

УДК 597.553.2.575.21

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НИЖНЕАМУРСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS TUGARINAE* (SALMONIDAE: THYMALLINAE)

© 2024 г. П. Б. Михеев^{1, 2, *}

¹Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

²Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

*E-mail: pmikheev@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 20.03.2023 г.

Принята к публикации 22.03.2023 г.

Представлены результаты анализа морфологической изменчивости нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* — одного из пяти видов хариусовых рыб (Thymallinae), населяющих бассейн р. Амур. Проанализированы 16 выборок неполовозрелых особей одного размерного класса, собранных в разных частях ареала. По результатам дискриминантного анализа выявлена высокая степень морфологической обособленности хариусов разных рек: точность классификации рыб по местам их отлова в среднем составила 96%. При сравнении некоторых выборок был выявлен хиатус по значениям ряда морфологических признаков. С помощью метода кластерного анализа хариусы были классифицированы на группы, морфологические различия которых объяснимы разницей в условиях обитания. В отдельный кластер вошли рыбы рек эстуарной зоны Амура, где, несмотря на однотипность водоёмов и приуроченность их к одному, сравнительно небольшому району, хариусы были хорошо различимы по фенооблику. Хариусы, населяющие разные участки крупной реки, зачастую морфологически различались сильнее, чем изолированные друг от друга группы рыб малых рек. Выявлено увеличение либо смещение как в большую, так и в меньшую стороны пределов варьирования значений некоторых морфологических признаков, являющихся диагностическими для вида.

Ключевые слова: морфологические признаки, пластические признаки, меристические признаки, внутривидовая изменчивость, географическая изменчивость, хариусы Амура.

DOI: 10.31857/S0042875224010032, EDN: AIEIWU

Сравнительный морфологический анализ наряду с генетическими исследованиями является одним из важных инструментов в исследованиях популяционной структуры видов и незаменим при описании новых таксонов. Морфологические признаки являются интегральной характеристикой, которая объединяет функциональную информацию о связи фенотипа со средой и эволюционную информацию о степени дивергенции вида от других видов и предковой формы (Caillon et al., 2018).

Разнообразие хариусов рода *Thymallus* бассейна р. Амур всегда привлекало внимание учёных. В течение двух последних десятилетий было установлено, что в бассейне Амура обитают морфологически и генетически отличные друг от друга формы хариусов, степень различий между которыми достигает видового уровня (Антонов, 1995;

Шедько, 2001; Froufe et al., 2003; Книжин и др., 2007; Bogutskaya et al., 2008; Weiss et al., 2021). В пределах амурского бассейна выявлены множественные зоны симпатрии хариусов, в которых морфологически виды различаются в большей степени, чем их популяции, обитающие аллопатрически (Михеев, Мазникова, 2016; Mikheev et al., 2019; Weiss et al., 2019). Считается, что дивергенция амурских хариусов и их аллопатрическое видообразование происходили в миоцене (Weiss et al., 2019). Вторичный контакт хариусов в пределах амурского бассейна произошёл в результате перестройки речных бассейнов в плейстоцене (Ma et al., 2012), что также подтверждено на примере других видов рыб, в частности осетровых (Acipenseridae) (Koshelev, Ruban, 2022).

Нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 яв-

ляется одним из пяти видов хариусовых рыб (Thymallinae), населяющих бассейн Амура (Шедько, 2001; Книжин и др., 2007; Weiss et al., 2021). Согласно филогенетической реконструкции, выполненной по результатам изучения митохондриального генома, обособление нижеамурского хариуса от предковой ветви произошло порядка 12 млн лет назад (Ma et al., 2016). Морфологическая изменчивость вида в пределах ареала практически не освещена (Сафонов и др., 2003; Михеев, 2009в). Популяционная структура неизвестна. Принимая во внимание модификационную клинальную и экотопическую изменчивость хариусовых (Зиновьев, 2005), а также выявленную биологическую неоднородность вида в бассейне Амура (Михеев и др., 2012, 2013), анализ популяционных особенностей морфотипа нижеамурского хариуса представляет интерес и важен для оценки популяционной структуры вида. Это в свою очередь

является основой для разработки стратегии рациональной эксплуатации ресурсов и охраны вида, что особенно актуально в условиях возрастающего антропогенного пресса на экосистемы горных и полугорных рек бассейна Амура. Нижеамурский хариус — один из ключевых элементов ихтиоценов горных и предгорных рек этого бассейна, является важным объектом рыболовства и крайне чувствителен к перелову и деградации мест обитания (Михеев, 2010).

Цель работы — изучить морфологическую изменчивость нижеамурского хариуса в пределах ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 16 локациях бассейна нижнего Амура и р. Уссури в 2004–2008 гг. (рис. 1). Места сбора, число и размерный состав рыб проанализированных выборок нижеамур-

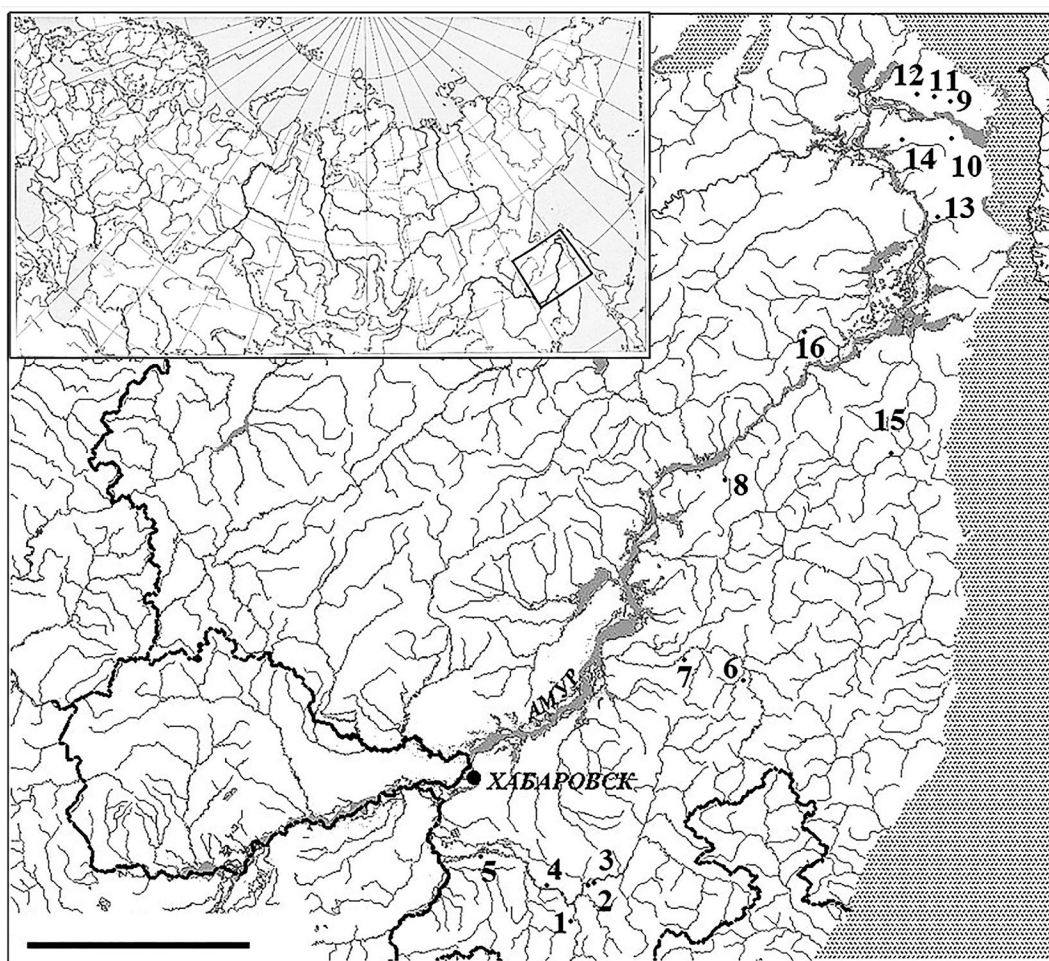


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Нумерация точек сбора (•) соответствует номерам выборок, указанным в табл. 1. Масштаб: 180 км.

Таблица 1. Места сбора, число и размерный состав рыб в выборках нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*, использованных для морфологического анализа

№	Река	Координаты		Длина тела по Смитту, мм*	Число рыб, экз.
		с.ш.	в.д.		
1	Большая Коломи	47°24'27.3"	136°01'34.1"	130.7 ± 3.38 (118.2–166.4)	20
2	Хор	47°41'22.3"	136°19'52.4"	135.8 ± 2.91 (119.4–165.2)	29
3	То же	47°41'44.7"	136°23'12.9"	97.0 ± 2.58 (86.4–119.4)	22
4	“_”	47°37'44.6"	135°55'03.2"	100.3 ± 1.57 (95.8–117.8)	25
5	“_”	47°50'08.4"	135°33'50.0"	96.8 ± 2.23 (88.3–113.2)	20
6	Ануй	48°59'09.7"	138°07'36.7"	150.1 ± 5.67 (117.0–178.0)	26
7	То же	49°14'59.6"	137°15'22.1"	149.6 ± 2.95 (121.9–178.8)	25
8	Мачтовая	50°36'34.6"	137°53'20.3"	132.5 ± 10.01 (105.0–161.5)	13
9	Нижняя Патха	53°06'28.3"	140°53'57.2"	144.2 ± 1.81 (132.0–161.2)	25
10	Таракановка	52°58'54.4"	140°48'17.3"	146.6 ± 3.77 (122.5–188.2)	31
11	Первая Вайда	53°12'34.6"	140°27'01.1"	131.7 ± 4.58 (116.7–160.2)	24
12	Лича	53°10'36.9"	140°39'25.2"	137.2 ± 8.07 (113.6–174.0)	18
13	Гера	52°32'23.2"	140°25'17.7"	152.9 ± 3.92 (115.5–181.8)	26
14	Акша	52°56'10.6"	140°20'50.3"	143.6 ± 2.21 (124.0–162.0)	23
15	Яй	51°13'14.1"	139°48'11.0"	144.6 ± 7.38 (109.0–177.3)	21
16	Лимури	51°40'07.3"	139°00'12.7"	155.0 ± 3.74 (140.3–188.0)	19

Примечание. *Среднее значение ± ошибка средней, в скобках – пределы варьирования.

ского хариуса представлены в табл. 1. Учитывая размерно-возрастную морфологическую изменчивость и половой диморфизм вида (Михеев, 2009а, 2009б), для сравнительного морфологического анализа использовали неполовозрелых рыб одного размерного класса.

При отлове хариусов применяли различные орудия лова: накидную сеть, мальковый невод, ставные и плавные сети, крючковые снасти. При сборе рыб их принадлежность к исследуемому таксону определяли по наиболее характерному признаку – рисунку спинного плавника (Книжин и др., 2007). Формы с типом окраски плавника, промежуточным между исследуемым видом и другими амурскими хариусами, отмечены не были.

После поимки рыб помещали в 4%-ный раствор формальдегида для фиксации и дальнейшей камеральной обработки. Измерения с точностью 0.1 мм проводил один оператор с использованием штангенциркуля. Промеры выполняли по схеме, представленной в работе Правдина (1966). Измерения пластических признаков вели от вер-

шины рыла. Были проанализированы 34 пластических и 13 меристических признаков: длина тела по Смитту (*FL*) и стандартная (*SL*), длина головы (*c*) и рыла (*ao*), диаметр глаза (*o*), заглазничное расстояние (*po*), высота головы у затылка (*ch*) и через глаз (*ch*), длина (*l_{mx}*) и ширина (*h_{mx}*) верхней челюсти, длина нижней челюсти (*l_{md}*), наибольшая (*H*) и наименьшая (*h*) высоты тела, длина хвостового стебля (*l_{pc}*), длина основания спинного плавника (*ID*), высота передней (*hD₁*) и задней (*hD₂*) частей спинного плавника, длина основания анального плавника (*IA*), высота анального плавника (*hA*), длина грудного (*IP*) и брюшного (*IV*) плавников; антедорсальное (*aD*), постдорсальное (*pD*), антевентральное (*aV*), антеанальное (*aA*), пекто-вентральное (*PV*) и вентроанальное (*VA*) расстояния; длина верхней (*lc₁*) и нижней (*lc₃*) лопастей хвостового плавника, длина средних лучей хвостового плавника (*lc₂*). Помимо этих признаков измеряли длину средней части головы (*lo*) – от конца рыла до края праеоперскулум, ширину лба (*io*) – по расстоянию между краями frontale в районе средней части орбиты, длину наибольшей жаберной ты-

чинки (*l.sp.*), длину жаберной дужки (*l.arc.br.*) и максимальную толщину тела (*w*).

Из меристических признаков подсчитывали число чешуй в боковой линии (*ll*), число неразветвлённых (D_1) и ветвистых (D_2) лучей в спинном плавнике, общее число лучей в спинном плавнике (D), число неразветвлённых (A_1) и ветвистых (A_2) лучей в анальном плавнике, общее число лучей в анальном плавнике (A), число лучей в грудном (P) и в брюшном (V) плавниках; число жаберных лучей (*r.br.*), жаберных тычинок (*sp.br.*), пилорических придатков (*pc*) и позвонков (*vert.*).

Признаки тела выражали в % *FL*, признаки головы — в % *c*. При подсчёте позвонков включены уростилярные позвонки. Промеры пластических и подсчёт меристических признаков вели на левой стороне тела.

Статистическое сравнение проводили по *t*-критерию Стьюдента с учётом поправки Бонферрони (Armstrong, 2014). Значения проверяли на нормальность распределения методом χ^2 . Значения признаков, которые не отвечали нормальности, были трансформированы логарифмически. Уровень значимости, при котором различия хариусов из выборок 1, 2 и 6–16 (табл. 1) считали достоверными, составил 0.0006. При сравнении хариусов р. Хор (выборки 3–5), анализ которых проводили отдельно из-за разницы в размерном составе рыб, критическое значение уровня значимости составило 0.0167.

Кроме того, для оценки близости исследуемых выборок использовали дискриминантный анализ с пошаговым включением признаков по статистике λ -распределения Уилкса (отношение дискриминанта матриц внутригрупповых дисперсий индексов к детерминанту матрицы всех индексов), что позволило оценить долю вклада индексов отдельных морфометрических показателей в общую дискриминацию. Графическое отображение результатов осуществляли методом канонического анализа в пространстве главных дискриминирующих корней, а также методами кластерного анализа (Дубров и др., 2003). Кластеризацию выполнили методом невзвешенного попарного среднего (Казанская, Компаниец, 2009). Статистическую обработку проводили с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение хариусов исследованных выборок по пластическим признакам выявило, что наи-

более изменчивыми являются высоты и толщина тела (H , h , w), длина парных плавников и лопастей хвостового плавника, а также некоторые признаки головы — её высота у затылка, ширина лба и длина жаберной дужки (табл. 2. Приложение). Число достоверных различий между исследованными выборками по этим признакам составило от 21 до 45 из 78 возможных пар сравнений. Наибольшее число достоверных различий между выборками отмечено по толщине тела. По некоторым пластическим признакам значимые различия не отмечены. К ним относится длина верхней челюсти, заглазничного отдела, постдорсальное и пектоцентрально-вентральное расстояние.

Изменчивость счётных признаков значительно ниже. По числу пилорических придатков и лучей в спинном плавнике достоверные различия отмечены только в одном случае. Больше всего достоверных различий выявлено по числу жаберных лучей (14) и жаберных тычинок (10). По числу лучей в брюшном плавнике и неветвистых лучей в спинном плавнике отмечено по 9 пар различий (Приложение). По счётным признакам хиатус не отмечен.

Наибольшее количество достоверных различий по морфологическим признакам наблюдается при сравнении рыб нижнего течения р. Анжуй и Таракановка (16 признаков), хариусов р. Большая Колома и Таракановка (14), рыб р. Гера и Лимури (13), Лимури и Таракановка (13). Минимальное число признаков, по которым отмечены достоверные различия, равно 1. Пары сравнений выборок, которые различаются только по одному признаку, следующие: Акша — Мачтовая, Акша — Нижняя Патха, Нижняя Патха — Первая Вайда, Таракановка — Яй, Яй — Хор, Анжуй (нижнее течение) — Мачтовая, а также пары сравнений между последней и р. Нижняя Патха, Первая Вайда, Яй, Большая Колома, Хор (Приложение).

В результате многофакторного разделения молоди хариусов исследованных водоёмов в функцию многомерной дискриминации было включено 42 признака из 47. Не были включены стандартная длина, длина основания спинного плавника, число чешуй в боковой линии, число мягких лучей в спинном плавнике, общее число лучей в анальном плавнике, число лучей в брюшном плавнике и число позвонков. Различия дисперсий 15 из 42 дискриминирующих параметров (λ -распределение Уилкса) достоверны во всех

Таблица 2. Пластические и меристические признаки нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* исследованных рек

Признак	Акса	Аной		Гера	Лимури	Лича	Мачтовая	Нижняя Патха	Первая Вайда	Таракановка	Яй	Большая Коломи	Хор
		нижнее течение	среднее течение										
В % FL													
SL	93.3 ± 0.22 90.3–95.1	94.2 ± 0.02 91.0–95.2	94.1 ± 0.28 91.2–95.6	93.8 ± 0.19 92.1–94.9	94.5 ± 0.26 92.3–95.4	93.8 ± 0.25 93.1–94.2	93.3 ± 0.34 92.9–93.6	93.9 ± 0.24 92.5–95.1	93.7 ± 0.25 91.8–94.6	93.8 ± 0.41 86.9–95.5	93.2 ± 0.31 92.2–94.3	93.6 ± 0.61 85.9–95.5	93.1 ± 0.22 91.8–94.6
c	20.1 ± 0.18 19.2–22.3	22.1 ± 0.18 20.4–24.5	20.7 ± 0.26 19.3–22.4	20.6 ± 0.15 19.3–22.4	20.8 ± 0.48 19.7–21.2	20.6 ± 0.27 19.3–21.3	21.5 ± 0.55 20.5–23.2	20.3 ± 0.18 19.8–21.3	21.4 ± 0.28 19.9–22.8	20.6 ± 0.18 19.3–22.6	21.5 ± 0.36 19.5–22.3	21.6 ± 0.29 20.5–22.3	22.3 ± 0.21 21.3–24.2
H	20.5 ± 0.31 17.8–22.2	20.8 ± 0.1 19.4–22.3	20.6 ± 0.28 18.6–23.4	19.5 ± 0.24 18.4–22.3	21.6 ± 0.23 20.4–22.1	22.6 ± 0.35 21.2–23.3	20.2 ± 0.31 19.4–21.1	20.6 ± 0.28 19.5–21.2	22.2 ± 0.45 20.6–25.4	20.3 ± 0.26 17.9–22.2	19.3 ± 0.53 17.5–22.4	22.3 ± 0.12 22.5–23.6	20.4 ± 0.18 19.5–22.6
h	7.3 ± 0.06 6.9–7.9	7.4 ± 0.05 6.7–7.8	7.3 ± 0.06 6.7–8.0	7.0 ± 0.06 6.4–7.5	7.4 ± 0.04 7.2–7.8	7.4 ± 0.07 7.1–7.8	7.2 ± 0.20 6.3–7.6	7.3 ± 0.05 6.8–7.8	7.5 ± 0.06 7.1–7.9	6.8 ± 0.07 5.9–7.5	6.9 ± 0.12 6.3–7.3	7.6 ± 0.06 7.2–8.1	7.2 ± 0.05 6.7–8.1
w	11.9 ± 0.10 10.8–12.7	13.0 ± 0.09 12.1–13.8	13.9 ± 0.14 12.7–15.3	10.6 ± 0.05 10.1–11.2	13.4 ± 0.14 12.2–14.7	13.7 ± 0.17 13.1–14.6	11.8 ± 0.27 11.1–12.8	13.5 ± 0.16 11.4–14.6	13.5 ± 0.25 12.4–15.6	11.6 ± 0.24 9.4–13.7	11.4 ± 0.14 10.8–11.9	13.2 ± 0.14 12.4–14.2	11.8 ± 0.13 10.9–13.6
aD	29.2 ± 0.28 28.1–31.2	30.2 ± 0.25 28.3–31.6	30.3 ± 0.25 27.6–31.2	29.3 ± 0.35 27.8–32.3	30.2 ± 0.22 29.7–32.2	30.5 ± 0.31 29.0–32.5	29.5 ± 0.33 28.5–30.8	30.7 ± 0.23 29.4–32.5	30.8 ± 0.26 29.4–31.3	30.4 ± 0.28 28.3–32.5	29.3 ± 0.44 27.7–30.9	29.8 ± 0.38 27.4–31.5	30.8 ± 0.25 26.5–32.2
aV	45.6 ± 0.38 42.6–48.7	46.7 ± 0.23 44.1–48.8	46.2 ± 0.23 44.1–47.4	45.1 ± 0.32 42.2–47.1	45.3 ± 0.24 43.2–47.4	45.4 ± 0.25 44.4–46.8	47.7 ± 0.64 45.6–49.4	45.4 ± 0.22 44.1–47.1	45.4 ± 0.36 44.4–48.7	45.8 ± 0.24 43.4–47.6	44.4 ± 0.46 43.1–46.3	47.7 ± 0.46 45.1–50.3	46.3 ± 0.34 43.4–50.6
aA	69.3 ± 0.35 68.4–72.4	70.6 ± 0.24 66.2–72.3	70.1 ± 0.47 65.6–73.4	69.1 ± 0.34 67.7–73.2	69.1 ± 0.33 67.4–71.6	69.1 ± 0.33 68.4–71.6	69.4 ± 0.41 67.5–70.8	69.3 ± 0.33 67.4–71.6	68.2 ± 0.33 66.4–70.3	69.3 ± 0.34 65.5–73.6	68.6 ± 0.84 65.7–72.6	70.7 ± 0.41 66.1–72.6	69.7 ± 0.36 66.7–73.7
pV	27.7 ± 0.36 25.7–30.4	27.6 ± 0.37 24.3–29.7	28.7 ± 0.22 24.7–30.1	27.3 ± 0.27 24.7–29.1	27.7 ± 0.23 26.7–28.1	28.8 ± 0.24 27.7–29.3	27.4 ± 0.39 26.3–28.4	27.7 ± 0.23 25.6–29.3	27.6 ± 0.44 25.1–31.3	27.7 ± 0.39 25.7–31.3	26.4 ± 0.55 24.6–29.1	28.6 ± 0.44 25.1–30.3	27.7 ± 0.33 25.4–31.3
V/A	26.3 ± 0.26 25.6–28.4	26.4 ± 0.26 24.4–27.4	26.6 ± 0.23 25.4–29.7	25.6 ± 0.31 21.7–28.6	26.3 ± 0.31 24.6–28.3	26.7 ± 0.46 24.3–29.1	25.6 ± 0.4 24.7–26.3	25.4 ± 0.22 23.1–26.6	25.7 ± 0.23 24.7–27.1	26.4 ± 0.26 24.3–29.3	26.6 ± 0.61 23.3–28.4	26.3 ± 0.31 24.6–28.7	25.6 ± 0.26 23.7–28.8
ID	28.6 ± 0.24 26.4–30.2	27.4 ± 0.36 24.7–29.3	27.1 ± 0.27 24.7–29.2	28.3 ± 0.30 25.0–32.4	27.0 ± 0.34 25.0–29.3	29.0 ± 0.41 27.4–32.2	27.3 ± 0.31 26.3–28.4	28.3 ± 0.21 26.3–29.1	27.3 ± 0.44 25.3–31.4	28.8 ± 0.22 26.6–30.1	27.2 ± 0.73 24.4–30.2	28.1 ± 0.33 25.5–30.3	27.4 ± 0.23 23.8–30.3

Таблица 2. Продолжение

pD	$\frac{38.3 \pm 0.24}{35.8-40.3}$	$\frac{38.4 \pm 0.26}{36.4-40.6}$	$\frac{38.2 \pm 0.33}{36.4-41.3}$	$\frac{38.3 \pm 0.14}{36.3-40.4}$	$\frac{39.0 \pm 0.34}{36.3-40.5}$	$\frac{37.1 \pm 0.42}{36.5-40.2}$	$\frac{38.3 \pm 0.54}{37.6-40.4}$	$\frac{38.0 \pm 0.31}{37.5-41.8}$	$\frac{38.3 \pm 0.41}{36.1-41.5}$	$\frac{38.8 \pm 0.24}{34.2-39.6}$	$\frac{38.4 \pm 0.58}{36.2-40.0}$	$\frac{38.4 \pm 0.36}{36.3-40.7}$	$\frac{38.6 \pm 0.37}{35.8-41.9}$
IA	$\frac{9.3 \pm 0.24}{8.8-11.4}$	$\frac{9.3 \pm 0.14}{8.7-10.7}$	$\frac{9.9 \pm 0.16}{8.7-10.4}$	$\frac{9.7 \pm 0.19}{8.3-10.4}$	$\frac{10.3 \pm 0.14}{9.6-10.7}$	$\frac{9.7 \pm 0.29}{8.7-10.9}$	$\frac{10.6 \pm 0.34}{8.6-11.4}$	$\frac{9.6 \pm 0.25}{8.6-10.7}$	$\frac{9.6 \pm 0.26}{8.7-11.9}$	$\frac{9.7 \pm 0.14}{7.6-10.7}$	$\frac{9.7 \pm 0.26}{8.6-10.7}$	$\frac{9.6 \pm 0.11}{8.8-10.2}$	$\frac{9.2 \pm 0.15}{7.3-10.5}$
lpc	$\frac{16.5 \pm 0.26}{15.3-18.5}$	$\frac{16.8 \pm 0.23}{15.7-18.9}$	$\frac{16.4 \pm 0.26}{15.4-18.8}$	$\frac{17.3 \pm 0.14}{16.6-17.8}$	$\frac{16.9 \pm 0.24}{15.8-18.2}$	$\frac{16.4 \pm 0.26}{15.2-18.3}$	$\frac{16.4 \pm 0.48}{15.2-17.6}$	$\frac{17.7 \pm 0.26}{15.9-18.8}$	$\frac{17.5 \pm 0.26}{16.7-19.9}$	$\frac{15.7 \pm 0.15}{14.7-16.5}$	$\frac{16.9 \pm 0.48}{14.5-17.4}$	$\frac{17.5 \pm 0.16}{16.7-18.9}$	$\frac{16.6 \pm 0.25}{15.5-17.2}$
hD_1	$\frac{14.7 \pm 0.26}{12.7-15.4}$	$\frac{15.9 \pm 0.16}{13.7-16.9}$	$\frac{13.6 \pm 0.27}{11.7-15.9}$	$\frac{13.7 \pm 0.25}{12.6-15.4}$	$\frac{14.7 \pm 0.19}{13.6-15.5}$	$\frac{14.6 \pm 0.27}{13.6-15.7}$	$\frac{14.6 \pm 0.34}{13.7-15.9}$	$\frac{14.6 \pm 0.25}{12.6-15.4}$	$\frac{14.9 \pm 0.15}{13.6-15.4}$	$\frac{13.6 \pm 0.25}{11.6-15.4}$	$\frac{14.7 \pm 0.46}{13.7-16.8}$	$\frac{14.6 \pm 0.37}{13.2-16.1}$	$\frac{14.5 \pm 0.26}{12.1-16.3}$
hD_2	$\frac{13.1 \pm 0.33}{10.2-15.1}$	$\frac{13.5 \pm 0.36}{10.3-16.1}$	$\frac{12.3 \pm 0.43}{9.4-16.4}$	$\frac{12.6 \pm 0.31}{10.3-15.2}$	$\frac{15.5 \pm 0.31}{12.3-19.6}$	$\frac{12.1 \pm 0.65}{10.3-15.4}$	$\frac{12.6 \pm 0.61}{10.2-14.5}$	$\frac{13.4 \pm 0.33}{11.6-15.2}$	$\frac{13.4 \pm 0.33}{11.5-16.2}$	$\frac{12.6 \pm 0.24}{9.6-15.1}$	$\frac{13.5 \pm 0.86}{11.2-17.2}$	$\frac{13.4 \pm 0.34}{11.6-15.3}$	$\frac{12.2 \pm 0.33}{9.1-15.5}$
hA	$\frac{13.8 \pm 0.13}{12.5-14.5}$	$\frac{13.6 \pm 0.12}{11.6-14.4}$	$\frac{12.5 \pm 0.11}{10.3-13.6}$	$\frac{12.5 \pm 0.13}{11.4-14.5}$	$\frac{12.6 \pm 0.12}{11.3-13.1}$	$\frac{12.8 \pm 0.29}{12.5-14.6}$	$\frac{13.7 \pm 0.42}{12.6-14.4}$	$\frac{13.3 \pm 0.16}{12.4-14.5}$	$\frac{13.4 \pm 0.26}{12.8-15.2}$	$\frac{12.6 \pm 0.14}{11.6-14.4}$	$\frac{12.3 \pm 0.25}{11.6-13.4}$	$\frac{12.6 \pm 0.13}{12.6-13.4}$	$\frac{13.6 \pm 0.13}{12.6-15.1}$
IP	$\frac{15.9 \pm 0.14}{14.5-16.9}$	$\frac{17.1 \pm 0.12}{15.8-18.2}$	$\frac{15.9 \pm 0.15}{14.7-17.7}$	$\frac{14.3 \pm 0.11}{13.2-15.2}$	$\frac{16.0 \pm 0.11}{15.3-17.0}$	$\frac{15.4 \pm 0.16}{14.7-16.5}$	$\frac{16.6 \pm 0.37}{15.5-18.0}$	$\frac{15.8 \pm 0.16}{14.1-17.7}$	$\frac{16.0 \pm 0.15}{15.0-16.8}$	$\frac{15.6 \pm 0.12}{14.2-16.6}$	$\frac{16.0 \pm 0.21}{14.7-16.7}$	$\frac{16.3 \pm 0.13}{15.3-17.0}$	$\frac{16.5 \pm 0.12}{15.0-17.5}$
IV	$\frac{15.8 \pm 0.12}{14.7-16.8}$	$\frac{16.9 \pm 0.16}{15.3-18.4}$	$\frac{15.4 \pm 0.20}{13.3-17.7}$	$\frac{14.1 \pm 0.12}{13.1-15.2}$	$\frac{16.4 \pm 0.19}{15.0-17.8}$	$\frac{15.0 \pm 0.21}{14.1-16.1}$	$\frac{16.4 \pm 0.17}{16.0-17.1}$	$\frac{15.9 \pm 0.21}{14.4-17.7}$	$\frac{15.7 \pm 0.24}{14.4-17.8}$	$\frac{15.3 \pm 0.12}{14.0-16.8}$	$\frac{15.7 \pm 0.98}{15.0-16.8}$	$\frac{16.0 \pm 0.18}{15.1-17.4}$	$\frac{15.8 \pm 0.15}{14.7-17.5}$
lc_1	$\frac{17.8 \pm 0.23}{14.4-19.5}$	$\frac{19.6 \pm 0.12}{18.4-20.6}$	$\frac{17.1 \pm 0.26}{16.8-19.7}$	$\frac{17.9 \pm 0.27}{14.7-18.9}$	$\frac{18.4 \pm 0.26}{17.1-20.3}$	$\frac{17.4 \pm 0.26}{15.8-18.5}$	$\frac{18.4 \pm 0.46}{17.6-20.5}$	$\frac{18.1 \pm 0.23}{16.0-19.3}$	$\frac{17.6 \pm 0.24}{16.6-19.4}$	$\frac{17.4 \pm 0.26}{15.8-19.6}$	$\frac{18.4 \pm 0.36}{17.3-20.6}$	$\frac{18.7 \pm 0.29}{18.6-20.2}$	$\frac{19.2 \pm 0.26}{17.4-21.6}$
lc_2	$\frac{7.1 \pm 0.14}{5.9-8.5}$	$\frac{6.8 \pm 0.12}{5.7-8.3}$	$\frac{6.4 \pm 0.13}{5.5-7.8}$	$\frac{6.8 \pm 0.13}{6.1-8.5}$	$\frac{6.4 \pm 0.08}{5.6-6.9}$	$\frac{7.5 \pm 0.23}{6.5-8.9}$	$\frac{7.1 \pm 0.33}{6.1-8.1}$	$\frac{7.0 \pm 0.13}{6.0-8.4}$	$\frac{7.4 \pm 0.17}{6.4-8.5}$	$\frac{6.7 \pm 0.13}{5.3-8.1}$	$\frac{7.0 \pm 0.22}{6.2-7.8}$	$\frac{6.9 \pm 0.10}{6.3-7.4}$	$\frac{6.9 \pm 0.19}{5.7-9.4}$
lc_3	$\frac{18.3 \pm 0.21}{17.3-20.2}$	$\frac{20.4 \pm 0.26}{17.3-22.1}$	$\frac{18.4 \pm 0.12}{17.6-19.3}$	$\frac{17.4 \pm 0.36}{14.3-18.1}$	$\frac{19.0 \pm 0.26}{18.5-20.4}$	$\frac{17.4 \pm 0.26}{16.4-18.3}$	$\frac{19.4 \pm 0.46}{18.0-20.1}$	$\frac{18.4 \pm 0.20}{17.2-20.3}$	$\frac{17.0 \pm 0.24}{16.8-18.9}$	$\frac{17.7 \pm 0.26}{16.4-19.6}$	$\frac{19.4 \pm 0.25}{18.8-20.6}$	$\frac{19.4 \pm 0.26}{18.3-21.1}$	$\frac{19.4 \pm 0.26}{18.8-21.2}$
B % c													
Io	$\frac{74.5 \pm 0.44}{70.6-78.4}$	$\frac{74.6 \pm 0.44}{67.2-78.3}$	$\frac{73.5 \pm 0.25}{71.2-75.2}$	$\frac{74.4 \pm 0.56}{69.6-78.3}$	$\frac{75.0 \pm 0.43}{72.1-79.2}$	$\frac{74.5 \pm 0.73}{71.2-78.1}$	$\frac{74.2 \pm 0.83}{72.2-77.2}$	$\frac{73.3 \pm 0.32}{71.1-75.6}$	$\frac{74.1 \pm 0.73}{71.3-80.8}$	$\frac{74.2 \pm 0.30}{71.0-77.3}$	$\frac{73.5 \pm 0.73}{70.5-76.1}$	$\frac{75.3 \pm 0.53}{71.4-79.6}$	$\frac{75.0 \pm 0.46}{69.3-79.4}$

Таблица 2. Продолжение

<i>ao</i>	$\frac{26.6 \pm 0.33}{24.5-29.6}$	$\frac{27.1 \pm 0.26}{25.3-29.3}$	$\frac{27.6 \pm 0.35}{24.6-31.3}$	$\frac{26.0 \pm 0.34}{23.1-30.1}$	$\frac{27.1 \pm 0.31}{24.1-29.1}$	$\frac{27.5 \pm 0.53}{25.4-30.5}$	$\frac{27.4 \pm 0.36}{26.7-28.6}$	$\frac{26.4 \pm 0.32}{24.2-29.5}$	$\frac{28.6 \pm 0.73}{24.5-35.8}$	$\frac{26.2 \pm 0.41}{20.5-29.2}$	$\frac{26.6 \pm 0.64}{24.5-29.1}$	$\frac{27.2 \pm 0.42}{23.2-29.6}$	$\frac{26.4 \pm 0.32}{23.2-29.3}$
<i>po</i>	$\frac{47.8 \pm 0.46}{45.5-51.6}$	$\frac{47.1 \pm 0.36}{45.6-49.2}$	$\frac{48.6 \pm 0.34}{45.9-52.4}$	$\frac{46.7 \pm 0.59}{40.6-50.7}$	$\frac{45.9 \pm 0.24}{43.6-47.4}$	$\frac{47.7 \pm 0.79}{43.6-49.4}$	$\frac{45.9 \pm 0.79}{43.7-47.5}$	$\frac{47.9 \pm 0.44}{44.5-51.4}$	$\frac{47.1 \pm 0.46}{44.1-49.3}$	$\frac{46.1 \pm 0.32}{42.3-49.1}$	$\frac{47.1 \pm 0.56}{44.6-49.3}$	$\frac{46.0 \pm 0.50}{41.1-48.2}$	$\frac{45.4 \pm 0.43}{42.5-49.8}$
<i>lmx</i>	$\frac{31.3 \pm 0.47}{26.6-34.3}$	$\frac{31.4 \pm 0.26}{28.9-33.1}$	$\frac{31.7 \pm 0.43}{27.6-34.3}$	$\frac{31.4 \pm 0.25}{30.3-32.1}$	$\frac{31.4 \pm 0.12}{30.6-33.1}$	$\frac{31.0 \pm 0.51}{28.4-34.6}$	$\frac{32.3 \pm 0.41}{30.2-33.1}$	$\frac{31.0 \pm 0.31}{28.2-33.2}$	$\frac{31.2 \pm 0.42}{29.2-34.1}$	$\frac{32.1 \pm 0.21}{29.2-34.1}$	$\frac{31.0 \pm 0.40}{29.1-32.1}$	$\frac{32.1 \pm 0.52}{29.3-35.3}$	$\frac{32.3 \pm 0.31}{29.0-36.0}$
<i>hmx</i>	$\frac{9.8 \pm 0.14}{8.8-11.0}$	$\frac{10.1 \pm 0.14}{8.9-11.9}$	$\frac{10.2 \pm 0.12}{8.9-11.4}$	$\frac{10.0 \pm 0.04}{9.7-10.4}$	$\frac{9.4 \pm 0.12}{8.4-10.2}$	$\frac{9.7 \pm 0.23}{8.5-11.0}$	$\frac{9.9 \pm 0.47}{7.9-11.2}$	$\frac{9.7 \pm 0.17}{7.4-10.8}$	$\frac{10.4 \pm 0.20}{9.6-11.8}$	$\frac{10.0 \pm 0.10}{9.1-11.1}$	$\frac{9.6 \pm 0.25}{8.5-10.5}$	$\frac{9.7 \pm 0.17}{8.8-10.9}$	$\frac{9.6 \pm 0.14}{7.9-12.0}$
<i>lmd</i>	$\frac{52.1 \pm 0.52}{49.3-58.1}$	$\frac{51.2 \pm 0.40}{47.3-54.3}$	$\frac{52.0 \pm 0.31}{49.3-55.3}$	$\frac{51.4 \pm 0.42}{47.1-54.3}$	$\frac{52.5 \pm 0.41}{49.2-55.1}$	$\frac{52.3 \pm 0.83}{48.0-57.1}$	$\frac{51.1 \pm 0.62}{49.1-53.2}$	$\frac{51.3 \pm 0.31}{48.2-54.1}$	$\frac{51.5 \pm 0.62}{49.1-56.3}$	$\frac{53.1 \pm 0.42}{49.1-59.5}$	$\frac{51.1 \pm 0.62}{50.2-55.1}$	$\frac{51.3 \pm 0.41}{47.5-54.3}$	$\frac{51.1 \pm 0.43}{45.5-55.1}$
<i>o</i>	$\frac{30.2 \pm 0.41}{27.2-33.3}$	$\frac{31.3 \pm 0.22}{29.1-34.3}$	$\frac{31.3 \pm 0.42}{28.1-36.2}$	$\frac{30.4 \pm 0.45}{26.6-34.3}$	$\frac{32.1 \pm 0.38}{29.8-35.3}$	$\frac{30.2 \pm 0.81}{25.1-34.3}$	$\frac{32.4 \pm 0.44}{31.4-34.2}$	$\frac{30.0 \pm 0.42}{26.0-32.3}$	$\frac{31.3 \pm 0.51}{27.3-34.0}$	$\frac{31.0 \pm 0.33}{27.1-35.5}$	$\frac{31.5 \pm 0.53}{28.1-33.2}$	$\frac{31.6 \pm 0.33}{28.1-32.1}$	$\frac{32.3 \pm 0.32}{30.5-35.3}$
<i>io</i>	$\frac{27.2 \pm 0.32}{24.6-30.4}$	$\frac{26.5 \pm 0.24}{23.1-28.3}$	$\frac{27.3 \pm 0.21}{25.6-30.5}$	$\frac{25.3 \pm 0.21}{23.5-27.6}$	$\frac{27.1 \pm 0.32}{25.5-30.9}$	$\frac{27.5 \pm 0.42}{25.1-30.2}$	$\frac{25.8 \pm 0.91}{22.5-29.8}$	$\frac{27.6 \pm 0.24}{25.5-28.8}$	$\frac{27.0 \pm 0.46}{24.4-29.8}$	$\frac{26.4 \pm 0.39}{23.3-30.9}$	$\frac{24.8 \pm 0.59}{23.1-27.6}$	$\frac{26.4 \pm 0.45}{23.9-28.3}$	$\frac{24.4 \pm 0.49}{21.6-30.1}$
<i>ch</i>	$\frac{72.5 \pm 0.64}{68.6-77.4}$	$\frac{71.4 \pm 0.46}{68.4-74.1}$	$\frac{76.6 \pm 0.83}{69.1-85.9}$	$\frac{71.0 \pm 0.94}{61.4-79.1}$	$\frac{72.5 \pm 0.53}{67.4-75.6}$	$\frac{76.7 \pm 0.98}{70.6-79.1}$	$\frac{72.4 \pm 19.9}{65.4-77.6}$	$\frac{72.4 \pm 0.59}{68.6-76.4}$	$\frac{74.4 \pm 0.94}{70.1-81.8}$	$\frac{71.4 \pm 0.76}{61.1-77.3}$	$\frac{67.5 \pm 0.64}{64.4-70.9}$	$\frac{81.8 \pm 1.35}{74.4-88.6}$	$\frac{71.4 \pm 0.89}{64.4-81.4}$
<i>ch</i>	$\frac{52.5 \pm 0.63}{47.3-56.4}$	$\frac{53.9 \pm 0.55}{46.4-58.6}$	$\frac{54.8 \pm 0.79}{49.5-62.2}$	$\frac{51.5 \pm 0.52}{47.1-57.3}$	$\frac{50.4 \pm 0.45}{47.2-55.1}$	$\frac{52.5 \pm 0.73}{49.1-57.3}$	$\frac{53.3 \pm 0.81}{50.5-56.4}$	$\frac{51.6 \pm 0.53}{48.4-55.2}$	$\frac{53.8 \pm 0.73}{48.4-58.6}$	$\frac{50.2 \pm 0.41}{45.6-53.4}$	$\frac{49.4 \pm 1.16}{47.2-56.3}$	$\frac{58.1 \pm 1.36}{51.3-65.1}$	$\frac{52.4 \pm 0.72}{45.8-63.9}$
<i>l.sp.</i>	$\frac{9.6 \pm 0.22}{7.5-11.4}$	$\frac{10.3 \pm 0.19}{8.3-11.7}$	$\frac{9.6 \pm 0.29}{6.3-12.7}$	$\frac{9.5 \pm 0.17}{7.8-11.0}$	$\frac{11.1 \pm 0.19}{9.8-13.0}$	$\frac{8.8 \pm 0.29}{7.1-10.0}$	$\frac{9.9 \pm 0.43}{8.7-11.3}$	$\frac{9.6 \pm 0.22}{7.2-11.1}$	$\frac{9.7 \pm 0.31}{7.9-12.0}$	$\frac{10.2 \pm 0.20}{8.3-13.2}$	$\frac{9.0 \pm 0.55}{6.7-11.0}$	$\frac{9.4 \pm 0.27}{7.9-11.9}$	$\frac{10.1 \pm 0.21}{7.1-12.0}$
<i>l.arc.br.</i>	$\frac{66.1 \pm 0.71}{60.8-71.8}$	$\frac{63.9 \pm 0.83}{55.2-72.1}$	$\frac{66.1 \pm 0.86}{57.8-72.4}$	$\frac{67.4 \pm 0.25}{65.8-69.6}$	$\frac{69.2 \pm 0.71}{62.9-75.4}$	$\frac{65.5 \pm 1.22}{59.8-73.4}$	$\frac{68.4 \pm 1.54}{62.8-73.4}$	$\frac{63.8 \pm 0.74}{57.4-68.1}$	$\frac{66.6 \pm 1.24}{61.8-77.8}$	$\frac{61.4 \pm 0.96}{50.1-71.6}$	$\frac{60.1 \pm 1.51}{54.8-65.1}$	$\frac{72.1 \pm 1.21}{64.8-78.2}$	$\frac{65.4 \pm 0.81}{59.8-75.5}$
Меристические признаки													
<i>sp.br.</i>	$\frac{17.8 \pm 0.18}{16-19}$	$\frac{17.8 \pm 0.18}{17-20}$	$\frac{17.7 \pm 0.23}{16-20}$	$\frac{15.6 \pm 0.24}{13-18}$	$\frac{16.9 \pm 0.20}{15-18}$	$\frac{17.2 \pm 0.37}{15-20}$	$\frac{17.3 \pm 0.33}{16-18}$	$\frac{17.5 \pm 0.23}{16-20}$	$\frac{17.1 \pm 0.42}{15-20}$	$\frac{16.7 \pm 0.17}{15-19}$	$\frac{17.4 \pm 0.53}{16-20}$	$\frac{16.9 \pm 0.31}{14-18}$	$\frac{17.2 \pm 0.19}{16-19}$

Таблица 2. Окончание

<i>r.br.</i>	10.4 ± 0.15 9–12	10.3 ± 0.15 9–12	10.7 ± 0.14 9–12	9.9 ± 0.20 9–11	9.9 ± 0.12 9–11	9.4 ± 0.24 8–11	10.8 ± 0.40 10–12	9.8 ± 0.19 8–11	9.3 ± 0.22 8–11	9.1 ± 0.16 8–11	9.8 ± 0.37 8–11	9.7 ± 0.19 9–11	9.9 ± 0.16 9–11
<i>ll</i>	82.2 ± 0.73 76–88	81.5 ± 0.56 77–89	80.5 ± 0.57 75–85	82.4 ± 0.92 73–96	79.1 ± 0.87 71–86	81.4 ± 0.67 77–86	82.3 ± 1.84 76–88	81.9 ± 0.69 75–88	81.0 ± 1.10 74–90	82.0 ± 0.49 76–88	82.0 ± 1.25 79–89	79.6 ± 0.92 75–89	79.7 ± 0.61 73–87
<i>D₁</i>	9.8 ± 0.15 9–11	9.2 ± 0.21 8–12	8.8 ± 0.19 7–10	8.1 ± 0.57 4–15	8.8 ± 0.21 7–11	10.2 ± 0.30 9–12	9.2 ± 0.17 9–10	9.8 ± 0.26 8–13	9.7 ± 0.27 8–11	10.5 ± 0.32 8–15	10.5 ± 0.19 10–11	9.3 ± 0.23 8–11	9.7 ± 0.19 8–11
<i>D₂</i>	14.2 ± 0.20 13–16	15.0 ± 0.16 14–17	15.5 ± 0.19 14–18	15.9 ± 0.61 9–22	14.9 ± 0.22 13–17	14.3 ± 0.29 12–16	15.2 ± 0.31 14–16	15.1 ± 0.25 12–17	14.9 ± 0.35 12–17	13.5 ± 0.32 9–17	14.6 ± 0.38 13–16	14.7 ± 0.19 14–16	14.7 ± 0.22 12–18
<i>D</i>	24.0 ± 0.19 23–26	24.2 ± 0.19 23–26	24.3 ± 0.15 23–26	24.0 ± 0.16 22–26	23.7 ± 0.23 22–26	24.5 ± 0.22 23–26	24.3 ± 0.42 23–26	24.9 ± 0.20 23–27	24.6 ± 0.20 23–26	24.0 ± 0.21 22–26	25.1 ± 0.30 24–26	23.9 ± 0.21 22–25	24.5 ± 0.16 23–26
<i>A₁</i>	2.8 ± 0.10 2–4	3.2 ± 0.08 3–4	3.0 ± 0.10 2–4	2.8 ± 0.08 2–3	2.9 ± 0.07 2–3	2.9 ± 0.14 2–4	3.2 ± 0.17 3–4	3.0 ± 0.09 2–4	2.9 ± 0.07 2–3	2.6 ± 0.09 2–3	3.3 ± 0.16 3–4	3.3 ± 0.12 3–4	3.1 ± 0.07 3–4
<i>A₂</i>	9.3 ± 0.13 9–11	8.9 ± 0.06 8–9	9.2 ± 0.14 8–11	9.2 ± 0.11 8–10	9.4 ± 0.11 9–10	9.3 ± 0.24 8–11	9.3 ± 0.21 9–10	9.2 ± 0.13 8–10	8.9 ± 0.16 8–10	8.9 ± 0.11 7–10	9.3 ± 0.16 9–10	9.1 ± 0.13 8–10	9.1 ± 0.10 8–10
<i>A</i>	12.2 ± 0.11 11–13	12.1 ± 0.12 11–13	12.2 ± 0.14 11–14	11.9 ± 0.12 11–13	12.3 ± 0.10 12–13	12.2 ± 0.30 11–15	12.5 ± 0.22 12–13	12.1 ± 0.14 11–13	11.9 ± 0.14 11–13	11.5 ± 0.12 10–12	12.5 ± 0.27 12–14	12.4 ± 0.19 11–14	12.3 ± 0.09 11–13
<i>P</i>	14.8 ± 0.18 14–17	14.7 ± 0.12 13–16	14.9 ± 0.14 13–16	14.7 ± 0.12 14–16	14.4 ± 0.18 13–15	14.8 ± 0.23 14–16	15.3 ± 0.33 14–16	14.7 ± 0.17 13–16	14.9 ± 0.22 14–17	14.5 ± 0.15 13–16	14.3 ± 0.16 14–15	15.1 ± 0.15 14–16	14.7 ± 0.11 14–16
<i>V</i>	10.8 ± 0.13 10–12	10.8 ± 0.09 10–12	10.8 ± 0.07 10–11	10.7 ± 0.10 10–12	10.9 ± 0.11 10–12	10.7 ± 0.17 10–12	10.8 ± 0.17 10–11	10.9 ± 0.10 10–12	13.4 ± 0.61 11–17	10.7 ± 0.09 10–12	10.5 ± 0.19 10–11	11.0 ± 0.10 10–12	10.7 ± 0.09 10–12
<i>vert.</i>	56.7 ± 0.24 55–59	57.2 ± 0.19 55–59	57.2 ± 0.20 55–59	57.2 ± 0.27 54–61	57.3 ± 0.38 54–60	57.0 ± 0.38 55–59	57.2 ± 0.48 56–59	57.0 ± 0.20 55–59	57.6 ± 0.27 56–59	57.0 ± 0.22 54–59	57.6 ± 0.42 56–60	57.1 ± 0.26 56–59	57.5 ± 0.18 55–59
<i>pc</i>	14.0 ± 0.34 12–16	13.8 ± 0.32 11–17	13.8 ± 0.40 10–18	12.9 ± 0.30 11–17	13.6 ± 0.35 11–16	14.5 ± 0.40 12–17	13.8 ± 0.60 12–16	15.2 ± 0.41 13–18	14.5 ± 0.58 12–17	14.3 ± 0.36 10–20	12.8 ± 0.98 10–17	13.6 ± 0.40 12–17	13.8 ± 0.31 10–16

Примечание. Над чертой – среднее значение $\pm$ ошибка средней, под чертой – пределы варьирования признака. Обозначения признаков см. в рубрике “Материал и методика”.

Таблица 3. Морфологические признаки, проявившие наибольший вклад в функцию дискриминации

Признак	λ Уилкса	Уровень значимости (p)
Толщина тела	0.000207	0
Наибольшая высота тела	0.000180	0
Длина средних лучей хвостового плавника	0.000143	0.000049
Наибольшая высота анального плавника	0.000148	0.000005
Длина головы	0.000144	0.000027
Наименьшая высота тела	0.000138	0.000449
Высота задней части спинного плавника	0.000145	0.000020
Ширина лба	0.000216	0.000052
Число жаберных лучей	0.000138	0.000385
Длина нижней лопасти хвостового плавника	0.000139	0.000298
Длина жаберной дуги	0.000138	0.000412
Длина основания анального плавника	0.000139	0.000325
Антевентральное расстояние	0.000210	0.000501
Длина наибольшей жаберной тычинки	0.000138	0.000409
Ширина верхней челюсти	0.000137	0.000771

парах сравнения. Заметно, что наибольшую дискриминирующую активность проявляют не только те признаки, по которым было отмечено больше всего достоверных различий (табл. 3), но и некоторые другие.

По совокупности анализируемых признаков объекты включены в состав выборок со средней вероятностью 95.8%, что указывает на их высокую морфологическую обособленность (табл. 4). На двухмерных графиках, построенных в пространстве первых двух канонических корней (рис. 2), факторные области хариусов одних выборок трансгрессируют, других – нет, причём степень трансгрессии весьма различна. Сходная картина морфологической обособленности хариусов исследованных водотоков была выявлена в ходе кластерного анализа. На дендрограмме различий заметна значительная дистанционность выборок друг от друга по совокупности морфологических признаков (рис. 3).

Анализ хариусов, обитающих в разных участках реки Хор (выборки 3–5 – соответственно 165, 103 и 30 км от устья), базировался на сеголетках и годовиках *FL* 88.3–119.4 мм. Рыбы такого размерного класса достоверно меньше особей из 13 остальных выборок, поэтому их морфологический анализ проводили отдельно. В результате статистического сравнения была выявлена достоверная разница между анализируемыми выборками по 12 пластическим и четырем ме-

Таблица 4. Матрица классификации нижеамурских хариусов *Thymallus tugarinae* исследованных рек по совокупности проанализированных морфологических признаков

Выборка	Соответствие, %	5	4	2	7	13	6	9	7	10	3	1	12	11
5	100	25												
4	100		26											
2	96.1			25		1								
7	100				13									
13	92.6					27							2	
6	100						18							
9	90.1						2	22						
8	100								25					
10	90.0						2		1	27				
3	92.0										25		2	
1	90.5									2		21		
12	94.7				1								19	
11	100													21
Итого	95.8	25	26	25	14	28	22	22	26	29	25	21	23	21

Примечание. 1 – р. Акша, 2 – р. Анюй (нижнее течение), 3 – р. Анюй (среднее течение), 4 – р. Гера, 5 – р. Лимури, 6 – р. Лича, 7 – р. Мачтовая, 8 – р. Нижняя Патха, 9 – р. Первая Вайда, 10 – р. Таракановка, 11 – р. Яй, 12 – р. Большая Коломи, 13 – р. Хор (165 км от устья).

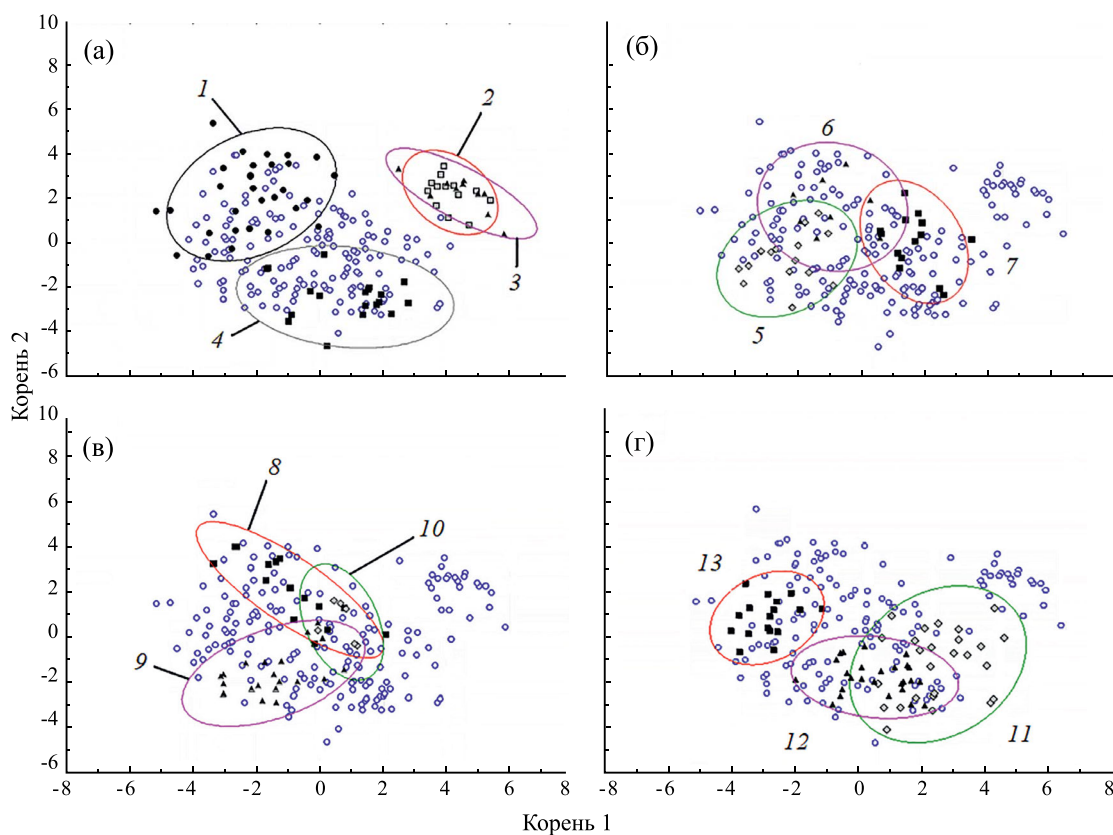


Рис. 2. Диаграмма рассеяния нижеамурских хариусов *Thymallus tugarinae* исследованных водоёмов в пространстве первых двух канонических корней по 42 морфологическим признакам. Реки: а – 1 – Таракановка (●), 2 – Первая Вайда (■), 3 – Лича (▲), 4 – Лимури (■); б – 5 – Хор (◆), 6 – Яй (▲), 7 – Акша (■); в – 8 – Большая Коломи (◆), 9 – среднее течение р. Анюй (▲), 10 – Мачтовая (■); г – 11 – нижнее течение р. Анюй (◆), 12 – Гера (▲), 13 – Нижняя Патха (■); а–г: (○) – прочие выборки.

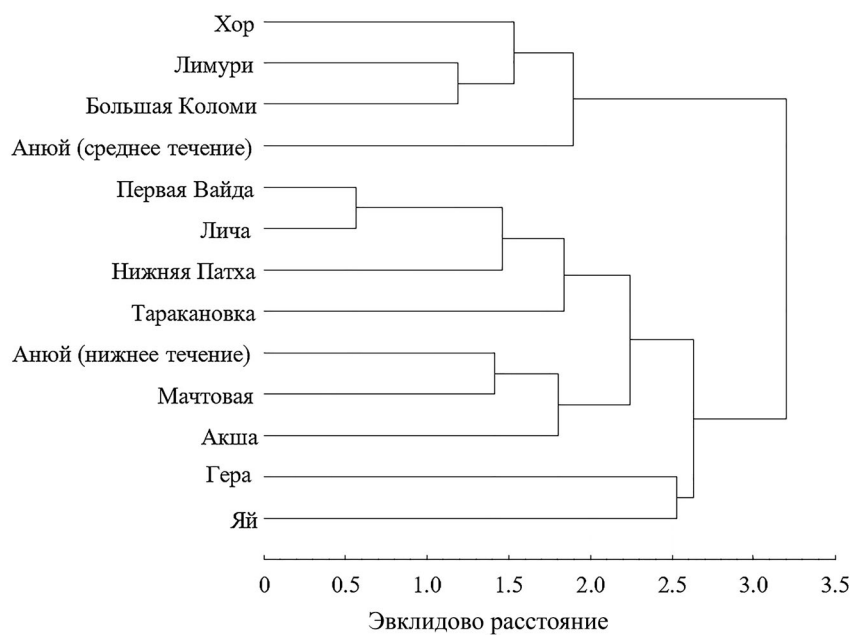


Рис. 3. Дендрограмма различий нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* исследованных рек по 47 морфологическим признакам.

ристическим признакам (табл. 5). Наибольшие различия отмечены по ширине лба (максимальная у хариусов из выборки 4) и длине жаберной тычинки (максимальная у хариусов из выборки 5), по которой между хариусами из выборки 5 и рыбами из других проб отмечен хиатус. С увеличением расстояния от устья у рыб в выборках несколько меньше длина головы (но больше длина её средней части, высота в обеих проекциях и длина рыла) и больше толщина тела, антевентральное расстояние, длины хвостового стебля и анального плавника; меньше длина брюшного плавника и число жаберных тычинок; больше число жаберных лучей и лучей в анальном плавнике. По совокупности проанализированных признаков дискриминирующая функция относит объекты в состав исследуемых выборок с вероятностью 100%. На диаграммах рассеяния, построенных в пространстве первых двух канонических корней для хариусов из разных участков р. Хор и Анюй, какие-либо зоны перекрытия между факторными областями не отмечены. Хорошо заметно, что хариусы, собранные в разных участках р. Хор, отличны друг от друга в большей степени, чем рыбы р. Анюй (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

По толщине тела и длине парных плавников отмечен хиатус между хариусами р. Гера и рыбами р. Анюй, Мачтовая, Лича, Нижняя Патха, Лимури, Первая Вайда и Большая Коломи, что

вызвано минимальными величинами индексов этих признаков хариусов р. Гера. Это указывает на то, что исследование внутривидовой морфологической изменчивости не должно проводиться на основе малого числа выборок. Наличие полного разрыва в значениях морфологических признаков, что является важным условием отличия разных видов друг от друга (Kottelat, Freyhof, 2007), должно быть доказано с использованием выборок, собранных с максимально возможным охватом в пределах ареала.

Исследованные выборки не различаются по числу лучей в грудном плавнике, чешуй в боковой линии, позвонков, что противоречит опубликованным данным. В частности, в работе, посвящённой описанию вида, отмечен хиатус по числу позвонков для хариусов о-ва Сахалин и рыб “материковых” популяций (Книжин и др., 2007). На основании этого авторы делают предположение о высоком уровне изменчивости этого признака, но на основе анализа наших проб это не подтвердилось. Причиной упомянутых различий может являться разница в подходе к подсчёту общего числа позвонков, при котором одни авторы учитывали уростилярные позвонки, а другие нет. В работе Сафронова с соавт. (2003), на которую ссылаются авторы, среднее число позвонков у хариусов р. Лангры (Северо-Западный Сахалин), а также р. Дульди и Хор, принадлежащих к бассейну Амура, варьировало в пределах 56.8–58.4, что было близко к нашим значениям.

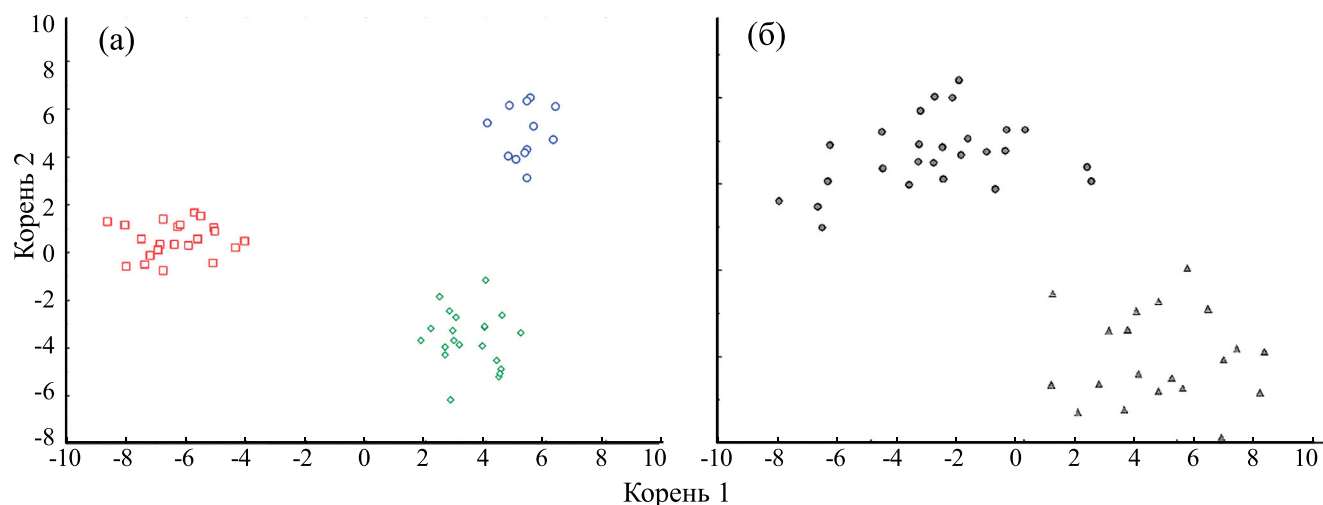


Рис. 4. Диаграмма рассеяния хариусов *Thymallus tugarinae* рек Хор (а) и Анюй (б) в пространстве первых двух канонических корней по 47 морфологическим признакам. Расстояние от устья, км: (○) — 30, (◇) — 103, (□) — 165; течение: (●) — нижнее, (▲) — среднее.

Таблица 5. Пластические и меристические признаки молоди нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* в трёх выборках из р. Хор

Признак	Номер выборки (расстояние от устья, км)									Значения <i>t</i> -критерия Стьюдента при сравнении выборок		
	5 (30)			4 (103)			3 (165)			4–5	3–4	3–5
	min–max	<i>M</i>	<i>m</i>	min–max	<i>M</i>	<i>m</i>	min–max	<i>M</i>	<i>m</i>			
В % <i>FL</i>												
<i>SL</i>	91.2–94.1	92.7	0.17	91.2–94.3	92.6	0.16	91.3–94.4	92.7	0.28	0.68	0.48	–0.05
<i>c</i>	21.5–24.1	22.9	0.15	21.1–26.7	22.3	0.25	22.3–25.0	23.4	0.28	3.69	4.41	1.61
<i>H</i>	17.1–20.9	19.6	0.20	18.0–21.4	19.1	0.21	17.6–21.1	18.8	0.29	1.70	–0.69	–2.17
<i>h</i>	6.6–7.4	6.9	0.05	6.7–7.5	7.1	0.05	6.3–7.8	6.9	0.11	–2.09	–1.79	–0.45
<i>w</i>	10.6–12.3	11.5	0.08	11.0–12.9	11.8	0.11	10.1–12.1	11.0	0.16	–2.93	–4.59	–3.04
<i>aD</i>	29.2–34.2	31.6	0.28	29.0–33.2	31.6	0.19	29.8–32.1	30.5	0.21	–0.04	–3.58	–2.65
<i>aV</i>	44.3–48.2	45.8	0.21	42.8–46.5	44.7	0.19	45.1–48.6	46.6	0.26	3.96	5.91	2.34
<i>aA</i>	66.5–70.3	68.6	0.22	66.8–69.8	68.1	0.17	64.1–70.9	68.5	0.49	1.93	1.11	–0.13
<i>PV</i>	23.7–29.1	25.6	0.25	23.6–26.9	25.8	0.17	25.2–27.6	26.5	0.27	–0.49	2.17	2.07
<i>VA</i>	22.2–26.4	24.3	0.26	22.8–26.3	24.8	0.16	22.7–28.9	24.9	0.49	–1.31	0.39	1.15
<i>ID</i>	23.2–28.6	25.9	0.31	23.1–27.3	25.6	0.20	24.4–27.4	25.9	0.22	0.94	1.25	0.10
<i>pD</i>	33.8–38.6	37.1	0.26	35.3–39.7	37.6	0.24	36.0–41.7	38.3	0.41	–1.43	1.31	2.41
<i>lA</i>	7.5–9.6	8.8	0.13	7.4–10.7	8.8	0.14	8.2–10.1	9.0	0.19	–0.11	0.78	0.89
<i>lpc</i>	13.0–17.9	15.3	0.25	14.2–16.9	15.8	0.14	14.9–17.8	16.7	0.27	–1.59	3.52	3.71
<i>hD</i> ₁	12.8–14.9	14.0	0.13	12.7–16.8	14.1	0.21	12.0–14.6	13.6	0.20	–0.35	–1.26	–1.38
<i>hD</i> ₂	7.5–11.1	9.7	0.19	9.0–13.5	10.8	0.27	8.3–11.4	10.0	0.25	–3.26	–2.05	0.75
<i>hA</i>	10.5–12.2	11.4	0.11	11.5–13.6	12.6	0.11	11.2–13.6	12.5	0.20	–7.92	–0.70	5.21
<i>lP</i>	15.5–17.7	16.7	0.13	15.3–18.3	16.6	0.16	15.5–17.1	16.3	0.14	0.31	–1.60	–2.20
<i>lV</i>	15.4–17.5	16.5	0.13	13.9–16.6	15.5	0.16	13.0–16.5	15.0	0.28	4.74	–1.63	–5.64
<i>lc</i> ₁	17.5–21.1	19.2	0.20	16.8–20.7	18.7	0.22	18.1–20.0	18.8	0.18	1.51	0.19	–1.30
<i>lc</i> ₂	6.2–8.8	7.5	0.17	6.5–8.8	8.0	0.13	7.0–8.8	8.2	0.15	–2.28	0.69	2.50
<i>lc</i> ₃	18.0–21.6	19.7	0.20	18.1–21.3	19.7	0.21	18.3–20.7	19.5	0.21	–0.03	–0.64	–0.66
В % <i>c</i>												
<i>lo</i>	67.3–80.3	72.1	0.71	66.0–78.0	75.2	0.53	70.6–79.0	74.6	0.74	–4.45	–1.51	2.23
<i>ao</i>	22.0–31.3	25.0	0.44	25.0–30.8	27.6	0.33	21.8–28.4	25.4	0.58	–4.73	–3.51	0.58
<i>po</i>	39.9–48.6	44.5	0.43	35.5–46.5	42.7	0.47	41.0–46.3	44.0	0.41	2.75	1.85	–0.76
<i>lmx</i>	30.0–34.3	31.9	0.25	27.3–35.0	32.1	0.37	28.9–33.6	30.9	0.43	–1.22	–2.79	–2.10
<i>hmx</i>	8.3–11.8	10.1	0.20	8.2–11.3	9.9	0.16	7.9–10.7	9.6	0.23	0.70	–1.16	–1.50
<i>lmd</i>	49.2–59.9	53.1	0.52	44.5–56.6	53.1	0.56	46.3–57.8	52.0	0.86	–0.52	–1.81	–1.24
<i>o</i>	31.1–37.2	34.3	0.30	28.9–37.6	34.1	0.40	31.3–38.5	33.9	0.58	–0.13	–0.71	–0.64
<i>io</i>	20.4–24.3	21.8	0.22	21.5–31.8	27.0	0.49	20.3–24.2	22.4	0.39	–11.50	–7.65	1.35
<i>cH</i>	57.4–67.1	63.0	0.52	57.0–70.2	65.7	0.60	59.2–66.8	63.6	0.69	–4.39	–3.11	0.66
<i>ch</i>	44.4–52.6	47.9	0.35	41.4–52.8	49.9	0.52	44.1–50.9	48.5	0.63	–4.83	–2.63	0.96
<i>l.sp.</i>	13.0–20.0	15.9	0.50	7.8–11.4	9.9	0.17	6.9–10.9	8.8	0.33	11.21	–3.67	–9.89
<i>l.arc.br.</i>	50.9–77.5	61.1	1.43	54.3–72.9	64.0	1.07	54.5–66.7	60.9	1.25	–1.93	–2.18	–0.07
Меристические признаки												
<i>sp.br.</i>	14–17	15.4	0.26	15–18	16.4	0.23	15–19	16.3	0.36	–4.46	–0.36	3.18
<i>r.br.</i>	8–11	9.5	0.23	9–11	9.9	0.26	9–11	9.8	0.21	–3.59	–1.57	1.73
<i>ll</i>	74–84	78.8	0.75	76–91	80.9	1.35	77–85	80.8	0.79	–2.20	–0.23	2.61
<i>D</i> ₁	8–11	9.3	0.22	6–10	8.3	0.28	9–11	9.4	0.19	2.49	2.90	0.92
<i>D</i> ₂	13–15	14.2	0.21	14–17	15.1	0.34	14–15	14.3	0.13	–3.08	–2.17	0.54
<i>D</i>	21–25	23.5	0.29	22–25	23.4	0.31	23–25	23.7	0.19	–0.84	0.28	1.19
<i>A</i> ₁	2–3	2.6	0.15	2–3	2.7	0.14	3–4	3.3	0.13	–1.19	3.05	3.78
<i>A</i> ₂	8–10	9.1	0.19	8–10	9.4	0.19	8–10	9.1	0.15	–1.83	–1.24	0.40
<i>A</i>	11–13	11.7	0.19	11–13	12.1	0.26	12–13	12.3	0.14	–2.42	0.96	3.70
<i>P</i>	14–16	15.0	0.28	13–16	14.3	0.28	14–15	14.3	0.14	1.27	0.17	–1.07
<i>V</i>	9–12	11.2	0.27	10–12	10.9	0.15	10–11	10.6	0.15	1.09	–1.54	–1.85
<i>vert.</i>	56–59	57.6	0.29	55–60	57.2	0.42	55–60	57.3	0.38	1.62	0.93	–0.39
<i>pc</i>	12–18	15.2	0.44	11–15	13.3	0.31	13–20	14.8	0.60	2.08	2.17	0.53

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, *M* – среднее значение, *m* – ошибка средней; полужирным шрифтом выделены значения *t*, при которых различия достоверны.

Кроме того, было выявлено увеличение либо смещение как в большую, так и в меньшую стороны пределов варьирования индексов некоторых морфологических признаков, считающихся диагностическими. В описании нижеамурского хариуса (Книжин и др., 2007) к ним относятся: число ветвистых лучей в спинном плавнике (пределы изменения среднепопуляционных значений 14.1–15.5), длина основания спинного плавника (28.4–29.8% *FL*), антедорсальное расстояние (27.3–28.7%), высота головы через затылок и глаз (соответственно 14.7–16.0 и 10.6–11.1%). Для хариусов из наших проб среднепопуляционные значения этих признаков следующие: число ветвистых лучей в спинном плавнике – 13.5–15.9, длина основания спинного плавника – 26.7–28.7%, антедорсальное расстояние – 28.8–30.6%, высота головы через затылок и глаз – соответственно 14.1–17.0 и 9.9–12.1%. Выявленные различия по длине основания спинного плавника и антедорсальному расстоянию, скорее всего, определяются размерной изменчивостью (Михеев, 2009б) и объяснимы принадлежностью рыб, использованных в настоящей работе и проанализированных Книжиным с соавт. (2007), к разным размерным классам: средняя длина рыб в проанализированных выборках составила, соответственно, 130.7–155.0 и 178.0–250.5 мм. Однако по остальным признакам пределы варьирования индексов шире, чем приведены в упомянутых работах, что может указывать на больший размах значений этих признаков. При этом отмеченные диагностические признаки явно остаются таковыми за исключением числа ветвистых лучей в спинном плавнике, по которому нижеамурский хариус наших сборов отличим только от верхнеамурского *Th. grubii*, но не от других амурских хариусов. Для верхнеамурского, желтопятнистого *Th. flavomaculatus* и буреинского *Th. burejensis* хариусов характерны следующие средние значения упомянутых признаков: число ветвистых лучей в спинном плавнике соответственно 12.6, 13.3, 14.6; длина основания спинного плавника 22.0, 24.6, 26.0% *FL*; антедорсальное расстояние 31.7, 29.3, 31.9%; высота головы через затылок 14.7, 14.8, 14.7%; высота головы через глаз 10.5, 10.5, 9.8%.

Результаты многомерного анализа позволили провести классификацию выборок на основе общности их морфологических признаков, что объяснимо схожестью условий обитания рыб. Так, объединение хариусов р. Гера и Яй в один кластер произошло из-за одинаково низко-

го числа пилорических придатков, низких индексов высоты и толщины тела, а также длины верхней челюсти и антедорсального расстояния. Вкупе с этими признаками, а также с короткими парными и непарными плавниками, укороченными головой, рылом и нижней челюстью, хариусы р. Гера представляют собой наиболее типичных обитателей быстрых рек (Pakkasmaa, Piironen, 2001; Imre et al., 2002). Для особей из р. Яй также характерны некоторые признаки рыб, обитающих на быстром течении, в частности относительно низкая голова (в обеих проекциях). Кроме того, для них характерно сужение орбит (низкий индекс ширины лба), короткие первая жаберная дуга и тычинки на ней, низкое число лучей в парных плавниках и высокое в спинном плавнике, а также высокое среднее число позвонков. Как для р. Яй, так и для р. Гера в районе сбора материала характерны значительные уклоны русла, составляющие ~ 10%.

Хариусы р. Акша, Мачтовая и нижнего течения р. Анюй были объединены в отдельный кластер. Участки рек, на которых проходил сбор материала, характеризуются преобладанием плёсов, невысокими значениями уклонов русла (3.5–7.0‰) и скоростей течения (0.4–0.8 м/с). Особенности локомоции в таких условиях определяют наличие у рыб удлинённой головы, длинных парных плавников и лопастей хвостового плавника (Анюй, Мачтовая). Также для этих рыб характерно увеличенное число мягких лучей в анальном плавнике (Мачтовая, Акша) и наибольшее число жаберных тычинок (Акша, Анюй). Последнее может быть связано со схожестью состава кормовой базы хариусов этих рек, но для подтверждения этого предположения требуется проведение дополнительных работ. Кроме того, схожесть хариусов р. Анюй и Мачтовая определяется близкими значениями числа лучей в спинном плавнике, числа позвонков и пилорических придатков.

Фенооблик хариусов рек эстуарной зоны Амура, обособленных в отдельный кластер, определяется особенностями водотоков: небольшая протяжённость, преобладание перекатов, средняя скорость течения 0.8–1.2 м/с, уклон русла 6.5–9.5‰. От рыб остальных водотоков их отличает сочетание признаков, характерных для рыб, обитающих в условиях быстрого течения: укороченная (Таракановка, Лича), но высокая голова (Лича, Первая Вайда, Нижняя Патха), короткое рыло (Таракановка, Нижняя Патха), ши-

рокий лоб и высокое тело (Лича, Первая Вайда), а также увеличенная его толщина (Лича, Первая Вайда, Нижняя Патха), короткое вентроанальное расстояние (Первая Вайда, Нижняя Патха), низкая высота передней части спинного плавника (Таракановка, Лича, Нижняя Патха) и длинный хвостовой стебель (Первая Вайда, Нижняя Патха). Помимо этого, рыбы рек эстуария Амура характеризуются низким числом жаберных лучей (Таракановка, Лича, Первая Вайда), лучей в брюшном плавнике (Лича, Первая Вайда) и позвонков (Таракановка, Лича, Нижняя Патха), что может определяться более низкой температурой воды в период раннего эмбриогенеза на северной периферии ареала (Лёвин, 2011). Несмотря на приуроченность рек эстуарной зоны к одному сравнительно небольшому району (и их однотипность, отмеченную во время обследования), хариусы, их населяющие, хорошо различимы морфологически.

Хариусы среднего течения р. Анюй, рыбы р. Лимури, Хор и Большая Коломи вошли в отдельный кластер, который обособляется при наибольшем значении расстояния Эвклида — 3.2. Рыб этих водотоков объединяют относительно высокие значения индексов длины головы (Хор, Большая Коломи), её высоты у затылка и через глаз (Большая Коломи, Анюй), длины её средней части и длины верхней челюсти (Хор, Большая Коломи, Лимури), антевентрального (Хор, Большая Коломи) и антеанального (Хор, Большая Коломи) расстояний, а также низкие значения индексов длины средних лучей хвостового плавника (Анюй, Лимури). Кроме того, эти выборки были объединены наименьшим средним числом чешуй в боковой линии и высоким числом лучей в брюшном и анальном плавниках (Большая Коломи, Лимури, Хор), что может указывать на гетерохронии в их формировании, по сравнению с рыбами других рек (Лёвин, 2011). Хариусы этого кластера были собраны в реках, различающихся по своей протяжённости и гидрологическим характеристикам в местах отлова рыб. Объединение особей с признаками, характерными для рыб, обитающих как в условиях повышенных (высокая голова и увеличенные aV , aA), так и пониженных (удлинённая голова и её средняя часть) скоростей течения, говорит о том, что в этом случае для интерпретации результатов необходимо использование дополнительных данных об условиях обитания рыб, которыми мы не располагаем.

Обращает на себя внимание морфологическая неоднородность хариусов, населяющих

р. Анюй. Рыбы, обитающие в среднем и нижнем течении, существенно отличимы друг от друга по длине плавников (выше у хариусов нижнего течения реки), ширине лба, высоте головы у затылка и толщине тела (выше у хариусов, обитающих в условиях среднего течения). В связи с отмеченной разницей было проведено дополнительное исследование молоди хариусов, обитающей в разных участках р. Хор.

Теоретически при движении вверх по течению реки возрастает скорость течения, что должно соответствующим образом отразиться на морфотипе хариусов (что наблюдается у исследованных рыб р. Анюй). Однако в данном случае рыбы, отловленные в р. Хор в 103 км от её устья, характеризуются большим числом “реофильных” значений признаков, связанных с повышенной скоростью течения, чем хариусы, собранные на 62 км выше (табл. 5). Выявленное противоречие может быть объяснено высоким биотопическим разнообразием зоны многорукавья р. Хор, оседлостью хариусовых, пластичностью их морфотипа (Егоров, 1956; Захарченко, 1973; Reid, 2002; Nykaenen et al., 2004; Романов, 2016) и тем, что для анализа мы использовали рыб, уровень метаболизма которых наиболее высок. Последнее, на наш взгляд, является причиной усиления контрастности различий, что вместе с разнообразием биотопов, характерным для среднего и нижнего течения крупных рек Сихотэ-Алиня, не противоречит описанным закономерностям увеличения степени адаптивной дивергенции у лососёвых по мере увеличения гетерогенности среды (Esin et al., 2020).

Результаты анализа свидетельствуют о том, что фиксация формалином может влиять на определение некоторых меристических признаков хариусов. В частности, по числу неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках выявлены минимальные значения числа лучей, равные соответственно четырём и двум. Для разных видов и форм хариусов число неветвистых лучей в анальном плавнике равное двум приводится крайне редко, тогда как для спинного плавника число неветвистых лучей меньше шести не описано (Книжин и др., 2007). Поэтому из-за возможных трудностей при визуальной дифференциации ветвистых и неветвистых лучей рыб, фиксированных формалином, наиболее предпочтительным является проведение морфологического анализа с использованием свежего материала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного морфологического анализа 16 выборок нижеамурского хариуса, собранных в разных частях бассейна нижнего Амура, была выявлена высокая степень межпопуляционной изменчивости морфотипа этого вида. В 9 из 78 вариантов сравнений достоверные различия отмечены более чем по 10 признакам. В 11 случаях выявлен хиатус. Наиболее изменчивыми морфологическими признаками являются толщина тела, длина парных плавников и лопастей хвостового плавника, высота головы у затылка, наибольшая и наименьшая высоты тела, ширина лба, длина первой жаберной дуги, число жаберных лучей и жаберных тычинок. О высокой степени морфологической обособленности хариусов свидетельствуют результаты дискриминантного анализа – рыбы были классифицированы со средней вероятностью 96%.

Методами кластерного анализа большая часть рыб была классифицирована на группы, морфологические различия которых могут быть объяснены разницей условий обитания хариусов, в частности по величинам уклонов русла, скорости течения, температуре воды водотоков. В отдельный кластер вошли рыбы притоков эстуарной зоны Амура, где, несмотря на однотипность рек и их расположение в одном сравнительно небольшом районе, хариусы были хорошо различимы по фенооблику.

Хариусы, населяющие разные участки пригодной для обитания крупной реки, зачастую морфологически различались сильнее, чем изолированные друг от друга группировки рыб малых рек.

Выявлено увеличение пределов варьирования среднепопуляционных значений некоторых морфологических признаков, являющихся диагностическими для нижеамурского хариуса, но полного их перекрывания с таковыми для других таксонов амурских хариусов не отмечено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность сотрудникам ХабаровскНИРО Г.В. Новомодному, В.И. Островскому, Н.Н. Семенченко, А.П. Шмигирилову, Д.В. Коцюку и другим за посильную помощь, оказанную при создании данной работы. Отдельная благодарность выражается коренному жителю с. Арсеньево А.К. Кялундзюга за всестороннюю помощь, оказанную при сборе материала.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0042875224010032>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.Л. 1995. О хариусах (род *Thymallus*) реки Бурея (бассейн Амура) // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 6. С. 831–834.
- Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И. 2003. Многомерные статистические методы. М.: Финансы и статистика, 352 с.
- Егоров А.Г. 1956. Мечение хариуса в Ангаре // Вопр. ихтиологии. Вып. 6. С. 121–122.
- Захарченко Г.М. 1973. О миграциях хариуса *Thymallus thymallus* в верховьях Печоры // Там же. Т. 13. № 4. С. 744–745.
- Зиновьев Е.А. 2005. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь: ПГУ, 70 с.
- Казанская А.Ю., Компаниец, В.С. 2009. Опыт исследования методов кластерного анализа из пакета Statistica 6.0 на примере выборки городов // Изв. ЮФУ. Тех. науки. Т. 92. № 3. С. 103–110.
- Книжнин И.Б., Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С.Дж. 2007. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 139–156.
- Лёвин Б.А. 2011. Об онтогенетических причинах и механизма формирования различий в числе чешуи у рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 220–225.
- Михеев П.Б. 2009а. Половой диморфизм нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Амур. зоол. журн. Т. 1. № 4. С. 386–391. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2009-1-4-386-391>
- Михеев П.Б. 2009б. Размерно-возрастная изменчивость морфологических признаков нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Там же. Т. 1. № 3. С. 265–269. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2009-1-3-265-269>
- Михеев П.Б. 2009в. Сравнительный морфологический анализ четырех популяций нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* бассейна р. Амур (Хабаровский край) // Изв. ТИНРО. Т. 159. С. 190–200.
- Михеев П.Б. 2010. Численность и биомасса хариуса *Thymallus tugarinae* в бассейне нижнего Амура // Там же. Т. 161. С. 101–119.
- Михеев П.Б., Мазникова О.А. 2016. Сравнительный анализ двух видов амурских хариусов *Thymallus* (Salmoniformes; Thymallidae) в зоне их симпатрии по

ряду остеологических и морфологических признаков // Биология внутр. вод. № 1. С. 62–70.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216010137>

Михеев П.Б., Островский В.И., Семенченко Н.Н. и др. 2012. Биологические особенности нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes; Thymallidae). 2. Рост // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 689–700.

Михеев П.Б., Островский В.И., Семенченко Н.Н. и др. 2013. Биологические особенности нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes; Thymallidae). 3. Репродуктивная биология // Там же. Т. 53. № 3. С. 315–326.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213020100>

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть, 376 с.

Романов В.И. 2016. Морфологическая изменчивость сибирского хариуса (*Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)) из разнотипных озёр бассейна реки Хатанги (полуостров Таймыр) в связи с адаптациями к горным и равнинным условиям // Изв. ИГУ. Сер. биология и экология. Т. 18. С. 45–57.

Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д., Лежинский С.Н. 2003. Таксономическое положение хариуса (род *Thymallus*) Сахалина и правобережных притоков Нижнего Амура // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 355–367.

Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Там же. Вып. 1. С. 229–249.

Armstrong R.A. 2014. When to use the Bonferroni correction? // Ophthalmic Physiol. Opt. V. 34. № 5. P. 502–508.
<https://doi.org/10.1111/opo.12131>

Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 19. № 4. P. 301–366.

Caillon F., Bonhomme V., Möllmann C., Frelat R. 2018. A morphometric dive into fish diversity // Ecosphere. V. 9. № 5. Article e02220.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2220>

Esin E.V., Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. 2020. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // Evol. Ecol. V. 34. № 4. P. 611–632.
<https://doi.org/10.1007/s10682-020-10048-y>

Froufe E., Knizhin I., Koskinen M.T. et al. 2003. Identification of reproductively isolated lineages of Amur grayling (*Thymallus grubii* Dybowski 1869): concordance between phenotypic and genetic variation // Mol. Ecol. V. 12. № 9. P. 2345–2355.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01901.x>

Imre I., McLaughlin R.L., Noakes D.L.G. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow // J. Fish Biol. V. 61. № 5. P. 1171–1181.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02463.x>

Koshelev V.N., Ruban G.I. 2022. Contemporary concepts on the origin and distribution of sturgeons (Acipenseridae) in Eastern Asia // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1381–1393.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222020102>

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.

Ma B., Lui T., Zhang Y., Chen J. 2012. Phylogeography and population genetic structure of Amur grayling *Thymallus grubii* in the Amur Basin // Asian-Australas. J. Anim. Sci. V. 25. № 7. P. 935–944.
<https://doi.org/10.5713/ajas.2011.11500>

Ma B., Jiang H., Sun P. et al. 2016. Phylogeny and dating of divergences within the genus *Thymallus* (Salmonidae: Thymallinae) using complete mitochondrial genomes // Mitochondrial DNA. Pt. A. V. 27. № 5. P. 3602–3611.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1079824>

Mikheev P., Baklanov M., Nikiforov A., Semenchenko A. 2019. Comparative study of the seismosensory system of two Amur grayling species in the zone of the sympatry // Acta Ichthyol. Piscat. V. 49. № 4. P. 381–388.
<https://doi.org/10.3750/AIEP/02512>

Nykaenen M., Huusko A., Lahti M. 2004. Movements and habitat preferences of adult grayling (*Thymallus thymallus* L.) from late winter to summer in a boreal river // Arch. Hydrobiol. V. 161. № 3. P. 417–432.
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0161-0417>

Pakkasmaa S., Piironen J. 2001. Water velocity shapes juvenile salmonids // Evol. Ecol. V. 14. № 8. P. 721–730.
<https://doi.org/10.1023/A:1011691810801>

Reid S.M., Metikosh S., Evans J. 2002. Movement of Arctic grayling and mountain whitefish during an open-cut pipeline water crossing of the Wildhay River, Alberta // J. Freshw. Ecol. V. 17. № 3. P. 363–368.
<https://doi.org/10.1080/02705060.2002.9663909>

Weiss S., Secci-Petretto G., Antonov A., Froufe E. 2019. Multiple species of grayling (*Thymallus* sp.) found in sympatry in a remote tributary of the Amur River // Zool. Scr. V. 49. № 1. P. 117–128.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12393>

Weiss S.J., Gonçalves D.V., Secci-Petretto G. et al. 2021. Global systematic diversity, range distributions, conservation and taxonomic assessments of graylings (Teleostei: Salmonidae; *Thymallus* spp.) // Org. Divers. Evol. V. 21. № 1. P. 25–42.
<https://doi.org/10.1007/s13127-020-00468-7>