БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 5, с. 315–327

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 57.015 + 575.17

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТРЕХ ВИДОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КРАСНОПЕРОК РОДА *PSEUDASPIUS* (OSTEICHTHYES: CYPRINIDAE) НА ОСНОВЕ МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

© 2022 г. А. О. Золотова[1], *, Ю. Ф. Картавцев[1]

[1]*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия*

**e-mail: anna.o.zolotova@gmail.com*

Поступила в редакцию 22.07.21 г.
После доработки 09.03.22 г.
Принята к публикации 24.03.22 г.

На основании дисперсионного, канонического и дискриминантного анализов по комплексу пластических признаков выявлены значимые различия между обитающими в Приморье и на о-ве Сахалин дальневосточными красноперками *Pseudaspius* (*Tribolodon*) *hakonensis*, *P. brandtii* и *P. sachalinensis* (Osteichthyes, Cyprinidae), а также между выборками *P. hakonensis* из разных районов обитания. Показано, что относительные размеры головы, рыла, глаза, верхней и нижней челюстей, а также хвостового стебля – это основные признаки, по которым различаются виды и локальные группировки дальневосточных красноперок.

Ключевые слова: дальневосточные красноперки, *Pseudaspius* (*Tribolodon*), морфология, систематика, популяционная структура, морфометрия, дисперсионный анализ, канонический анализ, ANOVA, дискриминантный анализ

DOI: 10.31857/S0134347522050114

Дальневосточные красноперки – уникальные представители карповых рыб, распространенные в реках, эстуариях и морских бухтах от о-ва Тайвань на юге (Берг, 1949) до Шантарских и Курильских островов на севере (Большаков, 2013). Они могут вести анадромный образ жизни, а также образовывать жилые и проходные формы; в ходе миграций способны приспосабливаться к воде разной степени солености – от пресной до океанической (Гриценко, 2002). В свое время признак анадромности был использован для выделения дальневосточных красноперок в отдельный род *Tribolodon* (Okado, 1960; Nakamura, 1963, 1969; Sakai, 1995; Гриценко, 1974, 1982). Обосновывая выделение дальневосточных красноперок в отдельный род, Гриценко (1974) придерживался концепции о необходимости отнесения к самостоятельному роду видов, имеющих общие морфологические родовые признаки и общее филогенетическое происхождение, а также занимающих сходные экологические ниши (Майр и др., 1956).

В зависимости от методов исследования и концепций вида в систематике дальневосточных красноперок поочередно преобладали разные тенденции: выделение внутри рода от шести (Шмидт, 1904) до 18 (по: Гриценко, 1974) видов или объединение видов под единым названием (Берг, 1916; Дружинин, 1970, и др.). Таксономические изменения затрагивали не только видовой уровень, но и родовой. В настоящее время по итогам ревизии рода *Tribolodon*, проведенной на основании молекулярно-генетических данных (Tan, Armbruster, 2018; Sakai et al., 2020), предложено объединить этот род с родом *Pseudaspius* (Dyldin, Orlov, 2021). Ранее единственным представителем рода считался вид *Pseudaspius leptocephalus*, ведущий пресноводный и полупроходной образ жизни (Dyldin, Orlov, 2016), лишь единичные особи этого вида отмечены в эстуариях (Bogutskaya et al., 2008; Парин и др., 2014). Согласно данным каталога рыб Эшмайера (Eschmeyer's catalog of Fishes), в настоящее время род *Pseudaspius* представлен видами *P. leptocephalus* (Pallas, 1776), *P. brandtii* (Dybowski, 1872), *P. sachalinensis* (Nikolskii, 1889), *P. hakonensis* (Günther, 1877) и *P. nakamurai* (Doi & Shinzawa, 2000). Четыре последних вида ранее относили к роду *Tribolodon* (Парин и др., 2014).

Во многих работах результаты систематизации таксонов отряда Cypriniformes по морфологическим признакам отличаются от данных, полученных с помощью молекулярно-генетических маркеров (Stout et al., 2016), однако эти два метода могут дополнять друг друга (Kartavtsev et al., 2017).

Для дальневосточных красноперок вопросы происхождения (Kartavtsev et al., 2002; Брыков и др., 2011, 2013; Полякова и др., 2015) и фенотипической изменчивости, связанной с экологической пластичностью (Иванков и др., 2016), до сих пор не решены, поэтому независимо от того, принадлежат эти виды к роду *Tribolodon* или к роду *Pseudaspius*, необходимо продолжить их изучение. Наряду с генетическими методами важно использовать морфологические признаки, которые не теряют своей значимости при работе в полевых условиях и при быстрой сортировке большого объема материала. Ранее по *t*-критерию Стьюдента и расстоянию Махаланобиса у видов *P. brandtii* и *P. hakonensis* с юга Приморского края были выявлены значимые различия между самками и самцами (Гавренков, Свиридов, 2001; Свиридов, Иванков, 2003). На основе анализа уровня флуктуирующей асимметрии признаков оценена стабильность развития этих видов (Романов, Ковалев, 2005; Романов, 2019). На примере *P. brandtii* и *P. hakonensis* из бухт и заливов Японского моря рассмотрены проблемы внутрипопуляционной организации (Иванков и др., 2016). Для *P. hakonensis* сопоставлены данные по морфометрии особей с юга Приморского края с опубликованными данными для этого вида рыб с о-ва Сахалин (Гудков и др., 2010).

Комплексное исследование морфологических признаков с привязкой к молекулярно-генетическим данным актуально для карповых рыб (Zolotova et al., 2019). В настоящей работе представлены собственные материалы по внутри- и межвидовой морфологической изменчивости дальневосточных красноперок *P. hakonensis*, *P. brandtii* и *P. sachalinensis* с юга Приморского края и с о-ва Сахалин, для видовой идентификации которых ранее были использованы молекулярно-генетические маркеры (Zolotova, Kartavtsev, 2018; Zolotova et al., 2019).

При проведении работы рассматривали две гипотезы. Согласно основной гипотезе различия значений пластических признаков у разных видов рыб рода *Pseudaspius* превышают различия признаков у одного и того же вида из разных мест обитания. Альтернативная гипотеза состоит в том, что исследованные виды рода *Pseudaspius* характеризуются достаточно широкой экологической пластичностью и вариабельность пластических признаков зависит от места обитания, а не от видовой принадлежности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов рыб проводили жаберными сетями и с помощью удильной снасти в б. Киевка (42°50′ N, 133°40′ E) Приморского края и в пяти районах о-ва Сахалин: в зал. Анива (46°59′ N, 142°58′ E), р. Лютога (47°14′ N, 142°45′ E), р. Найба (47°34′ N, 142°22′ E), р. Тымь (51°15′ N, 143°10′ E) и р. Пиленга (51°14′ N, 143°26′ E). Исследовано 82 экз. *Pseudaspius hakonensis* из пяти локальностей: б. Киевка (19 экз.), зал. Анива (21 экз.), р. Лютога (27 экз.), р. Найба (10 экз.) и р. Тымь (5 экз.); 26 экз. *P. brandtii* из трех локальностей: б. Киевка (22 экз.), р. Лютога (3 экз.) и р. Найба (1 экз.), а также 9 экз. *P. sachalinensis* из двух локальностей: р. Найба (4 экз.) и р. Пиленга (5 экз.). Для снижения погрешностей анализа измерения были выполнены одним оператором. Морфометрия и меристические подсчеты проведены в соответствии с существующей методикой измерения карповых рыб (Armbruster, 2012) (рис. 1).

На первом этапе морфологического анализа была оценена нормальность распределения вариационных рядов выбранных признаков после их перевода в индексы (Armbruster, 2012; Золотова, 2019) (табл. 1, 2). Для минимизации влияния размера на изменчивость пластических признаков (линейных промеров) в дальнейшем анализировали проиндексированные значения, выраженные в процентах. Перед проведением статистического анализа все переменные (признаки) были стандартизованы с приведением всех вариационных рядов к виду со средней, равной 0, и стандартным отклонением, равным 1.

Для проверки возможности идентификации трех видов рыб рода *Pseudaspius* и выборок *P. hakonensis* из пяти мест обитания применяли многомерный дисперсионный, канонический и дискриминантный анализы (Афифи, Эйзен, 1982). Для расчетов использовали случайные выборки особей из разных популяций и признаки, имеющие нормальное или близкое к нормальному распределение. Нормально распределенными считали признаки, у которых значение асимметрии распределения по модулю не превышало стандартной ошибки асимметрии, а значение эксцесса – трех стандартных ошибок. Для каждого анализируемого признака во всех тестах принимались минимальные вероятности ошибки (уровни значимости) $p \leq 0.05$, включая тест на нормальность Колмогорова–Смирнова и статистику Шапиро–Уилкса, а также простой дисперсионный анализ отдельных признаков (ANOVA), многомерный анализ комплекса признаков (MANOVA), канонический и дискриминантный анализы. Поскольку канонический корреляционный и канонический дискриминантный анализы дополняют друг друга, сначала проводили анализ канонических корреляционных связей и статистической значимости всего комплекса переменных. Затем полученные статистические характеристики использовали в каноническом дискриминантном анализе. В каждом анализе выявляли признаки, по которым различия между сформированными группами были наибольшими. Статистическую значимость различий для сравниваемых групп

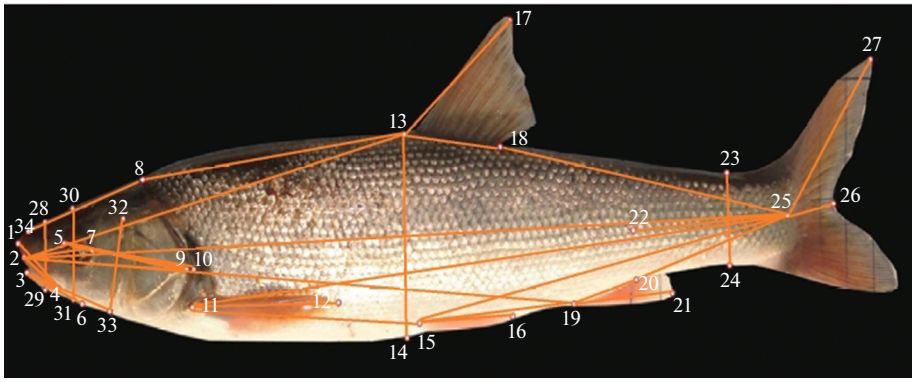

Рис. 1. Схема промеров дальневосточных красноперок. Цифрами обозначены точки, по которым проводили измерения. 2–25 – стандартная длина рыбы (SL); 1–4 – длина рыла; 5–7 – горизонтальный диаметр глаза; 7–9 – посторбитальное расстояние до кости жаберной крышки; 7–10 – посторбитальное расстояние до конца кожной складки на жаберной крышке; 2–9 – длина головы; 28–29 – высота головы (сквозь ноздри); 30–31 – высота головы (сквозь глаз); 2–4 – длина верхней челюсти; 3–6 – длина нижней челюсти; 32–33 – высота operculum; 13–14 – наибольшая высота тела (у основания спинного плавника); 23–24 – наименьшая высота тела (высота хвостового стебля); 2–13 – предорсальное расстояние; 13–25 – постдорсальное расстояние; 2–11 – расстояние до грудного плавника; 2–15 – расстояние до брюшного плавника; 2–19 – расстояние до анального плавника; 20–25 – длина хвостового стебля (по: Armbruster, 2012); 22–25 – длина хвостового стебля (по: Правдин, 1966); 13–18 – длина основания спинного плавника (D); 13–17 – высота спинного плавника (D) (по второму лучу); 19–20 – длина основания анального плавника (A); 19–21 – высота анального плавника (A) (по второму лучу); 11–12 – длина грудного плавника (P) (по третьему лучу); 15–16 – длина брюшного плавника (V) (по третьему лучу); 11–15 – расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников; 15–19 – расстояние между основаниями брюшного и анального плавников; 25–27 – длина верхней лопасти хвостового плавника; 25–26 – длина выемки хвостового плавника; 18–25 – постдорсальное расстояние; 3–33 – расстояние от начала нижней челюсти до края operculum, 2–7 – от начала рыла до заднего конца горизонтального диаметра глаза, 5–9 – от начала горизонтального диаметра глаза до края жаберной крышки, 11–19 – от основания грудного плавника до основания анального, 15–25 – от основания брюшного плавника до основания хвостового, 11–25 – от основания грудного плавника до основания хвостового, 8–13 – от заднего края черепной коробки до основания спинного плавника, 34–8 – от переднего конца nasale до заднего края черепной коробки; 35–36 – межглазничное расстояние, 37–38 – расстояние между внешними краями sphenotica, 39–40 – расстояние между внешними краями pterotica, 41–42 – ширина головы, 43–44 – расстояние между внешними краями supraethmoidea, 47–48 – ширина тела в районе основания дорсального плавника, 49–50 – ширина хвостового стебля.

(видов и популяций) оценивали на основе комплексов переменных в описанных многомерных подходах. При этом минимизируется проблема множественности сравнений по отдельным признакам.

Всего в работе исследовали 54 признака (индекса). В ходе анализа индексы, вариационные ряды которых отклонялись от нормального распределения, были исключены; основу исследования составили 39 индексов. При выполнении дискриминантного анализа для различения видов и популяций используются разные значения признаков, что отражается на их подборе в дискриминирующую функцию и приводит к разному набору и разному числу признаков при требовании максимизации различий; в результате этого число признаков уменьшилось до 21–25. Статистический анализ проводили на основе пакета программ Statistica 6 (StatSoft, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При анализе вариационных рядов 54 индексов пластических признаков для трех видов красноперок рода *Pseudaspius* установлено, что большинство признаков имело нормальное или близкое к нормальному распределение (табл. 1). Основные результаты дискриминантного анализа изменчивости пластических признаков представлены в табл. 2 и 3. Данные многомерного дисперсионного анализа показали наличие значимых различий между изученными видами красноперок по комплексу из 39 нормально распределенных индексов пластических признаков ($F = 5.9$; d.f. = = 102; 80; $p < 0.0001$). Для крупночешуйной красноперки *P. hakonensis* оценена внутривидовая изменчивость пластических признаков. При проведении многомерного дисперсионного анализа обнаружено, что выборки, соответствовавшие разным локальным группировкам *P. hakonensis*, различались ($F = 2.9$; d.f. = 188, 50; $p < 0.0001$).

Межвидовая изменчивость дальневосточных красноперок

Для изученных видов дальневосточных красноперок выявлены характерные различия по четырем индексам пластических признаков: пропорции рыла и верхней челюсти, диаметр глаза, а

Таблица 1. Характеристики вариационных рядов основных стандартизованных индексов пластических признаков, проанализированных в выборках трех видов дальневосточных красноперок рода *Pseudaspius*

№	Индекс, %	Доверительный интервал 95%		Минимум	Максимум	SE	Асимметрия (As)	SE As	Эксцесс (Ex)	SE Ex
		-95	+95							
1	Высота тела у основания дорсального плавника/SL	–0.192	0.192	–2.395	2.899	0.097	–0.004	0.234	–0.018	0.463
2	Высота хвостового стебля/SL	–0.192	0.192	–2.248	2.635	0.097	0.434	0.234	0.193	0.463
3	Высота хвостового стебля/длина хвостового стебля	–0.192	0.192	–2.074	2.369	0.097	0.093	0.234	–0.432	0.463
4	Ширина тела у основания дорсального плавника/SL	–0.192	0.192	–1.705	2.327	0.097	0.212	0.234	–0.675	0.463
5	Ширина хвостового стебля/SL	–0.192	0.192	–2.009	3.133	0.097	0.604	0.234	0.395	0.463
6	Предорсальное расстояние/SL	–0.192	0.192	–2.441	3.993	0.097	0.815	0.234	2.564	0.463
7	Постдорсальное расстояние/SL	–0.192	0.192	–4.881	2.607	0.097	–1.021	0.234	4.722	0.463
8	Расстояние от начала верхней челюсти до брюшного плавника/SL	–0.192	0.192	–8.371	2.304	0.097	–5.782	0.234	47.390	0.463
9	Преанальное расстояние/SL	–0.192	0.192	–7.900	3.384	0.097	–4.191	0.234	37.739	0.463
10	Расстояние от основания грудного до основания брюшного плавника/SL	–0.192	0.192	–2.427	2.947	0.097	0.330	0.234	0.114	0.463
11	Расстояние от основания брюшного до основания анального плавника/SL	–0.192	0.192	–2.353	2.410	0.097	–0.335	0.234	–0.027	0.463
12	Длина хвостового стебля/SL	–0.193	0.193	–2.577	2.470	0.097	–0.259	0.235	–0.330	0.465
13	Длина основания дорсального плавника/SL	–0.192	0.192	–2.127	2.920	0.097	0.210	0.234	–0.141	0.463
14	Высота дорсального плавника/SL	–0.192	0.192	–4.073	1.978	0.097	–0.828	0.234	2.030	0.463
15	Длина основания анального плавника/SL	–0.192	0.192	–2.413	2.642	0.097	0.106	0.234	–0.385	0.463
16	Высота анального плавника/SL	–0.192	0.192	–3.134	2.132	0.097	–0.030	0.234	0.075	0.463
17	Длина грудного плавника/SL	–0.192	0.192	–2.320	2.366	0.097	0.195	0.234	–0.359	0.463
18	Длина брюшного плавника/SL	–0.192	0.192	–3.277	2.347	0.097	–0.140	0.234	0.421	0.463
19	Длина головы/SL	–0.192	0.192	–2.639	3.423	0.097	0.657	0.234	1.092	0.463
20	Длина головы/высота тела	–0.192	0.192	–2.033	3.560	0.097	0.540	0.234	0.527	0.463
21	Высота головы в районе ноздрей/SL	–0.192	0.192	–1.962	2.311	0.097	0.063	0.234	–0.472	0.463
22	Высота головы в районе ноздрей/длина головы	–0.192	0.192	–2.211	2.190	0.097	0.081	0.234	–0.510	0.463
23	Высота головы через диагональ глаза/длина головы	–0.192	0.192	–2.615	2.721	0.097	0.052	0.234	–0.297	0.463
24	Ширина головы/SL	–0.192	0.192	–1.938	2.972	0.097	0.392	0.234	0.395	0.463
25	Высота головы/длина головы	–0.192	0.192	–1.781	3.732	0.097	0.584	0.234	0.881	0.463
26	Длина рыла/SL	–0.192	0.192	–2.040	3.612	0.097	1.164	0.234	2.221	0.463
27	Длина рыла/длина головы	–0.192	0.192	–2.411	3.627	0.097	0.946	0.234	2.807	0.463
28	Горизонтальный диаметр глаза/SL	–0.193	0.193	–2.041	2.739	0.097	0.270	0.235	–0.314	0.465
29	Горизонтальный диаметр глаза/длина головы	–0.192	0.192	–2.447	2.569	0.097	0.392	0.234	0.119	0.463

Таблица 1. Окончание

№	Индекс, %	Доверительный интервал 95%		Минимум	Максимум	SE	Асимметрия (As)	SE As	Эксцесс (Ex)	SE Ex
		-95	+95							
30	Горизонтальный диаметр глаза/ширина межглазничного расстояния	–0.192	0.192	–2.081	3.011	0.097	0.512	0.234	0.461	0.463
31	Посторбитальное расстояние/длина головы	–0.192	0.192	–2.335	6.114	0.097	3.910	0.234	20.716	0.463
32	Межглазничное расстояние/SL	–0.192	0.192	–2.164	3.775	0.097	0.415	0.234	1.308	0.463
33	Межглазничное расстояние/длина головы	–0.192	0.192	–2.245	3.060	0.097	0.153	0.234	–0.103	0.463
34	Длина верхней челюсти/длина головы	–0.193	0.193	–2.377	3.778	0.097	0.264	0.235	2.080	0.465
35	Длина верхней челюсти /SL	–0.193	0.193	–1.724	3.601	0.097	0.875	0.235	1.663	0.465
36	Длина нижней челюсти/SL	–0.192	0.192	–2.041	3.832	0.097	0.689	0.234	1.582	0.463
37	Длина нижней челюсти/длина головы	–0.192	0.192	–1.998	5.069	0.097	0.993	0.234	5.030	0.463
38	Длина нижней челюсти/межглазничное расстояние	–0.192	0.192	–1.838	3.212	0.097	0.700	0.234	0.372	0.463
39	Длина нижней челюсти/высота operculum	–0.192	0.192	–2.721	3.621	0.097	0.355	0.234	1.165	0.463
40	Расстояние между краями pterotica/длина черепной коробки	–0.192	0.192	–2.308	2.009	0.097	–0.338	0.234	–0.520	0.463
41	Ширины между краями sphenotica/длина черепной коробки	–0.193	0.193	–3.507	2.457	0.097	–0.603	0.235	1.014	0.465
42	Расстояние между краями supraethmoidea/длина черепной коробки	–0.192	0.192	–2.796	2.217	0.097	–0.541	0.234	–0.044	0.463
43	Расстояние между краями supraethmoidea/расстояние между краями pterotica	–0.192	0.192	–3.153	2.457	0.097	0.207	0.234	0.285	0.463
44	Длина нижней челюсти/расстояние между краями pterotica	–0.192	0.192	–2.686	2.531	0.097	–0.025	0.234	–0.155	0.463
45	Длина operculum/длина головы	–0.192	0.192	–1.964	6.113	0.097	2.558	0.234	13.299	0.463
46	Межглазничное расстояние/горизонтальный диаметр глаза	–0.192	0.192	–2.497	2.494	0.097	0.027	0.234	0.048	0.463
47	Длина рыла/горизонтальный диаметр глаза	–0.192	0.192	–2.235	3.620	0.097	1.081	0.234	2.563	0.463
48	Высота головы/горизонтальный диаметр глаза	–0.192	0.192	–2.424	2.235	0.097	–0.130	0.234	–0.057	0.463
49	Длина головы/высота хвостового стебля	–0.192	0.192	–2.117	2.599	0.097	–0.008	0.234	–0.189	0.463
50	Длина хвостового стебля/высота хвостового стебля	–0.192	0.192	–2.063	2.354	0.097	0.252	0.234	–0.386	0.463
51	Длина нижней челюсти/высота хвостового стебля	–0.192	0.192	–2.192	2.052	0.097	–0.020	0.234	–0.827	0.463
52	Длина грудного плавника/расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников	–0.192	0.192	–2.057	2.491	0.097	0.286	0.234	–0.119	0.463
53	Предорсальное расстояние/длина головы	–0.192	0.192	–2.307	5.001	0.097	0.964	0.234	4.631	0.463
54	Высота тела в районе дорсального плавника/длина головы	–0.204	0.204	–2.855	2.391	0.103	–0.032	0.247	–0.154	0.490

Примечание. Перед проведением статистического анализа переменные были стандартизованы с приведением всех вариационных рядов к виду со средней, равной 0, и стандартным отклонением, равным 1; SE – стандартная ошибка средней; SL – стандартная длина тела рыбы.

Таблица 2. Дискриминантный анализ изменчивости индексированных пластических признаков пяти популяций крупночешуйной красноперки *Pseudaspius hakonensis* и трех видов дальневосточных красноперок рода *Pseudaspius* с оценкой вклада отдельных переменных (индексов) в канонические переменные (КП)

№	Индекс, %	Структура факторных нагрузок КП для пяти популяций (коэффициенты корреляции КП с признаками)			Структура факторных нагрузок КП для трех видов (коэффициенты корреляции КП с признаками)	
		КП1	КП2	КП3	КП1	КП2
1	Высота хвостового стебля/SL	0.199	0.113	–0.082	–0.186	**0.298**
2	Ширина тела в районе основания дорсального плавника/SL	**0.246**	–0.099	–0.112	0.108	0.150
3	Расстояние от основания грудного до основания брюшного плавника/SL	0.048	0.096	**–0.277**	0.067	**0.207**
4	Расстояние от основания брюшного до основания анального плавника/SL	–0.001	–0.009	0.060	0.099	**–0.232**
5	Длина хвостового стебля/SL	0.104	–0.031	–0.026	0.003	**0.241**
6	Длина основания анального плавника/SL	0.122	0.080	–0.051	–0.022	**0.212**
7	Длина головы/высота тела	–0.031	–0.113	–0.102	**–0.317**	–0.063
8	Высота головы в районе ноздрей/SL	–0.149	–0.104	–0.090	**–0.269**	–0.194
9	Высота головы в районе ноздрей/длина головы	0.190	**–0.215**	–0.152	–0.043	0.049
10	Высота головы через вертикальную диагональ глаза/длина головы	**0.267**	–0.182	–0.122	0.086	0.080
11	Высота головы/длина головы	0.133	**–0.223**	–0.130	–0.114	0.127
12	Длина рыла/SL	**0.214**	–0.183	–0.068	0.062	0.177
13	Длина горизонтального диаметра глаза/SL	0.040	–0.061	–0.102	0.018	**0.236**
14	Длина горизонтального диаметра глаза/ширина межглазничного расстояния	0.050	0.023	0.065	**0.284**	0.048
15	Длина верхней челюсти/длина головы	**0.210**	–0.129	0.136	0.041	0.135
16	Длина верхней челюсти/SL	0.138	–0.066	–0.025	0.171	**0.324**
17	Длина нижней челюсти/SL	0.091	–0.158	–0.111	–0.071	**0.210**
18	Ширина sphenoticum/длина черепной коробки	**0.239**	–0.066	–0.058	**0.240**	**0.303**
19	Ширина между ethmoidale (между краями supraethmoid)/длина черепной коробки	0.075	**–0.277**	–0.073	**0.277**	0.048
20	Длина между ethmoidale/ширина между prooticum (между краями pterotica)	**0.292**	–0.116	–0.109	**0.247**	**0.304**

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения переменных, для которых коэффициенты факторных нагрузок принимали величины ≥ 0.2 или ≤ –0.2. Эти значения выбраны произвольно как точки отсечения для более значимых статистически признаков.

также отношение длины головы к высоте хвостового стебля (табл. 2).

На основе дискриминантного анализа оценены межвидовые и внутривидовые различия дальневосточных красноперок (табл. 2, 3). При исследовании межвидовых и внутривидовых различий оценивали интегральную картину дифференциации при помощи значений координат канонических переменных (КП) для всей совокупности особей и отдельно для *P. hakonensis*. На первом этапе провели канонический анализ степени сопряженности изучаемых переменных (признаков). Были сформированы два набора данных. Левый набор включал две группирующие переменные (виды – 3 группы и популяции – 5 групп). Правый набор включал 39 индексированных пластических признаков (табл. 2). Переменные двух наборов хорошо коррелируют между собой: $R = 0.9196$, $\chi^2 = 222.2499$, d.f. = 80, $p < 0.00001$). В левом наборе смысловую нагрузку несли 100% признаков. В правом наборе из 39 переменных смысловую нагрузку несли 19.34% переменных. Для представленного набора индексов при оценке дискриминации видов извлечены два статистически значимых корня (КП1 и КП2). Вклад каждой КП, оцененный по величине R, составил для КП1 92.22, $\chi^2 = 273.1668$, λ' Уилкса = 0.0335, $p < 0.00001$, d.f. = 80; для КП2 эта величина составила 88.05, $\chi^2 = 120.1699$, λ' = 0.2247, $p < 0.00001$, d.f. = 39. Исследованные особи разных видов в значениях ко-

Таблица 3. Результирующие статистики дискриминантного анализа трех исследованных видов красноперок по комплексу из 39 индексов пластических признаков

№	Индекс, %	Лямбда Уилкса	Частная Лямбда	F-критерий	Значимость, *p*	Толерантность
1	Высота тела в районе основания дорсального плавника/SL	0.006	0.849	2.311	0.091	0.005
2	Высота хвостового стебля/SL	0.006	0.903	1.403	0.256	0.005
3	Высота хвостового стебля к длине хвостового стебля (%)	0.006	0.924	1.067	0.374	0.002
4	Ширина тела в районе основания дорсального плавника/SL	0.006	0.919	1.151	0.341	0.309
5	Ширина хвостового стебля/SL	0.006	0.904	1.375	0.265	0.276
6	Предорсальное расстояние/SL	0.006	0.897	1.492	0.232	0.194
7	Расстояние от основания грудного до основания брюшного плавника/SL	**0.008**	**0.631**	**7.591**	**0.001**	**0.283**
8	Расстояние от основания брюшного до основания анального плавника/SL	0.005	0.980	0.264	0.851	0.326
9	Длина хвостового стебля/SL	0.006	0.932	0.946	0.428	0.003
10	Длина основания дорсального плавника/SL	0.006	0.848	2.335	0.089	0.297
11	Высота дорсального плавника/SL	0.005	0.956	0.598	0.620	0.222
12	Длина основания анального плавника/SL	0.005	0.948	0.707	0.554	0.355
13	Высота анального плавника/SL	**0.007**	**0.790**	**3.457**	**0.025**	**0.226**
14	Длина грудного плавника/SL	0.005	0.938	0.853	0.474	0.283
15	Длина брюшного плавника/SL	0.005	0.950	0.683	0.568	0.000
16	Длина головы/SL	0.006	0.870	1.934	0.140	0.003
17	Длина головы/высота тела	0.005	0.968	0.430	0.733	0.001
18	Высота головы в районе ноздрей/SL	0.005	0.968	0.432	0.731	0.001
19	Высота головы в районе ноздрей/длина головы	**0.007**	**0.780**	**3.661**	**0.020**	**0.210**
20	Высота головы через вертикальную диагональ глаза/длина головы	0.005	0.949	0.700	0.558	0.001
21	Высота головы/длина головы	0.005	0.954	0.626	0.602	0.001
22	Длина рыла/SL	0.005	0.970	0.408	0.748	0.000
23	Длина рыла/длина головы	0.005	0.967	0.449	0.720	0.000
24	Длина горизонтального диаметра глаза/SL	0.005	0.955	0.618	0.607	0.001
25	Длина горизонтального диаметра глаза/длина головы	0.005	0.965	0.470	0.705	0.001
26	Длина горизонтального диаметра глаза/ширина межглазничного расстояния	0.005	0.996	0.049	0.985	0.001
27	Длина постобитального расстояния/длина головы	0.005	0.982	0.235	0.871	0.519
28	Ширина межглазничного расстояния/SL	0.006	0.863	2.061	0.121	0.000
29	Ширина межглазничного расстояни /длина головы	0.006	0.842	2.443	0.079	0.001
30	Длина верхней челюсти/длина головы	0.006	0.924	1.063	0.376	0.000
31	Длина верхней челюсти/SL	0.006	0.929	0.996	0.405	0.000
32	Длина нижней челюсти/SL	0.006	0.838	2.514	0.072	0.000
33	Длина нижней челюсти /длина головы	0.006	0.868	1.982	0.133	0.000
34	Длина нижней челюсти/ширина межглазничного расстояния	0.005	0.967	0.445	0.722	0.001
35	Длина нижней челюсти/высота operculum	0.005	0.940	0.834	0.484	0.400
36	Длина между prooticum (между краями pterotica)/длина черепной коробки	0.005	0.966	0.456	0.715	0.001
37	Ширина sphenoticum/длина черепной коробки	**0.008**	**0.656**	**6.829**	**0.001**	**0.300**
38	Ширина между ethmoidale (между краями supraethmoid)/длина черепной коробки	0.005	0.950	0.688	0.565	0.002
39	Длина между ethmoidale/ширина между prooticum (между краями pterotica)	0.005	0.960	0.543	0.656	0.003

Примечание. Жирным шрифтом выделены переменные, для которых значения F-критерия принимали значимые величины: ≤ 0.05.

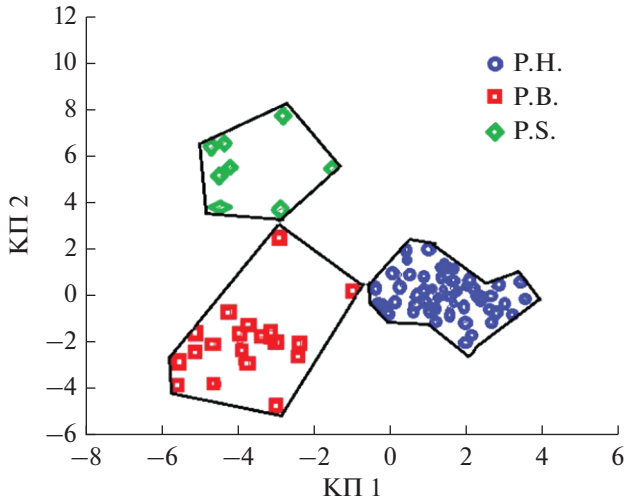

Рис. 2. Распределение координат значений канонических переменных (КП 1 и КП 2), полученных посредством дискриминантного анализа трех видов рода *Pseudaspius* по комплексу 39 индексов (табл. 2, 3). Значимые переменные для КП1 – 20, 21, 30, 41, 42, 43; для КП2 – 2, 10, 11, 12, 15, 28, 35, 36, 41 и 43 (номера пластических признаков соответствуют номерам в табл. 1).

ординат КП1 и КП2 сформировали кластеры, области которых не перекрывались. Каждая область соответствовала одному из трех видов: *P. hakonensis*, *P. brandtii* или *P. sachalinensis* (рис. 2).

По результатам дискриминантного анализа выявлено, что наибольший статистический вклад в диагностику видов вносили четыре индекса: отношение расстояния от основания грудного до основания брюшного плавника к стандартной длине тела (SL); отношение высоты анального плавника к SL; отношение высоты головы в районе ноздрей к длине головы и отношение расстояния между внешними краями sphenotica к длине черепной коробки от переднего конца nasale (табл. 3).

Матрица классификации векторов значений комплексных переменных (табл. 4) иллюстрирует вероятность или точность идентификации видов. Точность идентификации особей *P. hakonensis* и *P. sachalinensis* составила 100%. Лишь 2 особи *P. brandtii* были ложно идентифицированы, вероятность правильной видовой идентификации в этом случае составила 90.9%. Точность дискриминации трех видов красноперок в среднем составила 95.9% (табл. 4).

Внутривидовая изменчивость Pseudaspius hakonensis

Области значений переменных для внутривидовых различий *P. hakonensis* менялись в зависимости от ординации по трем выделенным статистически значимым КП по пластическим признакам: КП1 с КП2 либо КП1 с КП3 (рис. 3, табл. 2). Наборы индексов, вносивших вклад в диагностику локальных группировок, отличались от таковых при видовой диагностике (табл. 5). В целом результаты кластеризации по КП1 и КП2 согласуются с результатами дисперсионного анализа. Выявлены кластеры, соответствующие географически близким локальностям (рис. 3). При оценке внутривидовой подразделенности *P. hakonensis* отмечено наложение значений координат для выборок из р. Лютога и зал. Анива (рис. 3, табл. 5). Отдельно на графике распределения координат КП1 и КП2 располагается группа из б. Киевка (рис. 3). По сравнению с КП1 и КП2 наложение областей значений координат КП1 и КП3 было меньше, черты морфологического сходства проявились для выборок из б. Киевка (юг Приморского края) и р. Найба (о-в Сахалин), некоторые области их кластеров пересекались. Признаки, оказывавшие наибольшее влияние на КП и влиявшие на диагностику групп *P. hakonensis*, в основном были связаны с пропорциями черепа, глаза и хвостового стебля: 4, 21, 23, 25, 26, 34, 41, 42, 43 (табл. 1, 2, 3).

Анализ внутривидовой изменчивости *P. hakonensis* показал, что выборки этого вида можно разделить на три группы: первая группа – особи

Таблица 4. Матрица классификации многомерных векторов значений особей трех видов дальневосточных красноперок рода *Pseudaspius* при использовании комплекса 39 индексов

Вид	Точность идентификации, %	*P. hakonensis* $p = 0.70874$	*P. brandtii* $p = 0.21359$	*P. sachalinensis* $p = 0.07767$
P. hakonensis	100	73	0	0
P. brandtii	90.9	1	20	1
P. sachalinensis	100	0	0	8
Суммарно	**95.9**	**74**	**20**	**9**

Примечание. p – доля классифицируемых особей в суммарной выборке.

из зал. Анива и р. Лютога; вторая группа – из рек Найба и Тымь, выборки из которых отличаются от всех локальностей по признакам 15, 16, 18, 44 (здесь и далее нумерация, как в табл. 1), и третья группа – выборка из б. Киевка, которая отличается от всех остальных по признакам 1, 2, 3, 4, 5, 21, 22, 23, 32, 33, 38, 44. Кроме того, отмечены индивидуальные отличия индексов для рыб из рек Найба (14), Тымь (53, 54) и Лютога (19, 35).

Таким образом, использование индексов пластических признаков для дисперсионного, канонического и дискриминантного анализов позволяет выявить как межвидовые, так и внутривидовые различия. Этот вывод подтверждается расстояниями Махаланобиса (D^2), межвидовые и внутривидовые значения которых составили соответственно 50.85 и 34.85 (F = 3.4967; d.f. = 1; 51; $P = 0.0672$).

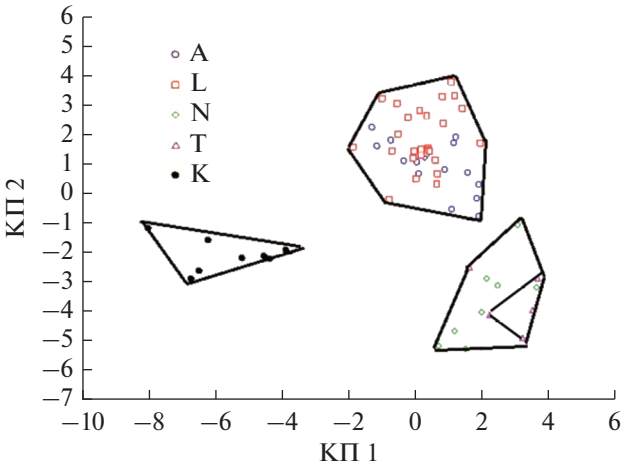

Рис. 3. Распределение координат значений канонических переменных КП1 и КП2, полученных посредством дискриминантного анализа пяти локальностей крупночешуйной красноперки *Pseudaspius hakonensis* по комплексу 25 индексов (табл. 5). Значимые переменные для КП1 – 4, 23, 26, 34, 41, 43; для КП2 – 21, 25, 42; для КП3 – 10 (номера пластических признаков соответствуют номерам в табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые проведенные для дальневосточных красноперок дисперсионный, канонический и дискриминантный анализы комплексов пластических признаков для видов *Pseudaspius hakonensis*, *P. brandtii* и *P. sachalinensis* в выборках с юга Приморского края и с о-ва Сахалин подтвердили значимость морфологических признаков для выявления межвидовых различий дальневосточных красноперок и внутривидовой неоднородности *P. hakonensis*. При анализе распределения координат КП особей *P. hakonensis* отмечена подразделенность, соответствующая разным районам обитания этого вида. Различия между локальностями *P. hakonensis* статистически значимы по F-критерию в дисперсионном комплексе и в метриках дискриминантного анализа (табл. 2, 5). Однако ни расстояния Махаланобиса D^2, ни λ-статистика Уилкса не выявили значимых внутри- и межвидовых различий по комплексам морфологических признаков. Представленные данные по морфологической дифференциации видов красноперок согласуются с дифференциацией, выявленной при помощи молекулярно-генетического анализа (Семина и др., 2007; Брыков и др., 2013; Полякова и др., 2015; Zolotova, Kartavtsev, 2018; Zolotova et al., 2019). Молекулярно-генетические данные позволили идентифицировать в российских водах три вида красноперок, а также подразделить выборки крупночешуйной красноперки на три географических кластера: юг о-ва Сахалин (зал. Анива и р. Лютога), восток о-ва Сахалин (реки Найба и Тымь) и юг Приморского края (б. Киевка). Сходная кластеризация отмечена ранее при использовании митохондриальных маркеров в результате ПДРФ-анализа (Брыков и др., 2013).

При помощи пошагового дискриминантного анализа выявлен набор морфологических признаков, диагностирующих исследованные виды рода *Pseudaspius* (табл. 5). В варианте пошагового дискриминантного анализа особей крупночешуйной красноперки *P. hakonensis* получен набор морфологических признаков, диагностирующих внутривидовые различия. Значение морфологической и молекулярной изменчивости в формировании видов и популяций различно. Изменчивость морфологических признаков в основном адаптивна, тогда как изменчивость большинства молекулярных маркеров генов селективно нейтральна или близка к нейтральности (Кимура, 1985; Nei, 1987). Локальные популяции находятся в изоляции меньше времени, чем виды. В результате более длительной изоляции репродуктивные барьеры между видами становятся заметнее в связи с большим числом мутаций, накапливающихся в геноме. Поэтому нуклеотидное разнообразие и генетические различия видового уровня выше, чем у популяций внутри вида, и нарастают с увеличением ранга таксонов (Kartavtsev, 2011, 2021; Hedges et al., 2015).

Наши данные не подтвердили выводы о преобладании межпопуляционных морфологических различий дальневосточных красноперок внутри каждого вида над различиями между видами (Иванков и др., 2016). Возможно, это связано с тем, что выбранные нами признаки, соответствующие им индексы и их функциональные значения отличаются от признаков в цитированных исследованиях (Гудков и др., 2010; Иванков и др., 2016). Возможны и другие причины. Например, численность выборок особей и представитель-

Таблица 5. Результирующие статистики дискриминантного анализа пяти выборок крупночешуйной красноперки *Pseudaspius hakonensis* по комплексу из 25 индексов

№	Индекс, %	Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-критерий	Значимость, *p*	Толерантность
1	**Длина нижней челюсти/высота хвостового стебля**	**0.002690**	**0.689626**	**3.600494**	**0.015613**	**0.157122**
2	**Ширина межглазничного расстояния/SL**	**0.002809**	**0.660529**	**4.111497**	**0.008445**	**0.368756**
3	Ширина хвостового стебля/SL	0.002379	0.779780	2.259300	0.084534	0.290191
4	**Ширина sphenoticum/длина черепной коробки**	**0.002993**	**0.619785**	**4.907710**	**0.003358**	**0.395699**
5	Высота головы/горизонтальный диаметр глаза	0.002275	0.815289	1.812475	0.150720	0.461177
6	**Длина основания дорсального плавника/SL**	**0.002874**	**0.645491**	**4.393669**	**0.006060**	**0.507804**
7	Длина нижней челюсти/длина головы	0.002330	0.796246	2.047143	0.111218	0.153765
8	**Высота тела/длина головы**	**0.002874**	**0.645392**	**4.395560**	**0.006047**	**0.382067**
9	Высота головы через вертикальную диагональ глаза/длина головы	0.002321	0.799226	2.009690	0.116745	0.484738
10	Длина между ethmoidale/ширина между prooticum (между краями pterotica)	0.002164	0.857409	1.330441	0.279945	0.263963
11	Высота головы/длина головы	0.002230	0.831730	1.618504	0.193651	0.431569
12	Длина основания анального плавника/SL	0.002226	0.833383	1.599427	0.198469	0.006606
13	Расстояние от основания грудного до основания брюшного плавника/SL	0.002445	0.758718	2.544102	0.058610	0.406808
14	Высота анального плавника/SL	0.002170	0.854946	1.357315	0.270564	0.452633
15	Расстояние от основания брюшного до основания анального плавника/SL	0.002081	0.891401	0.974637	0.435048	0.004372
16	Длина хвостового стебля/высота хвостового стебля	0.002140	0.866875	1.228549	0.318309	0.003160
17	Длина грудного плавника/расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников	0.002249	0.824966	1.697375	0.174912	0.002772
18	Длина головы/высота тела	0.002240	0.828244	1.658989	0.183799	0.002738
19	**Длина верхней челюсти/длина головы**	**0.002625**	**0.706707**	**3.320115**	**0.022037**	**0.248216**
20	Длина рыла/SL	0.002454	0.755860	2.583974	0.055694	0.212147
21	Длина хвостового стебля/SL	0.002087	0.888835	1.000548	0.421667	0.007557
22	Высота хвостового стебля к длине хвостового стебля	0.002072	0.895310	0.935453	0.455937	0.004424
23	Ширина тела в районе основания дорсального плавника/SL	0.002349	0.789742	2.129895	0.099921	0.213752
24	Ширина между ethmoidale (между краями supraethmoid)/длина черепной коробки	0.002200	0.843229	1.487338	0.229209	0.439126
25	Предорсальное расстояние/длина головы	0.002131	0.870653	1.188507	0.334654	0.274371

Примечание. Жирным шрифтом выделены переменные, для которых значения F-критерия принимали значимые величины: ≤ 0.05.

ство разных популяций видов могли повлиять на оценки соотношения внутри- и межвидовой морфологической дифференциации в разных работах. Тем не менее, результаты нашего исследования показали, что при анализе пластических признаков всех особей в первую очередь выявлялись видовые кластеры. Значимые внутривидовые группы обнаружены только при отдельном анализе крупночешуйной красноперки *P. hakonensis*. Это может быть связано с разным адаптивным потенциалом видов и внутривидовых группировок. Сходство морфологического строения пластических признаков у отдельных особей из выборок *P. hakonensis* из р. Лютога и зал. Анива можно объяснить сходством средовых условий формирования признаков в онтогенезе и/или бóльшим влиянием иммиграции. Река Лютога впадает в зал. Анива, следовательно, у особей из этих участков ареала существует больший потенциал миграций, чем у представителей географически удаленных популяций. Ранее были предприняты попытки выявить различия между *P. hakonensis* с о-ва Сахалин и из Приморского края по набору меристических признаков (Романов, 2019). Однако, несмотря на различия по средним значениям сумм дисперсий у выделяемых авторами форм

дальневосточных красноперок, выборки *P. hakonensis* из нескольких рек о-ва Сахалин (северная форма) объединялись с выборками из рек Приморского края (южная форма) (Романов, 2019). Нам удалось выделить пластические признаки, по которым различались как локальная приморская группировка, так и две локальные группировки о-ва Сахалин (рис. 3).

В ходе исследования выяснено, что основными индексами морфологических признаков, позволяющими разделить особей на видовые и локальные кластеры, являются пропорции головы, верхней и нижней челюстей и хвостового стебля. Эти индексы пластических признаков сходны с описанными ранее для выявления внутри- и межвидовой морфологической дифференциации *P. hakonensis* и *P. brandtii* (Гавренков, Иванков, 1979; Иванков и др., 1984; Гудков и др., 2010), а также *P. sachalinensis* (Гриценко, 1974). Однако наши результаты демонстрируют более рельефное выделение видов и внутривидовых группировок благодаря использованию специализированного комплекса признаков и многомерного подхода.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Фундаментального научного исследования по плановой теме РАН “Генетическое, популяционно-биологическое и биоинформационное исследование биологического разнообразия и видообразования водных организмов” (№ 115081110047) и программе Дальний Восток “Комплексное исследование биоразнообразия рыб и беспозвоночных животных на основе ДНК-штрихкодирования, разработки и поддержки баз данных и биобанкинга” (№ 0268-2018-0016), а также при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-34-00144).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афифи Ф., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир. 1982. 488 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи. М. 1916. 563 с.

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

Большаков С.Г. Некоторые особенности биологии, рост и возраст мелкочешуйной *Tribolodon brandtii* и крупночешуйной *Tribolodon hakonensis* дальневосточных красноперок на юге Приморья // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 141–158.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. Филогенетический анализ выявляет два периода дивергенции у крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. 2011. Т. 47. № 11. С. 1491–1500.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриальной ДНК у четырех видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. 2013. Т. 49. № 3. С. 355–365.

Гавренков Ю.И., Иванков В.Н. Таксономический статус и биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. № 6. С. 1014–1023.

Гавренков Ю.И., Свиридов В.В. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в бассейнах рек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2001. № 1. С. 296–304.

Гриценко О.Ф. Систематика дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Sauvage 1883 (*Leuciscus brandtii* (Dybowskii) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. № 5. С. 782–795.

Гриценко О.Ф. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. № 6. С. 1015–1028.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 2002. 248 с.

Гудков П.К., Полякова Н.Е., Семина А.В., Назаркин М.В. Сравнительный морфологический анализ красноперки *Tribolodon hakonensis* (Günther) острова Сахалин и южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 772–776.

Дружинин А.Д. Материалы о дальневосточной красноперке *Leuciscus brandti* (Dyb.) // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. № 4. С. 650–654.

Золотова А.О. Морфологическая и молекулярная изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) с анализом последовательностей ДНК в систематике подсемейства Leuciscinae: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток. 2019. 24 с.

Иванков В.Н., Борисовец Е.Э., Большаков С.Г. Анализ межпопуляционных и межвидовых морфологических различий дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Teleostei: Cyprinidae) // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 1. С. 3–12.

Иванков В.Н., Лукьянова П.Е., Мостовая Н.В., Рухлова Г.Ф. Таксономическое значение морфологических признаков двух видов дальневосточных красноперок // Биол. моря. 1984. № 3. С. 29–32.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 1985. 398 с.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностранной литературы. 1956. 352 с.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2014. 733 с.

Полякова Н.Е., Семина А.В., Брыков В.А. Анализ мтДНК и ядерных маркеров свидетельствует о гомоплоидном гибридном происхождении нового вида дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. 2015. Т. 51. № 11. С. 1250–1263.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 1966. 376 с.

Романов Н.С. Морфологическая изменчивость крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2019. Т. 59. № 3. С. 258–267.

Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandtii* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2005. № 3. С. 483–491.

Свиридов В.В., Иванков В.Н. Морфологическая дивергенция дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 132. С. 82–111.

Семина А.В., Полякова Н.Е., Брыков В.А. Анализ митохондриальной ДНК: филогенетические взаимоотношения в двух таксонах рыб (Pisces: Mugilidae, Cyprinidae) // Биохимия. 2007. Т. 72. № 12. С. 1651–1658.

Шмидт П.Ю. Рыбы восточных морей Российской империи. СПб. 1904. 466 с.

Armbruster J.W. Standardized measurements, landmarks, and meristic counts for cypriniform fishes // Zootaxa. 2012. V. 5386. P. 8–16.

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

Dyldin Yu.V., Orlov A.M. Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: An annotated list with taxonomic comments: 2. Cyprinidae–Salmonidae families // J. Ichthyol. 2016. V. 56. № 5. P. 656–693.

Dyldin Yu.V., Orlov A.M. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 1. Families Petromyzontidae–Salmonidae // J. Ichthyol. 2021. V. 61. № 1. P. 48–79.

Eschmeyer's catalog of Fishes: Genera, Species, References // Eds Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Accessed 21.06.2021

Hedges S.B., Marin J., Suleski M. et al. Tree of life reveals clock-like speciation and diversification // Mol. Biol. Evol. 2015. V. 32. P. 835–845.

Kartavtsev Yu.Ph. Sequence divergence at mitochondrial genes in animals: Applicability of DNA data in genetics of speciation and molecular phylogenetics // Mar. Genomics. 2011. V. 4. P. 71–81.

Kartavtsev Yu.Ph. Some examples of the use of molecular markers for needs of basic biology and modern society // Animals. 2021. V. 11. № 5. Art. ID 1473. https://doi.org/10.3390/ani11051473

Kartavtsev Yu.F., Sviridov V.V., Hanzawa N., Sasaki T. Genetic divergence of Far-Eastern dace species belonging to the genus *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) and closely related taxa // Russ. J. Genet. 2002. V. 38. № 11. P. 1285–1297.

Kartavtsev Yu.Ph., Batischeva N.M., Bogutskaya N.G. et al. Molecular systematics and DNA barcoding of Altai osmans, *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae, Leuciscinae), and their nearest relatives, inferred from sequences of cytochrome *b* (*Cyt–b*), cytochrome oxidase *c* (*Co–I*), and complete mitochondrial genome // Mitochondrial DNA, Part A. 2017. V. 28. № 4. P. 502–517.

Nakamura M. Cyprinid fishes of Japan: Studies on the life history of cyprinid fishes of Japan. Tokyo: Res. Inst. Nat. Resour., 1969. 315 p.

Nakamura M. Keys to the freshwater fishes of Japan. Tokyo: Hokuryukan, 1963. 258 p.

Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. New York: Columbia Univ. Press. 1987. 512 p.

Okada Y. Studies on the freshwater fishes of Japan // J. Faculty of Fish. Prefectural University of Mie. 1960. V. 4. № 2. P. 267–588.

Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae) // Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 1995. V. 42. P. 1–98.

Sakai H., Watanabe K., Goto A. A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius* // Ichthyol. Res. 2020. V. 67. P. 330–334.

StatSoft. Statistica Data Analysis Software System, version 7. http://www.statsoft.com/ Accessed 15.08.2013.

Stout C.C., Tan M., Lemmon A.R. et al. Resolving Cypriniformes relationships using an anchored enrichment approach // BMC Evol. Biol. 2016. V. 16. Art. ID 244. https://doi.org/10.1186/s12862-016-0819-5

Tan M., Armbruster J.W. Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi) // Zootaxa. 2018. V. 4476. P. 6–39.

Zolotova A.O., Kartavtsev Yu.Ph. Analysis of sequence divergence in redfin (Cypriniformes, Cyprinidae, *Tribolodon*) based on mtDNA and nDNA markers with inferences in systematics and genetics of speciation // Mitochondrial DNA, Part A. 2018. V. 29. № 7. P. 975–992.

Zolotova A.O., Nikitin V.D., Dzen G.N. Identification of hybrids between the Far Eastern redfins *Tribolodon hakonensis* and *T. brandtii* based on the cephalic lateral-line system and four molecular genetic markers // J. Ichthyol. 2019. V. 59. № 3. P. 317–326.

Identification of Three Far Eastern Redfin Species of the Genus *Pseudaspius* (Osteichthyes: Cyprinidae) Based on Multidimensional Analysis of Measurable Characters

A. O. Zolotova and Yu. Ph. Kartavtsev

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

Significant differences between three Far Eastern redfin species, *Pseudaspius* (*Tribolodon*) *hakonensis*, *P. brandtii*, and *P. sachalinensis* (Osteichthyes, Cyprinidae), inhabiting Primorsky Krai and Sakhalin Island, and also between samples of the big-scaled redfin *P. hakonensis* from different habitats have been revealed by the analysis of variance and the canonical and discriminant analyses using measurable characters. Relative sizes of the head, snout, eye, upper and lower jaws, and caudal peduncle were the main features by which species and local groups of Far Eastern redfins differed.

Keywords: Far Eastern redfins, *Pseudaspius* (*Tribolodon*), morphology, taxonomy, population structure, morphometry, analysis of variance, ANOVA, canonical analysis, discriminant analysis