологических ниш, что, соответственно, приводило к появлению новых ниш. По нашим представлениям, сложившиеся условия обеспечили возможность дивергенции этой генерализованной хищной линии лососевых рыб в двух направлениях: еще более выраженных хищников (тайменя *Hucho*) и эврифагов с преимущественной бентофагией (ленки *Brachymystax*).

По генетическим данным, последующая дивергенция предковой формы *Brachymystax* на две линии (тупорылый и острорылый ленки) произошла сравнительно давно. Гаплотипы мтДНК тупорылого и острорылого ленков дивергировали в среднем по 2,31% нуклеотидных позиций (табл. 12)*, что с поправкой на внутривидовой уровень изменчивости мтДНК дает

* Следует указать, что подобный уровень генетической дивергенции мтДНК присущ не только ленкам из восточной части ареала рода, но наблюдается также между различными выборками тупорылого и острорылого ленков из рек Сибири (2,0-2,5% — личное сообщение Р. Бенке от 15 августа 1996 г. по результатам неопубликованных данных Д. Простела).

оценку межвидовой дивергенции в 1,75% [2,3% — (0,34% + 0,78%)/2], соответствующую около 1,8 млн. лет независимой эволюции. Таким образом, мы предполагаем, что отличительные черты рода *Brachymystax* сложились в сравнительно короткий промежуток времени — от 2,6 до 1,8 млн. В это время предковая форма ленков приобрела ряд вышеописанных аутопоморфий и, вдобавок к этому, в этой линии произошло уменьшение размеров челюстей при одновременном возрастании числа жаберных тычинок.

По данным анализа последовательностей интрона С второй копии гена гормона роста (Oakley, Phillips, 1999), уровень генетических отличий тупорылового и острорылового ленков (1,0%) практически не отличается от уровня генетической дивергенции сибирского и дунайского тайменей (0,8%). Поэтому мы предполагаем, что где-то в этот же период времени произошло и разделение предковых форм этих двух видов тайменей *Hucho*. Судя по числу и характеру аутопоморфий для рода *Hucho*, скорость морфологической эволюции этой линии на раннем этапе ее независимого существования была достаточно велика.

Интересно, что кариологически тупорылый и острорылый ленки отличаются совершенно незначительно (см.: Дорофеева, 1977; Викторовский и др., 1985; Макоедов, 1999; Черешнев и др., 2002; Kang, Park, 1973; Ginatulina et al., 1998; Frolov et al., 2002; настоящая работа). Также мал уровень кариологических отличий между дунайским и сибирским тайменями. Однако между родами *Brachymystax* и *Hucho* кариологические отличия вполне определены и прежде всего — по числу хромосом (90-92 против 82-84). Если согласиться с теми исследователями, которые признают высокое число хромосом у ленков в качестве предковой (исходной) для этой группы родов характеристики (Дорофеева, 1977, 1999; Викторовский и др., 1985; Фролов, 2000; Phillips, Rab, 2001; и др.), то можно предполагать, что те кардинальные морфологические преобразования, которые произошли на ранней стадии филетической эволюции линии *Hucho*, одновременно сопровождалась несколькими хромосомными перестройками.

По-видимому, тайменей *Hucho* можно рассматривать в одном ряду с некоторыми другими представителями лососевых рыб (*Salvelinus*, *Prosopium coulteri*), для которых достаточно глубокая морфологическая специализация оказывается сопряженной с довольно существенной (в сравнении с ближайшими родственными видами) кариологической продвинутой.

После того, как были проанализированы данные по некоторым морфологическим характеристикам ленков из Сибири и с Дальнего Востока, было высказано мнение о том, что начальная дивергенция линий острорылых и тупорылых ленков происходила в условиях их географической изоляции (Алексеев и др., 1986). Пригодность использования в данном случае классической аллопатрической модели видообразования продемонстрировали и

результаты последующих исследований изменчивости аллозимов у ленков в различных частях их ареала (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993). Анализ особенностей географического распространения ленков также свидетельствует о том, что выделение линий тупорылового и острорылового ленков скорее всего произошло в разных частях ареала рода *Brachymystax* (то есть, не шло по сценарию симпатрического видообразования).

Ареал острорылового ленка включает верхнюю часть бассейна р. Иртыш, правые притоки верхней Оби (здесь он, по-видимому, к настоящему времени вымер: Мина, Алексеев, 1985), верхнее течение бассейна Енисея и его правые притоки среднего и нижнего течения, Ангара, бассейн оз. Байкал, бассейн р. Селенга и оз. Хубсугул, бассейн р. Лена целиком, бассейны рек Яна, Индигирка и Колыма, бассейн р. Амур целиком, реки Уда и Тугур, а также верховья р. Ялуцзян.

На Дальнем Востоке южная граница ареала острорылового ленка в общем довольно точно соответствует южным пределам распространения ряда голарктических родов (*Lethenteron*, *Esox*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Salvelinus*, *Lota*, *Cottus*) — около 41° с.ш. Этот факт вкпе с широким распространением острорылового ленка в Восточной Сибири можно рассматривать как основание для причисления этого вида к разряду евросибирских видов (психротропных — по терминологии А.И. Кафанова: Кафанов, 1991), характерных для Палеарктической зоогеографической области, но расширивших свой ареал вплоть до пределов Амурской переходной области.

У тупорылового ленка условно непрерывный ареал имеется только в бассейне Амура и прилегающих территориях: бассейны рек Уда и Тугур, о-в Б. Шантар, водотоки северо-западного Сахалина, впадающие в Амурский лиман, реки бассейна Японского моря от р. Ботчи на севере до р. Сончхонган на юге, реки п-ова Корея, впадающие в Желтое моря от р. Ялуцзян до верховьев рек Ханган и Нактонган.

Еще южнее (в Китае) ареал тупорылового ленка представлен двумя изолятами. Первый включает притоки рек Луаньхэ и Вэйхэ в провинции Хэбэй. Второй — некоторые притоки рек Хуанхэ и Янцзы в пределах горного массива Циньлин. Как и у других видов рыб средних широт, эти южные изоляты тупорылового ленка скорее всего можно рассматривать как реликтовые. По всей видимости, заселение данных районов происходило во время плейстоценовых похолоданий, когда изменялось зональное распределение фауны и флоры и ареалы многих видов смещались (или расширялись) в южном направлении. При последующих циклах потепления климата происходило вымирание пришедших с севера видов на большей части этих недавно населенных территорий. Их реликтовые популяции сохранились лишь в некоторых районах, где условия обитания близки к ныне существующим в основной части их ареалов. Для лососевых рыб это, как правило, верхние,

горные части речных бассейнов — альпийский тип дизъюнктивных ареалов, повторяющийся во многих группах животных и растений (Гептнер, 1936). Из других лососевых рыб подобные южные изоляты образовались у симы на о. Тайвань (Behnke et al., 1962) и у тайменей *Hucho* в некоторых притоках среднего течения Янцзы (Holcik et al., 1988).

Важной особенностью ареала тупорылого ленка является наличие у него дизъюнктивного распространения не только в южной, но и северной части ареала. Так, в Сибири тупорылый ленок известен только из трех географических изолятов. В бассейне Лены один из них включает бассейны рек Витим и Олекма, а другой — бассейн р. Ундюлюнг. Третий изолят тупорылого ленка находится в верхнем течении р. Обь.

Отметим, что среди рыб, обитающих в средних широтах, примеров обратного распределения дизъюнктивных ареалов (изолированные популяции расположены севернее, чем основной ареал) не так много. В Восточной Сибири, например, подобный тип прерывистого распространения, кроме тупорылых ленков, имеют лишь голяны Лаговского *Phoxinus lagowskii* Dybowski и подвид пескаря Солдатова — ленский пескарь *Gobio soldatovi tungussicus* (Borisov).

Ареал голяна Лаговского в сибирских реках достаточно широк и охватывает бассейн верхнего и среднего течения Лены (до ее слияния с Вилоем), бассейн Витима и Олекмы (в Алдане — отсутствует); кроме того, этот вид встречается в верховьях р. Уды, притоках Еравнинской системы озер (на водоразделе Уды и Витима) и притоках р. Селенга (т. е., уже в бассейне Енисея) (Берг, 1949; Томилов, 1954; Кириллов, 1972; Хенсел, Дашдорж, 1978; Андрианов, Савваитова, 1981; Holcik, Pivnicka, 1969).

Ареал ленского пескаря в этом регионе значительно уже. Он обнаружен только в озерах Виллойской низменности и озерах верхней части бассейна Витима (Борисов, 1928; Никольский, 1956; Кириллов, 1972; Карасев, 1987). Других пескарей в Восточной Сибири нет.

Кроме перечисленных районов, ареал голяна Лаговского включает в себя бассейн Амура целиком, где он является одним из самых массовых видов среднего и верхнего течения рек, а также бассейны рек Уда и Тугур и некоторые реки северо-западного Сахалина, впадающие в Амурский лиман (Берг, 1949; Никольский, 1956; и многие другие авторы). Южнее он обитает во многих реках восточного Китая (от Ляохэ, Луаньхэ и Хуанхэ вплоть до р. Янцзы) (Луо, 1998). Известен также из рек о-ва Хонсю (Hosoya, 1993). Близкий к голянцу Лаговского приморский голянь *Phoxinus oxyrhynchus* (Mori, 1930) распространен в реках Приморья, Северной и Южной Кореи, относящихся к бассейну Японского моря (Ito et al., 2002; Sakai et al., 2003; наши неопубликованные данные). Морфологически и генетически оба вида этих голянов (Лаговского и приморский) близки к китайскому голянцу *Phoxinus*

oxycephalus (Sauvage et Dabry de Thiersant), распространенному в бассейне Амура, Кореи, Японии, некоторых реках Приморья и Китае (Шедько, 2001; Ito et al., 2002; Sakai et al., 2003).

Ареал пескаря Солдатова включает, кроме некоторых водоемов бассейна р. Лена, весь бассейн Амура и водоемы северо-западного Сахалина и протягивается на юг вплоть до р. Ляохэ (Берг, 1949; Никольский, 1956; Yue, 1998). Морфологически этот вид близок к некоторым другим китайскими видам рода *Gobio*, обитающим еще южнее (вплоть до бассейнов рек Хуанхэ и Янцзы) — *G. lingyuanensis* Mori, *G. coriparoides* Nichols и *G. rivuloides* Nichols (см.: Никольский, 1956; Banarescu, 1975 и цитированную в этих работах литературу).

Таким образом, для обоих видов их изолированные популяции в Восточной Сибири и Забайкалье маркируют северную границу их ареалов. Расположение изолированных популяций тупорылых ленков в Восточной Сибири почти в точности совпадает с расположением в этом регионе подобных популяций голяна Лаговского и пескаря Солдатова.

Как это не удивительно, но целый ряд видов амурских бабочек, северная граница основного ареала которых не выходит за пределы долинных участков среднего и нижнего Амура (т. е., повторяет очертания зоны широколиственных лесов), в Сибири представлен их изолированными популяциями, располагающимися почти в тех же районах, что и изоляты тупорылого ленка: у слияния Алдана и Май, верховьях Витима, бассейне р. Хилок (приток Селенги), в верховьях Енисея и, наконец, в районе обитания обских тупорылых ленков — у слияния Оби и Чулыма (Куренцов, 1965: рис. 73). Согласно данным А.В. Мартынова, ареал некоторых амурских видов ручейников в прошлом совсем недавно простирался сравнительно далеко на север, до Якутска и далее. В настоящее время часть таких видов, находящихся в угнетенном состоянии, сохранилась в бассейне Алдана (Мартынов, 1929 — цит. по: Гептнер, 1936).

Если существование реликтовых популяций на юге объясняется изменением в сторону похолодания климата в плейстоцене, то наличие подобных популяций к северу от основного ареала вида обычно трактуется как результат недавних расселений, имевших место во время ксеротермических эпох этого периода, когда климат становился теплее современного (Берг, 1933; Гептнер, 1936). С другой стороны, эти северные дизъюнктивные популяции могут быть остатками изначально более широкого, сплошного ареала.

Таким образом, зональное распространение тупорылого ленка (примерно от 65⁰ с.ш. до 34⁰ с.ш.) оказывается смещенным примерно на 5-7 градусов к югу относительно такового острорылого ленка (примерно от 70⁰ с.ш. до 41⁰ с.ш.). Исходя из этого, тупорылого ленка можно рассматривать как более термотропный вид в сравнении с острорылым ленком.

Учитывая изложенные аналогии в распространении с некоторыми амуро-китайскими видами рыб, мы относим тупорылого ленка в разряд тех видов рыб, происхождение которых было либо напрямую связано с особенностями условий обитания на территории бассейна Амура и прилегающих к нему с юга территорий, либо с тем комплексом условий природной среды, который существовал в прошлом на большей территории, но в настоящее время сохранился лишь в данном регионе.

Территория, ныне занимаемая родом *Brachymystax*, уже задолго до начала плейстоцена (вероятного периода дивергенции предковых форм видов ленков) входила в состав разных зоогеографических областей. В Ледовитоморском бассейне доминировали евро-сибирские виды рыб. На территории современного бассейна Амура преобладала сино-индийская ихтиофауна (Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1961, 1964; Сычевская, 1989). Несколько иным составом фауны рыб характеризовалась в то время территория нынешней Монголии. Согласно Е. К. Сычевской, при доминировании в ее составе евро-сибирских видов рыб, заметную долю в ней вплоть до плиоцена составляли амуро-китайские виды. Тем не менее, к началу плейстоцена, позднеплиоценовое похолодание и горообразовательные процессы привели к полному вымиранию в этом регионе сино-индийских и значительному обеднению состава евро-сибирских видов рыб. В результате существовавшие, начиная с раннего неогена, различия в составе ихтиофаун Палеарктики и Сино-Индийской области, в которую можно включить и бассейн Амура (Никольский, 1956; Banareescu, 1970; и др.), еще более усилились (Сычевская, 1983, 1989).

На наш взгляд, дивергенцию ленков стимулировало (или определило) то, что, расселившись в начале плейстоцена по рекам горных районов Западной и Восточной Сибири, относящихся к бассейну Северного Ледовитого Океана, а также заселив бассейн Амура, предковые формы острорылых и тупорылых ленков оказались в различных условиях обитания (по климатическим характеристикам, гидрологии, набору потенциальных пищевых объектов, составу ихтиоценозов, паразитарных сообществ и прочим параметрам их экологических ниш). Вероятно, именно этим и можно объяснить некоторые существенные различия в образе жизни острорылого и тупорылого ленков. К примеру, острорылый ленок совершает регулярные и довольно протяженные сезонные миграции. Весной он поднимается в верховья рек, где происходит его нерест. Все лето он держится в основном русле рек и их крупных притоков. Поздней осенью он в массе скатывается в среднее и нижнее течение рек (или уходит в крупные озера), где и проводит зиму. Таким же образом ведет себя и ближайший родственник ленков — сибирский таймень. Биологический смысл таких регулярных миграций острорылого ленка и сибирского тайменя вполне понятен, если принять во внимание одну из особенностей сибирских рек. А именно: зимой в их верхнем

течении происходит промерзание водной толщи вплоть до самого дна. Поэтому в сибирских реках практически все виды рыб на зиму уходят из этой опасной зоны. Отметим, что несмотря на то, что в бассейне Уссури промерзание верховий рек практически отсутствует, данная миграционная активность у острорылого ленка выражена настолько же хорошо, как и в реках Сибири.

В сравнении с острорылым ленком, тупорылый ленок ведет более оседлый образ жизни, и область его распространения в реках в целом оказывается заметно смещенной вверх по течению и в периферические стации. Нерест у него происходит не только в верховьях рек, но и их притоках (часто даже в мелководных ключах). В таких местах сеголетки и взрослые особи тупорылого ленка держатся все лето и осень, вплоть до начала хода шуги, и затем откочевывают вниз по течению, концентрируясь на глубоких участках рек (ямах), где они и зимуют. По нашим наблюдениям, при наличии в ключах подходящих незамерзающих участков, молодь тупорылого ленка может проводить в них всю зиму, не выходя из них. Поэтому протяженность сезонных миграций у тупорылого ленка составляет максимум несколько десятков (а не сотни — как у острорылого ленка) километров. Естественно, что изложенные здесь представления о различиях в миграционной активности острорылого и тупорылого ленков справедливы лишь в статистическом смысле. Основаниями для них послужили собственные наблюдения над результатами лова ленков сетями в различные сезоны года в тех или иных частях бассейна р. Уссури, оз. Ханка и рек бассейна Японского моря, литературные данные (Беседнов, Кучеров, 1972; Алексеев, 1983; Золотухин и др., 2000), а также опросные сведения. В каких-то частных случаях может сложиться иное мнение о поведении этих двух видов. К примеру, по наблюдениям над миграционным поведением ленков в нижнем течении р. Хор в районе Георгиевских ключей, складывается впечатление, что острорылый ленок здесь держится круглый год, а тупорылый ленок осенью скатывается вниз по течению (Леванидов, 1969). Действительно, по данным, полученным от инспекторов Амурской рыбоохраны, в этом районе некоторая часть крупных особей тупорылого ленка на зиму может выходить в основное русло Уссури или Амура. По всей видимости, данная миграция может рассматриваться как пищевая, имея ввиду сведения об интенсивном питании ленка, так же как и тайменя, и ряда других хищников зимой в основном русле Амура, где в этот период имеется обильная кормовая база (Никольский, 1956).

В целом, в Приморье тупорылый ленок по своей миграционной активности (оседлый образ жизни) и по характеру продольного распространения в реках (верхнее течение рек и их притоки, вплоть до истоков) оказывается весьма сходен с обитающими здесь же жилой южной мальмой *Salvelinus curilus* (Pallas) и молодью сими *Oncorhynchus masou* (Brevoort).

Сходен с этими видами (по крайней мере, если рассматривать особей одного размерного состава) он и в выборе микроместообитаний, занимая участки рек, наиболее подходящие для питания в толще воды кормовыми объектами, которые сносятся течением: в ямах после перекатов, вблизи струи в устьях рукавов и стариц. Острорылые ленки чаще держатся на плесах основных русел рек, где ведут придонный образ жизни, собирая кормовые объекты преимущественно со дна (Шедько и др., 1997). В отличие от тупорылого ленка, острорылый ленок по миграционному поведению и выбору местообитаний мало отличается от сибирского тайменя. Поэтому мы предполагаем, что указанные экологические характеристики тупорылого ленка являются новоприобретениями для ленково-тайменевой линии лососевых рыб и сформировались именно в специфических условиях среды обитания, свойственных в настоящее время южной части Дальнего Востока, под которой мы подразумеваем бассейн Амура и прилегающие с востока и юга речные бассейны.

После некоторого начального периода эволюции линий тупорылых и острорылых ленков, обитавших в различных географических районах (первые были распространены, вероятно, только в восточных речных бассейнах, относящихся в конечном итоге к бассейну Тихого Океана, последние – возможно, только в водотоках бассейна Северного Ледовитого Океана), их ареалы претерпели изменения, и в результате этого появились наблюдаемые сегодня зоны симпатрии. В отношении образования последних С.С. Алексеевым и соавторами (1986) было высказано мнение о том, что они сформировались при одновременном встречном расселении тупорылых ленков с востока на запад, а острорылых ленков, соответственно, с запада на восток. Эта точка зрения впоследствии была поддержана и А.Г. Осинным (1993). Данная точка зрения предполагает, что до этого момента взаимопроникновению ленков в ареалы друг друга препятствовало только существование в прошлом их строгой географической изоляции. Соответственно, согласно этой гипотезе, ареалы ленков могли измениться только как результат каких-то уникальных физических изменений рельефа местности, приведших к речным перестройкам или перехватам верховий рек, в какой-то период нарушивших изоляцию речных бассейнов, к примеру, Северного Ледовитого и Тихого океанов на юго-востоке Сибири.

Однако возможна и другая точка зрения в этом вопросе, согласно которой во многих случаях физическая изоляция тех или иных речных бассейнов весьма эфемерна, если рассматривать такие промежутки времени, как тысячи или десятки тысяч лет, не говоря уже о сотнях тысяч лет. Верховья рек разных речных бассейнов зачастую располагаются в непосредственной близости друг от друга и, кроме того, иногда на платообразных возвышенностях. Поэтому, к примеру, во время мощных ливневых дождей, которые на протяжении указанных временных отрезков могли состояться не один раз, наверняка

складывались благоприятные условия для инвазий рыбами-мигрантами. Если взять указанные выше речные бассейны, то значительные различия в составе их ихтиофаун указывают, казалось бы, на их строгую географическую изоляцию. Тем не менее, эти различия могут быть результатом лишь позднплейстоценовых периодов похолоданий, приведших к вымиранию теплолюбивой ихтиофауны в речных бассейнах ледовитоморского стока, что демонстрируют палеонтологические данные (Сычевская, 1989). Последние свидетельства о том, что даже для таких рыб как сазан, область обитания которого в реках ограничивается их нижним течением, в сравнительно недавнем прошлом водораздел между Амуром и сибирскими реками не представлял существенной преграды. Кстати, уровень дивергенции мтДНК между амурским *Cyprinus haematopterus* Temminck et Schlegel и обыкновенным *Cyprinus carpio* L. сазанами, ныне имеющими широко разорванные ареалы (так называемый, европейско-дальневосточный разрыв, наблюдающийся во многих группах животных: Берг, 1909; 1933; 1949; Гептнер, 1936), весьма сходен с тем, что наблюдается между тупорылым и острорылым ленками — около 2,4% (Gross et al., 2002). Этот факт можно рассматривать как свидетельство примерно одного и того же эволюционного возраста этих пар видов, разделившихся в начале плейстоцена. Возраст обнаруженных в верхней части бассейна Иртыша (в настоящее время в этом районе, как и во всей Сибири, сазаны не обитают) ископаемых остатков сазана, близкого к амурскому, вполне соответствует указанному периоду времени — эоплейстоцен (Сычевская, 1989).

Поэтому мы допускаем, что преодоление речных водоразделов для ленков лишь дело времени, что наглядно демонстрирует процесс заселения тупорылым ленком рек бассейна Японского моря (см. ниже). Соответственно, мы придерживаемся другой точки зрения, согласно которой ленки, достигнув той стадии, на которой стало возможно их относительно независимое сосуществование в одном речном бассейне, неоднократно проникали в ареалы друг друга. При этом успешность этих инвазий в основном могла определяться лишь климатическими и/или биотическими характеристиками новой для них территории. Тогда, вполне вероятно, что исторический возраст зон симпатрического обитания в Сибири и бассейне Амура не одинаков.

Судя по генетическим данным (Осинов и др., 1990; Осин, 1993), зона симпатрии в бассейне Амура образовалась сравнительно недавно. Частоты и наборы аллелей аллозимных локусов у амурских острорылых ленков чрезвычайно сходны с таковыми острорылых ленков из бассейна Лены. В целом, согласно данным А.Г. Осинова (1993), уровень генетических отличий между выборками ленков из этих двух речных систем (дистанция Нея — 0,010-0,023, в среднем 0,018) составляет лишь 17% от дистанций между острорылым и тупорылым ленком (дистанция Нея — 0,042-0,195, в среднем 0,103). Примерно такой же уровень

отличий (дистанция Нея — 0,026) наблюдается между выборками тупорылого ленка из бассейна Оби и Амура (Осинов, 1993). Поэтому можно предположить, что острорылый ленок проник в бассейн Амура примерно в то же время, когда тупорылый ленок достиг бассейна Оби (Осинов, 1993).

Иначе складывается ситуация с популяциями тупорылого ленка, изолированными в бассейне Лены. Генетические дистанции между ленскими и амурскими (дистанция Нея — 0,061-0,062: Осинов, 1993) тупорылыми ленками составляют уже около 60% от дистанций между острорылым и тупорылым ленок и примерно в 2 с лишним раза выше дистанций между тупорылыми ленками из бассейна Амура и тупорылыми ленками из бассейна Оби. В составе аллелей, установленном для выборок тупорылого ленка из бассейна Лены, с высокой частотой присутствует аллель Sdh-2 (100), свойственный кроме них только выборкам острорылого ленка из бассейнов рек Иртыш (р. Кальджир и оз. Маркаколь) и Енисей (р. Селенга и оз. Фролиха). Вероятно, именно по этой причине в первой публикации, посвященной исследованию аллозимной изменчивости ленков, выборка тупорылого ленка из бассейна р. Лена даже оказалась в одном кластере с выборками острорылого ленка (рис. 4 в: Осинов и др., 1990). В последующем все-таки был найден маркерный локус (Pgi-2), и выборки ленков, как и ожидалось, разделились на две группы — острорылых и тупорылых ленков (Осинов, 1993). Тем не менее, имея ввиду довольно существенные суммарные генетические отличия тупорылых ленков из бассейна Лены, а также присутствие в их геноме пуле нетипичных для других тупорылых ленков аллелей, можно утверждать, что тупорылые ленки в Восточной Сибири появились несколько раньше, чем начали расселяться на запад популяции тупорылого ленка, достигшие и сохранившиеся в бассейне Оби. Не исключено, что эти северные географические изоляты могут быть остатками более широкого, сплошного ареала, который тупорылый ленок имел в Восточной Сибири в плейстоцене, в течение которого циклы похолодания-потепления резко сократили область его распространения в этом регионе. В этой связи следует указать на то, что низкий уровень гетерозиготности у тупорылого ленка в сравнении с острорылым (0,008 против 0,031: Осинов, 1993) может быть интерпретирован как свидетельство недавнего резкого сокращения эффективной численности популяций тупорылого ленка. Кроме того, у тупорылого ленка в сравнении с острорылым значительно большая часть относительного геномного разнообразия приходится на различия между речными бассейнами (86,7% против 52,6%: Осинов, 1993). С учетом описанных выше различий ареалов ленков, на наш взгляд, можно говорить о том, что плейстоценовые климатические флуктуации и сопутствующие им факторы оказали дифференцированное воздействие на распространение двух видов ленков. При этом в отношении тупорылого ленка данное воздействие имело в основном негативный эффект.

Кроме генетических, тупорылые ленки из бассейна Лены имеют и некоторые морфологические отличия не только от амурских, но и от обских тупорылых ленков. Во-первых, они отличаются формой крышечной кости (operculum) (Алексеев, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985). Во-вторых, только у тупорылых ленков из бассейна Лены отсутствуют ряды черных пятен между лучами спинного плавника, стабильно проявляющихся у тупорылых ленков во всех остальных частях их ареала, начиная от рек Китая и кончая бассейном Оби (Алексеев, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985; Li, 1966; собственные наблюдения). Добавим также к этому низкое число пилорических придатков у ленских тупорылых ленков (в среднем 82-83: Алексеев, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985), которое у них более сходно с тем, что наблюдается у тупорылых ленков из рек побережья Японского моря и в Китае (табл. 17; Cheng et al., 1980; Li, 1966), нежели с тем, что обнаружено у амурских тупорылых ленков (обычно около 100: Алексеев, 1983; табл. 17 в настоящей работе).

Перечисленные обстоятельства, по нашему мнению, делают невозможным выведение предковой популяции обских тупорылых ленков непосредственно от ленских тупорылых ленков, как это допускали С. С. Алексеев и соавторы (1986) в их сценарии последовательного расселения тупорылых ленков с юго-востока на запад, от одного речного бассейна к другому. Скорее всего, расселение тупорылого ленка по рекам Сибири к западу от бассейна Лены и расселение собственно по бассейну Лены являются двумя независимыми событиями.

Исторический возраст географических изолятов тупорылого ленка в реках бассейна Японского моря примерно такой же, как и возраст изолированных популяций тупорылого ленка из бассейна Лены. Аллозимные генетические дистанции между приморскими и амурскими (дистанция Нея — 0,039-0,063: Осинов, 1993) тупорылыми ленками составляют около 50% от дистанций между острорылым и тупорылым ленок. Примерно такой же уровень относительных генетических отличий обнаружен нами в результате анализа изменчивости мтДНК ленков (табл. 12). Дистанции между гаплотипами приморских и уссурийских (амурских) тупорылых ленков варьируют в пределах 0,5-1,1% (в среднем — 0,8%), что составляет около 35% от дистанций между гаплотипами острорылого и тупорылого ленков (2,3% в среднем). Об относительной древности приморских изолятов тупорылого ленка свидетельствует факт обнаружения у них с высокой частотой аллеля Pgi-2 (100), фиксированного или близкого к фиксации в выборках острорылого ленка. У тупорылого ленка из других регионов, как правило, преобладает другой аллельный вариант этого локуса (Осинов, 1993).

В общих чертах процесс заселения ленками рек Приморья может быть реконструирован, исходя из оценок генетических дистанций и порядка ветвления согласованного дерева гаплотипов мтДНК (табл. 12, рис. 15-6). Допуская, что последовательность ветвления четырех групп гаплотипов тупорылого ленка на NJ-дереве (см. рис. 15) полностью отражает последовательность дивергенции популяций, можно утверждать, что тупорылые ленки заселили реки побережья в две стадии: на первом этапе из бассейна Уссури ленки проникли в реки восточного склона Сихотэ-Алиня (гаплотип ТА1); на втором, через некоторое время, из бассейна Уссури произошли два независимых вселения в реки залива Петра Великого (гаплотип ТА3) и бассейн р. Киевка (гаплотип ТА2), соответственно. Если установить более консервативный уровень значимости, например, считать монофилетичной группу только в том случае, если она возникла в более чем 70% циклов бутстрапа, то следует принять вариант практически одномоментного вселения тупорылого ленка в разные речные системы бассейна Японского моря.

Особо подчеркнем, что в этой части ареала тупорылый ленок имеет прерывистое распространение (из других пресноводных видов лососевых рыб мозаичный, частью совпадающий, характер распространения по рекам побережья Японского моря имеют хариусы рода *Thymallus*: Шедько, 2001). Здесь он найден лишь на некоторых участках побережья (с севера на юг): (1) реки Самарга, Единка, Веноковка; (2) реки Максимовка, Великая Кема, Таежная и Серебрянка; (3) реки Рудная, Джигитовка и Аввакумовка и (4) р. Киевка и реки залива Петра Великого (Шедько, 2001). Мозаичный характер распространения ленков по побережью Приморья некоторые авторы (Ермоленко, 1989, 1992; Парпура, 1989) объясняют тем, что в каждый из этих участков ленки, так же как и другие пресноводные рыбы, проникали во время существования речных перехватов, когда верховья рек бассейна Уссури захватывались более агрессивными, вследствие ассиметричного строения хребта Сихотэ-Алинь (см. ниже), реками, впадающими в Японское море. Следы существования в прошлом подобных явлений обнаружены во многих участках этого хребта (Худяков и др., 1972). По нашему мнению, число независимых вселений через перехваты верховий рек необязательно должно было быть велико. Имеются сведения о том, что ленки способны переносить солоноватую воду (Линдберг, Дулькейт, 1929; Алексеев, Дудник, 1989; собственные данные). Поэтому в близлежащие реки они могли расселяться и через опресненные участки моря, например, во время мощных тайфунов, обычных для этого региона, или во время плейстоценовых регрессий уровня моря, тем более, что Японское море тогда превращалось в полузамкнутый водоем (Худяков и др., 1972). Обнаружение одного и того же гаплотипа ТА1 в географически далеко друг от друга отстоящих реках Единка, Веноковка, Максимовка и Васильковка, между которыми во многих реках ленки

отсутствует, равно как и наличие только у ленков из рек северного (рр. Самарга, Единка и Веноковка) и центрального (рр. Таежная и Серебрянка) побережья Приморья фиксированного аллеля *Ldh-1(75)* (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993), наводит на мысль о том, что по своей протяженности масштабы подобного расселения могли быть довольно значительными. В последующем мозаичный характер распределения мог появиться в результате вымирания популяций ленков в отдельных речных бассейнах. Идентичность же вариантов мтДНК у тупорылых ленков из изолированных в настоящее время рек бассейна залива Петра Великого не вызывает удивления, поскольку показано, что в позднеплейстоценовое время, в периоды регрессий уровня моря эти реки составляли единую речную сеть (Марков, 1983).

Отсутствие каких бы то ни было сравнительных генетических данных по тупорылому ленку из рек бассейна Охотского моря (рр. Уда, Тугур, о-в Большой Шантар) или северо-западной части о-ва Сахалин затрудняет реконструкцию заселения этих частей ареала. Отметим лишь, что морфологически сахалинские тупорылые ленки весьма близки к амурским, и это, по всей видимости, свидетельствует если не об отсутствии их строгой географической изоляции, то об их сравнительно недавней дивергенции (Алексеев, Дудник, 1989). В той же работе показано, что тупорылый ленок из р. Уда, возможно, более древний географический изолят в сравнении с сахалинским изолятом, но более молодой относительно приморских ленков.

В свою очередь, по данным А.Г. Осинова и соавторов (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993), внутри острорылого ленка можно выделить две группировки. Одну составляют ленки из бассейна Иртыша (Оби) и Енисея, а другую — ленки из рек Восточной Сибири (рр. Лена, Яна и на восток до р. Колыма). К последней примыкают острорылые ленки из бассейна Амура. Уровень генетической дивергенции между этими группировками сравнительно высок (дистанция Нея — 0,040-0,097, в среднем 0,075) и составляет примерно 73% от дистанций между острорылым и тупорылым ленком (Осинов, 1993: табл. 3). В связи с этим можно сделать вывод о том, что формирование современного ареала острорылого ленка проходило в два этапа. На раннем этапе, через некоторое время после отделения предковой линии тупорылого ленка, разделились «западная» и «восточная» группировки острорылого ленка. На втором — острорылый ленок «восточной» группировки вселился в бассейн Амура. Последнее событие, вероятно, произошло сравнительно недавно и было связано с плейстоценовыми похолоданиями, когда ареалы ленков смещались на юг. Тогда же, по всей видимости, и тупорылый ленок проник в бассейны рек Хуанхэ и Янцзы. Близкие оценки аллозимных генетических дистанций между тупорылым ленком из Лены и Амура, с одной стороны, и острорылым ленком из «западной» и «восточной» группировок (в среднем —

0,062 и 0,075, соответственно), с другой, являются еще одним свидетельством большей относительной древности зоны симпатрии в бассейне р. Лена в сравнении с возрастом зоны симпатрии в бассейне Амура, а также возрастом существовавшей в прошлом зоны симпатрического обитания двух видов ленков в бассейне Енисея и Оби.

Существует точка зрения (Алексеев и др., 1986), утверждающая, что характер морфологической дифференциации тупорылого и острорылого ленка в водоемах Сибири и Дальнего Востока (включая территорию Приморья) сложился в результате экологического и/или репродуктивного смещения, возникшего при взаимодействии этих видов в зонах симпатрического обитания (см. раздел 1.2). Проведенный анализ изменчивости мтДНК ленков из рек Приморья показывает, что этот участок ареала рода оказывается достаточно удобен для выполнения проверки предполагаемого (Алексеев и др., 1986) смещения признаков у ленков. Согласно рассматриваемой гипотезе, после того, как тупорылый ленок занял эту территорию, проникновение в бассейн Уссури острорылого ленка должно было стимулировать их морфологическую дивергенцию, в основе которой могли лежать экологические (конкурентные) или репродуктивные взаимодействия между видами ленков. Популяции тупорылого ленка из рек побережья Приморья, изолированные от бассейна Уссури горными системами Сихотэ-Алиня или платообразными возвышенностями, по этой логике должны были сохранить предковые (исходные) состояния морфологических признаков, которые были присущи тупорылому ленку в бассейне Уссури до того, как произошло предполагаемое этой гипотезой смещение признаков. Из полученных нами данных следует, что в роли своеобразного «контроля» исходного состояния морфологических характеристик тупорылого ленка из бассейна Уссури выступает не одна, а целых три самостоятельные группировки — восточно- и южноприморская группировки популяций тупорылого ленка, а также их отдельная популяция из бассейна р. Киевка, имеющая примерно такой же ранг.

Сам термин «смещение признаков» (character displacement) был предложен В. Брауном и Э. Вилсоном (Brown, Wilson, 1956) для обозначения «ситуации, при которой, когда два вида перекрываются географически, различия между ними усилены в зоне симпатрии и ослаблены или полностью отсутствуют в части их распространения вне этой зоны». Признаки могут быть любыми — морфологическими, экологическими, поведенческими или физиологическими. Как отмечают эти авторы, смещение признаков может быть результатом вторичного контакта недавно разделившихся видов. При встрече двух таких популяций они могут взаимодействовать через усиление репродуктивных барьеров и/или экологического смещения так, что будут все далее и далее дивергировать друг от друга в области совместного обитания. Вводя новый термин, В. Браун и Э. Вилсон

преследовали практическую цель — заострить внимание систематиков на том, что степень морфологических отличий между симпатрическими видами не может быть использована в качестве стандарта для решения вопроса о статусе родственных аллопатрических популяций.

Несколько позднее пришло четкое осознание того, что не все случаи хорошо выраженных отличий в зоне симпатрии и их ослабления при сравнении аллопатрических популяций могут трактоваться как следствие взаимодействий между видами в зонах вторичного контакта. Поэтому определение термина «смещение признаков» было конкретизировано — «это процесс, при котором состояние морфологического признака у какого-либо вида изменяется под воздействием естественного отбора, возникающего из-за присутствия в тех же условиях среды одного или более видов, сходных с ним экологически и/или репродуктивно» (Grant, 1972: 44).

Соответственно, были разработаны критерии для классифицирования какого-либо случая усиления морфологических различий между близкими видами в зоне симпатрии, как результата смещения признаков (Grant, 1972; Arthur, 1982). Например, в отношении экологически обусловленного смещения признаков, они, среди прочих, включают в себя следующие положения:

- 1) морфологические отличия этих видов должны отражать их различия в использовании какого-либо ресурса;
- 2) эти отличия должны быть наследственно закрепленными (должны иметь генетическую основу);
- 3) области симпатрического и аллопатрического обитания не должны значительно отличаться в наборе пищи, климате и других средовых компонентах, которые могут влиять на морфологические характеристики сравниваемых видов; т.е., они должны быть экологически сходными так, что принципиальное отличие между ними должно заключаться лишь в присутствии или отсутствии конкурирующего вида;
- 4) случайность должна быть исключена как объяснение характера морфологических отличий сравниваемых популяций;
- 5) усиление морфологических отличий между симпатрическими видами должно быть результатом эволюционных преобразований, а не просто следствием неспособности сходных видов к сосуществованию (например, из-за конкурентного исключения или гибридизации);
- 6) должно быть показано, что между морфологически сходными особями разных видов действительно происходит конкуренция за какой-либо ресурс.

Аналогичным образом можно сформулировать и критерии для тестирования потенциальных случаев репродуктивного смещения признаков (усиления репродуктивных барьеров).

При рассмотрении с этих позиций ситуации с ленками в водотоках Приморья становится очевидным, что третий критерий в данном случае не выполняется.

В силу физико-географических особенностей данного региона и исторических причин условия обитания ленков в разных его частях существенно различаются. Так, в целом, при равенстве относительных высот водосборов, реки восточного склона хребта Сихотэ-Алинь имеют во много раз меньшую длину (само название Сихотэ-Алинь в переводе звучит как Хребет длинных западных рек). Днища речных долин западного склона расположены на 150-200 м выше, чем долины восточного склона, а на тех участках рек, где обитают ленки — на 200-400 м. Соответственно, крутизна склонов, обращенных к востоку, составляет до 25-30⁰, а крутизна склонов западной экспозиции — только до 8-12⁰. В связи с этим, продольные уклоны рек, текущих на восток, в 1,5-2 раза превышают таковые рек западного направления, течение в этих реках — быстрое, а русло — порожистое. Кроме того, реки восточного побережья Приморья отличаются от рек, дренирующих западный склон Сихотэ-Алиня, преобладанием поперечных участков долин над продольными, долины здесь обычно узкие и лишь в приустьевых районах наблюдается их резкое расширение. Как следствие, характерные для бассейна Уссури многочисленные протоки с замедленным течением, старицы, заливы, отшнуровавшиеся озера и другие периферические стации в этих реках встречаются гораздо реже, и спектр местообитаний ленков, как правило, ограничивается русловой частью рек и их крупных притоков (ямы после перекатов, затажные перекаты, плесы и т. п.).

Состав пресноводной ихтиофауны рек бассейна Японского моря сравнительно беден, а распределение ряда видов (лефуа *Lefua costata*, щиповка Лютера *Cobitis lutheri*, тупорылый ленок, хариусы *Thymallus* sp. 1 и *Thymallus* sp. 2) по водотокам этой части Приморья мозаично (Шедько, 2001). Подобный характер распределения этих видов — обитателей среднего и нижнего течения рек (лефуа и щиповки Лютера) в водоемах побережья Приморья, на наш взгляд, свидетельствует о том, что многие виды среднего и нижнего течения рек, сохранившиеся в настоящее время только в бассейнах крупных рек залива Петра Великого, в прошлом были распространены по всему побережью Приморья. Вероятно, жесткие условия плейстоценового периода привели к их вымиранию в большинстве водоемов этого региона. О том, насколько суровы были эти условия, можно судить по тому, что эта мозаичность проявилась и в распространении реофильных видов – ленков и хариусов.

Ихтиофауна рек залива Петра Великого несколько более разнообразная за счет наличия на этом участке побережья довольно крупной реки (Раздольная), имеющей довольно значительные участки среднего и нижнего течения. Тем не менее, в большинстве своем эти реки являются лишь отсеченными, вследствие постепенного погружения земной коры (Худяков и др., 1972; Марков, 1983), верховьями притоков двух, существовавших в прошлом, крупных речных систем — палео-Артемовки (реки Уссурийского залива) и палео-Раздольной (реки Амурского залива).

Учитывая характеристики водотоков бассейна Японского моря, специфическую форму головы у тупорылого ленка из этого района Приморья можно напрямую связать с условиями их обитания. Приостренное, коническое рыло, низкий череп, возможно, является гидродинамически выгодным в этих реках, в которых основными местообитаниями для тупорылого ленка являются мелководные плесы и протяженные перекаты. Как и по форме головы, тупорылый ленок из рек северного и центрального побережья Приморья по числу жаберных тычинок оказывается ближе к острорылому ленку, чем тупорылый ленок из бассейна Уссури (Амура). Ленки из этого района, кроме того, имеют наиболее длинную среди остальных популяций тупорылого ленка этмоидальную часть черепа (см. значения индекса *EthL* в табл. 19-20). По всей видимости, это указывает на то, что преимущественным способом их питания является тот, который используют острорылые ленки (сбор мелких пищевых объектов со дна водотоков). Добавим, что в одной из группировок тупорылого ленка из рек побережья Приморья (в популяции из бассейна р. Киевка) произошло уменьшение размеров челюстей, что свидетельствует о существовании какого-то среднего фактора, вызвавшего отбор на смещение перечисленных морфологических характеристик у ленка из рек побережья Приморья в сторону острорылого ленка. Интересно, что, в отличие от тупорылого ленка из рек северного и центрального побережья Приморья, число жаберных тычинок у тупорылого ленка из рек бассейна залива Петра Великого почти такое же, как у тупорылого ленка из рек бассейна р. Уссури. Ранее (см. табл. 23), исходя из принципа минимизации числа возможных эволюционных изменений, низкое число жаберных тычинок у тупорылого ленка было рассмотрено как продвинутый признак. Однако, вполне вероятно, что это не так, и, наоборот, повышенное число жаберных тычинок у тупорылого ленка из северного и центрального побережья Приморья может быть «новоприобретением». Заметим, что ни в одной из остальных частей ареала таких сравнительно высоких значений числа жаберных тычинок у тупорылого ленка не обнаружено.

Как демонстрируют результаты настоящего исследования, в Приморье внутривидовая структура тупорылого ленка, оцениваемая по внешнеморфологическим и остеологическим признакам, хорошо соответствует таковой, полученной исходя из анализа генетических

данных. Более того, географическое распространение выявленных надпопуляционных группировок у тупорылого ленка довольно точно повторяет схему зоогеографического районирования территории Приморья. Уссурийская группировка распространена в пределах Амурской провинции Амурской переходной области. При этом внутри этой группировки тупорылый ленок из различных бассейнов неоднороден. Тупорылый ленок из бассейна оз. Ханка по форме головы заметно отличается от тупорылого ленка из бассейна Уссури (см. рис. 21-22, табл. 15). Одновременно довольно существенны и различия в составе ихтиофауны этих бассейнов. В бассейне оз. Ханка отсутствуют широко распространенные в бассейне Уссури и Амура виды подкаменщиков родов *Cottus* и *Mesocottus*, китайский голянь *Phoxinus oxycephalus* и, наоборот, встречается девятиглая колюшка *Pungitius bussei*, основной ареал которой лежит в водоемах бассейна Японского моря (Шедько, 2001; неопубликованные данные).

Распространение южноприморской группировки тупорылого ленка повторяет границы Южноприморского округа Приморской провинции, а восточноприморской — границы Североприморского округа (Таранец, 1938). Бассейн р. Киевка, где обитает еще одна самостоятельная группировка тупорылого ленка, располагается на стыке этих двух округов и имеет в некоторой мере промежуточный состав пресноводной ихтиофауны (см.: Шедько, 2001).

Эти факты можно рассматривать как свидетельство существования определенной связи между характером морфологической дифференциации популяций тупорылого ленка и условиями их обитания. Таким образом, становится очевидным, что гипотеза о преимущественном влиянии фактора присутствия-отсутствия острорылого ленка на морфологические характеристики тупорылого ленка должна конкурировать с «нулевой» гипотезой, а ригид объясняющей причины морфологической изменчивости тупорылого ленка как следствие неодинаковых условий его обитания в тех или иных районах Приморья, где взаимодействие (экологическое или репродуктивное) с острорылым ленком может рассматриваться лишь как один из нескольких факторов, которые могут обуславливать морфологическую дифференциацию тупорылого ленка.

Упомянутую «нулевую» гипотезу можно сформулировать следующим образом.

Тупорылый ленок из бассейна Уссури (Амура) в целом отличается от тупорылого ленка из рек побережья Приморья следующими характеристиками: более округлым профилем рыла (несколько меньшие значения промера $V1_2$ при одновременном увеличении значений промера $V8_9$ — см. табл. 13 и 15); более высокой головой (промеры $V4_7$, $V4_6$); формой жаберной крышки (промеры $V4_5$, $V6_5$); более коротким супраэптимидом (индекс Set_L в табл. 19-20); более широким сошником (V_W) и язычной костью (G_W), а также

более широким ($EthW1-2$, $SphW1$) и высоким ($SphH2$) черепом; меньшим числом жаберных тычинок (Sb — см. табл. 17) и, наоборот, большим числом позвонков (Vt) и пилорических придатков (Pc).

Как это уже было отмечено выше, отличия в форме рыла и головы можно связать с различиями в условиях обитания тупорылого ленка. Физические размеры водоемов бассейна Амура несравнимы с таковыми водоемов бассейна Японского моря. Поэтому в бассейне Амура тупорылый ленок обитает в различных биотопах, чего не наблюдается в водоемах бассейна Японского моря, где спектр доступных для него местообитаний чрезвычайно узок. В условиях коротких и мелководных приморских рек тупорылый ленок адаптировался в основном к придонному способу питания, в то время как в полноводных реках и озерах бассейна Амура он, кроме того, питается и в толще воды. Судя по всему, в бассейне Амура младшие возрастные группы тупорылого ленка отчасти занимают нишу сборщика дрифта (см. Шедько и др., 1997; Nakano, 1999). В бассейне Японского моря эта ниша эксплуатируется несколькими представителями Salmoninae — молодью и карликовыми особями симы, а также хариусами, кунджой и (в верховьях рек) жилой мальмой, хорошо адаптированными к такому способу питания. В горных и предгорных реках бассейна Амура она используется в основном хариусами, поскольку численность симы и кунджи невелика, и встречаются они лишь в Нижнем Амуре (Никольский, 1956), а жилая форма мальмы здесь распространена чрезвычайно узко (Шедько, 1998а, 2001).

Повышенное число позвонков у тупорылого ленка из бассейна Амура можно рассматривать как эволюционный сдвиг по направлению к характеристикам тайменей *Hucho*. Тем более, что общее число позвонков у них возрастает именно за счет туловищных, относительное число которых у этих тайменей необычно высоко. Аналогично (смещение по направлению к тайменям) можно трактовать и увеличение числа пилорических придатков у тупорылого ленка из бассейна Уссури и Амура в сравнении с тупорылым ленком из рек побережья Приморья, п-ова Корея и Китая, поскольку таймени *Hucho*, кроме высокого числа позвонков, отличаются и довольно значительным количеством пилорических придатков (150-250 — Берг, 1948). Оба этих признака, вероятно, указывают на более ярко выраженное хищничество тупорылого ленка в бассейне Амура в сравнении с тупорылым ленком из рек бассейна Японского моря. Вполне возможно, что и более массивная черепная коробка, а также более широкие кости у тупорылого ленка из бассейна Амура являются не более чем коррелированным ответом на отбор в сторону достижения ими больших предельных размеров, что должно быть важным при хищном образе жизни тех видов рыб, у которых относительные размеры челюстей невелики. По литературным данным (Беседнов, Кучеров, 1972) и опросным сведениям, максимальный вес у тупорылого ленка из бассейна Амура

заметно больше, чем у тупорылого ленка из рек побережья Приморья — до 8 кг против 5-6 кг. К сожалению, планомерные работы по изучению питания как тупорылого, так и острорылого ленков в различные сезоны года до сих пор не проведены. Тем не менее, по сумме информации складывается вполне определенное впечатление относительно того, что в бассейне Амура не только набор биотопов, но и трофическая ниша тупорылого ленка много шире (от бентофага до факультативного хищника в старших возрастных группах), чем у тупорылого ленка в реках бассейна Японского моря (в основном бентофагия).

Таким образом, в качестве нулевой гипотезы можно принять следующее утверждение: морфологические отличия тупорылого ленка из бассейна Амура и рек бассейна Японского моря вызваны различными условиями их обитания в этих двух районах. В первом из этих речных бассейнов набор доступных биотопов и состав потенциальных объектов питания более разнообразен, и тупорылый ленок занимает более широкую экологическую нишу. В бассейне Амура он адаптировался к питанию в толще воды и обладает некоторыми морфологическими характеристиками генерализованных форелей (конечный рот, округлый профиль рыла, сравнительно высокое тело), в то время как в мелководных и коротких реках бассейна Японского моря — к сбору пищи со дна водоемов, и здесь он по своему приостренному профилю рыла и несколько увеличенному числу жаберных тычинок сближается со специализированными бентофагами. Соответственно, некоторое сходство в морфологических характеристиках тупорылого ленка из бассейна Японского моря и острорылого ленка является следствием сходства занимаемых ими экологических ниш и обусловлено действием строгого стабилизирующего отбора, ограничивающего потенциальный эволюционный коридор первого рамками придонного бентофага. Условия обитания тупорылого ленка в бассейне Амура и реках бассейна Японского моря варьируют при переходе от одного района к другому. Поэтому уровень отличий при сравнении различных популяций тупорылого ленка из этих двух бассейнов неодинаков, и по большинству из вышперечисленных признаков эти различия сглаживаются наличием ряда популяций с промежуточными характеристиками.

В качестве альтернативной выступает гипотеза смещения признаков, согласно которой вышеописанная морфологическая дивергенция тупорылого ленка из этих двух речных бассейнов произошла из-за экологических и/или репродуктивных взаимодействий с острорылым ленок, недавно проникшем в бассейн Амура (Алексеев и др., 1986). Согласно ей, поскольку тупорылый и острорылый ленки разошлись сравнительно недавно, то во время формирования зоны вторичного контакта в этом районе они оказались настолько близки экологически и/или репродуктивно, что между ними возникли конкурентные отношения за пищевые ресурсы, или началась массовая гибридизация. По С.С. Алексееву и соавторам

(1986), это привело к возникновению жесткого отбора, направленного на разделение их экологических ниш и/или на усиление их репродуктивной изоляции. В результате действия этого отбора уменьшилась степень перекрывания экологических ниш тупорылых и острорылых ленков и/или появились четкие репродуктивные барьеры, снизившие масштабы их гибридизации, что нашло свое отражение в возрастании их морфологических отличий.

В исследованной нами части ареала в пользу этой гипотезы свидетельствует только направление морфологической дивергенции тупорылого ленка при переходе от бассейна Японского моря (где обитают только тупорылый ленок) к бассейну Уссури (где обитает оба вида). В то же время против этой гипотезы можно выдвинуть целый ряд возражений.

Во-первых, морфологические отличия тупорылых ленков могли образоваться из-за уже упомянутых различий в условиях их обитания в этих двух речных бассейнах.

Во-вторых, отсутствует ожидаемый «ступенчатый» сдвиг в морфологических характеристиках тупорылого ленка при переходе от области аллопатрии к области симпатрического обитания. Вместо этого наблюдается довольно плавный переход с наличием ряда промежуточных популяций, выявляемый как по отдельным, так и по сумме внешнеморфологических или остеологических признаков (см. раздел 3.3.2).

В-третьих, если смещение признаков в данном случае и могло происходить, то оно должно было проявиться только в характеристиках вида, проникшего в область, занимаемую видом-аборигеном, поскольку скорость эволюции этих двух видов обратно пропорциональна размеру их популяций, который, очевидно, в момент вселения выше у последнего (MacArthur, Wilson, 1967). То есть, чтобы закрепиться на новой территории, измениться должен был острорылый, а не тупорылый ленок. При этом, при продвижении в следующий изолированный речной бассейн, претерпевший смещение признаков вид-вселенец уже не должен ни изменяться сам, ни оказывать какого-либо существенного эффекта на характеристики вида-аборигена. Именно так и можно трактовать сосуществование в бассейне Уды острорылого и морфологически промежуточного по ряду характеристик (Алексеев, 1983) тупорылого ленков.

В-четвертых, по С.С. Алексееву и соавторам (1986), тупорылый ленок, вселившись в реки Сибири, занятые острорылым ленок, претерпел еще один раунд смещения признаков и приобрел еще большие отличия от острорылого ленка, чем тупорылый ленок из бассейна Амура. Однако по сумме исследованных морфологических признаков этого не наблюдается.

В таблице 25 представлены некоторые морфологические характеристики тупорылого ленка из разных частей ареала, отражающие форму головы и рыла. В этой таблице, при сопоставлении собственных данных с литературными, нам пришлось провести некоторые дополнительные расчеты, касающиеся промеров черепа ленков. Дело в том, что при

Таблица 25.

Сравнение внешнеморфологических и остеологических характеристик (общая, невзвешенная средняя/пределы вариации выборочных средних) тупорылого ленка из Сибири и Дальнего Востока

Речной бассейн	<i>io</i>	<i>hc</i>	<i>Hc</i>	<i>EthW1</i>	<i>SphW2</i>	<i>SphH2</i>	<i>SethW</i>	<i>Vw1</i>	<i>Gw1</i>	Источник
Обь	<u>28,5</u> 26,2-30,8	<u>48,7</u> 47,8-49,7	<u>63,6</u> 62,3-64,8	—	<u>51,9</u> 51,1-52,6	<u>37,8</u> 36,4-39,1	<u>44,1</u> 41,9-46,2	<u>100,3</u> 99,3-101,3	<u>32,9</u> 30,9-34,9	1
Ундюлюнг	25,8	47,7	69,8	37,6	50,2	36,1	38,3	92,1	32,2	3
Витим	<u>24,0</u> 22,9-24,8	<u>47,4</u> 46,3-49,7	<u>67,1</u> 65,8-69,0	<u>35,5</u> 34,6-36,1	<u>48,8</u> 48,0-50,0	<u>35,1</u> 34,1-36,0	<u>38,4</u> 36,9-39,7	94,2	32,0	2
Хани	—	—	—	36,1 (37,7)	49,5 (51,7)	34,5 (36,0)	41,7	85,8	—	9
Уда	25,3	47,0	62,6	35,5	48,2	36,1	34,2	<u>76,3</u> 73,5-79,0	35,6	4, 5
Зея	—	—	—	<u>36,7</u> 35,7-37,7	<u>51,7</u> 51,6-51,7	<u>37,8</u> 37,4-38,1	<u>39,1</u> 37,7-40,5	<u>91,9</u> 91,8-92,0	—	4
Н. Амур	29,4 28,0-29,9	52,3 51,3-53,9	75,0 73,5-76,2	39,1 38,2-39,8	51,7 51,6-51,8	39,6 39,1-39,7	37,6 36,7-38,5	—	—	4, 6
Сахалин	27,4	50,2	65,8	—	51,0	39,5	38,1	91,0	37,2	5, 7
Анхой	28,1 27,8-28,4	<u>51,5</u> 48,2-54,7	<u>69,3</u> 63,4-75,1	<u>38,4 (39,6)</u> 38,3-38,4	<u>51,5 (53,7)</u> 50,8-52,1	<u>39,2 (40,1)</u> 38,6-39,7	<u>39,8</u> 36,9-42,6	83,1	43,2	4, 6, 9
Хор	—	48,1	—	36,0	<u>50,2</u> 50,0-50,3	37,9	<u>38,7</u> 38,2-39,1	83,8	—	8
УСС	28,1	48,0	65,4	<u>38,9 (40,3)</u> 38,3-39,3	<u>51,0 (52,2)</u> 49,6-51,3	<u>38,6 (39,7)</u> 38,2-38,9	<u>39,4</u> 36,2-41,5	<u>77,5</u> 73,4-80,9	<u>38,0</u> 36,4-41,1	9
Приморье	—	—	—	—	48,4	35,7	36,8	75,2	—	5
ВОС + КР	25,7	46,2	64,7	<u>37,0 (38,5)</u> 36,1-38,5	<u>49,5 (51,5)</u> 48,7-50,7	<u>37,2 (38,8)</u> 36,7-37,7	<u>37,2</u> 36,1-37,8	<u>70,0</u> 67,8-71,1	<u>33,5</u> 31,8-34,9	9
ПВЕ	25,3	44,9	62,9	<u>34,8 (36,0)</u> 33,4-35,4	<u>48,0 (50,3)</u> 47,6-48,7	<u>36,3 (38,1)</u> 36,1-36,5	<u>36,7</u> 35,4-38,5	<u>61,7</u> 60,4-63,2	<u>30,5</u> 28,6-32,6	9

Примечание. «Н. Амур» — притоки нижнего Амура, расположенные ниже впадения р. Анхой, сюда же была включена выборка ленков из р. Мы, впадающей в Амурский лиман неподалёку от устья Амура. «Сахалин» — реки северо-западного Сахалина, впадающие в Амурский лиман. «Приморье» — реки Самарга, Единка и Серебрянка на побережье Японского моря. Расшифровка остальных обозначений речных систем дана в табл.15. У приморских ленков показатели *io* (межглазничное расстояние), *hc* (высота головы на уровне глаза) и *Hc* (высота головы у затылка) были оценены в выборках из рек Уссури, Васильковка и Ананьевка (по 20-25 экз. ленков из каждой локальности). Источник данных: 1 — Варпаховский, 1900; Берг, 1909; Березовский, 1924; Гундризер и др., 1981; Мина, Алексеев, 1985; 2 — Алексеев, 1981, 1985; 3 — Алексеев, Кириллов, 1985; 4 — Алексеев, 1983; 5 — Алексеев, Дудник, 1989; 6 — Борисовец и др., 1983; 7 — С. С. Алексеев, 1995 (личное сообщение); 8 — Кифа, 1976; Алексеев, 1994; 9 — настоящая работа. Так как в процессе обработки материала выяснилось, что наш способ расчёта индексов *EthW1*, *SphW2* и *SphH2* отличается от использованного другими авторами, то в этой таблице приведены их скорректированные значения (см. текст); собственный вариант оценок этих показателей дан в скобках.

проведении предварительного сравнения тупорылых ленков из бассейна Уссури и Японского моря по пропорциям черепной коробки (*EthW1*, *SphW2*, *SphH2*), мы не нашли тех резких отличий, которые были обнаружены ранее (Алексеев и др., 1986; Алексеев, Дудник, 1989) между тупорылыми ленками из бассейна Амура и рек восточного побережья Приморья, хотя и в том, и в другом случае некоторые выборки ленков были взяты из одних и тех же рек (Самарга, Единка). По нашим данным, уровень дифференциации между тупорылыми ленками из области сим- и аллопатрии, равным образом как и между тупорылыми и острорылыми ленками, оказался значительно меньше указываемого этими авторами. Принимая во внимание то, что по всем трем индексам и для тупорылых, и для острорылых ленков наши оценки были выше опубликованных, можно было предполагать, что причиной тому являлся разный способ измерения длины основания черепа — показателя, являющегося числителем каждого из этих индексов. Длину основания черепа мы измеряли от переднего края зубного ряда сошника, в то время как указанные авторы — от переднего края кости, т. е. от начала роstralного отростка сошника. Дополнительный анализ показал, что длина основания черепа, измеренная первым способом, составляет для тупорылого ленка из бассейна Уссури и Японского моря и острорылого ленка, соответственно, лишь 97,1, 96,2 и 95,1 % от таковой, оцениваемой вторым способом. Разная длина основания черепа, полученная для различных групп ленков, отражает вариацию в длине роstralного отростка сошника, что определяется степенью разрастания передней части этмоидального хряща, которая в максимальной мере выражена у острорылых ленков, а среди тупорылых — у ленков из рек восточного побережья Приморья (роstralный отросток сошника у ленков из бассейна Японского моря зачастую выглядит в виде плоской, округлой площадки, соединенной перемычкой с телом сошника, тогда как у тупорылых ленков из бассейна Уссури это обычно лишь небольшой вырост костной ткани). В связи с чем, при прочих равных условиях, череп ленков с более длинным роstralным отростком сошника будет, согласно значениям индексов *EthW1*, *SphW2*, *SphH2*, вычисленных при использовании второго способа измерения длины основания черепа, выглядеть уже, чем он есть на самом деле. Например, у острорылых ленков значения этих трех индексов при расчете по первому способу составляют 37,5, 49,0 и 36,9, по второму — 35,9, 46,9 и 35,3, соответственно. Поэтому мы считаем, что индексы *EthW1*, *SphW2*, *SphH2*, вычисляемые при использовании в качестве числителя длины основания черепа, измеренную от переднего края роstralного

отростка сошника, не являются однозначной характеристикой ширины и высоты черепной коробки. По нашему мнению, данные из табл. 25 свидетельствуют о том, что наиболее ярко выраженные тупорылые ленки обитают не на западе, а на востоке — в бассейне Амура.

В сравнении с тупорылым ленком из последнего бассейна, у тупорылого ленка из бассейна Оби ниже голова и череп, а у тупорылого ленка из бассейна Лены — ниже и уже как голова, так и череп. Уже у этих ленков и язычная кость. Лишь по относительной ширине супраэтноида и сошника (*SethW* и *VwI*, соответственно) тупорылый ленок из Сибири отстоит от осторылого ленка несколько далее, чем тупорылый ленок из бассейна Амура. Оба последних признака ранее были использованы Алексеевым и соавторами (1986) в качестве характеристики популяций ленков по «степени тупорылости» (СТ).

Однако эти показатели не являются столь однозначной мерой отличий тупорылого и осторылого ленков. Как это показано в разделе 3.3.2, такие показатели, как «ширина кости в ее наибольшей длине», зачастую дают просто неверное представление об уровне морфологической дифференциации ленков. Ярким примером чего является формальное сходство осторылого ленка из бассейна Амура и тупорылого ленка из залива Петра Великого по признаку *VwI*, при совершенно различной форме сошника. Кроме того, высокие значения у тупорылого ленка из рек Сибири вовсе не означают, что у них более притупленное (округлое) рыло, чем у тупорылого ленка из бассейна Амура. По нашим данным, в сравнении с тупорылым ленком из бассейна Японского моря у тупорылого ленка из бассейна Уссури (Амура) наблюдается одновременное изменение ширины как супраэтноида и сошника, находящихся, соответственно, сверху и снизу от этмоидального хряща, так и язычной кости, топографически относящейся к той же части головы и, при сомкнутых челюстях, располагающейся на уровне сошника. Вполне согласованно с этим у них изменяется ширина и высота черепа. Данные С.С. Алексеева по тупорылому ленку из р. Уда и рек Сахалина (табл. 25) вполне соответствуют нашим наблюдениям. На фоне выявленной закономерности, высокие значения показателей *SethW* и *VwI* у тупорылого ленка из Сибири выглядят чрезмерными. Судя по значениям у них признаков *io*, *hc*, *Hc*, *EthW1*, *SphW2*, *SphH2* и *GwI*, относительная ширина супраэтноида и сошника у них должна быть значительно меньше. Как видно из табл. 24, возрастание значений показателей *SethW* и *VwI* у сибирских тупорылых ленков (по крайней мере у тупорылого ленка из бассейна Лены) происходит за счет увеличения ширины этих костей. Трудно понять, в чем причина увеличения у них ширины супраэтноида и сошника при одновременном сохранении довольно узкой этмоидальной части черепа. Еще труднее представить, как это можно связать с возможным влиянием присутствия в этих водоемах близкого вида — осторылого ленка. Тем более, что, к примеру, в бассейне р. Витим тупорылый и осторылый ленки по профилю

головы и другим внешнеморфологическим признакам зачастую неотличимы (Мина, Васильева, 1979; Алексеев, 1981, 1985). Собственно говоря, именно из-за внешней схожести тупорылого и осторылого ленков в водоемах Сибири для их идентификации и начали использоваться остеологические признаки. В бассейне Амура этой проблемы не существует, и оба вида легко различаются даже визуально по форме головы.

Имеются также и некоторые другие возражения более специфического характера. Например, накопленных морфологических отличий оказывается недостаточно для предотвращения перманентной интрогрессивной гибридизации между тупорылым и осторылым ленками, обнаруженной во многих областях их симпатрического обитания (Алексеев, 1981, 1983, 1985; Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Shedko et al., 1996; настоящее сообщение) и т.п.

В итоге мы пока не видим достаточных оснований для признания определяющей роли смещения признаков в морфологической дифференциации тупорылого ленка.

Недостаток материала по осторылому ленку делает невозможным полноценное обсуждение применимости смещения признаков для объяснения картины его морфологической дифференциации. Тем не менее отметим, что смещение признаков могло произойти у осторылого ленка из бассейна Амура. В отличие от осторылого ленка из рек Сибири, у него значительно больше жаберных тычинок, что легко интерпретируется тем, что в бассейне Амура осторылый ленок перешел к питанию более мелкими, чем в водоемах Сибири, пищевыми частицами. Среди всех популяций осторылого ленка у него наиболее развитое конусовидное рыло (в полном соответствии с этим — самые узкие супраэтноид, сошник и язычная кость), отчетливо полунижний рот и наименьшие размеры челюстей (см. данные в: Кифа, 1976; Мина, 1977; Васильева, 1978; Мина, Васильева, 1979; Алексеев, 1981, 1983, 1985, 1986, 1990, 1994; Борисовец и др., 1983; Мина, Алексеев, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985; Алексеев и др., 1986; Мина, 1986; Алексеев, Дудник, 1989; и настоящей работе). Все эти характеристики указывают на то, что осторылый ленок в бассейне Амура является высокоспециализированным придонным бентофагом.

Однако и в этом случае не ясно — что это, результат смещения признаков из-за конкуренции с тупорылым ленком или осторылый ленок в бассейне Амура просто занял пустующую нишу. На рис. 27 показана вариация выборочных средних числа жаберных тычинок у осторылого ленка из разных частей ареала. Согласно перечисленным выше источникам, а также собственным данным, изменение этой характеристики у осторылого ленка довольно тесно сцеплено с изменением формой рыла, размерами и положением челюстей. Из этого рисунка можно видеть, что число жаберных тычинок у осторылого ленка претерпевает существенные сдвиги не только при переходе от одной речной системы к

другой, как это отмечено С.С. Алексеевым и соавторами (1986), но и заметно варьирует при продвижении от верхнего течения к нижнему. Последнее наблюдается в бассейне Енисея при сравнении острорылых ленков из оз. Хубсугул и бассейна р. Селенга, оз. Байкал и рек Ангара и Енисей, а также острорылых ленков из верховий с ленками из Среднего и Нижнего Амура и Уссури. В бассейне Енисея тупорылый ленок пока не обнаружен. Даже если он и будет там найден, то вряд ли его численность в этом районе будет настолько велика, чтобы стало возможным связать вариацию числа жаберных тычинок у острорылого ленка из этой речной системы с присутствием вида-конкурента. Поскольку в бассейне Амура тупорылый ленок распространен от верховий до низовий, то и в этом случае становится затруднительным объяснить столь очевидную клинальную изменчивость этого показателя у острорылого ленка экологическим смещением, вызванным присутствием вида-конкурента.

проведение, кроме анализа дополнительного морфологического материала, сравнительных исследований экологии обоих видов, в которых особое внимание должно быть уделено изучению их трофических ниш.

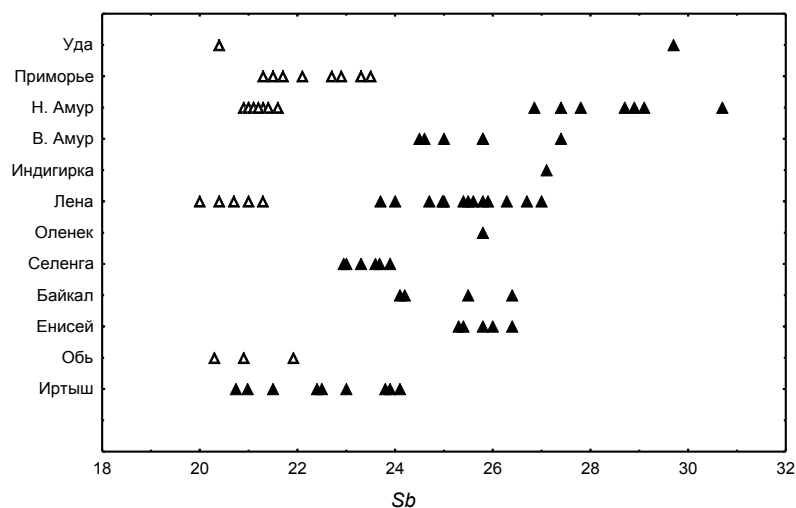


Рис. 27. Среднее число жаберных тычинок в выборках тупорылого и острорылого ленков («пустые» и залитые треугольники, соответственно) из различных географических районов. Составлено по следующим данным: табл. 17; Борисов, 1928; Меньшиков, 1948; Подлесный, 1953; Никольский, 1956; Митрофанов, 1959; Тугарина, Пронин, 1966; Шапошникова, 1968б; Кириллов, 1964, 1972; Гундризер, 1974; Дашидорж и др., 1976; Кифа, 1976; Мамонтов, 1977; Мина, 1977; Кириллов и др., 1979; Мина, Васильева, 1979; Васильева, Мина, 1980; Алексеев, 1981, 1983, 1985, 1986; Гундризер и др., 1981; Скрябин, 1981; Борисовец и др., 1983; Мина, Алексеев, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985; Алексеев и др., 1986; Карасев, 1987; Матвеев, Самусенок, 1988; Алексеев, Дудник, 1989.

Таким образом, вопрос о возможном эффекте экологических и/или репродуктивных взаимодействий между острорылым и тупорылым ленками на их морфологические особенности на сегодняшний день остается открытым. Без дополнительных исследований эта проблема не может быть до конца решена. При этом представляется особенно важным

Выводы

1. Согласно результатам анализа изменчивости мтДНК, ленки рода *Brachymystax* чрезвычайно близки к тайменям рода *Hucho*, и вместе они составляют одну из 5 основных группировок внутри Salmoninae. Друг от друга эти пять группировок удалены генетически примерно в равной степени, что позволяет предполагать «кустовую» схему их филогенетических взаимоотношений.
2. Род *Brachymystax* отличается от всех остальных родов лососевых рыб тремя аутапоморфиями, отражающими особенности соединения головных каналов сейсмодатированной системы, строения подъязычно-челюстной и лобной костей. Пять аутапоморфий маркируют род *Hucho*, одна — род *Parahucho*.
3. Три синапоморфии объединяют роды *Brachymystax* и *Hucho* в одну филогенетическую группировку. Таким образом, установлено полное соответствие между результатами молекулярно-генетических и сравнительно-морфологических исследований филогенетического положения этих родов лососевых рыб.
4. Принципиальное сходство в строении этмоидальной части черепа ленков и тайменей рода *Hucho* указывает на происхождение ленков от хищной предковой формы.
5. Обнаруженный hiatus между острорылым и тупорылым ленками по ряду остеологических индексов делает возможным выделение в роде *Brachymystax* двух самостоятельных видов: обыкновенного, или острорылого ленка *B. lenok* (Pallas, 1773) и тупорылого — *B. tumensis* Mori, 1930.
6. Уровень дивергенции последовательностей мтДНК тупорылого и острорылого ленков (2,3% нуклеотидных замещений) сравнительно высок и составляет примерно 2/3 от уровня дивергенции мтДНК ленков и тайменей рода *Hucho*. Напротив, по общим параметрам кариотипа виды ленков практически не отличаются.
7. Картина морфологической дифференциации тупорылого ленка на востоке его ареала похожа на ту, которая могла бы возникнуть в результате действия смещения признаков в зоне его вторичного контакта с острорылым ленком. Однако на сегодняшний день отсутствуют убедительные доказательства того, что она сложилась именно из-за экологических и/или репродуктивных взаимодействий между этими двумя видами.

Литература

- Алексеев С.С. Характеристика симпатрических форм ленка (*Brachymystax*) из озера Леприндакан и реки Куанда // Эколого-фаунистические исследования. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. С. 181–201.
- Алексеев С.С. Морфо-экологическая характеристика ленков (Salmonidae, *Brachymystax*) из бассейнов Амура и Уды // Зоол. журн. 1983. Т. 62, №7. С. 1057-1067.
- Алексеев С.С. Симпатрические формы ленка (род *Brachymystax*) из бассейна Витима // Биол. науки. 1985. № 3. С. 41–48.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. К вопросу о морфологии и распространении двух форм ленка рода *Brachymystax* Günther (Salmonidae) в бассейне Лены // Вопр. ихтиол. 1985. Т. 25, № 4. С. 597–602.
- Алексеев С.С. Морфология головы ленков из бассейна Селенги и их положение в структуре рода *Brachymystax* (Salmonidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, № 2. С. 36–40.
- Алексеев С. С., Мина М.В., Кондрашов А.С. Параллельные клины как результат встречного расселения особей и смещения признаков. Анализ ситуации в роде *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, №2. С. 227-234.
- Алексеев С.С., Дудник Ю.И. Ленки *Brachymystax lenok* из рек острова Сахалин и его филогенетические отношения с ленками из водоёмов материковой части Дальнего Востока // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, № 2. С. 328–330.
- Алексеев С.С. Данные о закладке сошника у некоторых лососевидных рыб (Salmonoidei) в связи с вопросами их филогении // Зоол. журн. 1993. Т. 72, № 4. С. 97-105.
- Алексеев С.С. Формирование морфологических различий между острорылым и тупорылым ленком (род *Brachymystax*, Salmonidae) в онтогенезе и роль гетерохроний в их дивергенции // Вопр. ихтиол. 1994. Т. 34, № 6. С. 759-773.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Е. Ю. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37, № 5. С. 588-602.
- Анбиндер Е.М., Глубоковский М.К., Покозий Н.В. Кариотип сахалинского тайменя // Биол. моря. 1982. № 1. С. 59-60.
- Анбиндер Е.М. Об основном направлении кариологической эволюции лососевых рыб (Salmoninae) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб (Тез. координ. совещ. по лососевидным рыбам. Ленинград, март 1983). Л.: Наука, 1983. С. 5-6.

Андрианов Д.П., Савваитова К.А. Гольян Лаговского (*Phoxinus lagowskii* Dybowski) Куандо-Чарских озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. С. 202-210.

Баасанжав Г., Джебудиэе Ю.Ю., Демин А.Н., Дулмаа А., Ермохин В.Я., Лапин В.И., Нансалмаа Б., Пугачев О.Н., Пэрэнлэйжамц Ж., Рябов И.Н., Тугарина П.Я. Экология и хозяйственное значение рыб Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1985. 200 с.

Берг Л.С. Рыбы бассейна Амура. 1909. 270 с. (Зап. Импер. Акад. Наук: Т. 24, № 9).

Берг Л.С. О коллекции пресноводных рыб, собранных А.И. Черским в окрестностях Владивостока и в бассейне оз. Ханка // Зап. Общ. изучения Амурского края. 1913. Т. 13. С. 11–21.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Изд-во Департамента земледелия, 1916. 563 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод России. М.: Гос. изд-во, 1923. 2-е изд. 535 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: Изд-во Всесоюз. ИОРПХ, 1932. Ч. 1. 3-е изд. 544 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: Изд-во Всесоюз. ИОРПХ, 1933. Ч. 2. 3-е изд. С. 545-903.

Берг Л.С. 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. № 2. 517 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 4-е изд. С. 3–468.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. 4-е изд. С. 469–925.

Березовский А.И. Ихтиофауна озер Минусинского и Агинского округов Енисейской губернии // Тр. Сибирской ихтиолог. лаборатории, 1924. Т. 2, вып. 1. С. 11–78.

Беседнов Л.Н., Кучеров А.Н. К систематическому положению ленков рода *Brachymystax* р. Иман // Зоол. пробл. Сибири: Материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 220–221.

Борисов П.Г. Рыбы р. Лены // Тр. Якут. Ком. Акад. Наук СССР. 1928. Т. 9. 181 с.

Борисовец Е.Э., Алексеев С.С., Мина М.Ф. Многомерный статистический анализ морфологических признаков симпатрических форм ленка рода *Brachymystax* (Salmonidae) из водоемов бассейнов рек Лены и Амура // Вопр. ихтиол. 1983. Т. 23, № 2. С. 193-208.

Борисовец Е.Э. Анализ морфологической изменчивости рыб на основе математических методов. Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 25 с.

Варнаховский Н.А. Рыбы Телецкого озера // Ежегодник Зоол. музея Импер. Акад. Наук. 1900. Т. 5. С. 412–427.

Васильева Е.Д. Остеологическая характеристика ленка (род *Brachymystax*: Salmoniformes, Salmonidae) озера Маркаколь и реки Кальджир // Зоол. ж. 1978. Т. 57, № 4, С. 555-561.

Васильева Е.Д., Мина М.В. Сравнительный анализ морфологических признаков ленков из разных частей ареала рода *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 1980. Т. 50, № 1. С. 79–90.

Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 111 с.

Викторовский Р.В., Макоедов А.Н., Шевчишин А.А. Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых // Цитология. 1985. Т. 27, № 6. С. 703-709.

Винкевич Г.А. Выдающийся географ и путешественник. Минск: Наука и Техника, 1965. 105 с.

Гептнер В.Г. Общая зоогеография. М.-Л.: Гос. изд-во Биол. и Медич. лит-ры, 1936. 548 с.

Гинатулина Л.К., Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Гинатулин А.А. Дивергенция последовательностей митохондриальной ДНК тихоокеанских лососей // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1988. Т. 24. № 4. С. 477-482.

Гладков Н.А. Заметки о рыбах Алтая // Тр. Алтайского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 295-300.

Глубоковский М.К. Классификация, филогенез и закономерности эволюции лососевых рыб // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тольятти: ИЭВБ, 1988. С. 66-67.

Глубоковский М.К. Новый взгляд на филогению лососевых рыб подсемейства Salmoninae // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб (Тез. координ. совещ. по лососевидным рыбам. Ленинград, март 1983). Л.: Наука, 1983. С. 37-39.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 1990. 48 с.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.

Горшков С.А., Дорофеева Е.А., Клюканов В.А., Куликова Н.И. Остеологические особенности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиол. 1979. Т. 19, № 6. С. 963-982.

Гундризер А.Н. К биологии восточносибирского ленка *Brachymystax lenok swetowidowi* Kirillov водоемов Тувы // Тр. НИИ Биологии и биофизики. 1974. Т. 4. С. 119-126.

Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривоцеков Г.М. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука, 1981. 160 с.

Гусев А.В., Пугачев О.Н. Отряд Tetraonchidea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть). С. 253-268.

Гусев А.В. Тип Членистоногие — Arthropoda // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). С. 378-524.

Дашдорж А., Тугарина П.Я., Тотрина Л.И. Рыбы оз. Хубсугул и перспективы их хозяйственного использования // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. М.: Недра, 1976. С. 268-326.

Дорофеева Е.А. О некоторых сравнительно-морфологических признаках севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessler) в связи с их классификацией // Зоол. ж. 1967а. Т. 46, № 9. С. 1362-1370.

Дорофеева Е.А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточно-европейских лососей // Вопр. ихтиол. 1967б. Т. 7, № 1. С. 3-17.

Дорофеева Е.А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевидных рыб // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1977. С. 86-96.

Дорофеева Е.А., Зиновьев Е.А., Клюканов В.А., Решетников Ю.С., Савваитова К.А., Шапошникова Г.Х. Современное состояние исследований филогении и классификации лососевидных рыб // Вопр. ихтиол. 1980. Т. 20, № 5. С. 771-791.

Дорофеева Е.А. Классификация и филогения тихоокеанских лососевых рыб (подсемейство Salmoninae) // Систематика и экология костистых рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 15-22.

Дорофеева Е.А., Сидоровски М., Петровски Н. Остеологические особенности охридских форелей (*Salmo letnica*) в связи с их классификацией // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 11. С. 1691-1700.

Дорофеева Е.А. Некоторые принципы классификации лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 4-12.

Дорофеева Е.А., Вукович Т., Серталич Д. Остеологические особенности балканской мраморной форели *Salmo marmoratus* Cuv. (Salmonidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. Т. 162. С. 13-21.

Дорофеева Е.А. Классификация, филогения и особенности эволюции лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonoidei, Salmonidae) // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тольятти: ИЭВБ, 1988. С. 93-94.

Дорофеева Е.А. Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonoidei, Salmonidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 201. С. 5-16.

Дорофеева Е.А., Савваитова К.А. Сем. 5. Salmonidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. С. 31-41.

Дорофеева Е.А. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 1999. 55 с.

Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производительных сил. Якутск. АССР. Вып. 5, Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 3-94.

Дрягин П.А. Помеси сиговых рыб реки Колымы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936. Т. 3. С. 443-455.

Дулькейт Г.Д. Список рыб р. Суйфуна // Изв. Том. гос. ун-та. 1925. Т. 75. С. 68-72.

Дыбовский Б. Рыбы системы вод Байкала // Изв. Сиб. отд. Русс. геогр. об-ва. 1876. Т. 7, № 1. С. 1-25.

Дыбовский Б. Рыбы системы вод Амура // Изв. Сиб. отд. Рус. геогр. об-ва. 1877. Т. 8, № 1-2. С. 1-29.

Ермоленко А.В. История формирования и зоогеографический анализ паразитофауны рыб пресноводных водоёмов континентальной части бассейна Японского моря // Паразиты животных и растений. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 45-54.

Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоёмов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО РАН, 1992. 236 с.

Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. Фауна паразитов лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. Владивосток: Дальнаука, 1998. 89 с.

Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. 128 с.

Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. Таймени и ленки Дальнего Востока России. Хабаровск, 2000. 128 с.

Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1987. 295 с.

Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография северной Пацифики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 196 с.

Кириллов Ф.Н. Ихтиофауна бассейна р. Вилюя // Тр. ин-та биол. ЯФ СО АН СССР, 1962. Вып. 8. С. 5-71.

Кириллов Ф.Н. Животный и растительный мир Сордонохского плато // Позвоночные животные Якутии (Материалы по экологии и численности) Якутск: Ин-т биол., 1964. С. 83-89.

Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.

Кириллов Ф.Н., Кириллов А.Ф., Тяптыргянов М.М., Тетерин В.Г. Ихтиофауна // Биология Виллойдского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1979. С. 156–216.

Кирпичников В.С. К вопросу о эволюции кариотипа рыбообразных и рыб // Успехи совр. биол. 1974. Т. 78, № 3. С. 404-422.

Кифа М.И. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. Salmonidae) из бассейна Амура и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 142–156.

Кузицин К.В., Савваитова К.А. Остеологические особенности тихоокеанских форелей (род *Salmo*) Камчатки в связи с определением их таксономического статуса // Вопр. ихтиол. 1996. Т. 36, № 3. С. 308-326.

Куренцов А.Н. Зоогеография Приамурья. М.: Наука, 1965. 155 с.

Лебедев В.Д. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиол. 1959. № 12. С. 28-69.

Леванидов В.Я. К вопросу о питании ленка (*Brachymystax lenok* Pallas) в предгорных притоках Амура // Зоол. журн. 1951. Т. 30. № 1. С. 73-77.

Леванидов В.Я. Питание и пищевые отношения рыб в предгорных притоках нижнего течения Амура // Вопр. ихтиол. 1959. № 13. С. 139-155.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура. 1969. Изв. ТИНРО. Т. 67. 242 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. Материалы по рыбам Шантарского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. Владивосток, 1929. Вып. 3. Ч. 1. С. 1-140.

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. М.: УМК «Психология», 1999. 291 с.

Мамонтов А.М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск, 1977. 247 с.

Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 480 с.

Марков Ю.Д. Южноприморский шельф Японского моря в позднем плейстоцене и голоцене. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 128 с.

Матвеев А.Н., Самусенок В.П. Популяционная изменчивость внешнеморфологических признаков у ленка (*Brachymystax*, Salmonidae) некоторых водоемов бассейна озера Байкал // III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. Тольятти: ИЭВБ, 1988. С. 196-198.

Матвеева Е.Н., Матвеев А.Н. Сравнительный анализ паразитофауны ленка // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука, 1990. С. 69-73.

Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Савваитова К.А. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39, № 1. С. 14-21.

Меньшиков М.И. Об ихтиофауне оз. Марка-Куль // Ученые зап. Пермского гос. ун-та. 1938. Т. 3, Вып. 2. С. 119-142.

Меньшиков М.И. Рыбы бассейна Оби. Фонды библиотек им. В.И. Ленина, 1948. С. 86.

Мина М.В. Данные по морфологии и систематике ленка (род *Brachymystax*) из рек Онон и Керулен (МНР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, № 5. С. 58-65.

Мина М.В., Васильева Е.Д. Обнаружение симпатрических форм ленка (род *Brachymystax*) в бассейне Лены // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 5. С. 24–33.

Мина М.В., Алексеев С.С. К познанию фенетической структуры рода *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae): о формах ленков в бассейне Оби // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 4. С. 549–561.

Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.

Мина М.В. Вероятное толкование ситуации в роде *Brachymystax* (Salmonidae, Pisces): множественное гибридное видообразование? // Зоол. журн. 1992. Т. 71, №4. С. 29-33.

Митрофанов В.П. К систематике ленка из озера Марка-Куль // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата: Ин-т зоол. АН КазССР. 1959. Вып. 2. С. 267-275.

Митрофанов В.П. Хариус озера Маркакуль // Биологические науки. 1971. Вып. 1. С. 104-112.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.

Озернюк Н.Д. Рост и воспроизведение митохондрий. М.: Наука, 1978. 263 с.

Олейник А.Г., Полякова Н.Е. Генетическая дифференциация и филогения лососевых рыб сем. Salmonidae // Генетика. 1992. Т. 28, №9. С. 141-149.

Олейник А.Г., Полякова Н.Е. Рестриктазный анализ митохондриального генома лососевых рыб семейства Salmonidae // Генетика. 1994. Т. 30, № 9. С. 1202-1214.

Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 405 с.

Осинов А.Г., Ильин И.И., Алексеев С.С. Формы ленков рода *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) в свете данных популяционно-генетического анализа // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 8. С. 76–89.

Осинов А.Г. Генетическая дивергенция и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax* и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho* // Генетика. 1991. Т. 27, № 12. С. 2127-2136.

Осинов А.Г. Встречное расселение, вторичный контакт и видообразование у ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) // Генетика. 1993. Т. 29, № 4. С. 654–669.

Осинов А.Г. Лососевые рыбы *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*: генетическая дивергенция, филогения и классификация // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39, №5. С. 595-611.

Павлов Д.А. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 1989. 219 с.

Павлов Д.А. Особенности развития острорылой и тупорылой форм ленка *Brachymystax lenok* в связи с эволюцией раннего онтогенеза лососевых рыб // Вопр. ихтиол. 1993. Т. 33, № 1. С. 100–110.

Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. (Пер. с нем. Ф. Томанского). Кн. 2., Ч. 2. СПб., 1786. 571 с.

Партура И.З. О происхождении ихтиофауны рек Северного Приморья // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, № 3. С. 506-508.

Подлесный А.В. Морфологические и биологические черты ленка и речного сига р. Ангары // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1953. Т. 5. С. 275-282.

Пронин Н.М. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский Север) // Учен. зап. Чит. гос. пед. ин-та. 1966. С. 120-159.

Пронин Н.М. Паразиты и болезни рыб // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. М.: Недра, 1976. С. 317-326.

Пугачев О.Н. Генезис паразитофауны лососевых рыб Евразии // Паразитология. 1980. Т. 14, № 5. С. 403-410.

Пугачев О.Н. Фауна моногеней семейства Tetraonchidae Burchowsky, 1937 // Паразитология. 1984. Т.18, № 1. С. 30-39.

Рассадников О.А. Морфология сеймосенсорной системы некоторых лососевых // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 104-112.

Рассадников О.А., Романов Н.С. Сеймосенсорная система некоторых лососевидных рыб // Биологические исследования лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 154-168.

Романов Н.С. Морфология скелета головы сахалинского тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) в постэмбриональном онтогенезе // Биологические исследования лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 106-153.

Русских В.С., Зиновьев Е.А. О видовой специфике и внутривидовой изменчивости остеологических признаков трех видов хариусов // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1977. С. 65-71.

Салманов А.В., Каужоранта М. Остеологические особенности финской популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) из р. Симойоки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 162. С. 22-37.

Световидов А.Н. Сравнительно-морфологическое изучение балканского эндемичного рода *Salmothymus* в связи с классификацией // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 8. С. 1174-1190.

Световидов А.Н., Дорофеева Е.А., Клюканов В.А., Шапошникова Г.Х. Морфологические основы классификации лососевидных рыб // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 4. С. 559-574.

Световидов А.Н. Типы видов рыб, описанные П.С. Палласом в «Zoographia Rosso-Asiatica» (с очерком истории опубликования этого труда). Л.: Наука, 1978. 34 с.

Се Чжен-юй, Хуан Шан-у, Юань Жун-юань. Ленки и таймень в бассейне Хэйлуңцзяна и их естественные гибриды // Acta Hydrobiol. Sin. 1959. N 2. P. 215-220.

Скрябин А.Г. Морфологическая характеристика ленка р. Чаи // Рыбохозяйственное значение прибрежно-соревой зоны оз. Байкал. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1981. С. 141-146.

Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука, 1989. 144 с.

Таранец А. Я. К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестн. ДВФ АН СССР. 1938. № 3(5). С. 99-116.

Титова С.Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1965. 170 с.

Томилов А.А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекно-Витимской горной страны // Тр. Иркут. гос. ун-та, 1954. Т. 11. С. 3-89.

Тугарина П.Я., Пронин Н.М. Ленки и хариус Куандо-Чарского водораздела // Вопросы географии и биологии. Чита, 1966. С. 103-119.

Тугарина П.Я. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука, 1981. 283 с.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 416 с.

Фролов С.В. Изменчивость и эволюция карิโอ типов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.

Хенсел К., Даидорж А. О находке голяна Лаговского (*Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869) в реке Селенге в Монголии // Тр. Советско-Монгольской комп. эксп. Вып. 6. Иркутск-Улан-Батор, 1978. С. 198-202.

Худяков Г.И., Кулаков А.П., Короткий А.М. О развитии речной сети в южной части советского Дальнего Востока // Юг Дальнего Востока. М.: Наука, 1972. С. 339-366.

Черешнев И.А., Скопец М.Б., Гудков П.К. Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp. nov. из бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, № 5. С. 691-704.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvelinus svetovidovi* gen. et sp. nova - новая эндемичная рыба подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиол. 1990. Т. 30, № 2. С. 201-213.

Черешнев И.А. Особенности топографии сейсмосенсорной системы головы у лососевидных в связи с таксономическим рангом сиговых рыб // Биологические проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Часть 1. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 102-111.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.

Чернавин В.В. Опыт систематической группировки некоторых Salmonoidei, основанный на их остеологических признаках // Изв. Гос. Ин-та опытной агрономии. 1923. Т. 1, № 3. С. 103-106.

Шапошникова Г.Х. О систематическом положении родов *Hucho* Günther и *Brachymystax* Günther // Зоол. журн. 1967а. Т. 46, № 2. С. 254-257.

Шапошникова Г.Х. Сравнительная характеристика нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) и белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* (Güldenstadt) // Вопр. ихтиол. 1967б. Т. 7, № 2. С. 225-239.

Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1968а. Т. 46. С. 207-256.

Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологическое изучение тайменей и ленка // Вопр. ихтиол. 1968б. Т. 8, № 3. С. 440-464.

Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971. Т. 48. С. 4-29.

Шапошникова Г.Х. Систематические отношения некоторых представителей семейства Salmonidae // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 4. С. 575-582.

Шедько С.В. О скорости эволюции митохондриальной ДНК лососевых рыб // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1991. Т. 27, № 2. С. 249-254.

Шедько С.В. О точности оценок дистанций, получаемых на основе рестрикционных карт и наборов фрагментов, на примере компьютерной имитации рестрикционного анализа HindIII-фрагмента митохондриальной ДНК лососей // Генетика. 1992. Т. 28, №3. С. 174-181.

Шедько С.В., Гинатулина Л.К. Рестрикционный анализ митохондриальной ДНК двух форм ленка *Brachymystax lenok* (Pall.) и тайменя *Hucho taimen* (Pall.) // Генетика. 1993. Т. 29, № 5. С. 799-807.

Шедько С.В., Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. О разделении местообитаний тупорылых и острорылых ленков (Salmonidae, *Brachymystax*) в реке Арму (бассейн реки Уссури) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 5. С. 637-640.

Шедько С.В. О малоизвестном факте широкого распространения в бассейне р. Уссури жилой формы мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Современные проблемы систематики рыб (тезисы докладов) / Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 1998а. С. 59-60.

Шедько С.В. Периоды интенсивного кладогенеза и филогения лососевых рыб // Современные проблемы систематики рыб (тезисы докладов) / Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 1998б. С. 59.

Шедько С.В. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 229-249.

Штылько Б.А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Геол.-развед. об-ния. 1934. Вып. 395. С. 1-96.

Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиол. 1961. Т. 1, № 2. С. 209-220.

Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиол. 1964. Т. 4, № 1. С. 10-22.

Якубовский М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 9. С. 1398-1402.

Adachi J., Hasegawa M. MOLPHY version 2.3: programs for molecular phylogenetics based on maximum likelihood. Comput. Sci. Monogr. Inst. Stat. Math. 28, 1996. 150 p.

Alekseyev S.S., Power G. Ontogenetic changes in skull morphology of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush* with comments on heterochronies in evolution of salmonids // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 128-149.

Arthur W. The evolutionary consequences of interspecific competition // Adv. Ecol. Res. 1982. V. 12. P. 127-187.

Awise J.C., Neigel J.E., Arnold J. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations // J. Mol. Evol. 1984. V. 20. P. 99-105.

Balon E.K. Early ontogeny of the lake charr, *Salvelinus (Cristivomer) namaycush* // Charts: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, 1980. P. 485-562.

Balon E.K. Life histories of Arctic charrs: an epigenetic explanation of their invading ability and evolution // Biology of the Arctic Charr / Eds L. Johnson, B.L. Burns. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 109-141.

Balon E.K. Tao of life: universality of dichotomy in biology. 2. The epigenetic mechanisms // Rivista di Biologia / Biology Forum. 1988. V. 81, N 3. P. 339-380.

Banarescu P. Principles and problems of zoogeography. Yugoslavia: Subotica, 1975. 214 p.

Baxter J. S., Taylor E.B., Devlin R.H., Hagen J., McPhail J.D. Evidence for natural hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) in a northcentral British Columbia watershed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 421-429.

Behnke R.J., Koh T.P., Needham P.R. Status of the landlocked salmonid fishes of Formosa with a review of *Oncorhynchus masou* (Brevoort) // Copeia. 1962. N 2. P. 400-407.

Behnke R.J. A new subgenus and species of trout, *Salmo (Platysalmo) platycephalus*, from southcentral Turkey, with comments on the classification of the subfamily Salmoninae // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1968. Bd. 66. P. 1-15.

Berg L.S. Übersicht der Salmoniden vom Amur-Becken // Zool. Anz. 1906. V. 30, N 13/14. P. 395-398.

Berg L.S. Vorläufige bemerkungen über die europaisch-asiatischen salmoninen, insbesondere die gattung *Thymallus* // Ежегод. Зоол. Муз. Акад. Наук, 1908 (1907). T. 12. C. 500-514.

Berg W.J., Ferris S.D. Restriction endonuclease analysis of salmonid mitochondrial DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. P. 1041-047.

Bernatchez L., Glement H., Wilson C.C., Danzmann R.G. Introgression and fixation of arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 179-185.

Brooks D.R., McLennan D.A. Phylogeny, ecology, and behavior. A research program in comparative biology. Chicago: Univ. Chicago Press, 1991. 434 p.

Brown W. L., Wilson E.O. Character displacement // Syst. Zool. 1956. V. 5. P. 49-64.

Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A., Wilson C.C., Bernatchez L. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2001. V. 55. P. 573-586.

Cavender T.M. A comparison of coregonines and other salmonids with the earliest known teleostean fishes // Biology of coregonid fishes / Eds. Lindsey C.C., Woods C.S. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 1-32.

Cavender T.M. Taxonomy and distribution of the bull trout, *Salvelinus confluentus* (Suckley), from the american northwest // Calif. Fish and Game. 1978. V. 64, N 3. P. 139-174.

Cavender T.M. Systematics of *Salvelinus* from the North Pacific Basin // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, 1980. P. 295-322.

Cavender T.M., Kimura S. Cytotaxonomy and interrelationships of Pacific basin *Salvelinus* // Physiology and Ecology Japan Special volume 1. 1989. P. 49-68.

Chang Y.S., Huang F.L., Lo T.B. The complete nucleotide sequence and gene organization of Carp (*Cyprinus carpio*) mitochondrial genome // J. Mol. Evol. 1994. V. 38. P. 138-155.

Cheng P.-S., Hwang H.-M., Chang Y.-L., Dai D.-Y. The Fishes of the River Tumen. 1980. 111 p.

Chyung M.-K. The fishes of Korea. Seoul: Il-Ji Sa, 1977. 727 p.

Crane P.A., Seeb L.W., Seeb J.E. Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51 (Suppl. 1). P. 182-197.

David I.B., Blackler A.W. Maternal and cytoplasmic inherence of mitochondrial DNA in *Xenopus* // Dev. Biol. 1972. V. 29. P. 152-161.

Dorofeyeva E.A., Romanov N.S. Development of the main morphological characters in ontogeny of salmonid fishes // J. Morphol. 1994. V. 220, N 3. P. 341-342.

Dybowski B. Vorläufige Mittheilungen über die Fischfauna des Ononflusses und des Ingoda in Transbaikalien // Verh. K.-K. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1869. V. 19. P. 945-958.

Dybowski B. Zur Kenntniss der Fischfauna des Amurgebietes // Verh. K.-K. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1872. V. 22. P. 209-222.

Efron B. The jackknife, the bootstrap and other resampling plans. Philadelphia, Pa.: SIAM, 1982. 92 p.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach utilizing the bootstrap // Evolution. 1985. V. 39. P. 783-791.

Ferguson A., Fleming C. C. Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in the brown trout (*Salmo trutta* L.) and other salmonid fishes // Protein Polymorphisms: Adaptive and Taxonomic Significance / Eds Oxford G.S., Rollinson D. London: Academic Press, 1983. P. 85-99.

Ferris S.D., Sage R.D., Huang C.-M., Nielsen J.T., Ritte U., Wilson A.C. Flow of mitochondrial DNA across a species boundary // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1983. V. 80. P. 2290-2294.

Fink W.L., Weitzman S.H. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with description of *Diplophos* // Bull. Mus. Comp. Zool. 1982. V. 150. P. 31-93.

Fink W.L. Basal euteleosts: Relationships. // Ontogeny and systematics of fishes / Eds H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W.J. Kendall, S.L. Richardson. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 1. Lawrence, Kansas: Allen Press, 1984. P. 202-206.

Francillon H. Developpement de la partie posterieure de la mandibule de *Salmo trutta fario* L. (Piscies, Teleostei, Salmonidae) // Zoologica Scripta. 1974. V. 3, P. 41-51.

Francillon H. Developpement de la partie anterieure de la mandibule de *Salmo trutta fario* L. (Piscies, Teleostei, Salmonidae) // Zoologica Scripta. 1977. V. 6, P. 245-251.

Frolov S.V., Sakai H., Frolova V.N. Karyotypes of two forms of lenok from the Amur River basin // First International Symposium on Fish Biodiversity of the Amur River and adjacent rivers (29 October-1 November 2002, Khabarovsk, Russia). Khabarovsk: Khabarovsk Branch Pacific Research Fishereis Centre, 2002. P. 13-14.

Gill T. The differential characters of the Salmonidae and Thymallidae // Proc. US Nat. Mus. 1894. V. XVII, P. 117-122.

Ginatulina L.K., Kartavtseva I.V., Shedko S.V., Nemkova G.A. Karyological analysis of two forms of *Brachymystax lenok* (Pall.) from sympatric and allopatric populations of Primorye // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (MAPEG – 1998). Vladivostok, 1998. P. 6-7.

Glemet H., Blier P., Bernatchez L. Geographical extent of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mtDNA introgression in brook char populations (*S. fontinalis*) from eastern Quebec, Canada // Molecular Ecology. 1998. V. 7. P. 1655–1662.

Grant P. R. Convergent and divergent character displacement // Biol. J. Linn. Soc. 1972. V. 4. P. 39-68.

Greene C.W., Greene C.H. The skeletal musculature of the king salmon // Bull. U.S. Bur. Fish. 1914. V. 33. P. 21-60.

Grewe P.M., Billington N., Hebert P.D.N. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47. P. 984-991.

Gross R., Kohlmann K., Kersten P. PCR–RFLP analysis of the mitochondrial ND-3/4 and ND-5/6 gene polymorphisms in the European and East Asian subspecies of common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Aquaculture. 2002. V. 204. P. 507–516.

Günther A. Catalogue of the fishes in the British Museum. 1866. V. 6. 368 p.

Gyllensten U., Wharton D., Josefsson A., Wilson A.C. Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice // Nature. 1991. V. 352. P. 255-257.

Gyllensten U., Wilson A.C. Mitochondrial DNA of salmonids: inter- and intraspecific variability detected with restriction enzymes // Population genetics and fishery management / Ed. N. Ryman, F.M. Utter. Seattle: Univ. Wash. Press, 1987. P. 301-318.

Hammar J., Dempson J.B., Verspoor E. Natural hybridization between arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brook trout (*S. fontinalis*): evidence from northern Labrador // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 1437-1445.

Hartley S. The chromosomes of salmonid fishes // Biol. Rev. 1987. V. 62. P. 197–214.

Harvey P.H., Pagel M.D. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford Univ. Press, 1991. 239 p.

Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA // J. Mol. Evol. 1985. V. 22. P. 160-174.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Ill. Press, 1966. 263 p.

Hensel K., Holcik J. On the identity of *Hucho hucho* and *Hucho taimen* (Pisces, Salmonidae) // Folia zool. 1983. V. 32, N 1. P. 67-83.

Holcik J., Pivnicka K. Notes on a collection of fish from Mongolia with description of *Microphysogobio tungtingensis anudarini* ssp. n. and discovery of some new or little known fishes. 1969. 25 p. (Annot. Zool. Botan. Bratislava; N 56).

Holcik J. Review and evolution of *Hucho* (Salmonidae) // Acta. Scientiarum Naturalium Brno. 1982a. V. 16, N 3. P. 1-29.

Holcik J. Towards the characteristics of the genera *Hucho* and *Brachymystax* (Pisces, Salmonidae) // Folia zool. 1982b. V. 31, N 4. P. 369-380.

Holcik J., Hensel K., Nieslanik J., Skacel L. The Eurasian Huchen, *Hucho hucho*, Largest Salmon of the World. The Netherlands: Dr. W. Junk Publ., 1988. 239 p.

Hosoya K. Cyprinidae and Cobitidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species / Ed. T. Nakabo. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1993. P. 212-235.

Huang H., Zhan D., Zhuang L., Du X. Biological studies of *Brachymystax lenok* (Pallas) in the Yalu river // Acta Hydrobiologica Sinica. 1989. V. 13, N 2. P. 161-169.

Hurst C.D., Bartlett S.E., Bruce I.J., Davidson W.S. The complete mitochondrial DNA sequence of the Atlantic salmon, *Salmo salar* // Gene. 1999. V. 239. P. 237-242.

Ito Y., Sakai H., Shedko S.V., Jeon S.-R. Genetic differentiation of the northern Far East cyprinids, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* // Fish. Sci. 2002. V. 68 (suppl. I). P. 75-78.

Johansen S., Bakke I. The complete mitochondrial DNA sequence of Atlantic cod, *Gadus morhua*: relevance to taxonomic studies among cod-fishes // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1996. V. 5. P. 203-214.

Johnson G. D., Patterson C. Relationships of lower euteleostean fishes // Interrelationships of fishes / Eds M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson. San Diego: Academic Press, 1996. P. 251-332.

Johnson K.R. Protein variation in Salmoninae: genetic interpretations of electrophoretic banding patterns, linkage associations among loci, and evolutionary relationships among species. Ph.D. Thesis. Pennsylvania State Univ., 1984. P. 144-170.

Jollie M. Development of the head skeleton and pectoral girdle of salmon, with a note on the scales // Can. J. Zool. 1984. V. 62. P. 1757-1778.

Jollie M. A primer of bone names for the understanding of the actinopterygian head and pectoral girdle skeletons // Can. J. Zool. 1986. V. 64. P. 365-379.

Kang Y.S., Park E.H. Somatic chromosomes of the manchurian trout, *Brachymystax lenok* (Salmonidae) // Chromosome Information Serv. 1973. N 15. P. 10-11.

Kendall A.W.J., Behnke R.J. Salmonidae: development and relationship // Ontogeny and systematics of fishes / Eds H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W.J. Kendall, S.L. Richardson. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 1. Lawrence, Kansas: Allen Press, 1984. P. 142-149.

Kishino H., Hasegawa M. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea // J. Mol. Evol. 1989. V. 29. P. 170-179.

Kitano T., Matsuoka N., Saitou N. Phylogenetic relationship of the genus *Oncorhynchus* species inferred from nuclear and mitochondrial markers // Genes Genet. Syst. 1997. V. 72. P. 25-34.

Kumar S. PHYLTEST: a program for testing phylogenetic hypothesis. Version 2.0. Inst. Molec. Evol. Genet. Pennsylvania State Univ., 1996. 13 p.

Lansman R.A., Shade R.O., Shapira J.F., Avise J.C. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations III. Techniques and potential applications // J. Mol. Evol. 1981. V. 17. P. 214-226.

Lauder G.V., Liem K.F. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, 1980. P. 365-390.

Lauder G.V., Liem K.F. The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes // Bull. Mus. Comp. Zool. 1983. V. 150, N 3. P. 95-197.

Li S.-Ch. On a new subspecies of fresh-water trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, from Taipaishan, Shensi, China // Acta Zootaxonomica Sinica. 1966. V. 3, N 1. P. 92-94.

Lindsey C.C. Distinctions between the broad whitefish, *Coregonus nasus* and other North American whitefish // J. Fish. Res. Board Can. 1962. V. 19. P. 687-714.

Luo Y. Leuciscinae // Fauna Sinica. Osteichthys. Cypriniformes II / Ed.Y. Chen. Beijing: Science Press, 1998. P. 61-111.

MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

Margolis L., Moravec F. *Ramellogammarus vancouverensis* Bousfield (Amphipoda) as an intermediate host for salmonid parasites in British Columbia // Can. J. Zool. 1982. V. 60. P. 1100-1104.

McVeigh H.P., Davidson W.S. A salmonid phylogeny inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences // J. Fish Biol. 1991. V. 39 (Suppl. A). P. 277-282.

Mori T. On the fresh water fishes from the Yalu River, Korea, with descriptions of new species // J. Chosen Nat. Hist. Soc. 1928. N 6. P. 54-70.

Mori T. On the fresh water fishes from the Tumen River, Korea, with description of new species // J. Chosen Nat. Hist. Soc. 1930. N 11. P. 39-49.

Mori T. On the geographical distribution of Korean salmonoid fishes // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. 1935. V. 6, N 1. P. 1-9.

Mori T. Studies on the geographical distribution of freshwater fishes in Chosen // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. 1936. V. 6, N 7. P. 35-61.

Moritz C., Dowling T.E., Brown W.M. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1987. V. 18. P. 269-292.

Morrow J.E. Analysis of the dolly varden charr, *Salvelinus malma*, of northwestern North America and northeastern Siberia // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, 1980. P. 323-338.

Morton W.M., Miller R.R. Systematics position of the lake trout, *Salvelinus namaycush* // Copeia. 1954. N 2. P. 116-124.

Murakami M., Yamashita Y., Fujitani H. The complete sequence of mitochondrial genome from a gynogenetic triploid "ginbuna" (*Carassius auratus langsdorfi*) // Zool. Sci. 1998. V. 15. P. 335-337.

Nakano S. Diet differentiation in polymorphic *Brachymystax lenok* in streams of southern Primor'e, Russia // Ichthyol. Res. 1999. V. 46. P. 100-102.

Neff N.A., Smith G.R. Multivariate analysis of hybrid fishes // Syst. Zool. 1979. V. 28. P. 176-196.

Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979. V. 76. P. 5269-5273

Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 495 p.

Nei M. Relative efficiencies of different tree-making methods for molecular data // Phylogenetic analysis of DNA sequences. Oxford: Oxford Univ. Press, 1991. P. 90-128.

Neigel J.E., Avise J.C. Phylogenetic relationships of mitochondrial DNA under various demographic models of speciation // *Evolutionary Processes and Theory* / Eds Nevo E., Karlin S. New York: Academic Press, 1986. P. 515-534.

Norden C.R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // *J. Fish. Res. Board Can.* 1961. V. 18. P. 679-791.

Oakley T.H., Phillips R.B. Phylogeny of salmonine fishes based on growth hormone introns: Atlantic (*Salmo*) and Pacific (*Oncorhynchus*) salmon are not sister taxa // *Mol. Phylogenet. Evol.* 1999. V. 11. P. 381-393.

Ohno S.M., Muramoto J., Klein J., Atkin N.B. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish // *Cromosomes today*. 1968. V. 2. P. 139-147.

Ohno S.M. Evolution by gene duplication. Berlin — Heidelberg — N.Y.: Springer-Verlag, 1970. 225 p.

Oohara I., Sawano K., Okazaki T. Mitochondrial DNA sequence analysis of the masu salmon-phylogeny in the genus *Oncorhynchus* // *Mol. Phylogenet. Evol.* 1997. V. 7. P. 71-78.

Osinov A.G., Lebedev V.S. Genetic divergence and phylogeny of the Salmoninae based on allozyme data // *J. Fish Biol.* 2000. V. 57. P. 354-381.

Pallas P.S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. 2. Theil. St. Petersburg: Kaiserlichen Academie der Wissenschaften, 1773. 744 s.

Pallas P.S. Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. V. 3. Petropolis, Academia Scientiarum, 1814. 428 s.

Palva T.K., Palva E.T. Rapid isolation of animal mitochondrial DNA by alkaline extraction // *FEBS Lett.* 1985. V. 192. P. 267-270.

Park J.Y., Lee H.J., Kim W.J., Lee J.H., Min K.S. Mitochondrial cytochrome b sequence variation in Korean salmonids // *J. Fish. Biol.* 2000. V. 56. P. 1145-1154.

Phillips R.B., Pleyte K.A. Nuclear DNA and salmonid phylogenetics // *J. Fish Biol.* 1991. V. 39 (Suppl. A). P. 259-275.

Phillips R.B., Manley S.A., Daniels T.J. Systematics of the salmonid genus *Salvelinus* inferred from ribosomal DNA sequences // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. V. 51 (Suppl. 1). P. 198-204.

Phillips R.B., Sajdak S.L., Domanico M.J. Relationships among chars based on DNA sequences // *Nordic J. Fresh. Res.* 1995. V. 71. P. 378-391.

Phillips R.B., Oakley T.H. Phylogenetic relationships among the Salmoninae based on nuclear and mitochondrial DNA sequences // *Molecular systematics of fishes* / Eds Kocher T.D., Stepien C.A. San Diego: Acad. Press, 1997. P. 145-162.

Phillips R.P., Matsuoka M.P., Konon I., Reed K.M. Phylogenetic analysis of mitochondrial and nuclear sequences supports inclusion of *Acantholingua ohridana* in the genus *Salmo* // *Copeia*. 2000. N 2. P. 546-550.

Phillips R.B., Rab P. Chromosome evolution in the Salmonidae (Pisces): an update // *Biol. Rev.* 2001. V. 76. P. 1-25.

Potthoff T. Clearing and staining techniques // *Ontogeny and systematics of fishes* / Eds H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W.J. Kendall, S.L. Richardson. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 1. Lawrence, Kansas: Allen Press, 1984. P. 35-37.

Rab P., Liehman P. Chromosome study of the Danube salmon *Hucho hucho* (Pisces, Salmonidae) // *Folia Zool.* 1982. V. 31, N 2. P. 181-190.

Regan C.T. The systematic arrangement of the fishes of the family Salmonidae // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1914. V. 13 (Ser. 8), N 76. P. 405-408.

Reist J.D. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* 1985. V. 63. P. 1429-1439.

Rice W.R. Analyzing tables of statistical tests // *Evolution*. 1989. V. 43. P. 223-225.

Robinson M., Huchon D. RRTree: Relative-Rate Tests between groups of sequences on a phylogenetic tree // *Bioinformatics*. 2000. V. 16. P. 296-297.

Rohlf F.J. BIOM — a package of statistical programs to accompany the text *Biometry*. N.Y.: State Univ. of N.Y., 1987. 72 p.

Rohlf F. J. NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.70. N.Y.: Exter Publishing, Ltd. 1993.

Rosen D.E. Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides* // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1974. V. 153. P. 265-326.

Rosen D.E. An essay of Euteleostean classification // *Amer. Mus. Novitates*. 1985. N 2827. 57 p.

Rounsefell G.A. Relationships among North American salmonidae // *US Fish Wildl. Serv. Fishery Bull.* 1962. V. 62, N 209. P. 235-270.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* 1987. V. 4. P. 406-425.

Sakai H., Ito Y., Shedko S.V., Safronov S.N., Frolov S.V., Chereshev I.A., Jeon S.-R., Goto A. Genetic divergence and taxonomy of the northern Far East minnows, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* (Cyprinidae) // *Биоразнообразие рыб пресных вод бассейна реки Амур и сопредельных территорий: Первая Международ. науч. конф. (Хабаровск, 29-31 октября 2002 г.)*. Хабаровск, 2003. — В печати.

Sanford C.P.J. The phylogenetic relationships of salmonoid fishes // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.). 1990. V. 56, N 2. p. 145-153.

Sealy P.G., Southern E.M. Gel electrophoresis of DNA // Gel electrophoresis of nucleic acids. Oxford: IRL Press, 1982. P. 39-76.

Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish Biol. 1996. V. 49. P. 815-829.

Shedlock A.M., Parker J.D., Crispin D.A., Pietsch T.W., Burmer G.C. Evolution of the salmonid mitochondrial control region // Mol. Phylogen. Evol. 1992. V. 1. P. 179-192.

Simon R.S. Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Morphol. 1963. V. 112, N 1. P. 77-97.

Smith G.R., Stearley R.F. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // Fisheries. 1989. V. 14, N 1. P. 4-10.

Smith G.R. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // Syst. Biol. 1992. V. 41. P. 41-57.

Snoj A., Melkic E., Susnik S., Muhamedagic S., Dovic P. DNA phylogeny supports revised classification of *Salmothymus obtusirostris* // Biol. J. Linn. Soc. 2002. V. 77. P. 399-411.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. San Francisco: Freeman, 1981. 857 p.

Stearley R.F. Historical ecology of Salmoninae, with special reference to *Oncorhynchus* // Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes / Ed R.L. Mayden. Stanford: Stanford Univ. Press, 1992. P. 622-658.

Stearley R.F., Smith G.R. Phylogeny of the Pacific trouts and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Trans. Am. Fish. Soc. 1993. V. 122, N 1. P. 1-33.

Stokell G. The American lake char (*Cristivomer namaycush*) // Trans. Royal Soc. New Zealand. 1951. V. 79, N 2. P. 213-217.

Strauss R.E., Bookstein F.L. The truss: body form reconstruction in morphometrics // Syst. Zool. 1982. V. 31. P. 113-135.

Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova N.S., Kirilchik S.V., Griffiths D., Belikov S.I. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) as revealed by sequence analysis of mtDNA cytochrome b gene and control region // Archives Hydrobiologie. 2002. Spec. Issues. Advanc. Limnol. V. 57. P. 97-106.

Svardson G. Chromosome studies of Salmonidae // Rept. Swed. State Inst. Freshwater Fish. Res. Drottningholm. 1945. N 23. P. 1-151.

Swofford D.L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 1998. 128 p.

Taylor W.R., Van Dyke G.C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study // Cymbium. 1985. V. 9, N 2. P. 107-119.

Tchernavin V. Skulls of almon and trout // Salmon and Trout Magazine. 1937. V. 88. P. 235-242.

Tchernavin V. The origin of salmon // Salmon and Trout Magazine. 1939. V. 95. P. 120-140.

Tchernavin V. The feeding mechanisms of a deep sea fish, *Chauliodus sloani* Schneider // Ann. Rept. Br. Mus. (Nat. Hist.). 1953. 101 p.

Thomas W.K., Withler R.E., Beckenbach A.T. Mitochondrial DNA analysis of Pacific salmonid evolution // Can. J. Zool. 1986. V. 64. P. 1058-1064.

Thomas W.K., Beckenbach A.T. Variation in salmonid mitochondrial DNA: evolutionary constraints and mechanisms of substitution // J. Mol. Evol. 1989. V. 29. P. 233-245.

Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Research. 1994. V. 22. P. 4673-4680.

Thorpe J.E. Migration in salmonids, with special reference to juvenile movements in freshwater // Proceeding of the salmon and trout migratory behaviour symposium / Eds E.L. Brannon, E.O. Salo. Seattle: Univ. Washington, 1982. P. 86-97.

Thorpe J.E. Downstream movements of juvenile salmonids: a forward speculative view // Mechanisms of migration in fishes / Eds J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill. N.Y.: Plenum Publ., 1984. P. 387-396.

Thorpe J.E. Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids // Amer. Fish. Soc. Symp. 1987. V. 1. P. 244-252.

Utter F.M., Allendorf F.W., Hodgins H.O. Genetic variability and relationships in Pacific salmon and related trout based on protein variations // Syst. Zool. 1973. V. 22. P. 257-270.

Utter F.M., Aebersold P., Winnans G.A. Interpreting genetic variation detected by electrophoresis // Population genetics and fishery management / Ed. N. Ryman, F.M. Utter. Seattle: Univ. Wash. Press, 1987. P. 21-45.

Verspoor E., Hammar J. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // J. Fish Biol. 1991. V. 39 (Supl. A). P. 309-334.

Vladykov V.D. Taxonomic characters of the Eastern North America chars (*Salvelinus* and *Cristivomer*) // J. Fish. Res. Board Can. 1954. V. 11. P. 904-932.

Vladykov V.D. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. R. Soc. Can. Series 4, V. 1, Section 3. 1963. P. 459-504.

Vladykov V.D., Gruchy C.D. Comments on the nomenclature of some subgenera of Salmonidae // J. Fish. Res. Board Can. 1972. V. 29. P. 1631-1632.

Webb P.W. Form and function in fish swimming // Sci. Amer. 1984. V. 251. P. 72-82.

- Wilson A.C., Carlson S.S., White T.J. Biochemical evolution // Ann. Rev. Biochem. 1977. V. 46. P. 573-639.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and lake trout (*S. namaycush*) in Canadian Arctic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2652–2658.
- Wilson C.C., Bernatchez L. The ghost of hybrids past: fixation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // Molecular Ecology. 1998. V. 7. P. 127–132.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N. Phylogeographic origins of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in eastern North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. P. 2764-2775.
- Wilson M.V.H., Li G.-Q. Osteology and systematic position of the Eocene salmonid †*Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America // Zool. J. Linn. Soc. 1999. V. 125. P. 279–311.
- Yue P. Gobioninae // Fauna Sinica. Osteichthys. Cypriniformes II / Ed.Y. Chen. Beijing: Science Press, 1998. P. 232-388.