

Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. 576 с. ISBN 5-8044-0373-7

В сборник включены 62 доклада, заслушанных и представленных на стендах 19-21 марта 2003 г. на вторых чтениях памяти В.Я. Леванидова сотрудниками Биолого-почвенного института, Института водных и экологических проблем, Института биологии моря и Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Читинского института природных ресурсов СО РАН, Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) и Тихоокеанских институтов рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО-Центра, СахНИРО, КамчатНИРО, МагаданНИРО, ХоТИНРО-Центра), а также Дальневосточного и Сахалинского государственных университетов, Сихотэ-Алинского и Ханкайского заповедников.

В представленных статьях на высоком современном уровне освещены проблемы пресноводной гидробиологии и ихтиологии, которые в свое время разрабатывал В.Я. Леванидов, рассмотрены вопросы биоразнообразия, паразитологии пресноводных организмов Дальнего Востока. Показаны современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек. Приведены данные по фауне, систематике, биологии и распространению амфибиотических насекомых, моллюсков, ракообразных, пресноводных и солоноватоводных рыб, а также флоре водорослей.

Книга будет интересна и полезна гидробиологам, ихтиологам, гидроэнтомологам, паразитологам, альгологам, специалистам природоохранных и рыбохозяйственных организаций, в том числе и рыболовам заводов по воспроизводству тихоокеанских лососей, а также преподавателям и студентам биологических факультетов вузов.

Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings. Vol. 2. Vladivostok: Dalnauka, 2003. 576 p. ISBN 5-8044-0373-7

The book includes 62 oral and poster reports presented at 2nd Conference in memory of V.Ya. Levanidov in March 19-21, 2003.

The problems of freshwater hydrobiology and ichthyology, had been previously developed by V.Ya. Levanidov, with the aspects of biodiversity and parasitology of freshwater organisms in the Far East are discussed in the book on a high scientific level. The nowadays knowledge and perspectives in investigation of the salmon rivers ecosystem are shown. The data on fauna, systematic, biology, diversity of the amphibiotic insects, mollusks, crustaceans, fresh- and brackish-water fishes and on fauna of freshwater algae are given.

This volume will be useful and interesting to a wide range of specialists including hydrobiologists, ichthyologists, hydro-entomologists, parasitologists, algologists, pacific salmon fish-farming specialists and also to the students and teachers of the biological faculties at the universities.

Редколлегия: д.б.н. *Е.А. Макаrenchенко* (отв. редактор), д.б.н. *В.В. Богатов*, д.б.н. *Т.М. Тиунова*, к.б.н. *Л.А. Медведева*, к.б.н. *А.Ю. Семенченко*

Рецензенты: д.б.н. *А.С. Лелей*, д.б.н. *С.В. Фролов*

*Издано по решению Редакционно-издательского совета
Биолого-почвенного института ДВО РАН*

Книга издана при финансовой поддержке гранта ДВО РАН № 03-Д-06-011

**НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЕ
ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

С.В. Шедько, М.Б. Шедько

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: shedko@ibss.dvo.ru*

Приведены новые данные по составу видов в пяти родах (или видовых группах внутри некоторых из них) пресноводных рыб южной части Дальнего Востока России, их морфологическим отличиям и географическому распространению.

**A NEW DATA ON FRESHWATER ICHTHYOFAUNA
OF THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST**

S.V. Shedko, M.B. Shedko

*Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch,
100 let Vladivostok Avenue, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: shedko@ibss.dvo.ru*

The new data on species composition of five genera (or species groups within some of them) of freshwater fishes of a southern part of the Far East of Russia, their morphological differences and geographical distribution are given.

За последние два года в Приморье, Хабаровском крае и на о-ве Сахалин нами был собран новый материал по пресноводным рыбам. Кроме того, была проанализирована часть материала из наших прошлых экспедиций, некоторые сборы коллег, а также музейные коллекции рыб. В результате были получены новые данные по составу видов в некоторых группах пресноводных рыб Дальнего Востока России, их морфологическим отличиям и географическому распространению, которые и изложены в настоящем сообщении.

Род *Phoxinus* Rafinesque, 1820

Некоторое время назад было установлено, что в бассейне Уссури и реках залива Петра Великого обитает китайский голянь *Phoxinus oxucephalus* (Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874), широко распространенный в реках Китая и п-ова Корея, относящихся к бассейну Желтого моря, а также в реках южной половины Японского архипелага. Перебор различных признаков, позволяющих отличить этот вид от голяня Лаговского *Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869, с которым его (судя по коллекции голяньев, хранящейся в музее Зоологического института РАН) многие российские исследователи часто путали, показал (Шедько, 2001), что среди прочих одним из наиболее удачных является число чешуй над боковой линией (*SALL*). Насколько нам известно, впервые для диагностики этих двух видов голяньев данный показатель начал использоваться японскими исследователями (см., например, Hosoya, 1993). По нашим данным, у китайского голяня из рек Приморья, как и в реках Японии, число чешуй над боковой линией, как правило, не превышает 18, в то время как у голяня Лаговского – обычно 20 и более (чешуи подсчитывались по диагонали от начала спинного плавника, назад и вниз до боковой линии).

При этом по результатам обработки материала для составления диагностического ключа обнаружилась тенденция к разделению исследованных нами выборок гольяна Лаговского на две группы. Одну из них составили выборки из бассейна Уссури и оз. Ханка со сравнительно низким числом чешуй над боковой линией: р. Журавлевка – $21,3 \pm 1,3$ (средняя \pm стандартное отклонение; $n=18$); р. Илистая – $21,5 \pm 1,1$ ($n=21$); р. Комиссаровка – $21,9 \pm 2,0$ ($n=20$). Другую группу образовали выборки гольяна Лаговского с заметно более высокими значениями *SALL*, взятые из рек Приморья, относящихся к бассейну Японского моря: р. Самарга – $23,7 \pm 1,3$ ($n=10$); р. Амгу – $26,4 \pm 2,3$ ($n=12$); р. Верхняя Кема – $23,9 \pm 1,9$ ($n=17$); р. Киевка – $23,9 \pm 1,2$ ($n=12$); р. Суходол – $25,9 \pm 2,1$ ($n=14$); р. Комаровка – $30,7 \pm 2,4$ ($n=11$); р. Ананьевка – $26,5 \pm 3,1$ ($n=18$).

Низкие значения *SALL* гольян Лаговского имеет не только в бассейне Уссури и оз. Ханка, но и в водотоках Верхнего Амура (18-22 – Holcik, Pivnicka, 1969), откуда он был описан Б. Дыбовским, а также в бассейне Лены (19-22 – ЗИН № 7781) и реках южной части Японского архипелага (20-22 – Hosoya, 1993). В то же время гольяны из рек п-ова Корея, впадающих в Японское море, по этому показателю сближаются со второй группой приморских гольянов (*SALL* в среднем составляет от 22,5 до 25,5 – Yang, Min, 1986). В конечном итоге возникло подозрение, что гольян Лаговского таксономически неоднороден.

Проведенный электрофоретический анализ изменчивости белков, а также секвенирование гена 16S рибосомальной РНК у различных видов гольянов, кроме всего прочего, вполне однозначно показали, что описанная выше морфологическая дифференциация гольяна Лаговского совсем не случайна. Согласно полученным результатам (Ito et al., 2002; Sakai et al., 2003), выборки этого гольяна разделились на две группы: группировку гольянов из бассейна Амура и рек о-ва Хонсю (собственно гольян Лаговского) и группировку гольянов из рек бассейна Японского моря с п-ова Корея и южного Приморья. Генетические дистанции между ними оказались настолько же велики, как между другими видами рода *Phoxinus*: аллозимная дистанция Нея – 0,31 (Ito et al., 2002); доля различающихся нуклеотидов в последовательностях гена 16S рРНК – 3,0% (Sakai et al., 2003). Столь высокий уровень генетической дивергенции при формальном наличии диагностического признака (*SALL*) позволяет рассматривать япономорских гольянов как минимум в ранге самостоятельного подвида (Sakai et al., 2003). Следуя филогенетической концепции вида, которая находит (и не без оснований – см.: Kottelat, 1997) все большее число сторонников среди ихтиологов, на наш взгляд, будет более правильным придать этим гольянам статус отдельного вида. Тем более что, по всей видимости, гольян Лаговского и новая форма имеют аллопатрическое распространение, таким образом, не будет возникать никаких особых трудностей при их идентификации. Заметим, что, судя по оценкам генетических дистанций, предковые формы гольяна Лаговского и нового вида разошлись несколько миллионов лет назад. Вероятно, только древностью этой дивергенции и можно объяснить столь необычный ареал приморских гольянов. Если допустить, что расселение происходило при слиянии соседних речных систем во время регрессий уровня моря, то, учитывая узкую зону шельфа в этой части Японского моря, необходим весьма значительный отрезок времени, чтобы расселиться по водотокам полосы суши, протянувшейся на тысячи километров вдоль побережья Приморья и Япономорского побережья п-ова Корея (примерно от 36 до 48° с. ш.).

В вопросе о научном названии приморских гольянов имеется большая неопределенность. Совершенно очевидно, что именно эту форму описал Т. Мори как новый вид *Moroco oxurhynchus* из р. Туманган (Mori, 1930: 45, pl. 3, fig. 2). Об этом свидетельствуют хороший рисунок и довольно полное описание, в котором, среди остального, указано число чешуй над боковой линией – 25. В качестве особенностей *Moroco oxurhynchus* Т. Мори указывает сильно выступающее рыло и небольшой относительный размер глаз. Однако развитие хрящеватого нароста на конце рыла у приморских гольянов – сезонное явление, связанное с нерестовым периодом, и к тому же данная структура максимально выражена у наиболее крупных особей. Им же свойственна и небольшая относительная

величина глаза. Поэтому мы, вслед за Л.С. Бергом (1949а), считаем, что крупных половозрелых особей (116-219 мм) приморских голянов из р. Туманган Т. Мори описал как новый вид *Moroco oxyrhynchus*, а мелких особей (66-76 мм) отнес к голянцу Лаговского (*Moroco lagowskii* – Mori, 1930: 44).

В той же работе Т. Мори описал новый подвид голяна из р. Туманган – *Moroco variegatus septentrionalis* (Mori, 1930: 44). Однако, как и в случае с *Moroco oxyrhynchus*, местонахождение типовой серии этой формы неизвестно (если она вообще сохранилась). Вдобавок описание *Moroco variegatus septentrionalis* настолько краткое, что понять, к какому из видов голянов оно относится, не представляется возможным. Поэтому данное описание с полным правом может рассматриваться как *nomen nudum*.

Незадолго до появления работы Т. Мори по ихтиофауне р. Туманган был опубликован каталог рыб Кореи, где из местечка Чиннампо (Корея) была описана еще одна форма, название которой, возможно, является приоритетным для приморских голянов, – *Pseudaspius bergi* Jordan et Metz (Jordan, Metz, 1913: 22, pl. 3, fig. 2). По крайней мере, в пользу этого косвенно свидетельствуют высокое число чешуй в боковой линии голянов из этого района Кореи (100-120), рисунок из вышеуказанной работы, а также анализ фотографий паратипов (SU 22393), полученных нами из Департамента ихтиологии Калифорнийской академии наук. Однако описание *Pseudaspius bergi* также очень краткое, и в нем отсутствует такая важная деталь, как сведения о числе чешуй над боковой линией, что заставляет пока воздержаться от использования названия *Phoxinus bergi* для именованного приморских голянов.

В связи с изложенным считаем необходимым модифицировать предложенный ранее (Шедько, 2001) определительный ключ для дальневосточных видов голянов рода *Phoxinus*, характеризующихся наличием у самцов хорошо развитого мочеполювого сосочка:

- 1(2). Туловищный канал боковой линии развит только в передней части тела и обычно заканчивается над грудным плавником; подглазничный канал сейсмодатированной системы (*canalis infraorbitalis*, *CIO*) имеет сравнительно широкий разрыв между третьим и четвертым *suborbitale* (часты разрывы и в других головных каналах); под боковой линией в районе грудного плавника лишь единичные чешуйки имеют серебристую окраску; задний край темного пятна на основании хвостового плавника диффузно размыт (пятно с дымчатым шлейфом). (На юге Дальнего Востока России: реки Одарка, Илистая, Комиссаровка и их притоки в бассейне оз. Ханка, бассейны рек Уссури и Амур, р. Тумнин, р. Коппи, р. Тугур, о-в Большой Шантар, р. Тымь)..... ***Phoxinus czekanowskii*** Dybowski, 1869 – **Голян Чекановского**
- 2(1). Туловищный канал боковой линии доходит до конца хвостового стебля (изредка местами может прерываться); разрыв *CIO* между третьим и четвертым *suborbitale* отсутствует, а если и есть, то узкий; под боковой линией в районе грудного плавника большинство чешуй имеют серебристую окраску; темное пятно на основании хвостового плавника если и имеется, то контрастное, с четко выраженной его задней границей (без дымчатого шлейфа).
- 3(4). Продольная светло-серебристая полоска над боковой линией (на границе бока тела и спины) отсутствует либо только намечена; число чешуй над боковой линией обычно менее 18 (в среднем 15-17); число прободенных чешуй в боковой линии в среднем 67-79; темное пятно на основании хвостового плавника обычно отсутствует. (На юге Дальнего Востока России: бассейн р. Уссури, Средний и Нижний Амур, р. Тугур, реки залива Петра Великого) ***Phoxinus oxycephalus*** (Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874) – **Китайский голян**
- 4(3). Продольная светло-серебристая полоска над боковой линией имеется; число чешуй над боковой линией более 18 (в среднем 21-31); число прободенных чешуй в боковой линии в среднем 82-97; на основании хвостового плавника, как правило, имеется хорошо выраженное темное пятно.

- 5(6). Число чешуй над боковой линией 18-25 (в среднем 21,3-21,9); число прободенных чешуй в боковой линии 77-93 (в среднем 82,7-87,3); общий фон тела, как правило, светло-серебристый. (На юге Дальнего Востока России: бассейн Амура целиком, р. Уда, р. Тугур, реки северо-западного Сахалина)
 *Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869 – **Амурский голянь**
- 6(5). Число чешуй над боковой линией 21-33 (в среднем 23,9-30,7); число прободенных чешуй в боковой линии 81-105 (в среднем 87,2-96,7); светло-серебристые тона в окраске тела, как правило, слабо выражены, и тело обычно покрыто множеством мелких темных пятнышек. (На юге Дальнего Востока России: побережье Приморья от р. Ботчи на севере до р. Туманган на юге)
 *Phoxinus oxyrhynchus* (Mori, 1930) – **Приморский голянь**

Род *Squalidus* Dybowski, 1872

До последнего времени российские ихтиологи считали, что в бассейне Амура обитает только один вид рода *Squalidus* – ханкинский пескарь *Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872 (см.: Насека, 1998; а также литературу, цитированную в этой работе). Однако китайские исследователи кроме ханкинского пескаря указывают на присутствие в бассейне Амура еще одного вида – серебристого пескаря *Squalidus argentatus* (Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874) (Описание видов рыб..., 1995; Yue, 1998). По их данным, эти два вида пескарей различаются по длине усиков в углах рта (длина усиков у ханкинского пескаря менее половины горизонтального диаметра глаза, а у серебристого – более половины или равна диаметру глаза) и числу чешуй в боковой линии (38-39 против 39-42).

Российские исследователи, по всей видимости, считали эти признаки таксономически мало значимыми, относя указанные различия к разряду внутривидовой (экофенотипической) изменчивости. Тем более что число чешуй у пескарей рода *Squalidus* в российской части бассейна Амура довольно стабильно и составляет в среднем 38-41 шт. Здесь стоит отметить, что в описании *Squalidus chankaensis* из оз. Ханка (Dybowski, 1872, р. 215) были приведены чрезвычайно низкие значения данной характеристики (34-36). Однако пескарей с таким числом чешуй в боковой линии никто после Б. Дыбовского не находил, на что обратили внимание А.Я. Таранец (1938) и другие исследователи (см.: Спановская, 1953). Л.С. Берг (1909, 1914) дважды просматривал типы *Squalidus chankaensis*, но число чешуй подсчитать не смог из-за плохой сохранности типовых экземпляров. Проанализировав обширные сборы пескарей из Уссури и Нижнего Амура, сделанные в 1910-1913 гг. В.К. Солдатовым, Л.С. Берг нашел, что в этом районе обитает новый вид – уссурийский пескарь *Gobio ussuriensis* (Берг, 1914, с. 473), близкий к ханкинскому пескарю *Gobio chankaensis* (в то время он рассматривал этих пескарей в составе рода *Gobio*), но отличающийся от него меньшим диаметром глаза (в длине головы – 3,0-3,3 против 3,4-3,5) и более мелкой чешуей (39-40 против 34-36). Согласно данным А.Я. Таранца (1937), по диаметру глаза уссурийский и ханкинский пескарри практически не отличаются и, таким образом, в качестве единственного разделяющего их признака осталось число чешуй в боковой линии. Другие исследователи (см. список синонимов: Насека, 1998), не обнаружив ни в оз. Ханка, ни в других частях бассейна Амура пескарей с 34-36 чешуями в боковой линии, вполне справедливо посчитали ханкинского и уссурийского пескаря синонимами. Вероятно, экземпляры, по которым Б. Дыбовский описал *Squalidus chankaensis*, с самого начала были в плохом состоянии, что и привело к недооценке числа чешуй в боковой линии (чешуя у этих пескарей очень слабая и легко отпадает при несоответствующем хранении фиксированных рыб).

Два года назад Г.В. Новомодный обнаружил, что в Амуре и его притоках в районе г. Хабаровск, а также притоках нижнего течения Уссури пескарри рода *Squalidus* хорошо разделяются на две четкие группы. Одну из них составляют пескарри с короткими усиками (размером с глазной зрачок), пигментированными чешуйками боковой линии и множеством узких темных пестрин на спине. Над боковой линией у этих пескарей проходит

однородная серебристая или с темным отливом полоска. Пескари из другой группы имеют заметно более длинные усики (размером с горизонтальный диаметр глаза), непигментированные чешуйки по боковой линии. Пестрины на спине у них, как правило, отсутствуют, а над боковой линией на фоне серебристой полосы довольно стабильно проявляется ряд из 6-9 округлых темных пятен. Число чешуй в боковой линии у пескарей из обеих групп одинаково – 39-41, но по длине усиков первые идентифицируются как *Squalidus chankaensis*, а вторые – как *Squalidus argentatus* (Новомодный, 2003). По нашим данным, такая же картина наблюдается и в бассейне оз. Ханка. Удачные рисунки обоих видов приведены в работе Л.С. Берга (1914), в которой они значатся как внутривидовые вариации (морфы) уссурийского пескаря: морфа *brevicirris* (рис. 70) и *longicirris* (рис. 71) соответственно.

При анализе доступного материала по *Squalidus chankaensis* (р. Мельгуновка, n=14; р. Илистая, n=10; р. Уссури, n=15; р. Амур у г. Хабаровск, n=19) и *Squalidus argentatus* (р. Илистая, n=9; оз. Ханка, n=10; р. Амур у г. Хабаровск, n=10) нами, по всей видимости, был найден еще один признак, по которому эти виды хорошо различаются. Как оказалось, у *Squalidus chankaensis* надглазничный (*canalis supraorbitalis*, *CSO*) и подглазничный (*canalis infraorbitalis*, *CIO*) каналы сейсмодатчика системы друг с другом не сообщаются, а надвисочный канал (*canalis supratemporalis*, *CST*) в половине случаев был прерван по центру. Напротив, у всех исследованных экземпляров *Squalidus argentatus* *CSO* и *CIO* соединялись короткой перемычкой, а *CST* был без разрыва. Таким образом, для этих видов можно предложить следующий определительный ключ:

- 1(2). Усики в углах рта короткие (не более диаметра зрачка глаза); верх тела обычно покрыт множеством узких темных пестрин; над боковой линией – серебристая полоска; вдоль боковой линии – ряд пигментированных чешуй; надглазничный (*CSO*) и подглазничный (*CIO*) каналы сейсмодатчика системы друг с другом не сообщаются. (На юге Дальнего Востока России: оз. Ханка, бассейн Уссури и Амура)
..... ***Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872 – Ханкинский пескарь**
- 2(1). Усики в углах рта длинные (примерно равны горизонтальному диаметру глаза); верх тела без пестрин; над боковой линией на фоне серебристой полоски – ряд из 6-9 округлых темных точек; чешуи боковой линии без выраженного темного пигмента; надглазничный (*CSO*) и подглазничный (*CIO*) каналы сейсмодатчика системы сообщаются друг с другом (соединены короткой перемычкой). (На юге Дальнего Востока России: оз. Ханка, бассейн Уссури и Амура).....
..... ***Squalidus argentatus* (Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874) – Серебристый пескарь**

Род *Misgurnus* Lacepède, 1803

В недавней ревизии вьюнов в азиатской части России (Васильева, 2001) было убедительно показано, что в российской части Дальнего Востока обитают, по крайней мере, два вида: вьюн-могойт *Misgurnus mohoity* (Dybowski, 1869) и еще один, описанный в этой работе как новый для науки, – вьюн Никольского *M. nikolskyi* Vasil'eva, 2001. Между собой эти два вида наиболее четко различаются расположением спинного (у последнего он сильно смещен назад) и брюшного (его начало у *M. nikolskyi* находится обычно на уровне или несколько впереди начала спинного плавника, а у *M. mohoity* – несколько позади спинного) плавников. Кроме того, между ними есть различия в некоторых других пластических признаках, окраске тела и форме *lamina circularis* грудных плавников самцов.

По данным Е.Д. Васильевой, в некоторых водоемах бассейна залива Петра Великого встречается вьюн Никольского (Васильева, 2001). Однако это заключение было сделано на основании изучения лишь трех экземпляров вьюнов, собранных в бассейне р. Раздольная, и рисунка вьюна из озера на р. Туманган из работы Л.С. Берга (1949). Чтобы более точно определиться с видовой принадлежностью вьюнов из этой части Приморья, ранее указанных нами (Шедько, 2001) под названием *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842), мы проанализировали следующий материал. Вьюны из бассейна залива Петра

Великого были представлены особями, отловленными в оз. Лотос в 2 км от русла р. Туманган около пос. Хасан (1 ♀, 2 ♂♂), безымянном ручье в бухте Мелководная (12 ♀♀, 4 ♂♂) и р. Артемовка (5 ♀♀, 1 ♂). Вьюны из бассейна Амура были собраны в р. Абрамовка (бассейн р. Илистая – 1 ♀), р. Заблуждение (бассейн р. Арсеньевка – 1 ♂) и р. Амгунь (1 ♀; колл. М.Б. Скопец). Кроме того, в анализ были включены вьюны из р. Уда (8 ♀♀, 11 ♂♂; колл. М.Б. Скопец) и о-ва Сахалин – оз. Сладкое (1 ♀), р. Вал (6 ♀♀, 4 ♂♂), безымянного озера в бассейне р. Тымь (2 ♀♀, 4 ♂♂) и оз. Малое Чибисанское на юге о-ва Сахалин (1 ♀ и 1 ♂).

Согласно полученным результатам (табл. 1), по ключевым характеристикам (большим значениям показателей AD и PV , сравнительно короткому хвостовому стеблю, окраске и форме *lamina circularis*) вьюны из всех исследованных нами выборок, за исключением вьюнов с юга о-ва Сахалин, вполне однородны и, согласно имеющимся диагностическим ключам (Описание видов рыб..., 1995; Васильева, 2001; Chen, 1981 цит. по: Васильева, 2001), принадлежат к виду *M. nikolskyi sensu Vasil'eva* или *M. mohoiu sensu Chen (non Dybowski)*. Таким образом, можно сделать вывод о том, что, по имеющимся к настоящему времени данным, в бассейне залива Петра Великого обитает один широко распространенный в южной части Дальнего Востока России вид с сравнительно сильно смещенным назад спинным плавником.

Таблица 1

Некоторые морфологические характеристики (средняя/стандартное отклонение) вьюнов из залива Петра Великого (ЗПВ), бассейна Амура, р. Уда и о-ва Сахалин

	SL	C	AD	P	PV	V	VA	AC	lp
<i>M. burphoensis</i>				♀♀					
ЗПВ (n=18)	$\frac{13,4}{3,5}$	$\frac{16,4}{1,2}$	$\frac{62,5}{1,7}$	$\frac{9,3}{0,6}$	$\frac{44,6}{1,5}$	$\frac{6,2}{0,7}$	$\frac{13,3}{1,6}$	$\frac{25,0}{1,2}$	$\frac{15,3}{1,1}$
Амур (n=2)	$\frac{11,6}{1,7}$	$\frac{16,3}{0,6}$	$\frac{60,5}{0,5}$	$\frac{9,6}{0,4}$	$\frac{44,7}{1,2}$	$\frac{6,7}{0,3}$	$\frac{12,7}{1,8}$	$\frac{26,2}{0,2}$	$\frac{16,0}{1,0}$
Уда (n=8)	$\frac{16,6}{1,8}$	$\frac{16,1}{0,8}$	$\frac{61,8}{1,5}$	$\frac{9,5}{0,7}$	$\frac{45,6}{1,4}$	$\frac{6,5}{0,6}$	$\frac{13,8}{0,9}$	$\frac{25,4}{0,9}$	$\frac{16,3}{1,0}$
Сахалин (n=9)	$\frac{14,6}{2,8}$	$\frac{16,9}{0,8}$	$\frac{62,4}{1,6}$	$\frac{8,1}{0,6}$	$\frac{45,4}{1,5}$	$\frac{5,8}{0,4}$	$\frac{14,2}{1,4}$	$\frac{24,3}{1,4}$	$\frac{15,3}{1,5}$
				♂♂					
ЗПВ (n=7)	$\frac{11,7}{1,9}$	$\frac{16,9}{1,1}$	$\frac{61,8}{1,6}$	$\frac{12,8}{2,2}$	$\frac{43,6}{1,6}$	$\frac{7,1}{1,2}$	$\frac{12,5}{0,4}$	$\frac{26,2}{1,6}$	$\frac{15,6}{1,1}$
Амур (n=1)	$\frac{10,0}{-}$	$\frac{17,8}{-}$	$\frac{63,2}{-}$	$\frac{12,4}{-}$	$\frac{44,7}{-}$	$\frac{6,8}{-}$	$\frac{13,3}{-}$	$\frac{23,7}{-}$	$\frac{13,5}{-}$
Уда (n=11)	$\frac{14,6}{1,1}$	$\frac{16,2}{0,7}$	$\frac{60,1}{1,3}$	$\frac{17,8}{1,5}$	$\frac{44,6}{1,3}$	$\frac{9,3}{0,6}$	$\frac{13,0}{0,9}$	$\frac{26,6}{1,1}$	$\frac{17,0}{0,9}$
Сахалин (n=8)	$\frac{11,8}{0,8}$	$\frac{16,9}{0,4}$	$\frac{61,4}{0,7}$	$\frac{14,5}{1,7}$	$\frac{45,3}{1,2}$	$\frac{7,5}{0,8}$	$\frac{12,8}{1,6}$	$\frac{25,7}{1,4}$	$\frac{16,2}{1,2}$
<i>M. mohoiu</i>									
Сахалин ♀	6,4	19,0	58,3	10,2	40,5	5,8	12,8	26,6	18,4
(n=2) ♂	9,0	16,5	56,4	12,7	39,7	7,4	14,2	28,2	18,7

Примечание. SL – длина тела (см) от конца рыла до основания лучей хвостового плавника; % SL : C – длина головы, AD – антедорсальное расстояние, P – длина грудного плавника, PV – пектротрентральное расстояние, V – длина брюшного плавника, VA – вентротрентральное расстояние, AC – расстояние от начала анального плавника до начала хвостового, lp – длина хвостового стебля.

Судя по всему, одним из первых, кто обратил внимание на подобных вьюнов, был Т. Мори, отметивший, что у исследованного им экземпляра вьюна из нижнего течения р. Туманган "спинной и брюшной плавники расположены далеко назад, расстояние от начала спинного до основания хвостового составляет 2,7 в длине тела, брюшной плавник

короче, чем спинной" (Могі, 1930, р. 46). Судя по приведенным им данным, антедорсальное расстояние у этого экземпляра составляло около 63% от длины тела, что вполне согласуется со значениями данной характеристики, полученными нами для вьюнов из оз. Лотос (61,3-62,5), расположенного по другому берегу этой реки примерно в 20 км ниже по течению от места, указанного Т. Мори. Некоторое время назад из пойменных водоемов приустьевой части р. Туманган был описан новый вид вьюнов *Misgurnus buphoensis* Kim et Pak, 1995. Среди особенностей этого вида указано, что начало спинного плавника находится несколько кзади от начала брюшного плавника (Kim, Pak, 1995, р. 56). Судя по рисунку из этой работы, антедорсальное расстояние у голотипа составляет более 60% длины тела. Из чего можно заключить, что *M. buphoensis* из нижнего течения р. Туманган и *M. nikolskyi sensu Vasil'eva* принципиально ничем не различаются. Об этом косвенно свидетельствует и большое морфологическое сходство голотипов, очевидное при сопоставлении их рисунков из первоописаний (Васильева, 2001, рис. 3; Kim, Pak, 1995, рис. на с. 55).

Ввиду сложившейся ситуации, мы считаем, что пока преждевременно рассматривать *M. buphoensis* и *M. nikolskyi* в качестве разных видов, и принимаем первое из этих названий в качестве приоритетного для именованного приморских вьюнов. Несомненно, что этот вопрос, как и общая ситуация с видовым составом вьюнов из российской части Дальнего Востока (см.: Новомодный, 2003), требует дальнейших тщательных исследований.

Оба экземпляра вьюнов, отловленных нами в оз. Малое Чибисанское, по малым значениям показателей *AD* и *PV*, сравнительно длинному хвостовому стеблю, окраске и форме *lamina circularis* вполне подходят под описание вьюна-могойта *M. mohoity* (Dybowski) из бассейна Амура (Васильева, 2001; Dybowski, 1869). По всей видимости, это первая находка данного вида на о-ве Сахалин. В систему Вавайских озер вьюн-могойт, скорее всего, попал случайно при искусственной интродукции сазана из бассейна Амура в озера южного Сахалина, проводившейся в прошлом неоднократно (Ключарева, 1964; опросные данные)*.

Род *Brachymystax* Günther, 1866

После исследований, начатых на Дальнем Востоке Л.Н. Беседновым, А.Н. Кучеровым, М.И. Кифа (Беседнов, Кучеров, 1972; Кифа, 1976) и продолженных группой исследователей из Института биологии развития РАН и Московского государственного университета (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; Павлов, 1993), точка зрения о наличии в составе рода *Brachymystax* двух филетических линий, одну из которых составляют обыкновенные, или острорылые, ленки, а другую – тупорылые ленки, стала практически общепринятой. Сам факт того, что удалось с той или иной степенью подробности установить ареалы острорылых и тупорылых ленков, которые включают несколько областей их симпатрического обитания, многих из исследователей склоняет к тому, чтобы признать острорылых и тупорылых ленков в ранге самостоятельных видов. Об этом же свидетельствуют довольно существенные генетические различия острорылых и тупорылых ленков (Осинов и др., 1990; Осинов, 1991, 1993; Шедько, Гинатулина, 1993; Shedko et al., 1996). Однако те из признаков, которые с успехом применялись для диагностики ленков в разных частях ареала рода *Brachymystax* (а это прежде всего число жаберных тычинок и два остеологических индекса – относительная ширина супраэпмоида, сошника), оказались подвержены значительной географической изменчивости клинального характера (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986). Поэтому, хотя

* Кроме *M. mohoity* в Вавайских озерах нами обнаружены несколько других видов амурских рыб, ранее в этом районе не отмечавшихся – речная абботтина *Abbottina rivularis* (Basilewsky, 1855), амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) и лефуа *Lefua costata* (Kessler, 1876).

в каждой из зон симпатрии тупорылые и острорылые ленки более или менее четко различаются по этим трем диагностическим признакам, разграничить географически удаленные популяции ленков разных форм не всегда удается. 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. Поэтому было высказано мнение, что поскольку острорылых и тупорылых ленков на всем ареале по простым диагностическим признакам разграничить не удается (нет четкого морфологического разрыва – хиатуса), то и основания для выделения в роде *Brachymystax* более одного таксономического вида отсутствуют (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986).

Целенаправленный поиск диагностических признаков выявил несколько остеологических характеристик, по которым острорылые и тупорылые ленки демонстрируют достаточно четкий разрыв. В этих целях нами был использован собственный материал по ленкам из различных рек Приморья, Хабаровского края и оз. Маркаколь (другое написание названия этого озера – Марка-Куль). Кроме того, были проанализированы (с любезного разрешения Е.А. Дорофеевой и А.В. Балушкина) коллекционные материалы по ленкам из Сибири (реки Ус, Малый Енисей, Селенга, Хани, оз. Байкал и оз. Хубсугул), хранящиеся в лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН (см. примечание к табл. 2).

Таблица 2

Сравнение некоторых остеологических характеристик (средняя/стандартное отклонение) выборки ленков из Сибири и Приморья

Признак	Острорылые ленки					Тупорылые ленки					
	МА	ЕН	БА	СЕ	ХУ*	АМ	ЛЕ	УСС	ВОС	КР	ПВ
<i>L_b</i> , см	<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>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>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
n	4	11	10	6	–	18	3	49	29	20	47
<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
n	5	15	14	6	3	39	4	100	52	21	61

* – Для изучения были доступны только разрозненные кости.

Примечание. 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, Илистая и Тармасу (бассейн р. Амур); ВОС – реки Самарга, Единка, Максимовка и Васильковка; КР – р. Кривая; ПВ – реки Алексеевка, Стеглянуха, Нежинка и Ананьевка (бассейн Японского моря). Все индексы (см. рис. 2) выражены в %.

При анализе данного материала 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 L_b (длины основания черепа), или 58-68% от длины обонятельной впадины этмоидального отдела хондрокраниума (см. рис. 1, а также значения индексов Pr_Eth и $PrEt_Olf$ в табл. 2). У острорылых ленков эти отростки заметно короче (8-10% от L_b) и, как правило, подстилают не более 40% длины обонятельной впадины этмоидального отдела хондрокраниума. Более того, анализ собственных и переданных нам материалов, а также коллекций ЗИН РАН показал, что ни виды рода *Hucho*, а также ни один из изученных нами представителей родов *Coregonus*, *Stenodus*, *Prosopium*, *Thymallus*, *Salmo*, *Salmothymus* (= *Acantholigua*), *Parahucho*, *Salvelinus*, *Salvethymus*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus* не имел таких длинных передних отростков ethmoidale laterale. Это вполне согласуется с литературными данными, демонстрирующими, 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, б, 1968а, б, 1971; Глубоковский, 1995; и 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 характеристикой, отличающей тупорылых ленков не только от острорылых ленков, но и от всех других представителей Salmonidae.

Кроме того, среди различных видов лососевых рыб острорылые ленки, по всей видимости, имеют один из самых длинных супраэтноидов, длина которого у них составляет в среднем 36-39% от L_b (индекс Set_L в табл. 2). Поэтому для диагностических целей можно использовать еще один индекс: длина передних отростков ethmoidale laterale в % длины супраэтноида ($PrEt_Set$). Поскольку острорылые ленки к тому же имеют короткие отростки сфенотикума (sphenoticum), то перспективной оказывается еще одна характеристика: длина отростков sphenoticum в % длины супраэтноида ($PrSp_Set$). Заметим, что в сочетании с другими характеристиками и относительная ширина супраэтноида ($SetW$) сохраняет определенную диагностическую ценность.

Для статистической оценки достоверности различий ленков по этим показателям была использована иерархическая (гнездовая) схема дисперсионного анализа (nested ANOVA; пакет Statistica 5.5 – StatSoft, Inc., USA), где верхний уровень составляли формы ленков, а нижний – их различные географические выборки. В данном случае оценивалась достоверность отличий компоненты дисперсии, связанной с различиями между формами ленков, от компоненты, отражающей вариацию выборок внутри каждой из этих двух форм. При этом из анализа были исключены малочисленные выборки ленков

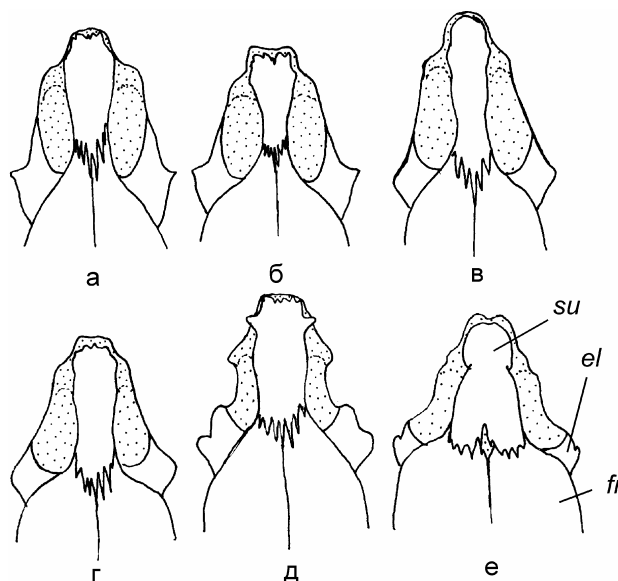


Рис. 1. Степень развития передних отростков ethmoidale laterale (el) у тупорылых ленков (а – из р. Ананьевка, б – из р. Арму) в сравнении с острорылыми ленками (в – из р. Арму, г – из оз. Маркаколь), *H. taimen* (д – р. Арму) и *S. leucomaenis* (е – р. Амгу). fr – frontale, su – supraethmoideum

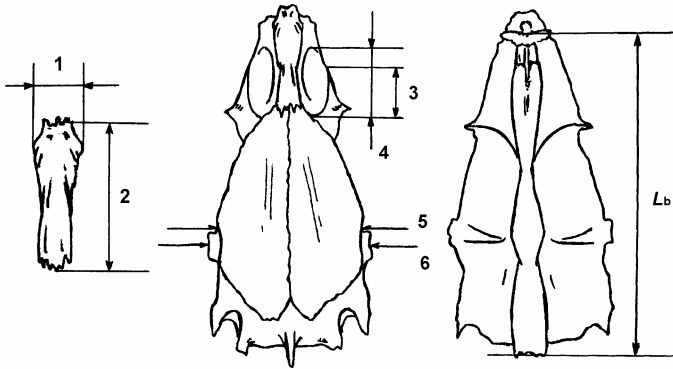


Рис. 2. Схема промеров супраэтмоида (supraethmoideum) и черепа ленокв. Все измерения проводились при помощи штангенциркуля. Промеры были использованы для составления следующих индексов: $SethW=1/2$ (отношение промеров 1 и 2); $Pr_Eth = 3/L_b$; $Olf_cav = 4/L_b$; $PrEt_Olf=3/4$; $PrEt_Set=3/2$; $Pr_Sph=(6-5)/L_b$; $PrSp_Set=(6-5)/2$; $Set_L=2/L_b$. L_b – длина основания черепа

– осторылых из оз. Мар-каколь и тупорылых из р. Лена*. Кроме того, чтобы несколько выровнять численности выборок, всех оставшихся осторылых ленокв из рек Сибири объединили в одну выборку. В конечном итоге в сравнении участвовали 2 выборки осторылых (Сибирь, Амур) и 4 выборки тупорылых ленокв, вложенные в соответствующие факторы – формы ленокв. В результате по всем перечисленным в табл. 2 остеологическим

индексам выявлены достоверные ($P < 0,05$) отличия на верхнем уровне иерархической схемы дисперсионного анализа (т.е. между тупорылыми и осторылыми ленками).

Таким образом, идентификация тупорылых и осторылых ленокв возможна при использовании не только "старых" диагностических признаков (число жаберных тычинок, относительная ширина супраэтмоида и сошника), но и целого ряда других остеологических индексов: $SethW$, Set_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 ленокв практически без перекрывания распадаются на две совокупности – тупорылых и осторылых ленокв (рис. 3).

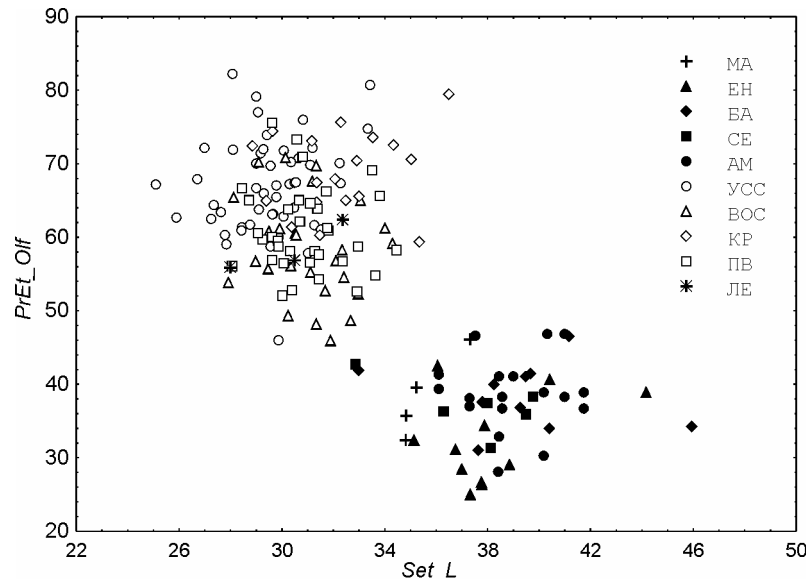


Рис. 3. Распределение особей тупорылых и осторылых (залитые символы) ленокв в пространстве двух остеологических индексов. Расшифровку обозначения выборок см. в примечании к табл. 2

* Но значения для этих выборок учитывались потом, при интерпретации результатов.

Обнаруженный hiatus между тупорылыми и острорылыми ленками по степени развития передних отростков *ethmoidale laterale* и отростков *sphenoticum* дает, на наш взгляд, полное основание для выделения в роде *Brachymystax* двух самостоятельных видов. Преимущество предлагаемого основного диагностического признака (индекс *PrEt_Olf*) заключается в его уникальной природе. 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 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 при наличии высокой изменчивости у них "обычных" диагностических признаков (число жаберных тычинок, индексы супраэтноида и сошника), по нашему мнению, говорят о том, что длинные отростки *ethmoidale laterale* появились в предковой популяции тупорылых ленков до того, как произошло их расселение по современному ареалу. Аналогичного рода заключения можно сделать и по другим предлагаемым новым диагностическим характеристикам (индексы *Set_L*, *PrEt_Olf*, *PrEt_Set* и *PrSp_Set*).

Ввиду изложенного мы, вслед за М.И. Кифа (1976), для острорылого ленка используем название *Brachymystax lenok*, присвоенное П.С. Палласом (Pallas, 1773) для ленков из р. Енисей (в оригинале – *Salmo 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 основного 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; Гундризер, 1974; Алексеев и др., 1986; реки Ус и Малый Енисей – в среднем 25,4), поэтому вслед за другими авторами (Алексеев, Кириллов, 1985; Алексеев и др., 1986; Мина, 1986) данный подвид мы не считаем валидным.

В результате можно представить следующий список синонимов для обыкновенного, или острорылого, ленка *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773): *Salmo lenok* Pallas, 1773: 716 (р. Енисей) [= *Salmo coregonoides* Pallas, 1814: 362 (реки Обь, Иртыш, Енисей, Ангара, Селенга, Лена, Витим, Кольма, оз. Байкал); = *Brachymystax coregonoides* Günther, 1866: 162; = *Brachymystax lenok savinovi* Mitrofanov, 1959: 275 (оз. Марка-Куль); = *Brachymystax lenok swetowidowi* Kirillov, 1962: 12 (реки Сибири к востоку от бассейна Оби)].

В свою очередь, анализ литературы показывает, что для тупорылого ленка пригодны три видовых названия: *Brachymystax tumensis* Mori, 1930; *Brachymystax tsinlingensis* Li, 1966 и *Brachymystax czerskii* Kirillov, 1979, первое из которых является приоритетным (Шедько, 2001). Таким образом, список синонимов для тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* Mori выглядит следующим образом: *Brachymystax tumensis* Mori, 1930: 42, pl. 3, fig. 1 (р. Туманган) [= *Brachymystax lenok tsinlingensis* Li, 1966: 92 (притоки Янцзы и Ху-

анхэ, Шэнси, Китай); =*Brachymystax lenok czerskii* Kirillov – Кириллов и др., 1979, с. 165 (р. Ундюлюнг)].

Завершая эту часть, предлагаем один из возможных вариантов диагностического ключа для видов рода *Brachymystax*.

- 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 Яна, Индигирка и Колыма, весь бассейн р. Амур, бассейны рек Уда и Тугур и верховья р. Ялуцзян]*
*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) – **Обыкновенный ленок, или острорылый**
- 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 и северо-западной части Сахалина, реки побережья Приморья и Северной Кореи, р. Ялуцзян и другие реки п-ова Корея, впадающие в бассейн Желтого моря, некоторые притоки рек Луаньхэ, Вейхэ, Хуанхэ и Янцзы в северо-восточном и центральном Китае]..
*Brachymystax tumensis* Mori, 1930 – **Туменский ленок, или тупорылый**

Род *Cottus* Linnaeus, 1758

До последнего времени пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* Heckel на Дальнем Востоке России был известен только из континентальных водотоков (Берг, 1949б; Черешнев, 1982; и др.). Однако в августе 2001 г. на о-ве Сахалин в небольших (1,5-2 м шириной) речках, впадающих в залив Северный (п-ов Шмидта), нами были отловлены 44 экземпляра подкаменщиков (10 ♀♀, 13 ♂♂ и 21 juv.) с укороченным внутренним лучом брюшного плавника, что из всех известных к настоящему времени дальневосточных подкаменщиков рода *Cottus* свойственно только пестрономому подкаменщику. В заливе Северный подкаменщики были обнаружены лишь в трех из пяти исследованных водотоках – в реках Той, Муни и в приустьевой части (на стометровом участке от устья до чаши 4-метрового водопада) безымянного ручья в 1,5 км к северу от р. Муни. В р. Нала и в ручье, расположенном в 1,3 км к северу от этой реки, подкаменщики найдены не были. Не были найдены они и в других реках п-ова Шмидта – реках Талики, Большой Лонгри и Тумь. В р. Тумь нами был обнаружен сахалинский подкаменщик *Cottus amblystomopsis* Schmidt (молодь и взрослые особи). На сегодняшний день это, по всей видимости, самая северная точка распространения сахалинского подкаменщика на о-ве Сахалин. Этот же вид был найден в некоторых других реках о-ва Сахалин, посещенных нами летом 2001 и 2002 гг., – в бассейне р. Поронай, а также реках Мануй, Лиственница, Бахура, Мерея, Лютога и Урюм.

Чтобы определиться с систематической принадлежностью подкаменщиков из залива Северный, мы проанализировали их некоторые, важные в целях диагностики, морфологические характеристики и сравнили с пестроногим подкаменщиком из бассейна

* Указание на наличие острорылого ленка в провинции Хэбэй (Шедько, 2001) является досадной оплошностью.

Амура (реки Уссури, Павловка и Анюй – n=47; 18 ♀♀, 18 ♂♂ и 11 juv.) и северной половины побережья Приморья (реки Единка и Максимовка – n=30; 19 ♀♀, 6 ♂♂ и 5 juv.), а также с подкаменщиком Волка *C. roescilopus volki* Taranetz из нескольких рек южной части побережья Приморья (реки Зеркальная, Аввакумовка, Маргаритовка, Черная, Соколовка, Киевка и Партизанская – n=48; 22 ♀♀, 13 ♂♂ и 13 juv.). Результаты этого анализа представлены в табл. 3.

Таблица 3

Некоторые морфологические характеристики пестроногого подкаменщика и подкаменщика Волка с юга Дальнего Востока России

Признак	Бассейн Уссури и Нижнего Амура	О-в Сахалин	Северное Приморье	<i>C. volki</i>
Лучей в первом спинном плавнике (<i>ID</i>):				
7	1	–	–	3
8	14	22	22	31
9	21	1	3	–
Лучей во втором спинном плавнике (<i>IID</i>):				
17	16	13	19	–
18	20	8	6	2
19	–	2	–	24
20	–	–	–	8
Лучей в грудном плавнике (<i>P</i>):				
12	1	–	1	–
13	34	21	23	2
14	1	2	1	29
15	–	–	–	3
Лучей в анальном плавнике (<i>A</i>):				
12	1	–	–	–
13	5	8	14	6
14	23	14	11	22
15	7	1	–	6
Общее число пор в туловищном канале <i>ll</i> . Из них – число пор на хвостовом стебле	23,22±1,87* 0,00±0,00	24,30±1,64 0,00±0,00	22,72±1,81 0,00±0,00	28,75±3,22 2,39±1,23
Форма поры <i>pm</i> ₅ (одинарная – 1, двойная – 2) на левой/правой стороне головы**:				
1/1	47	44	30	7
1/2	–	–	–	3
2/1	–	–	–	2
2/2	–	–	–	36
Пор <i>pm</i> ₁ на конце подбородка**: одна (каналы <i>СРМ</i> соединены) две (каналы <i>СРМ</i> раздельные)	– 47	– 44	– 30	48 –
Зубы на небных костях: имеются отсутствуют	– 47	– 44	– 30	48 –
<i>SL</i> , см	6,35±1,33	6,84±0,81	6,66±0,83	7,24±1,58
Длина головы – <i>C</i> , % <i>SL</i>	29,88±1,26	29,79±0,86	30,04±1,16	32,39±1,25
Высота хвостового стебля, % <i>SL</i>	6,96±0,43	7,62±0,50	7,37±0,38	8,29±0,45
Высота хвостового стебля, % <i>C</i>	23,31±1,47	25,58±1,48	24,56±1,22	25,63±1,71
Длина брюшного плавника, <i>V</i> , % <i>SL</i>	24,15±2,65	24,10±2,22	24,2±1,94	22,27±1,86
Длина внутреннего луча, <i>V</i> , % <i>V</i>	38,14±5,48	31,91±4,58	40,51±4,67	52,49±5,47

* Среднее ± стандартное отклонение.

** Наименование пор преоперкуло-мандибулярного канала (canalis praeoperculo-mandibularis, *СРМ*) сеймосенсорной системы головы подкаменщиков дается по: Черешнев, 1982.

По всем рассмотренным показателям подкаменщики с о-ва Сахалин оказались чрезвычайно сходны с пестроногими подкаменщиками из бассейна Амура и северной половины побережья Приморья. Напротив, подкаменщик Волка резко отличался от изученных пестроногих подкаменщиков большим числом лучей в *II D* и *P*; как правило, полной боковой линией с высоким числом пор в ней; формой поры *pm*₅; одинарной порой на конце подбородка (симфизе); хорошо выраженными зубами на небных костях; длиной головы; высотой хвостового стебля (наименьшей высотой тела); длиной брюшного плавника и более развитым его внутренним лучом. В связи со столь четкими отличиями этой формы мы предлагаем рассматривать подкаменщика Волка в ранге самостоятельного вида *Cottus volki* Taranetz, 1933. Распространение подкаменщика Волка ограничивается участком побережья Приморья от р. Великая Кема на севере до р. Партизанская на юге (Таранец, 1933, 1936; Шедько, 2001), и он, таким образом, является узкоареальным эндемиком. Судя по сравнительно малому (16-18) числу лучей в *II D* у пестроного подкаменщика из р. Туманган (Cheng et al., 1980), в этой реке обитает уже амурский пестроногий подкаменщик.

Сравнивая данные по пестроногому подкаменщику из табл. 3 с данными по подкаменщику из р. Онон (Верхний Амур), описанному Б. Дыбовским (Dybowski, 1869, p. 949, taf. 14, fig. 1) как новый вид *Cottus szanaga* и позднее заново проанализированному Ю. Хольчиком и К. Пивничкой (Holcik, Pivnicka, 1969), мы не находим между ними каких бы то ни было существенных различий. Таким образом, на сегодняшний день пестроногих подкаменщиков из бассейна Амура, северной половины побережья Приморья и северной части о-ва Сахалин можно считать гомогенными в таксономическом отношении. Последние два автора, сравнив подкаменщиков из р. Онон с подкаменщиками *Cottus poecilopus* из бассейна р. Дунай, обнаружили между ними значительные различия в числе пор боковой линии, длине головы, высоте хвостового стебля, длине брюшных плавников и некоторых других характеристиках (Holcik, Pivnicka, 1969, табл. 6). В связи с этим Ю. Хольчик и К. Пивничка рассматривают амурских пестроногих подкаменщиков как валидный вид и предлагают использовать для них название *Cottus szanaga*. Позднее И.А. Черешнев (1982), исследовав кроме дальневосточных пестроногих подкаменщиков также подкаменщиков из р. Вах (бассейн Дуная), согласился с этой точкой зрения. В связи с этим мы, вслед за вышеперечисленными авторами, признаем амурских пестроногих подкаменщиков в статусе самостоятельного вида *Cottus szanaga* Dybowski, 1869. По имеющимся данным (табл. 3; Черешнев, 1982; Holcik, Pivnicka, 1969; Witkowski, 1979), амурский подкаменщик *Cottus szanaga* отличается от пестроного подкаменщика *Cottus poecilopus* следующими характеристиками: (1) число пор в туловищном канале *l.l.* – 19-28 (22,7-24,3) против 14-37 ((21,6) 23,4-30,6); (2) длина головы (*C*) – 27,3-32,8 (29,8-30,0) против 24,7-31,3 (26,4-27,7); (3) высота хвостового стебля (в % *C*) – 20,9-28,0 (23,3-25,6) против 25,9-36,8 (27,9-33,4); (4) длина брюшного плавника (*V* в % *SL*) – 18,7-29,3 (24,1-24,2) против 15,9-26,7 (20,3-21,3). Пока не ясно, встречается ли *Cottus szanaga* в реках Сибири и/или в бассейне Охотского моря. По данным И.А. Черешнева (1982), пестроногие подкаменщики из рек Чукотки, р. Колыма (бассейн Северного Ледовитого океана) и р. Мотыклейка (бассейн Охотского моря), имеют ряд отличий от *Cottus szanaga* и, вероятно, ему не конспецифичны.

Завершая этот раздел, предлагаем следующий ключ для определения дальневосточных подкаменщиков с укороченным внутренним лучом брюшного плавника, составленный по собственным (табл. 3) и литературным (Дыбовский, 1877; Таранец, 1933, 1936; Черешнев, 1982; Dybowski, 1869; Holcik, Pivnicka, 1969) данным.

- 1(2). На конце подбородка одна пора [преоперкуло-мандибулярные каналы сейсмической системы (*canalis praeperculo-mandibularis*, *СРМ*) левой и правой сторон головы между собой соединены]; число пор в туловищном канале *l.l.* – 22-36 (28,8); поры туловищного канала *l.l.* на хвостовом стебле, как правило, присутствуют; лучей во втором спинном плавнике (*II D*) обычно 19-20 (реки Приморья, впадающие в Японское море от р. Великая Кема на севере до р. Партизанская на юге)
 *Cottus volki* Taranetz, 1933 – Подкаменщик Волка

- 2(1). На конце подбородка две поры [преоперкуло-мандибулярные каналы сейсмочувствительной системы (СРМ) левой и правой сторон головы между собой не соединены]; число пор в туловищном канале *l. l.* – 12-28 (22,7-24,3); поры туловищного канала *l. l.* на хвостовом стебле отсутствуют; лучей во втором спинном плавнике (*II D*) обычно 17-18.
- 3(4). Зубы на небных костях отсутствуют; пора *pt₅* СРМ одинарная; длина внутреннего луча брюшного плавника (в % *V*) – 23,2-54,1 (31,9-40,5); высота хвостового стебля (в % *C*) – 20,9-28,0 (23,3-25,6) (Бассейн Амура целиком, п-ов Шмидта на о-ве Сахалин, материковые реки Татарского пролива и бассейна Японского моря от Амурского лимана и на юг до р. Максимовка, р. Туманган)
 *Cottus szanaga* Dybowski, 1869 – **Амурский подкаменщик, или шанага**
- 4(3). Зубы на небных костях, как правило, имеются; пора *pt₅* СРМ обычно двойная; длина внутреннего луча брюшного плавника (в % *V*) – 25,0-42,8 (27,8-32,1); высота хвостового стебля (в % *C*) – 20,0-26,0 (21,9-22,6) (р. Мотыклейка в бассейне Охотского моря и реки Чаун и Колыма в бассейне Северного Ледовитого океана)
 *Cottus sp.* [Черешнев, 1982]

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность А.В. Ермоленко, В.И. Сопкину и Г.В. Новомодному за помощь при сборе материала из Приморья и Хабаровского края; Е.А. Дорофеевой, Н.Г. Богуцкой и А.В. Балущкину за предоставленную возможность ознакомиться с коллекциями рыб ЗИН РАН; И.А. Черешневу, М.Б. Скопцу и Г.В. Новомодному за переданный материал и полезное обсуждение по ряду затронутых в настоящей работе вопросов; Дж.Д. Фонгу (J.D. Fong) за присланные фотографии паратипов *Pseudaspius bergi*, В.В. Богатову, Е.А. Макаренку и Т.В. Питчу (T.W. Pietsch) за содействие во время экспедиционных работ на о-ве Сахалин.

Работа была частично поддержана грантами РФФИ №№ 00-04-49015 и 01-04-49552; а также грантами Biological Sciences Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) and the International Program Division of the U.S. National Science Foundation, грант DEB-0071655, T.W. Pietsch, руководитель; the Japan Society for the Promotion of Science, грант BSAR-401, К. Амаока, руководитель. Экспедиционные работы М.Б. Скопца на реках Уда, Тугур, Коппи и Ботчи, а также о-ве Большой Шантар осуществлялись при поддержке the Wild Salmon Center (Portland, USA).

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. Морфоэкологическая 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 фенетические отношения с ленками из водоёмов материковой части Дальнего Востока // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, № 2. С. 328–330.
- Алексеев С.С. Онтогенетическая изменчивость диагностических признаков острорылого и тупорылого ленка: о возможной роли гетерохронии в становлении разнообразия рода *Brachymystax* // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 7. С. 80–88.
- 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.
- Берг Л.С. Рыбы бассейна Амура. 1909. 270 с. (Зап. Импер. акад. наук; Т. 24, № 9).
- Берг Л.С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Ostariophysi. Вып. 2. СПб.: Изд-во Импер. акад. наук, 1914. С. 337–846.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949а. Ч. 2. 4-е изд. С. 469–925.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949б. Ч. 3. 4-е изд. С. 929–1370.
- 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.
- Борисовец Е.Э., Алексеев С.С., Мина М.Ф. Многомерный статистический анализ морфологических признаков симпатрических форм ленка рода *Brachymystax* (Salmonidae) из водоёмов бассейнов рек Лены и Амура // Вопр. ихтиол. 1983. Т. 23, № 2. С. 193–208.
- Васильева Е.Д. Остеологическая характеристика ленка (род *Brachymystax*: Salmoniformes, Salmonidae) озера Маркаколь и реки Кальджир // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 4. С. 555–561.
- Васильева Е.Д. Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. Видовой состав рода в водах России (с описанием нового вида) и некоторые номенклатурные и таксономические проблемы близких форм с территориями сопредельных стран // Вопр. ихтиол. 2001. Т. 41, № 5. С. 581–592.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Гундризер А.Н. К биологии восточносибирского ленка *Brachymystax lenok swetowidowi* Kirillov водоёмов Тувы // Тр. НИИ биологии и биофизики. 1974. Т. 4. С. 119–126.
- Дыбовский Б. Рыбы системы вод Амура // Изв. Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва. 1877. Т. 8, № 1–2. С. 1–29.
- Кириллов Ф.Н. Ихтиофауна бассейна р. Вилюя // Тр. Ин-та биол. ЯФ СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 5–71.
- Кириллов Ф.Н., Кириллов А.Ф., Тяпирганов М.М., Тетерин В.Г. Ихтиофауна // Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1979. С. 156–216.
- 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.
- Ключарева О.А. Материалы по ихтиофауне и рыбному хозяйству озёр южного Сахалина // Озёра южного Сахалина и их ихтиофауна. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. С. 223–266.
- 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.
- 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.

- Насека А.М. Подсемейство Gobioninae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. С. 81-86.
- Новомодный Г.В. Предварительные результаты современных исследований разнообразия рыб в бассейне реки Амур: видовой состав на рубеже XX-XXI веков // Биоразнообразие рыб пресных вод бассейна реки Амур и сопредельных территорий: Первая Международ. науч. конф. (Хабаровск, 29-31 октября 2002 г.). Хабаровск, 2003. – В печати.
- Описание видов рыб провинции Хэйлунцзян / Под ред. Чжан Данминь. Харбин: Наука и техника провинции Хэйлунцзян, 1995. 275 с. (На кит. яз.)
- 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.
- 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.
- Подлесный А.В. Морфологические и биологические черты ленка и речного сига р. Ангары // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1953. Т. 5. С. 275-282.
- Спановская В.Д. О систематике амурских пескарей // Зоол. журн. 1953. Т. 32, № 2. С. 259-271.
- Таранец А.Я. О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного края // Докл. АН СССР. 1933. № 2. С. 83-85.
- Таранец А.Я. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 4, вып. 2. С. 485-540.
- Таранец А.Я. Краткий очерк ихтиофауны бассейна среднего Амура // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 12. С. 51-69.
- Таранец А.Я. К вопросу о родственных отношениях и происхождении пескарей бассейна р. Амур // Зоол. журн. 1938. Т. 17, № 3. С. 453-470.
- Черешнев И.А. Подкаменщик рода *Cottus* (Cottidae) из бассейна реки Тайуй (арктическая Чукотка) // Вопр. ихтиол. 1982. Т. 22, № 1. С. 15-26.
- 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.
- 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. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 229-249.
- Cheng P.-S., Hwang H.-M., Chang Y.-L., Dai D.-Y. The Fishes of the Tumenjiang River [Tumenjiang yulei]. 1980. 111 p.
- Dybowski B.I. 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.I. Zur Kenntniss der Fischfauna des Amurgebietes // Verh. K.-K. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1872. V. 22. P. 209-222.
- 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. Bot. Bratislava; N 56).
- 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.
- 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.
- Jordan D.S., Metz C.W. A catalog of the fishes known from the waters of Korea // Mem. Carnegie Mus. 1913. V. 6, N 1. P. 1-65.
- Kim R.T., Pak S.Y. A new species of a loach, *Misgurnus* from D. P. R. Korea // Bull. Acad. Sci. D. P. R. Korea. 1995. N 1. P. 54-56.
- Kottelat M. European freshwater fishes. 1997. 271 p. (Biologia (Zool.); V. 52, suppl. 5).
- Li S.-Ch. On a new subpecies of fresh-water trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, from Taipaishan, Shensi, China // Acta Zootaxonomica Sinica. 1966. V. 3, N 1. P. 92-94.
- 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.
- Pallas P.S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. 2. Theil. St. Petersburg: Kaiserlichen Academie der Wissenschaften, 1773. 744 S.
- 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.
- Shedko 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.
- Witkowski A. A taxonomic study on fresh-water sculpins of genus *Cottus* Linnaeus, 1758 (*Cottus gobio* L. and *Cottus poecilopus* Heck.) in Poland. 1979. 95 p. (Acta Univ. Wratisl. N 458, Prace Zool. X).
- Yang S.Y., Min M.S. Classification, distribution and geographic variation of two species of genus *Moroco* in Korea // Korean J. Syst. Zool. 1986. V. 2. P. 63-78.
- Yue P. Gobioninae // Fauna Sinica. Osteichthys. Cypriniformes II / Ed. Y. Chen. Beijing: Science Press, 1998. P. 232-388.