

УДК 597.553.2.591.4.575.21

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРЮШЕК (OSMERIFORMES: OSMERIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2023 г. Н. С. Романов\*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,  
Владивосток 690041, Россия

\*e-mail: n\_romanov@inbox.ru

Поступила в редакцию 17.03.2022 г.

После доработки 11.07.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Впервые проведено сравнение малоротых корюшек японской *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963, обыкновенной *H. olidus* (Pallas, 1814) и морской *H. japonicus* (Brevoort, 1856), а также зубатой корюшки *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 с использованием дисперсии флуктуирующей асимметрии, коэффициента вариации и средних значений признаков. Наибольшей суммой дисперсий по всем признакам характеризовалась зубатая корюшка, а наименьшей – морская корюшка, что, очевидно, связано с более стабильными условиями эмбрионального и раннего постэмбрионального развития последней. Японская и обыкновенная корюшки схожи по коэффициентам вариации всех признаков. Для зубатой корюшки отмечена максимальная сумма коэффициентов вариации по всем признакам, а для морской корюшки – минимальная, что может говорить о ее относительной морфологической стабильности в ареале. Большая изменчивость корюшек, нерестящихся в пресной воде, хорошо согласуется с заключением Г.В. Никольского с соавторами (1976) о том, что изменчивость признаков у пресноводных рыб выше, чем у морских. По средним значениям признаков четыре вида корюшек различаются только по числу лучей в грудных плавниках, при этом минимальное значение характерно для обыкновенной корюшки, а максимальное – для морской. Минимальное число отличий от других видов отмечено у японской (24) и обыкновенной (26) корюшек, а максимальное (28) – у морской и зубатой корюшек.

**Ключевые слова:** малоротые корюшки, *Hypomesus*, *Osmerus*, флуктуирующая асимметрия, коэффициент вариации, изменчивость

DOI: 10.31857/S0134347523010060, EDN: LSAPKL

Малоротые корюшки рода *Hypomesus* Gill., 1862 обитают в северной части Тихого океана, а также вдоль арктического побережья Азии и Северной Америки, населяя прибрежные воды, реки и озера. В российских водах обитают три вида малоротых корюшек. Японская малоротая корюшка *H. nipponensis* McAllister, 1963 представлена проходной и жилой формами. Встречается в Японском море – от низовьев р. Амур до Японии и Северной Кореи, в Охотском море – у восточного Сахалина и южных Курильских островов (Клюканов, 1966; Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Saruwatari et al., 1997), а также в северных заливах Желтого моря (Chan-xin et al., 1987). Обыкновенная малоротая корюшка *H. olidus* (Pallas, 1814), имеющая проходную и жилую формы, населяет озера, реки и опресненные участки морей. Ее ареал охватывает северную часть Тихого океана: на юг до устья р. Аму (46° с.ш.) по азиатскому побережью и до р. Коппер по американскому побере-

жью (Клюканов, 1966; Шедько, 2001; Гриценко, 2002; Namada, 1961; Romanov, 2017). К северу от Берингова пролива *H. olidus* встречается на восток до р. Маккензи, на запад – до бассейна р. Алазея (Дрягин, 1933), найдена также в оз. Круглое недалеко от Карской губы (Иванова, 1952) и в юго-восточной части Баренцева моря (Скурихина и др., 2019). Морская малоротая корюшка *H. japonicus* (Brevoort, 1856) обитает в прибрежных водах, в заливах и лагунах. Размножается в прибрежной полосе. Населяет Японское и Охотское моря, а также прикамчатские воды Берингова моря (Берг, 1932; Черешнев и др., 1999; Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Saruwatari et al., 1997).

Зубатая корюшка *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 ведет проходной образ жизни. До наступления половой зрелости в течение всего года обитает в прибрежных морских водах, лиманах, предпочитает полузакрытые заливы и бухты. При созревании мигрирует в реки на нерест. Характе-

ризуется обширным ареалом – от Белого моря до Берингова пролива по арктическому побережью и от Берингова пролива на юг до Кореи и северной Японии (Берг, 1932; Черешнев и др., 2001; Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Choi et al., 1990).

Из трех корюшек, нерестящихся в пресной воде, обыкновенная малоротая корюшка является фитофилом, а японская и зубатая корюшки – литофилы. При совпадении ареалов двух последних видов в малых и средних по размеру реках их нерестилища, по-видимому, могут перекрываться, так как оба вида нерестятся в нижнем течении. В крупных реках нерестилища зубатой корюшки располагаются далеко от устья (Гриценко, 2002).

Изменчивость – это реально существующие различия между организмами и группами организмов по степени выраженности их качественных и количественных признаков и свойств (Simpson, 1944). Исследование морфологической изменчивости представляет значительный интерес, так как позволяет оценить норму реакции того или иного вида и его адаптивные возможности. Масштабные исследования морфологической изменчивости реально демонстрируют диапазоны варьирования значений тех или иных признаков, а значит, позволяют внести изменения или дополнения в диагностические таблицы и таксономические описания видов. Несомненна важность изучения морфологической изменчивости в свете внутривидового разнообразия как причины эволюционной стабильности (Северцов, 1990).

Наряду с межпопуляционной изменчивостью большой интерес представляет исследование межвидовой изменчивости путем сравнения близких видов, используя как средние (видовые) значения их признаков, так и флуктуирующую асимметрию и коэффициент вариации, которые достаточно хорошо зарекомендовали себя в популяционных исследованиях (Яблоков, 1966, 1968; Яблоков, Этин, 1968; Захаров, 1987; Романов, 2001; Parsons, 1992; Romanov, 1995, 2017; Romanov, Mikheev, 2020; Zakharov et al., 2020; Graham, 2021). Применение последних показателей особенно важно при работе с небольшим количеством признаков. К настоящему времени проведены исследования межвидовой изменчивости корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) (см.: Бу, Картавцев, 2017), сигов рода *Coregonus* (Coregonidae) (см.: Канеп, 1976), голецов рода *Salvelinus* (Salmonidae) (см.: Romanov et al., 2011; Pavlov et al., 2013), осетров рода *Acipenser* (Acipenseridae) (см.: Romanov, Skirin, 2011), дафний рода *Cladocera* (Daphniidae) (см.: Зуйкова, Бочкарев, 2016) и даже изменчивости между родами *Sebastes* и *Sebastolobus* (Scorpenidae) (см.: Romanov, 1999). Цель настоящей работы – проанализировать межвидовую изменчивость

средних значений, дисперсий флуктуирующей асимметрии и коэффициентов вариации использованных признаков корюшек Дальнего Востока.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего исследования послужили многолетние сборы корюшек из водоемов Дальнего Востока (Романов, 2010, 2013, 2022; Romanov, 2017). Объем и характеристика материала отражены в табл. 1. Анализировали следующие билатеральные признаки: число ветвистых лучей в грудных ( $P$ ) и брюшных ( $I$ ) плавниках; число заглазничных ( $porb$ ) и подглазничных ( $iorb$ ) костей, по которым проходит подглазничный канал сейсмодатированной системы головы. Эти признаки были выбраны намеренно, так как они легко учитываются и вероятность ошибок при подсчете очень мала, в отличие, например, от такого признака, как число чешуй в боковой линии. Дисперсию флуктуирующей асимметрии рассчитывали по формуле, предложенной А.Р. Палмером и К. Штробеком (Palmer, Strobeck, 1986):

$$\sigma_d^2 = \text{var} \left[ \frac{A_i}{(R_i + L_i)/2} \right], \text{ где: } A_i = (R_i - L_i), A_i - \text{асимметрия } i\text{-той особи, } R_i - \text{значение признака справа, } L_i - \text{значение признака слева.}$$
 Данная формула дисперсии флуктуирующей асимметрии учитывает мерность признаков, что позволяет сравнивать уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки. Просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получаем интегральную оценку флуктуирующей асимметрии, по которой можно сравнивать разные выборки между собой. Коэффициент вариации вычисляли по формуле:  $CV = 100\sigma/M$ , где  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение,  $M$  – среднее арифметическое значение признака. Ошибку коэффициента вариации вычисляли по формуле:

$$s_{cv} = \frac{CV}{\sqrt{n}} \sqrt{0.5 + \left[ \frac{CV}{100} \right]^2}.$$

Достоверность отличий дисперсии флуктуирующей асимметрии определяли по значению  $F$ -критерия, а средних значений и коэффициентов вариации признаков – по величине  $t$ -критерия Стьюдента (Плохинский, 1970). Подробно данная методика описана ранее (Romanov, 2017).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Дисперсия флуктуирующей асимметрии*

По числу ветвистых лучей в грудных плавниках ( $P$ ) минимальное значение дисперсии отмечено для морской корюшки, а максимальное –

Таблица 1. Характеристика материала

Вид	N, экз.	Число выборок	Выборки, координаты				Период сбора материала, годы
			самая северная	самая южная	самая западная	самая восточная	
<i>Hypomesus nipponensis</i>	913	9; 7/3	Зал. Пильтун (55.7499, 137.6290)	Р. Тесная (42.6954, 130.5894)	Р. Тесная (42.6954, 130.5894)	Оз. Тунайча (46.7455, 143.2553)	2001–2020
<i>H. olidus</i>	915	13; 7/6	Оз. Глухое (59.7428, 149.9329)	Оз. Тунайча (46.7455, 143.2553)	Зейское водохранилище (54.3776, 127.6924)	Оз. Тунайча (46.7455, 143.2553)	2002–2015
<i>H. japonicus</i>	610	9; 0/9	Зал. Счастья (53.3616, 141.2419)	Б. Новгородская (42.6311, 130.9197)	Б. Экспедиции (42.6717, 130.7299)	Зал. Набильский (51.6277, 143.2795)	2000–2005
<i>Osmerus dentex</i>	811	11; 11/0	Р. Тауй (59.6434, 49.0634)	Р. Раздольная (43.3537, 131.7871)	Р. Раздольная (43.3537, 131.7871)	Р. Камчатка (56.2522, 162.4352)	2000–2017

Примечание. В колонке “Число выборок” первое число – общее число, далее – отношение проходных форм к жилым.

Таблица 2. Показатели морфологической изменчивости малоротых (*Hypomesus*) и зубатой (*Osmerus*) корюшек

Вид, род	Дисперсия флуктуирующей асимметрии ( $\times 10^{-3}$ )					Коэффициент вариации					Среднее значение признака и пределы варьирования (под чертой)			
	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	сумма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	Сумма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>
<i>Hypomesus nipponensis</i>	1.25	0.62	6.01	7.87	15.61	5.05 ± 0.1	1.93 ± 0.03	5.81 ± 0.1	7.01 ± 0.1	19.80 ± 0.2	$\frac{11.52 \pm 0.02}{9-14}$	$\frac{7.01}{6-8}$	$\frac{3.98}{2-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$
<i>H. olidus</i>	1.36	0.84	5.86	4.08	12.32	5.19 ± 0.1	1.89 ± 0.03	5.75 ± 0.1	7.01 ± 0.1	18.60 ± 0.2	$\frac{10.29 \pm 0.02}{8-13}$	$\frac{7.00}{6-8}$	$\frac{3.99}{3-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$
<i>H. japonicus</i>	1.03	0.43	3.67	4.60	9.64	5.07 ± 0.1	1.44 ± 0.03	4.16 ± 0.1	4.88 ± 0.1	15.55 ± 0.2	$\frac{12.82 \pm 0.02}{11-14}$	$\frac{7.00}{6-8}$	$\frac{3.98}{2-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$
<i>Osmerus dentex</i>	1.17	0.61	3.44	12.14	17.36	4.13 ± 0.1	2.45 ± 0.1	4.44 ± 0.1	10.88 ± 0.3	21.90 ± 0.2	$\frac{11.13 \pm 0.01}{10-13}$	$\frac{7.01}{6-8}$	$\frac{4.00}{3-5}$	$\frac{4.00}{1-3}$
<i>Hypomesus</i>	1.21	0.63	5.18	5.52	12.52	5.10 ± 0.05	1.75 ± 0.02	5.24 ± 0.05	6.30 ± 0.05	17.98 ± 0.1	$\frac{11.54 \pm 0.01}{8-14}$	$\frac{7.00}{6-8}$	$\frac{3.98}{2-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$

для обыкновенной, которая схожа с японской корюшкой. Две последние корюшки отличаются от морской ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$  соответственно), а обыкновенная корюшка отличается от зубатой ( $p < 0.05$ ). По числу ветвистых лучей в брюшных плавниках (*V*) японская и зубатая корюшки схожи и отличаются от обыкновенной и морской корюшек, которые достоверно различаются между собой ( $p < 0.001$  для всех). По числу заглазничных костей (*porb*) японская и обыкновенная корюшки не различаются, так же как морская и зубатая, а различия между этими парами достоверны ( $p < 0.001$

для всех). По числу подглазничных костей (*iorb*) обыкновенная и морская корюшки схожи и отличаются от японской и зубатой, которые между собой также различаются ( $p < 0.001$  для всех). По сумме дисперсий всех признаков зубатая корюшка выделяется наибольшим, а морская – наименьшим значением этого показателя. Малоротые корюшки достоверно различаются: обыкновенная отличается от японской и морской ( $p < 0.01$ ), японская – от морской ( $p < 0.001$ ), а зубатая – от морской и обыкновенной ( $p < 0.001$  для обеих) (табл. 2). Суммарное число отличий от других видов по

этому показателю составляет 10 для японской и зубатой корюшек и 12 – для обыкновенной и морской корюшек.

#### Коэффициент вариации признаков

По признаку *P* все малоротые корюшки схожи и отличаются от зубатой корюшки ( $p < 0.001$  для всех). По *V*, *porb* и *iorb* японская и обыкновенная корюшки схожи, но отличаются от морской и зубатой, которые между собой также различаются. По сумме коэффициентов вариации всех признаков зубатая корюшка выделяется наибольшим, а морская – наименьшим значением этого показателя, по которому все виды достоверно различаются ( $p < 0.001$  для всех) (табл. 2). Сумма различий между видами по данному показателю: по 11 у японской и обыкновенной корюшек, 13 у морской и 15 у зубатой корюшек.

По средним значениям признаков четыре вида корюшек различаются только по числу лучей в грудных плавниках ( $p < 0.001$  для всех), при этом минимальное значение данного показателя характерно для обыкновенной корюшки, а максимальное – для морской (табл. 2).

Японская корюшка характеризуется минимальным числом отличий от других видов корюшек (24), а морская и зубатая корюшки – максимальным (28); немного меньше это значение у обыкновенной корюшки (26).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение корюшек Дальнего Востока показало, что среди малоротых корюшек наиболее схожи между собой японская и обыкновенная корюшки – в девяти попарных сравнениях из 14. В свою очередь, морская корюшка максимально отличается как от японской, так и от обыкновенной – в 10 и девяти попарных сравнениях соответственно. Минимальной суммой дисперсий по всем признакам отличается морская корюшка, что может говорить о значительно лучших условиях эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. По коэффициентам вариации признаков можно отметить сходство между японской и обыкновенной корюшками по всем признакам, однако только по сумме коэффициентов различия достоверны. По всем признакам, кроме числа лучей в грудных плавниках, минимальные значения коэффициента вариации, как и суммы коэффициентов вариации по всем признакам характерны для морской корюшки, что говорит об относительной морфологической стабильности этого вида в ареале. В пользу данного предположения может также свидетельствовать наимень-

ший размах изменчивости по числу ветвистых лучей в грудных плавниках (3) по сравнению с этим показателем у японской и обыкновенной малоротых корюшек (5).

Морфологическая изменчивость малоротых корюшек не совпадает с уровнем дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК между видами. В меньшей степени различаются японская и морская корюшки (11.9%), в большей степени – японская и обыкновенная (12.8%), а еще больше – обыкновенная и морская (13.3%) корюшки (Skurikhina et al., 2004).

Зубатая корюшка приблизительно в одинаковой степени отличается от японской, обыкновенной и морской малоротых корюшек – различия достоверны в восьми, одиннадцати и девяти попарных сравнениях соответственно. По уровню дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК между зубатой и малоротыми корюшками наблюдается иная картина: больше всех от зубатой корюшки отличается японская (23.1%), намного меньше отличаются обыкновенная и морская корюшки (13.2 и 13.6% соответственно) (Skurikhina et al., 2004). В обоих случаях можно говорить о неодинаковых темпах морфологической и генетической эволюции, что было показано также на птицах (Prager, Wilson, 1975), млекопитающих (Wilson et al., 1974a), лягушках (Wilson et al., 1974b), человекообразных обезьянах (King, Wilson, 1975) и комарах-звонцах (Полуконова, 2016). Зубатая корюшка выделяется наибольшими значениями дисперсии и коэффициента вариации по *iorb* и суммой этих показателей по всем признакам.

Сравнение рода *Hypomesus* с зубатой корюшкой рода *Osmerus* показывает следующую картину: в девяти случаях эти роды достоверно различаются; наибольшее число различий по коэффициенту вариации (5) заметно меньше различий по дисперсии флуктуирующей асимметрии (три) и еще меньше различий по средним значениям признаков (1). Расхождение мтДНК между родами *Hypomesus* и *Osmerus* составляет 18.47%, между родами *Hypomesus* и *Mallotus* – 20.40%, а между родами *Mallotus* и *Osmerus* – 17.62% (Skurikhina et al., 2013), т.е. зубатые корюшки ближе к мойвам, которые в наибольшей степени отличаются от малоротых корюшек. При оценке изменчивости этих родов корюшек можно отметить большие значения суммы как дисперсий, так и коэффициентов вариации по всем признакам у рода *Osmerus*. Основной вклад в этом играют значительно большие значения дисперсии и коэффициента вариации по *iorb* у зубатой корюшки.

Было показано, что расхождение ядерных последовательностей между видами внутри рода *Hy-*

*potesus* составляет 6.6–11.8%, а митохондриальных последовательностей 15.1–18.3% (Skurikhina et al., 2013). Изменчивость по флуктуирующей асимметрии (сумме дисперсий по всем признакам) между видами колебалась от 9.64 до 15.61, а по коэффициенту вариации (сумме по всем признакам) — от 15.55 до 19.80. Таким образом, можно предположить, что изменчивость по флуктуирующей асимметрии соответствует таковой по ядерной ДНК, а изменчивость по коэффициенту вариации соответствует таковой по мтДНК.

Более высокий уровень изменчивости у корюшек, нерестящихся в пресной воде, хорошо согласуется с заключением Г.В. Никольского с соавторами (1976) о том, что изменчивость признаков у пресноводных рыб выше, чем у морских, что связано с более лабильными условиями в пресной воде. А так как корюшки, кроме морской малоротой, нерестятся в основном в текучей воде, многие параметры среды оказываются более изменчивыми, чем в морском прибрежье.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Считаю своим приятным долгом поблагодарить за помощь в сборе материала И.Н. Мореву, С.В. Фролова и П.А. Савельева (ННЦМБ ДВО РАН), С.Н. Сафронова (СахГУ), П.М. Васильца (Камчатский филиал ВНИРО), Н.К. Заварзину (Сахалинский филиал ВНИРО), Д.В. Коцюка, Н.Н. Семенченко, С.Ф. Золотухина (Хабаровский филиал ВНИРО), Ю.И. Гавренкова (Владивостокский филиал ВНИРО).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова М.: Наука. 2003. Т. 1. 379 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. Изд-во Всесоюз. Ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1932. 543 с.
- Ву К.Т., Картавец Ю.Ф. Морфометрические различия малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) и *H. nipponensis* (McAllister, 1963) (Pisces, Osmeridae) из северо-западной части Японского моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 6. С. 403–412.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. 247 с.
- Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1933. № 5. С. 1–94.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 216 с.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Популяционная и межвидовая морфологическая изменчивость видов рода *Daphnia* O.F. Müller 1785 (Cladocera, Daphniidae) // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 7. С. 805–814. <https://doi.org/10.7868/S0044513416050160>
- Иванова Е.И. О нахождении малоротой корюшки на Европейском Севере // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1952. № 4. С. 252–259.
- Канеп С.В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интервертных признаков сиговых рыб (Семейство Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 4. С. 610–623.
- Клюканов В.А. Новые данные о распространении малоротых корюшек в водах СССР // Докл. АН СССР. 1966. Т. 166. № 4. С. 990–991.
- Никольский Г.В., Каневская Н.К., Тряпичина Л.Н. О некоторых закономерностях изменения размаха вариабельности признаков у рыб разных фаунистических комплексов // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 4. С. 592–599.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970. 367 с.
- Полуконова Н.В. Хромосомная, молекулярно-генетическая и морфологическая дивергенция в эволюции близкородственных видов родов *Chironomus* и *Camptochironomus* (Chironomidae, Diptera) // Бюл. мед. Интернет-конференций. 2016. [www.medconf.com](http://www.medconf.com) 1503 ID: 2016-09-4353-T-9358.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2001. № 1. С. 328–335.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия некоторых признаков у морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (Osmeridae) // Вестн. Северо-восточ. науч. центра ДВО РАН. 2010. № 3. С. 37–43.
- Романов Н.С. Морфологическая изменчивость зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae, Pisces) // Вестн. Северо-восточ. науч. центра ДВО РАН. 2013. № 2. С. 48–56.
- Романов Н.С. Морфологическая изменчивость японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963 (Osmeriformes, Osmeridae) Дальнего Востока // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 4. С. 273–282.
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 5. С. 579–589.

- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. Молекулярно-генетический анализ родственных связей и происхождение малоротой корюшки (*Hypomesus*, Osmeridae) – нового представителя фауны Баренцева моря // Генетика. 2019. Т. 55. № 9. С. 1031–1042.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. О распространении малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) в северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 486–491.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука. 2001. 336 с.
- Шедько С.В. О видовом составе корюшек (Osmeridae) в водах Приморья // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 261–264.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 1966. 364 с.
- Яблоков А.В. Популяционная морфология животных // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 12. С. 1749–1765.
- Яблоков А.В., Этин В.Я. Изменчивость меристических признаков нутрии (*Myocastor coypus* Mol.) Азербайджана и Таджикистана // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 1. С. 116–121.
- Chan-xin L., Ke-jing Q. Fauna Liaoningica. Pisces. Shenyang: Liaoning Sci. Technol. Press. 1987. 552 p.
- Choi K.-Ch., Leon S.-R., Kim I.-S. et al. Coloured illustrations of Freshwater Fishes of Korea. Seoul. 1990. 277 p.
- Graham J.H. Fluctuating Asymmetry and Developmental Instability, a Guide to Best Practice // Symmetry. 2021. V. 13. № 1. art. ID 9. <https://doi.org/10.3390/sym13010009>
- Hamada K. Taxonomic and ecological studies of genus *Hypomesus* of Japan // Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 1961. V. 9. № 1. P. 1–56.
- King M.C., Wilson A.C. Evolution at two levels in humans and chimpanzees // Science. 1975. V. 188. P. 107–116. <https://doi.org/10.1126/science.1090005>
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1986. № 17. P. 391–421.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. P. 361–364.
- Pavlov S.D., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A. et al. Phenetic diversity and spatial structure of chars (*Salvelinus*) of the Kronotskaya riverine-lacustrine system (Eastern Kamchatka) // J. Ichthyol. 2013. V. 53. № 9. P. 662–686. <https://doi.org/10.1134/S003294521306009X>
- Prager E.M., Wilson A.C. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1975. V. 72. P. 200–204.
- Romanov N.S. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. 1995. V. 35. № 9. P. 171–182.
- Romanov N.S. Morphological Variability of Some Fish of the Genera *Sebastes* and *Sebastolobus* (Scorpaenidae) // J. Ichthyol. 1999. V. 39. № 6. P. 471–474.
- Romanov N.S. Morphological Variability of Pond Smelt *Hypomesus olidus* (Osmeridae) from Some Water Bodies of the Far East // J. Ichthyol. 2017. V. 57. № 1. P. 20–28. <https://doi.org/10.1134/S0032945217010106>
- Romanov N.S., Mikheev P.B. Variability of Siberian Taimen *Hucho taimen* (Salmonidae) of the Amur River // J. Ichthyol. 2020. V. 60. № 6. P. 858–867. <https://doi.org/10.1134>
- Romanov N.S., Frolov S.V., Nikanorov A.P. et al. Some aspects of morphological variability of the Chars (*Salvelinus*, Salmonidae) of Kronotskoe lake (Kamchatka) in *Cheniya pamyati V.Ya. Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok. 2011. № 5. P. 457–462.
- Romanov N.S., Skirin V.I. Morphological variability of some sturgeon species and their artificial hybrids // Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr. 2011. V. 165. P. 283–296.
- Saruwatari T., Lopez J.A., Pietsch T.W. A revision of the Osmerid genus *Hypomesus* Gill (Teleostei: Salmoniformes) with the description of a new species from the Southern Kuril Islands // Species Diversity. 1997. V. 2. № 1. P. 59–82.
- Simpson G.G. Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New-York, 1944. 217 p.
- Skurikhina L.A., Kухлевский А.Д., Ковпак N.E. Relationships of osmerid fishes (Osmeridae) of Russia: divergence of nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear genes // Genes Genomics. 2013. V. 35. № 4. P. 529–539. <https://doi.org/10.1007/s13258-013-0099-z>
- Skurikhina L.A., Oleinik A.G., Pan'kova M.V. Comparative analysis of mitochondrial DNA diversity in smelts // Russ. J. Mar. Biol. 2004. V. 30. № 4. P. 259–265.
- Wilson A.C., Maxson L.R., Sarich V.M. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1974a. V. 71. P. 2843–2847.
- Wilson A.C., Sarich V.M., Maxson L.R. The importance of gene rearrangement in evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1974b. V. 71. P. 3028–3030.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach // Symmetry. 2020. V. 12. № 8. P. 1376. <https://doi.org/10.3390/sym12081376>

## Morphological Variability of the Smelts (Osmeriformes: Osmeridae) of the Russian Far East

N. S. Romanov

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

This paper presents the first study comparing the smallmouth smelts – the Japanese smelt *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963, the pond smelt *H. olidus* (Pallas, 1814), the marine smelt *H. japonicus* (Brevoort, 1856) – and the Asiatic smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 with the use of the variance of fluctuating asymmetry, the coefficient of variation, and the mean values of characters of these species. The comparison showed that the Asiatic smelt was characterized by the largest sum of dispersions of all characters, while the marine smelt had the smallest sum, which was obviously associated with more stable conditions of embryonic and early postembryonic development of the marine smelt. Japanese and pond smelts were similar in coefficients of variation for all traits. The Asiatic smelt displayed the maximum sum of coefficients of variation of all characters; while the marine smelt had the minimal sum of coefficients of variation of the characters, which may indicate relative morphological stability of this species in the range of its occurrence. A greater variability of smelts spawning in fresh water is in good agreement with the conclusion of G.V. Nikolsky et al. that the variability of traits in freshwater fish species is higher than in marine fish species. According to the average values for the characters, the four species of smelts differed only in the number of rays in the pectoral fins, while the minimum value was typical of the pond smelt, and the maximum value – for the marine smelt. The Japanese (24) and pond (26) smelts showed the minimum differences from other species, and the marine and Asiatic smelts – maximum differences (28).

*Keywords:* smallmouth smelts, *Hypomesus*, *Osmerus*, fluctuating asymmetry, coefficient of variation, variability