



Сравнение остеологических признаков молоди жилой и проходной форм черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* и атлантического лосося *Salmo salar* (Salmoniformes: Salmonidae)

А.О. Юрцева^{1*}, А.А. Махров², С.И. Решетников³, А.Н. Пашков⁴ и Д.Л. Лайус⁵

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: Anastasia.Yurtseva@zin.ru; ayurtseva@gmail.com

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект 33, 119071 Москва, Россия; e-mail: makhrov12@mail.ru

³ Кубанский государственный университет, Ставропольская 149, 350040 Краснодар, Россия; e-mail: reshsi@rambler.ru

⁴ Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («АзНИИРХ»), Береговая 21в, 344002 Ростов-на-Дону, Россия; e-mail: apashkov@mail.ru

⁵ Независимый исследователь; e-mail: dlajus@gmail.com

Представлена 5 декабря 2023; после доработки 13 марта 2024; принята 27 марта 2024.

РЕЗЮМЕ

Проведено сравнение молоди проходной и пресноводной (ручьевой) форм черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas, 1814 по 10 меристическим и 62 пластическим признакам костных структур черепа, характеризующим число зубов и отверстий в костях, а также их форму. Для сравнения использованы данные по молоди пресноводного и проходного атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758. Экологические формы кумжи по остеологическим признакам различаются между собой больше, чем формы атлантического лосося. Различия между жилой и проходной формами у кумжи выявлены по большему числу меристических признаков, чем у лосося, но для пластических признаков наблюдается обратная тенденция. Пресноводные формы занимают промежуточное положение между проходными формами двух видов, проявляя большее сходство с проходной формой своего вида, чем между собой. Из четырех форм число зубов в среднем наименьшее у молоди проходной формы черноморской кумжи, наибольшее – у молоди проходного атлантического лосося; пресноводные формы занимают промежуточное положение между ними. По признакам, характеризующим форму костей черепа, наиболее выражены различия также между молодью проходных форм двух видов. Признаки, характеризующие число отверстий в костях черепа, не обнаруживают четких закономерностей при сравнении выборок. Выделены признаки, по которым молодь черноморской кумжи и атлантического лосося наиболее различается; отмечены характерные для этих видов особенности. Показано, что у молоди разных экологических форм каждого из двух видов рода *Salmo* по ряду признаков наблюдаются статистически значимые остеологические различия. Это свидетельствует о сравнительно высокой генетической обусловленности этих признаков и отборе, который действует в пределах речных систем, приводя к различиям между пресноводными и проходными экологическими формами. Тем не менее все изученные признаки проявляют значительную пластичность, вследствие которой различия между изученными видами и экологическими формами рода *Salmo* в большинстве случаев не достигают значений, принимаемых как пороговые для подвидов. Результаты согласуются с ранее проведенными исследованиями взрослых особей и показывают, что пресноводная форма атлантического лосося обладает рядом остеологических признаков, характерных для более древнего, генерализованного вида, – кумжи.

Ключевые слова: адаптация, лососевые рыбы, остеология, филогения, эволюция, *Salmo*, Salmonidae

Comparison of osteological characters of juveniles of freshwater and anadromous Black Sea trout *Salmo trutta labrax* and Atlantic salmon *S. salar* (Salmoniformes: Salmonidae)

A.O. Yurtseva^{1*}, A.A. Makhrov², S.I. Reshetnikov³, A.N. Pashkov⁴ and D.L. Lajus⁵

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mails: Anastasia.Yurtseva@zin.ru; ayurtseva@gmail.com

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninsky av. 33, 119071 Moscow, Russia; e-mail: makhrov12@mail.ru

³ Kuban State University, st. Stavropolskaya 149, 350040 Krasnodar, Russia; e-mail: reshsi@rambler.ru

⁴ Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography ("AzNIIRKH"), Beregovaya 21v, 344002 Rostov-on-Don, Russia; e-mail: apashkov@mail.ru

⁵ Independent researcher; e-mail: dlajus@gmail.com

Submitted December 5, 2023; revised March 5, 2024; accepted March 27, 2024.

ABSTRACT

A comparative analysis of juvenile anadromous and freshwater (stream) forms of the Black Sea brown trout *Salmo trutta labrax* Pallas, 1814 was conducted using 10 meristic and 62 morphometric characters of cranial bones. This analysis included the counts of teeth and pores in the bones, as well as measuring of their shape characters. As a basis for comparison, data on juvenile anadromous and freshwater Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758 were used. The osteological differences between ecological forms were more pronounced in the brown trout than in the Atlantic salmon. In the brown trout, a greater number of meristic characters differentiated the forms compared to the salmon. However, for morphometric characters, the reverse pattern was observed. The freshwater forms exhibited characteristics intermediate to the anadromous forms of the two species, being more similar to the anadromous form of their species than to each other. Juvenile anadromous Black Sea trout typically had the fewest teeth, while juvenile Atlantic salmon had the most, with freshwater forms showing intermediate values. The most significant differences in the shape of cranial bones were also observed between the juvenile anadromous forms of two species. The characteristics pertaining to the number of pores in cranial bones did not reveal clear patterns when comparing the samples. Among the studied bones and characteristics, those showing the most significant differences between Black Sea trout and Atlantic salmon were identified, and species-specific features were noted. The results obtained show that juveniles of different ecological forms within the same species of the genus *Salmo* exhibit statistically significant osteological differences, suggesting a high genetic determination of these traits and the influence of selection within river systems on the divergence between freshwater and anadromous forms. Despite this, the variability in all studied characteristics indicates plasticity, resulting in the differences between the species and ecological forms within the genus *Salmo* typically not reaching the threshold for subspecies differentiation. These results align with previous studies on adult individuals and indicate that the freshwater form of the Atlantic salmon displays osteological characteristic of a more ancestral species, namely the brown trout.

Key words: adaptation, salmonids, osteology, phylogeny, evolution, *Salmo*, Salmonidae

ВВЕДЕНИЕ

Лососевые рыбы, в связи с особенностями жизненного цикла и высокой востребованностью на рынке, очень уязвимы к различным антропогенным воздействиям, в частности к промыслу. В связи с этим численность многих диких популяций лососевых неуклонно сокра-

щается, нередко достигая критического уровня. Вследствие усиления пресса промысла и других видов антропогенных воздействий численность многих диких популяций лососевых неуклонно сокращается, нередко достигая критического уровня. Изучение сохранившегося разнообразия и различных аспектов биологии лососевых рыб представляется актуальной задачей (Ка-

заков [Kazakov] 1990; Montgomery 2003; Лихтович [Lichatowich] 2004; Primmer 2011; Elmer 2016; Матвеев и Жарков [Matveev and Zharkov] 2022). Кроме того, лососевые рыбы – модельный объект для изучения эволюционных процессов (Мина [Mina] 1986; Глубоковский [Glubokovsky] 1995; Дорофеева [Dorofeyeva] 1999; Altukhov et al. 2000; Hendry and Stearns 2004). Популярность этих рыб у исследователей связана с многообразием их локальных адаптаций – они населяют разные местообитания и даже в пределах одной популяции могут существовать формы, различающиеся местом нереста и (или) нагула, в том числе пресноводные и проходные формы.

Отмечено, что у некоторых пресноводных (в частности озерных) форм появляются признаки (в том числе остеологические), характерные для предковых видов лососевых (Зелинский [Zelinsky] 1985; Дорофеева [Dorofeyeva] 2008). Такая «реверсия» признаков весьма интересна для изучения, поскольку позволяет подойти к пониманию механизмов видообразования (Regan 1924). Существует точка зрения, что предок кумжи (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) был сходен с современной жилой ручьевой формой этого вида («ручьевой форелью»), но дискуссия по этому поводу продолжается десятилетия (Берг [Berg] 1948a; Владимиров [Vladimirov] 1948; Trewavas 1953; Дончев [Donchev] 1962; Кудерский [Kuderskiy] 1974; Рухкян [Ruhkyan] 1989; Kalayci et al. 2018; Tougard et al. 2018).

Одна из причин неясности эволюционных взаимоотношений экологических форм кумжи (в том числе жилой и проходной) – сложность их морфологического сравнения. Различие в размерах рыб этих форм велико, и эти различия, вместе с вариабельностью условий среды, оказывают огромное влияние на форму тела (экстерьер) рыб, благодаря присущей кумже высокой фенотипической пластичности (Pakkasmaa and Piironen 2001b; Vehanen and Huusko 2011; Махров и др. [Makhrov et al.] 2014). По этим причинам для сравнения экстерьера форм необходимо исследовать рыб сходного размера.

Изучение морфологического разнообразия рыб часто проводят с использованием костных структур, поскольку они многочисленны и разнообразны, удобны для анализа, их форма мало изменяется при хранении, а ошибка измерения относительно мала (Lajus 2001; Lajus et al. 2003,

2015). Остеологические признаки широко используются для изучения внутривидового разнообразия рыб (Kasyanov 2009; Esin and Sorokin 2012; Esin 2015; Lajus et al. 2015; Dgebuadze et al. 2017, 2020; Мироновский и др. [Mironovsky et al.] 2019; Боровикова и др. [Borovikova et al.] 2020; Grady et al. 2022). Кости черепа использовались и нами в популяционных исследованиях близкородственного кумже вида – атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758 (Yurtseva 2014, Yurtseva et al. 2010, 2014, 2022). В частности, было показано, что остеологические признаки этого вида в большей степени определяются принадлежностью особей к пресноводной или проходной форме (этот фактор обеспечивает 48% разнообразия), чем фенотипической пластичностью (которая обеспечивает 32% разнообразия) (Yurtseva et al. 2022).

Кумжа широко распространена на севере Европы, а также населяет бассейны Средиземного, Черного, Каспийского и Аральского морей (Дорофеева [Dorofeyeva] 1967). Морфологические исследования показывают, что популяции кумжи Понто-Каспия являются наиболее близкими к предковой форме рода *Salmo* (Дорофеева [Dorofeyeva] 1998); генетические исследования показывают, что эти популяции – предковые для всех других форм рода, включая атлантического лосося (Артамонова и др. [Artamonova et al.] 2020), поэтому с эволюционной точки зрения популяции кумжи Черного и Каспийского морей наиболее интересны. Однако остеология этого вида мало изучена, достаточно представительные данные имеются только для производителей проходной формы черноморской и каспийской кумжи (Барач [Barach] 1941; Дорофеева [Dorofeyeva] 1967). Очень ограничены данные по остеологии озерной (Астанин и Подгорный [Astаниn and Podgorniy] 1972) и речной форм (Banarescu 1964; Vasiliu 1966), причем в этих работах анализировали единичные признаки и, в основном, довольно крупных рыб. В работах А.В. Салманова и Е.А. Дорофеевой (Salmanov and Dorofeyeva 2001; Дорофеева и Салманов [Dorofeyeva and Salmanov] 2007) представлен обширный материал по жилым формам кумжи Кавказа, но без количественных данных.

Цель данного исследования – по остеологическим показателям провести сравнение моло-

ди черноморской кумжи двух форм (проходной и жилой ручьевой) для оценки направления и степени морфологических изменений костей черепа, связанных с пресноводным образом жизни у рыб рода *Salmo*. Для сравнения использованы данные по пресноводной и проходной формам атлантического лосося.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выборки

Кумжа была собрана весной 2004 и 2013 гг. в трех водотоках бассейна Черного моря (Табл. 1): р. Мзымте (*ST-sw1*), ее притоке – р. Чвижепсе (*ST-fw*), а также в р. Псеуапсе (*ST-sw2*), впадающей в море примерно в 70 км от места впадения Мзымты. Кумжа в р. Мзымта поймана на спиннинг и с помощью невода, в р. Чвижепсе – с помощью электролова, в р. Псеуапсе – на живца и на спиннинг. Популяции кумжи в реках Мзымте и Псеуапсе представлены в основном проходной формой, речной формой и жилыми карликовыми самцами. Популяция Чвижепсе представлена в основном жилой формой; это – мелкие рыбы, судя по чешуе, они никогда не покидали родную реку. В соответствии с классификацией, разра-

ботанной К.В. Кузищиным [Kuzishchin] (2010), это – ручьевая форма. В Чвижепсе в период наших исследований не обнаружены рыбы, имеющие на чешуе следы нагула в море (проходные) или в основном русле Мзымты (речные). Отлов проводился согласно разрешению № 61 2013 03 1427, выданному Азово-Черноморским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству. Вследствие того, что кумжа в водотоках черноморского побережья – редкая рыба, размер выборки был ограничен и различался для разных рек. Некоторые данные о возрастной, половой и размерной структуре изученных выборок опубликованы ранее (Махров и др. [Makhrov et al.] 2018).

Две выборки молоди атлантического лосося, использованные для сравнительного анализа, были собраны осенью 2001 и 2003 гг. с помощью электролова в р. Керети бассейна Белого моря (проходная форма, *SS-sw*) и р. Шуя, впадающей в Онежское озеро, которое относится к бассейну Балтийского моря (пресноводная форма, *SS-fw*) (Табл. 1). Подробные сведения об этих двух выборках приведены в нашей предыдущей работе, где исследован вклад в изменчивость генотипической и фенотипической компоненты (Yurtseva et al. 2022).

Таблица 1. Характеристика выборок пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (*ST*) и атлантического лосося *S. salar* (*SS*), использованных для анализа.

Table 1. Characteristics of samples of freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout *Salmo trutta labrax* (*ST*) and Atlantic salmon *S. salar* (*SS*) used for comparative osteological analysis.

Вид Species	Выборка Sample	Река сбора (бассейн) River (basin)	Дата сбора Date	n	Длина рыб (AC), мм Length (AC), mm		
					Lim min÷max	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %
<i>S. trutta labrax</i>	<i>ST-fw</i>	Чвижепсе (Черное море) Chvizhepse (Black Sea)	10.04.2013	18	82–221	140.1±9.5	28.7
	<i>ST-sw1</i>	Мзымта (Черное море) Mzymta (Black Sea)	23.05.2004	30	79–149	99.2±3.1	16.9
	<i>ST-sw2</i>	Псеуапсе (Черное море) Pseuapse (Black Sea)	13.04.2013	12	137–239	190.5±9.0	16.4
<i>S. salar</i>	<i>SS-fw</i>	Шуя (Онежское озеро) ¹ Shuia (Lake Onega) ¹	07.09.2001	28	55–154	101.0±5.7	29.9
	<i>SS-sw</i>	Кереть (Белое море) ¹ Keret' (White Sea) ¹	05.10.2003	30	55–155	96.2±6.3	35.2

¹ Данные из работы: Yurtseva et al. 2022.

¹ Data from: Yurtseva et al. 2022.

Примечания. Lim – размах варьирования признака, $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$ – среднее значение и стандартная ошибка среднего, CV – коэффициент вариации.

Notes. Lim – range of variation, $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$ – average and standard error, CV – coefficient of variation.

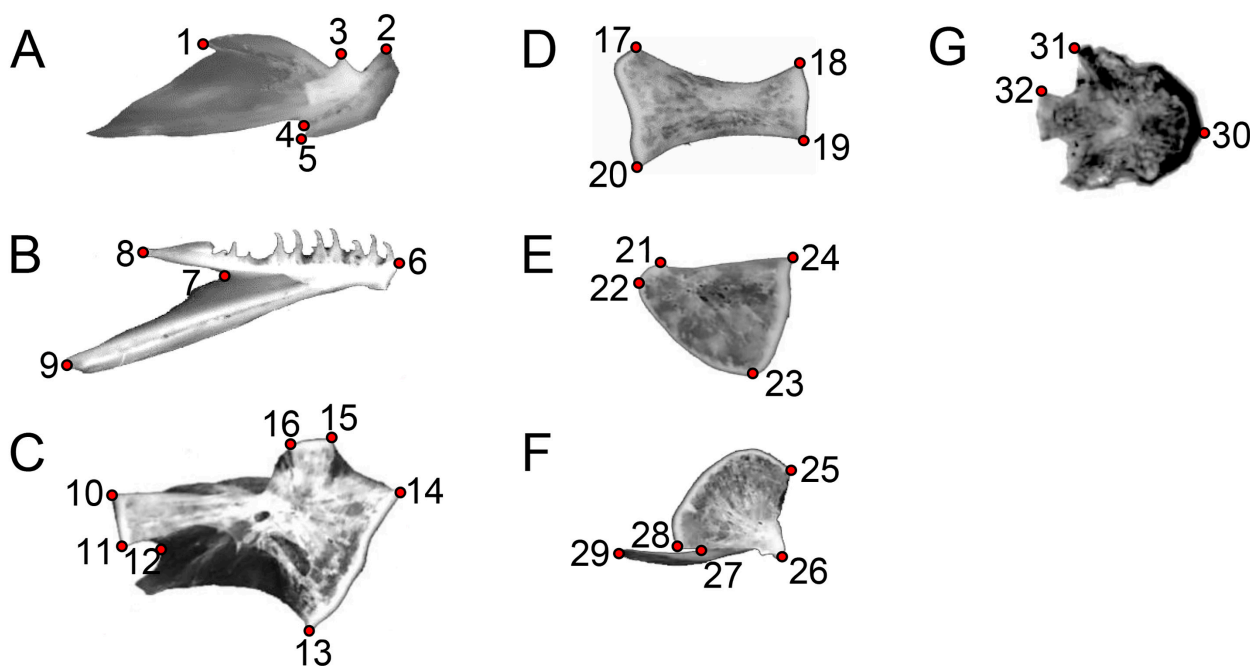


Рис. 1. Расположение реперных точек на семи костях черепа атлантического лосося и черноморской кумжи: А – *articular*, В – *dentale*, С – *hyomandibulare*, D – *ceratohyale*, E – *epihyale*, F – *quadrate*, G – *supraoccipitale*.

Fig. 1. Position of the landmarks on seven cranial bones of the Black Sea brown trout and Atlantic salmon: A – *articular*; B – *dentale*; C – *hyomandibulare*; D – *ceratohyale*; E – *epihyale*; F – *quadrate*; G – *supraoccipitale*.

Фиксированные в спирте головы рыб мацерировали в 2% растворе NaOH при температуре 40°C в течение 12–24 часов. Кости промывали водой, высушивали и хранили в грипперах.

Признаки

Проводили анализ 10 меристических (meristic) и 62 пластических (morphometric) признаков, описывающих кости черепа, в соответствии с разработанной ранее методикой (Yurtseva et al. 2010, 2014).

Меристические признаки представляли собой число отверстий и зубов на семи костях: *dentale*, *praemaxillare*, *palatinum*, *maxillare*, *linguale*, *praeperculum* и *ptericum* (Табл. 2). Их анализ проводился одним оператором (А.Ю.) на бинокулярном микроскопе МБС-10 (ЛОМО).

Пластические признаки характеризовали форму семи костных структур: *articular*, *dentale*, *hyomandibulare*, *ceratohyale*, *epihyale*, *quadratum* и *supraoccipitale*. Для анализа были получены цифровые изображения костей с помощью сканера Epson Perfection 2450 и 3490 Photo при

разрешении 1200–2400 dpi. На изображениях в программах UTHSCSA Image Tool 2.0 и TPS Dig 2.0 определены координаты реперных точек (landmarks) – легко идентифицируемых участков костей, которые можно локализовать с высокой степенью точности и повторяемости (Рис. 1). Координаты использованы для вычисления 62 признаков – расстояний между реперными точками в пределах каждой структуры.

Статистическая обработка

Для оценки связи значений признаков с длиной тела особей рассчитывали ранговые коэффициенты корреляции Спирмена для меристических признаков и коэффициенты корреляции Пирсона – для пластических, поскольку распределение первых отклоняется от нормального, а вторые распределены нормально.

Сравнение выборок по средним значениям меристических признаков проводили с помощью теста Манна-Уитни. Значения пластических признаков обычно коррелируют с размером особей, поэтому для анализа при-

Таблица 2. Меристические признаки костей черепа, использованные для сравнения пресноводной и проходной форм черноморской кумжи и атлантического лосося.**Table 2.** Meristic characters of the skull bones used for comparison of freshwater and anadromous forms of Black Sea brown trout and Atlantic salmon.

Обозначения признаков / Designations	Признаки / Characters
<i>Mer1</i>	Число отверстий в нижней части внутренней поверхности <i>dentale</i> Number of pores on the lower part of the internal surface of <i>dentale</i>
<i>Mer2</i>	Число пор сейсмочувствительной системы (ССС) на <i>dentale</i> Number of sensory pores on <i>dentale</i>
<i>Mer3</i>	Число зубов на <i>dentale</i> Number of teeth in <i>dentale</i>
<i>Mer4</i>	Число зубов на <i>praemaxillare</i> Number of teeth in <i>praemaxillare</i>
<i>Mer5</i>	Число зубов на <i>palatinum</i> Number of teeth in <i>palatinum</i>
<i>Mer6</i>	Число зубов на <i>maxillare</i> Number of teeth in <i>maxillare</i>
<i>Mer7</i>	Число зубов на левой стороне <i>linguale</i> Number of teeth in the left side of <i>linguale</i>
<i>Mer8</i>	Число отверстий в передней части <i>praeoperculum</i> Number of pores on the anterior part of <i>praeoperculum</i>
<i>Mer9</i>	Число пор СССР в нижней части <i>praeoperculum</i> Number of sensory pores on the lower part of <i>praeoperculum</i>
<i>Mer10</i>	Число пор СССР на <i>ptericum</i> Number of sensory pores on <i>ptericum</i>

меняли индексы – отношения значений признаков к длине костных структур. В качестве последней для каждой костной структуры был выбран наибольший признак. Индексы обозначали в соответствии с номерами реперных точек. Например, индекс 1–4/1–2 – отношение расстояний между точками 1 и 4 и точками 1 и 2, в % (Рис. 1). Из вычисленных индексов были отобраны те, которые не имели значимой корреляции с длиной особей.

При сравнении выборок по индексам применяли ANOVA (однофакторный дисперсионный анализ), для визуализации различий между выборками – кластерный анализ и многомерное шкалирование (MDS). Также оценивали уровень различий между выборками с помощью коэффициента различия *CD* (coefficient of difference) (Mayr 1969). Значения *CD*, равные и меньшие 1.28, оценивали как подвидовые, более высокие – выше принятого показателя подвидового различия (Mayr 1969, с. 190). Этот подход широко применяется при проведении морфологических исследований рыб (Васильева [Vasil'eva] 1999; Сидоров [Sidorov] 2005;

Котляр [Kotlyar] 2010; Алексеев и др. [Alekseyev et al.] 2021 и др.). Обработка данных проведена в программах Excel и Statistica12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина особей в сравниваемых выборках

Средняя длина особей была сходной в выборках *ST-sw1* (99 мм), *SS-fw* (101 мм) и *SS-sw* (96 мм). В выборках *ST-fw* и *ST-sw2* особи оказались значительно крупнее (140 и 190 мм, соответственно) (Табл. 1).

Различия по длине тела между всеми выборками кумжи и лосося статистически значимы ($p < 0.01$, ANOVA). В среднем длина тела ($\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$) в выборках кумжи составляет 131.36 ± 6.15 мм ($n=56$), а лосося – 96.24 ± 6.30 мм ($n=30$). Эти различия могут оказывать влияние на результаты морфологического сравнения всех выборок лосося и кумжи между собой, поэтому в дальнейшем оценивали корреляцию признаков с длиной особей и для уменьшения влияния размера особей на результаты сравнения использовали индексы для пластических признаков.

Таблица 3. Средние значения и стандартные отклонения меристических признаков костных структур черепа в выборках пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*).

Table 3. Average values and standard deviations of the meristic characters of cranial bones in samples of freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*).

Признаки Characters	<i>ST-fw</i> n=18	<i>ST-sw1</i> n=30	<i>ST-sw2</i> n=12	3 <i>ST</i> n=60	<i>SS-fw</i> ¹ n=28	<i>SS-sw</i> ¹ n=30	2 <i>SS</i> n=58
<i>Mer1</i>	5.0±1.1	3.8±0.9	4.7±1.2	4.3±1.2	5.0±0.6	4.7±0.7	4.9±0.7
<i>Mer2</i>	6.4±1.0	4.3±0.9	6.4±1.3	5.4±1.5	5.1±0.6	4.9±0.5	5.0±0.5
<i>Mer3</i>	9.3±1.1	7.8±1.4	7.8±1.5	8.2±1.5	9.4±1.1	9.6±1.3	9.5±1.2
<i>Mer4</i>	5.1±1.1	4.6±0.8	4.1±1.0	4.7±1.0	6.1±1.0	6.5±1.1	6.3±1.1
<i>Mer5</i>	10.1±1.8	7.5±1.2	9.7±1.6	8.7±1.9	10.8±1.6	10.9±1.8	10.8±1.7
<i>Mer6</i>	15.3±2.7	11.8±1.6	12.5±1.1	13.0±2.5	14.5±2.0	15.7±2.4	15.2±2.2
<i>Mer7</i>	3.2±0.7	3.0±0.7	2.8±0.7	3.0±0.7	3.0±0.8	3.0±0.8	3.0±0.8
<i>Mer8</i>	5.22±1.0	4.6±1.1	5.2±0.9	4.9±1.1	4.6±0.7	5.2±1.0	4.9±0.9
<i>Mer9</i>	4.1±0.5	4.4±0.9	3.9±0.5	4.2±0.8	4.9±0.5	4.3±0.7	4.6±0.7
<i>Mer10</i>	3.1±0.2	3.3±0.7	3.3±0.7	3.3±0.6	3.2±0.4	3.0±0.0	3.1±0.3

¹ Данные из работы: Yurtseva et al. 2022.

¹ Data from: Yurtseva et al. 2022.

Примечания. Обозначения выборок приведены в Табл. 1, обозначения признаков – в Табл. 2. Цветом выделены значения признаков, по которым при парном сравнении выборок различия значимы. *Сокращения:* 3 *ST* – три объединенных выборки кумжи; 2 *SS* – две выборки лосося.

Notes. Sample designations are given in Table 1, abbreviations of characters see in the Table 2. The values of characters for which the differences are significant in a pairwise comparison of samples are highlighted in color. *Abbreviations:* 3 *ST* – three pooled trout samples, 2 *SS* – two salmon samples.

Меристические признаки

В среднем наименьшее число зубов отмечено в выборках проходной формы кумжи, а наибольшее – в выборке проходного лосося (Табл. 3, признаки *Mer3–Mer6*). Пресноводные формы занимают промежуточное положение между ними, при этом среднее число зубов возрастает в ряду: *ST-sw* – *ST-fw* – *SS-fw* – *SS-sw*.

Все выборки кумжи имеют значимо меньше зубов, чем все выборки лосося и чем каждая из выборок лосося по отдельности (*Mer3–Mer6*, Табл. 3, 4). У проходной формы кумжи наблюдается значимо меньше зубов на всех костях, чем у пресноводной. Выборки пресноводного и проходного лосося различаются лишь по одному признаку (*Mer6*). Выборки пресноводных форм кумжи и лосося между собой различаются также по одному признаку (*Mer4*) (Табл. 3, 4).

По числу отверстий на костях черепа (признаки *Mer1–Mer2*, *Mer8–Mer10*) не наблюдается направленных различий между пресноводной и проходной формами черноморской кумжи и атлантического лосося (Табл. 3), хотя при парном сравнении значимые различия и выявляются по некоторым из признаков (Табл. 4).

Значимая положительная корреляция с длиной особей ($p < 0.05$) выявлена только в выборках кумжи для признаков: *Mer1* ($r_s = 0.30$), *Mer2* ($r_s = 0.61$), *Mer5* ($r_s = 0.36$), *Mer6* ($r_s = 0.35$) и *Mer8* ($r_s = 0.29$).

Пластические признаки

Значения пластических признаков коррелировали с длиной особей как для совокупности всех выборок, так и в пределах каждого вида, поэтому были вычислены 55 индексов, 16 из которых не имели значимой корреляции с длиной особей в пределах каждого из видов и поэтому

Таблица 4. Результаты попарного сравнения выборок пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*) по меристическим признакам (тест Манна-Уитни).**Table 4.** Results of paired comparisons of samples of freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*) in meristic characters (Mann-Whitney test).

Признаки Characters	<i>ST-fw</i> – <i>ST-sw</i>	<i>ST-fw</i> – <i>SS-fw</i>	<i>ST-sw</i> – <i>SS-sw</i>	<i>SS-fw</i> – <i>SS-sw</i>	<i>SS-fw</i> – 3 <i>ST</i>	<i>SS-sw</i> – 3 <i>ST</i>	<i>ST-fw</i> – 2 <i>SS</i>	<i>ST-sw</i> – 2 <i>SS</i>	3 <i>ST</i> – 2 <i>SS</i>
<i>Mer1</i>	2.84	–0.75	–4.11	–1.56	–3.37	–2.12	–0.15	–4.27	–3.36
<i>Mer2</i>	3.91	4.24	–1.48	–0.99	0.58	1.19	5.00	–1.44	1.10
<i>Mer3</i>	3.46	–0.53	–4.38	0.16	–3.49	–3.86	–0.76	–5.44	–4.53
<i>Mer4</i>	1.99	–2.80	–5.41	1.36	–5.16	–5.83	–3.53	–6.76	–6.77
<i>Mer5</i>	3.75	–1.52	–5.19	0.04	–4.48	–4.63	–1.69	–6.31	–5.261
<i>Mer6</i>	4.23	1.07	–4.87	2.00	–3.21	–4.69	0.37	–6.54	–4.88
<i>Mer7</i>	0.96	0.80	–0.13	0.16	0.22	0.03	0.82	–0.27	0.15
<i>Mer8</i>	1.72	2.13	0.22	2.01	1.01	–1.10	1.39	–0.90	–0.08
<i>Mer9</i>	–0.70	–3.64	–3.03	–3.06	–3.71	–0.33	–2.40	–1.80	–2.44
<i>Mer10</i>	–1.42	–0.69	0.84	–1.16	0.35	1.67	–0.19	1.75	1.26
p<0.05, p<0.01									

Примечания. Обозначения выборок приведены в Табл. 1, обозначения признаков – в Табл. 2. Цветом выделены значения признаков, по которым при парном сравнении выборок различия значимы. *Сокращения:* 3 *ST* – три объединенные выборки кумжи; 2 *SS* – две выборки лосося.

Notes. Sample designations are given in Table 1, abbreviations of characters see in the Table 2. The values of characters for which the differences are significant in a pairwise comparison of samples are highlighted in color. *Abbreviations:* 3 *ST* – three pooled trout samples, 2 *SS* – two salmon samples.

были использованы для дальнейшего сравнения (Табл. 5).

Сравнение выборок черноморской кумжи и атлантического лосося по этим индексам показало значимые различия по 14 из них (Табл. 6). При кластеризации по этим индексам наблюдается разделение выборок на группы в соответствии с видовой принадлежностью (Рис. 2А). Сходная картина получена при применении многомерного шкалирования (Рис. 2В). При этом значимые различия между выборками разных экологических форм наблюдаются по 7 индексам для кумжи и 10 индексам для лосося (Табл. 6). Выборки пресноводной формы кумжи и лосося различаются по 11 индексам, а проходной формы этих видов – по тем же 14 индексам, которые различают все изученные выборки кумжи и лосося между собой.

Значения *CD* при сравнении пула всех выборок молоди лосося и кумжи не достигали под-

видового уровня ни по одному из изученных индексов (Табл. 7). Также ниже подвидового уровня были различия между выборками проходной и пресноводной форм обоих видов. Более высокие значения *CD* были выявлены только при сравнении выборок проходной формы обоих видов, а также пресноводной формы лосося и всех выборок кумжи. Они отмечены для пяти индексов, характеризующих форму четырех костей черепа (индексы 1–4/1–2 *articulare*, 6–7/6–8 *dentale*, 15–16/10–14 *hyomandibulare* и 25–29/25–28, 26–29/25–28 *quadratum*).

Для визуализации выявленных различий на каждой изученной кости было отобрано по одному индексу, показывающему наиболее выраженные различия между группами (Рис. 3). Это позволило говорить, что в выборках лосося больше глубина выемок на *articulare* и *dentale* (точки 4 и 7 на Рис. 1), чем в выборках кумжи (Рис. 3А, В). У кумжи относительно больше

Таблица 5. Средние значения и стандартные отклонения 16 индексов костных структур черепа в выборках пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*).

Table 5. Average values and standard deviations of 16 indices of cranial bones in freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*).

Индексы Index	<i>ST-fw</i> n=18	<i>ST-sw1</i> n=30	<i>ST-sw2</i> n=12	3 <i>ST</i> n=60	<i>SS-fw</i> n=28	<i>SS-sw</i> n=30	2 <i>SS</i> n=58
1–4/1–2	75.5±4.2	77.6±3.6	77.0±3.0	76.8±3.7	71.6±2.3	69.7±1.9	70.6±2.3
1–5/1–2	78.2±4.3	81.3±4.0	80.3±3.8	80.2±4.2	74.3±2.4	74.3±2.1	74.3±2.2
2–4/1–2	62.9±3.1	63.2±4.0	63.4±5.1	63.1±3.9	57.3±2.7	57.2±2.8	57.2±2.7
4–5/1–2	6.8±2.4	7.0±1.3	5.9±1.1	6.7±1.7	10.7±2.8	9.7±2.2	10.2±2.6
6–7/6–8	76.7±3.0	75.4±2.5	77.0±2.5	76.1±2.7	71.9±2.0	69.1±2.4	70.5±2.6
6–9/6–8	133.0±5.0	130.8±3.7	131.3±5.1	131.6±4.4	139.1±2.9	138.6±3.7	138.8±3.3
7–8/6–8	28.4±2.8	29.8±2.1	30.6±3.2	29.5±2.7	29.9±2.0	32.5±2.3	31.3±2.5
15–16/10–14	17.9±1.6	19.2±1.6	18.2±0.9	18.6±1.6	15.2±0.7	16.4±2.1	15.8±1.7
18–19/17–18	37.5±2.7	39.6±2.3	39.2±2.0	38.9±2.5	40.9±2.0	43.9±2.6	42.5±2.8
21–22/22–24	24.8±1.6	24.6±2.5	25.6±2.9	25.5±4.9	24.4±3.6	22.7±3.0	23.5±3.4
21–24/22–24	83.1±1.3	82.3±1.7	82.2±2.1	82.5±1.7	82.4±2.9	84.3±2.2	83.4±2.7
25–27/25–28	87.8±2.5	88.1±1.7	88.5±2.4	88.1±2.1	86.0±3.8	89.1±2.9	87.6±3.7
25–29/25–28	134.4±7.8	128.2±5.6	130.0±4.8	130.4±6.7	148.7±6.8	143.5±8.2	146.0±7.9
26–28/25–28	82.6±4.0	80.1±3.0	79.6±3.4	80.7±3.6	81.3±2.3	76.3±4.0	78.7±4.1
26–29/25–28	110.5±11.8	102.4±7.4	102.8±7.5	104.9±9.6	129.4±7.5	125.2±10.9	127.2±9.6
31–32/30–32	30.7±5.0	29.3±5.7	27.8±5.5	29.4±5.4	30.1±3.7	30.0±2.8	30.1±3.3

Примечания. Описание индексов приведено в разделе «Материал и методы» и на Рис. 1, обозначения выборок – в Табл. 1. Сокращения: 3 *ST* – три объединенных выборки кумжи, 2 *SS* – две выборки лосося.

Notes. Description of indices is given in “Material and Methods” section and in Fig. 1; for designation of samples, see Table 1. *Abbreviations:* 3 *ST* – three combined trout samples, 2 *SS* – two salmon samples.

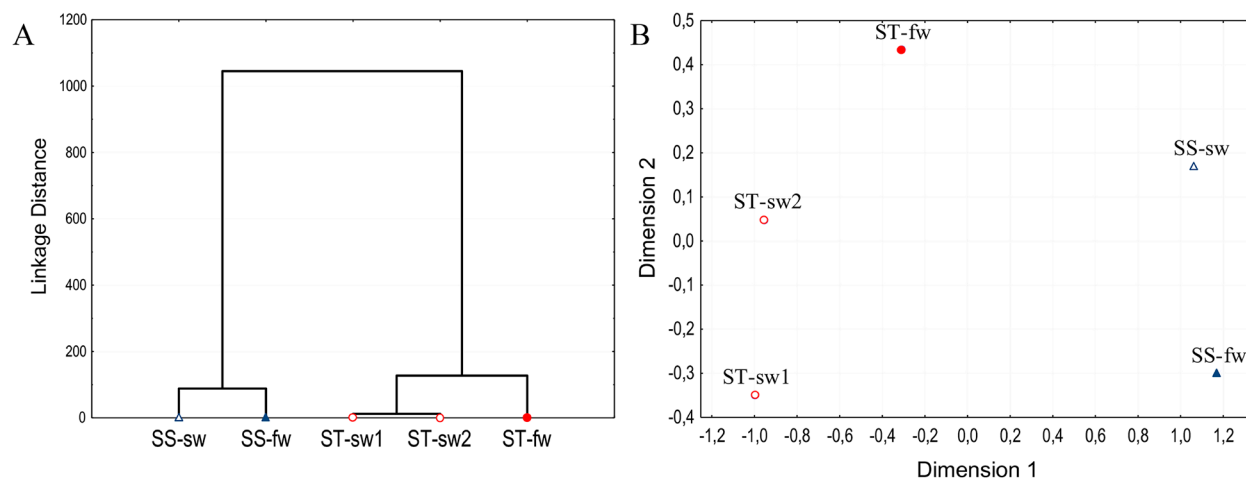


Рис. 2. Результаты сравнения выборок пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*) по 14 индексам костных структур черепа с помощью: А – кластерного анализа, В – многомерного шкалирования. Алгоритм кластеризации – UPGMA, мера сходства – квадратные евклидовы расстояния.

Fig. 2. Results of the comparisons between freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*) in 14 indices of cranial bones: А – cluster analysis; amalgamation (linkage) rule is UPGMA; distance measure – squared Euclidean distances; В – multidimensional scaling.

Таблица 6. Результаты попарного сравнения выборок пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*) по 16 индексам костных структур черепа (ANOVA, t-value).**Table 6.** Results of paired comparisons of samples of freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*) in 16 indices of cranial bones (ANOVA).

Индексы Index	<i>ST-fw</i> – <i>ST-sw</i>	<i>ST-fw</i> – <i>SS-fw</i>	<i>ST-sw</i> – <i>SS-sw</i>	<i>SS-fw</i> – <i>SS-sw</i>	<i>SS-fw</i> – 3 <i>ST</i>	<i>SS-sw</i> – 3 <i>ST</i>	<i>ST-fw</i> – 2 <i>SS</i>	<i>ST-sw</i> – 2 <i>SS</i>	3 <i>ST</i> – 2 <i>SS</i>
1–4/1–2	–1.83	4.07	11.21	–3.36	6.85	9.83	6.34	11.91	10.86
1–5/1–2	–2.45	4.00	8.56	0.04	6.91	7.21	5.15	10.92	9.48
2–4/1–2	–0.36	6.47	6.81	–0.18	7.11	7.42	7.40	8.58	9.44
4–5/1–2	0.16	–4.84	–7.18	–1.46	–8.14	–7.09	–5.02	–8.06	–8.68
6–7/6–8	1.11	6.56	11.26	–4.87	7.29	12.01	8.60	10.23	11.53
6–9/6–8	1.68	–5.19	–8.11	–0.55	–8.14	–7.45	–5.68	–10.57	–10.00
7–8/6–8	–2.25	–2.20	–4.33	4.57	–0.72	–5.23	–4.16	–2.47	–3.65
15–16/10–14	–2.41	7.72	6.08	2.89	10.90	5.68	4.66	9.65	9.37
18–19/17–18	–2.94	–4.94	–7.78	4.94	–3.73	–8.85	–6.70	–5.78	–7.37
21–22/22–24	–0.06	0.44	3.32	–2.01	0.68	3.80	1.57	2.16	2.50
21–24/22–24	1.97	1.08	–4.32	2.83	0.25	–4.16	–0.29	–2.37	–2.05
25–27/25–28	–0.68	1.79	–1.46	3.44	3.33	–1.77	0.25	1.02	0.93
25–29/25–28	3.25	–6.52	–11.18	–2.42	–11.82	–9.45	–6.26	–13.82	–12.79
26–28/25–28	2.76	1.40	4.35	–5.70	–0.72	5.33	3.50	1.65	2.87
26–29/25–28	3.22	–6.64	–12.73	–1.44	–11.96	–10.40	–7.03	–16.03	–14.02
31–32/30–32	1.21	0.43	–1.04	–0.16	–0.65	–0.56	0.63	–1.38	–0.80
p<0.05, p<0.01									

Примечания. Описание индексов см. в разделе «Материал и методы» и на Рис. 1. Цветом выделены значения признаков, по которым при парном сравнении выборок различия значимы. *Сокращения:* 3 *ST* – три объединенных выборки кумжи, 2 *SS* – две выборки лосося.

Notes. Description of indices see in “Material and Methods” and in Fig. 1. The values of characters for which the differences are significant in a pairwise comparison of samples are highlighted in color. *Abbreviations:* 3 *ST* – three combined trout samples, 2 *SS* – two salmon samples.

длина суставной поверхности *hyomandibulare* (точки 15–16, Рис. 1, Рис. 3С), а также меньше длина отростка на quadrate по сравнению с лососем (Рис. 3Д). В целом пресноводные формы каждого из видов проявляют большее сходство с проходной формой того же вида, чем между собой (Табл. 5, Рис. 2, 3). Четко выраженного хиатуса между видами и экологическими формами по изученным индексам не наблюдается (Рис. 4). При этом пресноводные формы кумжи и атлантического лосося занимают промежуточное положение по изученным остеологическим признакам между проходными формами обоих видов (Рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Остеологические различия разных форм кумжи

Обсуждение систематического статуса и эволюционных взаимоотношений проходной и жилых форм кумжи продолжается десятки лет (Берг [Berg] 1948a; Владимиров [Vladimirov] 1948; Trewavas 1953; Дончев [Donchev] 1962; Кудерский [Kuderskiy] 1974; Рухкян [Ruhkyan] 1989). Фактических данных о морфологических различиях проходной и жилой ручьевой форм этого вида немного, что в значительной степени связано с методологической проблемой –

Таблица 7. Результаты попарного сравнения выборок пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*) по 16 индексам костных структур черепа с помощью коэффициента различия *CD* (по: Майр 1969).

Table 7. Results of paired comparisons of samples of freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*) in 16 indices of cranial bones by means of the coefficient of difference (*CD*) (Mayr 1969).

Индекс Index	<i>ST-fw</i> – <i>ST-sw</i>	<i>ST-fw</i> – <i>SS-fw</i>	<i>ST-sw</i> – <i>SS-sw</i>	<i>SS-fw</i> – <i>SS-sw</i>	<i>SS-fw</i> – 3 <i>ST</i>	<i>SS-sw</i> – 3 <i>ST</i>	<i>ST-fw</i> – 2 <i>SS</i>	<i>ST-sw</i> – 2 <i>SS</i>	3 <i>ST</i> – 2 <i>SS</i>
1–4/1–2	0.248	0.600	1.449	0.442	0.867	1.262	0.750	1.191	1.031
1–5/1–2	0.338	0.590	1.121	0.005	0.897	0.936	0.604	1.099	0.919
2–4/1–2	0.054	0.965	0.858	0.024	0.881	0.884	0.970	0.859	0.886
4–5/1–2	0.021	0.748	–0.848	0.192	0.873	0.764	0.689	0.893	0.812
6–7/6–8	0.153	0.966	1.357	0.645	0.890	1.376	1.121	1.037	1.062
6–9/6–8	0.228	0.764	–0.978	0.073	1.017	0.860	0.696	1.059	0.931
7–8/6–8	0.310	0.325	–0.521	0.603	0.087	0.601	0.545	0.251	0.337
15–16/10–14	0.333	1.149	0.716	0.426	1.479	0.611	0.634	0.989	0.863
18–19/17–18	0.400	0.729	–0.920	0.657	0.448	0.984	0.913	0.599	0.678
21–22/22–24	0.010	0.077	0.393	0.264	0.120	0.351	0.261	0.225	0.232
21–24/22–24	0.298	0.186	–0.510	0.373	0.023	0.456	0.048	0.252	0.198
25–27/25–28	0.091	0.287	–0.172	0.453	0.355	0.189	0.037	0.113	0.089
25–29/25–28	0.430	0.973	–1.321	0.342	1.347	0.878	0.818	1.438	1.064
26–28/25–28	0.371	0.206	0.513	0.781	0.091	0.585	0.476	0.173	0.264
26–29/25–28	0.421	0.977	–1.505	0.231	1.437	0.992	0.867	1.640	1.167
31–32/30–32	0.175	0.064	–0.137	0.022	0.081	0.072	0.076	0.138	0.077

Примечания. Описание индексов приведено в разделе «Материал и методы» и на Рис. 1. Цветом выделены значения, превышающие принятый показатель подвидового различия (*CD*=1.28, Майр 1969). *Сокращения:* 3 *ST* – три объединенных выборки кумжи, 2 *SS* – две выборки лосося.

Notes. Description of indices is given in “Material and Methods” section and in Fig. 1. Values that exceed the accepted level of subspecific difference (*CD*=1.28, Mayr 1969) are highlighted in color. *Abbreviations:* 3 *ST* – three combined trout samples, 2 *SS* – two salmon samples.

невозможностью сравнивать производителей двух форм, значительно различающихся по размерам. Однако Г.П. Барачу [Barach] (1941) удалось обнаружить экстерьерные различия между молодью проходной черноморской кумжи и жилыми формами кумжи Кавказа (ручьевыми и озерными). Позже удалось сравнить 20 признаков, описывающих форму тела у выращенной в идентичных условиях молоди разных форм кумжи севера Европы, и обнаружить различия по некоторым из них (Pakkasmaa and Piironen 2001a). Нам также удалось показать, что молодь проходной и жилой ручьевой форм черноморской кумжи различается и по ряду остео-

логических признаков. При этом изученные нами формы обитают в одной водной системе – река Чвижепсе является притоком Мзымты, и нет каких-либо преград для миграции рыб между этими реками. Более того, до недавнего времени популяция Чвижепсе включала, наряду с жилой, проходную форму кумжи; смолты были обнаружены в этой реке еще в 1987 г. (Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 1988; Махров и др. [Makhrov et al.] 2018).

С другой стороны, накоплен большой объем данных, включая экспериментальные, показывающих, что в потомстве одной формы черноморской кумжи могут с высокой частотой

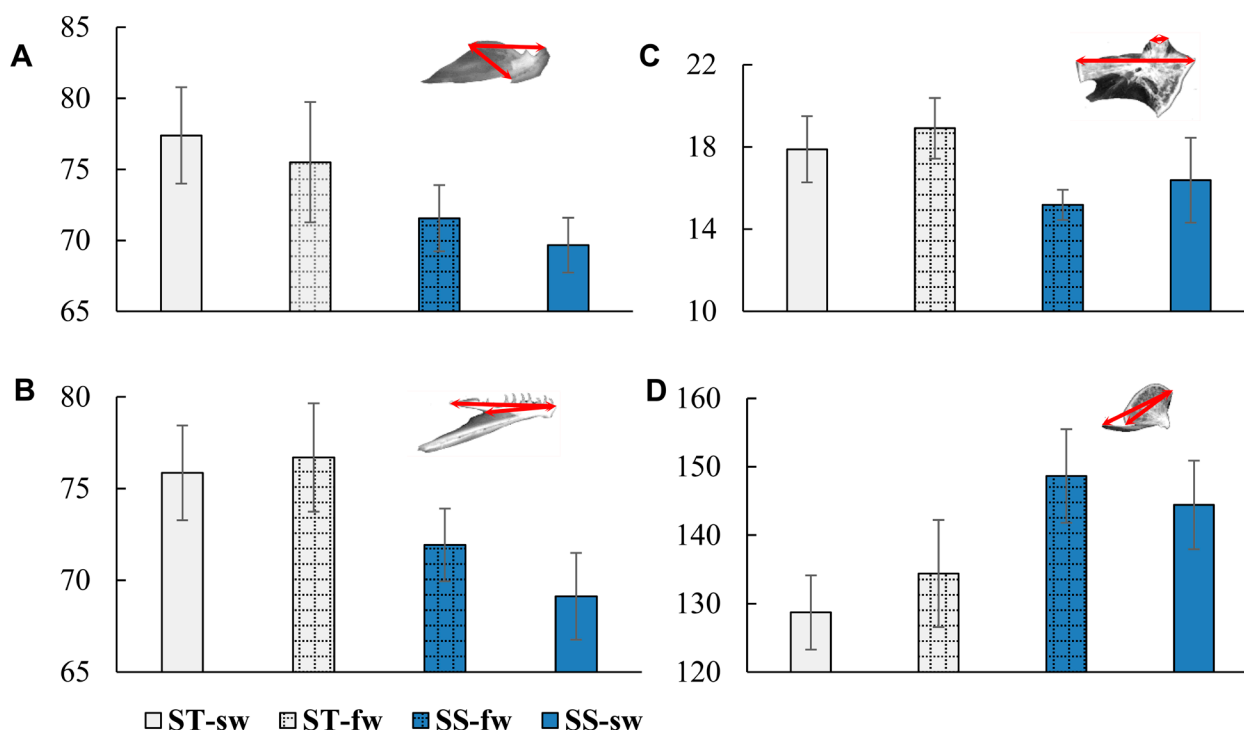


Рис. 3. Значения индексов костных структур черепа (в %, $M \pm CD$), пресноводной (fw) и проходной (sw) форм черноморской кумжи (ST) и атлантического лосося (SS): А – *articulare*, индекс 1–4/1–2, В – *dentale*, индекс 6–7/6–8, С – *hyomandibulare*, индекс 15–16/10–14, D – *quadratum*, индекс 25–29/25–28. Уровень значимости различий см. в Табл. 6 и 7.

Fig. 3. Values of cranial bones indices (in percent, mean $\pm$ CD) for freshwater (fw) and anadromous (sw) ecological forms of the Black Sea brown trout (ST) and Atlantic salmon (SS): A – *articulare*, index 1–4/1–2; B – *dentale*, index 6–7/6–8; C – *hyomandibulare*, index 15–16/10–14; D – *quadratum*, index 25–29/25–28. For the level of significance of the differences, see Tables 6 and 7.

появляться особи другой формы, и обе формы часто входят в состав одной популяции (Varach 1957), т.е. морфологические различия этих форм – в основном результат фенотипической пластичности. Это согласуется с данными о высокой фенотипической пластичности остеологических признаков у других видов рыб (Robinson and Parsons 2002; Deschamps et al. 2008; Georga and Koumoundouros 2010; Боровикова и др. [Borovikova et al.] 2020). Однако высокая фенотипическая пластичность при образовании жилых форм кумжи и других лососевых не означает, что такие переходы не интересны для эволюционистов. Весьма вероятно, что фенотипические признаки, характерные для жилых форм (как и признаки, характерные для проходной формы), – продукт длительной адаптивной эволюции, поэтому заслуживает проверки гипотеза о близости морфологических признаков жилых форм кумжи к признакам, характерным

для предка этого вида. При определенных условиях внутривидовые формы могут обособляться в отдельные виды, в том числе приобретать постзиготическую репродуктивную изоляцию (Махров [Makhrov] 2005). В связи с этим представляет значительный интерес описание в южной части бассейна Черного моря двух видов рода *Salmo*, один из которых (*S. rizeensis*) ведет жилой образ жизни, а другой (*S. coruhensis*), возможно, выходит на нагул в море. При этом кумжа из реки Хосты на российском побережье Черного моря по внешнеморфологическим признакам занимает промежуточное положение между двумя этими видами (Turan et al. 2009).

Дифференциация экологических форм черноморской кумжи и атлантического лосося

Пресноводные формы черноморской кумжи и атлантического лосося, как и ожидалось, проявили большее сходство с проходными форма-

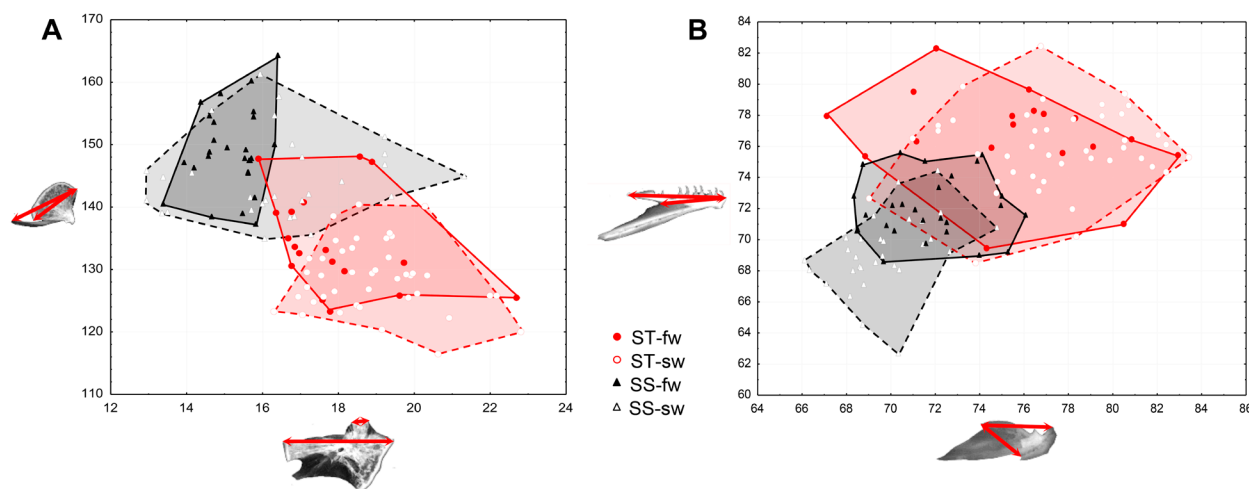


Рис. 4. Распределение особей пресноводной (*fw*) и проходной (*sw*) форм черноморской кумжи (*ST*) и атлантического лосося (*SS*) в полях индексов (в %), характеризующих форму костных структур черепа: А – индексы 15–16/10–14 *hyomandibulare* и 25–29/25–28 *quadratum*, В – индексы 1–4/1–2 *articulare* и 6–7/6–8 *dentale*.

Fig. 4. Distribution of freshwater (*fw*) and anadromous (*sw*) ecological forms of the Black Sea brown trout (*ST*) and Atlantic salmon (*SS*) in the fields of indices, in %, characterizing shape of the cranial bones: А – indices 15–16/10–14 for *hyomandibulare* and 25–29/25–28 *quadratum*; В – indices 1–4/1–2 *articulare* and 6–7/6–8 *dentale*.

ми этих видов, чем между собой. В то же время по числу зубов и форме костей черепа пресноводные формы занимают промежуточное положение между проходными формами этих видов.

Ранее было показано некоторое сходство как признаков, характеризующих форму тела, так и остеологических признаков производителей пресноводного атлантического лосося с соответствующими признаками производителей кумжи (Берг [Berg] 1948b; Зелинский [Zelinsky] 1985; Дорофеева [Dorofeyeva] 1998). Было отмечено также, что некоторые видоспецифичные остеологические особенности атлантического лосося и кумжи, характерные для взрослых особей, проявляются уже у молодежи (Дорофеева [Dorofeyeva] 1998; Kirczuk and Domagała 2003), однако в целом форма костей черепа у молодежи атлантического лосося имеет более «кумжевый» облик, чем у взрослых (Дорофеева [Dorofeyeva] 1998).

Молодь черноморской кумжи занимает обособленное положение по отношению к проходному и пресноводному лососю по числу зубов и форме изученных костей черепа, однако четко выраженного хиатуса между видами по изученным индексам не наблюдается. При сравнении пула всех выборок кумжи со всеми выборками лосося по 14 индексам костей черепа значения

коэффициента различий *CD* не достигали принятого подвидового уровня (Mayr 1969). Сходные невысокие значения этого коэффициента были получены при сравнении проходной и пресноводной форм обоих видов по индексам костей черепа (данное исследование) и длины головы у проходной и пресноводной форм атлантического лосося (Зелинский [Zelinsky] 1976, *CD*=1.18). Это свидетельствует о высокой внутривидовой изменчивости морфологических признаков в роде *Salmo*, отмечавшейся и ранее, в том числе признаков костных структур, которые в целом менее изменчивы, чем внешние морфологические признаки.

Довольно интересными представляются результаты сравнения числа зубов. В ранее проведенных исследованиях неоднократно отмечалась большая длина зубного ряда и большее число зубов у кумжи, чем у лосося (Seppovaara 1962; Дорофеева [Dorofeyeva] 1998; Kirczuk and Domagała 2003). Сходным образом у пресноводного лосося отмечалась большая длина зубного ряда и большее число зубов, чем у проходного (Зелинский [Zelinsky] 1976, 1985). Таким образом, по этим признакам взрослый пресноводный лосось занимает промежуточное положение между проходным лососем и кумжей,

однако даже между проходными формами двух видов наблюдалась значительная трансгрессия этих признаков (Baumann 1954; Зелинский [Zelinsky] 1976, 1985; Дорофеева [Dorofeyeva] 1998; Kirczuk and Domagała 2003). В нашем исследовании пресноводные формы обоих видов также занимают промежуточное положение между ними, однако группы распределены иначе: наименьшее число зубов отмечено у молоди проходной формы кумжи, наибольшее – у молоди проходной формы атлантического лосося, а молодь пресноводной формы занимает промежуточное положение между ними, проявляя большее сходство с проходными формами того же вида, чем между собой.

По-видимому, различия в результатах исследований могут быть связаны с тем, что ранее проведенные работы выполнены в основном на взрослых особях, а кумжа происходила из более северных акваторий. Показано, что по мере роста кумжи и атлантического лосося наблюдается уменьшение числа зубов и относительной длины зубного ряда, которое более выражено у лосося (Кесслер [Kessler] 1868; Kirczuk and Domagała 2003). У атлантического лосося озера Сайма (басс. Ладожского озера) эти возрастные изменения проявляются сильнее, чем у проходного лосося (Serrovaaga 1962). Это может приводить к смещению средних значений этих признаков по мере роста рыб, вследствие чего у молоди атлантического лосося в среднем наблюдается больше зубов, чем у кумжи (результат данного исследования), а у взрослых рыб – наоборот (Кесслер [Kessler] 1868; Дорофеева [Dorofeyeva] 1998; Kirczuk and Domagała 2003). Исходя из полученных результатов, можно также предположить, что молодь черноморской кумжи в среднем имеет меньше зубов, чем кумжа из других европейских акваторий. Это предположение представляется достаточно вероятным, учитывая, что при изучении формы костей черепа у кумжи из рек бассейнов Аральского, Каспийского, Черного, Балтийского и Белого морей было предложено разделить кумжу на две группы: из южных и северных морей (Salmanov and Dorofeyeva 2001).

Возможно, различия пресноводных популяций атлантического лосося по признакам «кумжеподобности» связаны с их разным эволюционным возрастом и разным происхождением.

В популяциях лосося озера Сайма и Онежского озера близки к фиксации разные гаплотипы митохондриального гена *ND1* (Nilsson et al. 2001), что, видимо, свидетельствует о заселении этих озер из разных рефугиумов.

Постепенное, за несколько поколений, приспособление проходного атлантического лосося к нагулу в пресной воде предполагает быстрый отбор (см. обсуждение проблематики «быстрой» или «современной» эволюции в работах Hendry and Kinnison 1999; Reznick and Ghalambor 2001; McKinnon and Rundle 2002; Hendry et al. 2008) и, соответственно, существенную роль небольшого числа генов в процессе такой адаптации. Действительно, обнаруженные нами различия по остеологическим признакам между молодью кумжи, пресноводного и проходного лосося – значимый аргумент в пользу сравнительно высокой генетической обусловленности этих признаков, как и ранее проведенное сравнение искусственно выращенных и собранных в природе выборок молоди пресноводного и проходного лососей (Yurtseva et al. 2022). Конечно, условия обитания всех четырех форм отличаются – они живут в разных реках с разными условиями. Это приходится учитывать, оценивая средовую и генетическую обусловленность признаков в природных популяциях, поэтому в интерпретации результатов такого рода исследований всегда присутствует некоторая неопределенность.

Важно отметить, что реверсия остеологических признаков в сторону кумжеподобного предка у пресноводных популяций атлантического лосося неполна и затрагивает только часть признаков. Это свидетельствует о том, что в ходе видообразования остеологические признаки атлантического лосося каким-то образом «закрепились». Ранее приведены другие доказательства такого «закрепления» и высказано предположение, что оно произошло в результате крупной перестройки генома, имевшей место в ходе образования этого вида (Махров [Makhrov] 2005). Это предположение подтверждается тем, что снижение фенотипического разнообразия наблюдается у большинства видов лососевых, претерпевших в ходе эволюции аналогичные перестройки генома, при сравнении их с родственными формами, не претерпевшими таких перестроек (Makhrov 2017).

В последние годы появился ряд работ, демонстрирующих значительное влияние среды на признаки черепа рыб, в том числе лососевых (Yurtseva et al. 2010, 2022; Esin et al. 2018; Dgebuadze et al. 2020; Markevich et al. 2023). Эти работы демонстрируют, как сильно может влиять на фенотип изменение экспрессии генов (которое определяет изменение фенотипа в отсутствие изменений генотипа), однако закрепление тех или иных признаков фенотипа как видовых возможно только в результате отбора определенных аллелей определенных генов или в результате крупных перестроек генома, навсегда меняющих экспрессию целого ряда генов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наша работа показывает, что экологические формы кумжи, как и экологические формы атлантического лосося, могут значительно различаться по остеологическим признакам. Этот факт важен для понимания закономерностей внутривидовой дифференциации и оценки систематического статуса разных форм кумжи. Он свидетельствует о том, что наличие остеологических различий между формами не обязательно означает их принадлежность к разным таксонам. Кроме того, в отношении атлантического лосося подтверждается отмеченная ранее закономерность – озерно-речная форма этого вида по ряду изученных признаков оказывается морфологически ближе к генерализованному виду (кумже), чем проходная форма, поэтому в дальнейшем перспективным выглядит сравнение остеологических признаков жилых форм кумжи с эволюционно древними родами лососевых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю признательность В.А. Артамоновой (ИПЭЭ РАН) за помощь в сборе материалов для данного исследования и Е.А. Герасимовой за помощь при расстановке реперных точек на изображениях костей. Исследование проведено при финансовой поддержке темы Государственного задания № 122031100285-3 «Систематика, филогения и биогеография рыб Дальневосточных морей, Арктики, Антарктики и пресных вод России» (Юрцева А.О.).

ЛИТЕРАТУРА

- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Yur'ev A.L., Matveev A.N., Pichugin M.Y., Khlystov V.S., Korostelev N.B. and Misharina E.A. 2021. Morphological and ecological differentiation of sympatric forms of arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in Lake Tokko (Northern Transbaikalia). *Journal of Ichthyology*, **61**(1): 109–129. <http://doi.org/10.1134/S0032945221010021>
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. and Omelchenko V.T. 2000. Salmonid fishes. Population biology, genetics and management. Blackwell Science, Oxford, 354 p. <https://doi.org/10.1002/9780470999530>
- Artamonova V.S., Afanasyev S.O., Bardukov N.V., Golod V.M., Kokodiy S.V., Koulishev A.V., Pashkov A.N., Pipoyan S.K., Reshetnikov S.I. and Makhrov A.A. 2020. The center of origin and colonization routes of noble salmon of the genus *Salmo* (Salmonidae, Actinopterygii). *Doklady Biochemistry and Biophysics* **493**: 171–177. <https://doi.org/10.1134/S160767292004002X>
- Astanin L.P. and Podgorniy M.I. 1972. Morphological divergence of trouts in the lakes Kara-Kel' and Tuman-dy-Kel'. *Proceedings of the Teberdinsky State Reserve*, **8**: 204–210. [In Russian].
- Banarescu P. 1964. Fauna Republicii Populare Romine. Pisces-Osteichthyes. *Editura Acad. Rep. Pop. Romine, Bucuresti*, 962 p. [In Romanian].
- Barach G.P. 1941. Fauna of Georgia. Freshwater fish. Publishing house of the Academy of Sciences of the Georgian SSR, Tbilisi, 287 p. [In Russian].
- Barach G.P. 1957. The biology and production of the stocks of Black Sea kumzha (salmon/trout). *Ikhtiologicheskaya Komissiya, Trudy Soveshchaniy*, **7**: 235–242. [In Russian].
- Baumann E. 1954. Vergleichende Untersuchungen an jungen Lachsen und Meerforellen. *Kurze Mitt. Inst. Fischereibiologie, Univ. Hamburg*, **5**: 45–54. [In German].
- Berg L.S. 1948a. On the origin of trout and other freshwater salmon. E.N. Pavlovskiy (Ed.). In memory of academician Sergei Alekseevich Zernov. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad: 159–172. [In Russian].
- Berg L.S. 1948b. Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries. 4th edition, part 1. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow. 466 p. [In Russian].
- Borovikova E.A., Kodukhova J.V. and Semenova A.V. 2020. Phenotypic plasticity and allometry of craniological characters of anadromous and lacustrine forms of whitefish *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) as an indication of the wrong species status of *Coregonus pidschian*. *Contemporary Problems of Ecology*, **13**(6): 620–630. <https://doi.org/10.1134/S1995425520060049>

- Deschamps M.-H., Kacem A., Ventura R., Courty G., Haffray P., Meunier F.J. and Sire J.-Y. 2008.** Assessment of "discreet" vertebral abnormalities, bone mineralization and bone compactness in farmed rainbow trout. *Aquaculture*, **279**(1–4): 11–17. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.03.036>
- Dgebuadze Y.Y., Mironovskii A.N., Mendsaikhan B. and Slyn'ko Y.V. 2017.** The first case of morphological differentiation of Altai Osman *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) in a river. *Doklady Biological Sciences*, **473**(1): 57–60. <https://doi.org/10.1134/S0012496617020053>
- Dgebuadze Y.Y., Mironovskii A.N., Mendsaikhan B. and Slyn'ko Y.V. 2020.** Rapid morphological diversification of the cyprinid fish *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) in the course of formation of a reservoir in a river in the semiarid zone. *Doklady Biological Sciences*, **490**(1): 12–15. <https://doi.org/10.1134/S0012496620010019>
- Donchev S. 1962.** On the question of the origin of the Balkan trout. *Priroda (Sofia)*, **5**: 92–95 [In Bulgarian].
- Dorofeyeva E.A. 1967.** Comparative morphological foundations of the taxonomy of Eastern European salmon. *Journal of Ichthyology*, **7**(42): 3–17. [In Russian].
- Dorofeyeva E.A. 1998.** Taxonomic status, morphology and distribution of the Atlantic salmon. In: R.V. Kazakov (Ed.). Atlantic salmon. Nauka, Saint-Petersburg: 11–31. [In Russian].
- Dorofeyeva E.A. 1999.** Salmon and trout of Eurasia: comparative morphology, systematics and phylogeny. Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 55 p. [In Russian].
- Dorofeyeva E.A. 2008.** Morphological characters of lake forms of salmonid fishes of the genera *Salmo* and *Oncorhynchus* (Pisces: Salmonidae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **312**(1/2): 114–126. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2008.312.1-2.114>
- Dorofeyeva E.A. and Salmanov A.V. 2007.** Comparative osteology of trout of the genus *Salmo* and their taxonomic status. *Proceedings of GosNIORKh*, **337**: 386–396. [In Russian].
- Esin E.V. 2015.** Developmental abnormalities in salmonids (Salmonidae) under the conditions of largescale volcanic pollution of their spawning ground (using Dolly Varden *Salvelinus malma* as an example). *Russian Journal of Developmental Biology*, **46**: 88–98. <https://doi.org/10.1134/S1062360415020046>
- Esin E.V. and Sorokin Y.V. 2012.** Residential form of white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* inhabiting the warm stream discharging into Semlyachikskii firth (Kronotskii Natural Reserve, Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, **52**(2): 172–179. <https://doi.org/10.1134/S003294521202004X>
- Esin E.V., Markevich G.N. and Pichugin M.Yu. 2018.** Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, **31**(7): 1018–1034. <https://doi.org/10.1111/jeb.13283>
- Elmer K.R. 2016.** Genomic tools for new insights to variation, adaptation, and evolution in the salmonid fishes: a perspective for charr. *Hydrobiologia*, **783**(1): 191–208. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2614-5>
- Georga I. and Koumoundouros G. 2010.** Thermally induced plasticity of body shape in adult zebrafish *Danio rerio* (Hamilton, 1822). *Journal of Morphology*, **271**: 1319–1327. <https://doi.org/10.1002/jmor.10874>
- Glubokovsky M.K. 1995.** Evolutionary biology of salmonid fishes. Nauka, Moscow, 343 p. [In Russian].
- Grady J.T., Bower L.M., Gienger C.M. and Blanton R.E. 2022.** Fish scale shape follows predictable patterns of variation based on water column position, body size, and phylogeny. *Evolutionary Ecology*, **36**(1): 93–116. <https://doi.org/10.1007/s10682-021-10142-9>
- Hendry A.P., Farrugia T.J. and Kinnison M.T. 2008.** Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*, **17**(1): 20–29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03428.x>
- Hendry A.P. and Kinnison M.T. 1999.** The pace of modern life: measuring rates of microevolution. *Evolution*, **53**: 1637–1653. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb04550.x>
- Hendry A.P. and Stearns S.C. (Eds.) 2004.** Evolution illuminated: salmon and their relatives. Oxford University Press, Oxford etc., 520 p. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195143850.001.0001>
- Kalayci G., Ozturk R.C., Capkin E. and Altinok I. 2018.** Genetic and molecular evidence that brown trout *Salmo trutta* belonging to the Danubian lineage are a single biological species. *Journal of Fish Biology*, **93**: 792–804. <https://doi.org/10.1111/jfb.13777>
- Kasyanov A.N. 2009.** Study of some meristic features in the Black sea Caspian kilka (*Clupeonella cultiventris*, Clupeidae) introduced in Volga river reservoirs. *Journal of Ichthyology*, **49**(8): 642–649.
- Kazakov R.V. 1990.** Artificial support of anadromous salmon fish populations. Agropromizdat, Moscow, 239 p. [In Russian].
- Kessler K. 1868.** Materials for knowledge of Lake Onega and the Obonezh region, mainly in zoological regard. Supplement to the proceedings of the first congress of Russian naturalists. Printing house of the Imperial Academy of Sciences, Saint Petersburg. 143 p. [In Russian].
- Kirczuk L. and Domagała J. 2003.** Osteological characteristics of selected cranium bones of salmon (*Salmo salar* L., 1758) and sea trout (*Salmo trutta* m. *trutta* L., 1758). *Piscaria*, **2**(1): 87–104.
- Kotlyar A.N. 2010.** Revision of the genus Poromitra (Melampoidae): Part 6. Species of the *P. megalops*

- group. *Journal of Ichthyology*, **50**(3): 231–245. <https://doi.org/10.1134/S0032945210030033>
- Kuderskiy L.A. 1974.** On the origin of salmon and trout (*Salmo trutta* L.) in the Aral, Caspian and Montenegro basins. *Proceedings of GosNIORKh*, **97**: 187–216. [In Russian].
- Kuzishchin K.V. 2010.** Formation and adaptive meaning of intraspecific ecological diversity of salmonids (fam. Salmonidae). Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Moscow State University, Moscow, 49 p. [In Russian].
- Lajus D.L. 2001.** Variation patterns of bilateral characters: variation among characters and among populations in the White Sea herring, *Clupea pallasii marisalbi* (Berg) (Clupeidae, Teleostei). *Biological Journal of the Linnean Society*, **74**: 237–253. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01389.x>
- Lajus D.L., Knust R. and Brix O. 2003.** Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of eelpout *Zoarces viviparus* from different parts of distributional range. *Sarsia*, **88**: 247–260. <https://doi.org/10.1080/00364820310001985>
- Lajus D., Yurtseva A., Birch G. and Booth D.J. 2015.** Fluctuating asymmetry as a pollution monitor: the Australian estuarine smooth toadfish *Tetractenos glaber* (Teleostei: Tetraodontidae). *Marine Pollution Bulletin*, **101**: 758–767. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.09.038>
- Lichatowich J. 2004.** Salmon without rivers: a history of the Pacific salmon crisis. Publishing House “Dalniy Vostok”, Vladivostok. 376 p. [In Russian].
- Makhrov A.A. 2005.** “Dialectical” speciation: from brown trout (*Salmo trutta* L.) to Atlantic salmon (*S. salar* L.). In: E.I. Vorobyova and B.R. Striganova (Eds). Evolutionary factors in the formation of the diversity of the animal world. KMK Scientific Press, Moscow: 248–256. [In Russian].
- Makhrov A.A. 2017.** A narrowing of the phenotypic diversity range after large rearrangements of the karyotype in Salmonidae: The relationship between saltational genome rearrangements and gradual adaptive evolution. *Genes*, **8** (11): 297. <https://doi.org/10.3390/genes8110297>
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Murza I.G., Pashkov A.N., Ponomareva M.V., Reshetnikov S.I. and Christoforov O.L. 2018.** Ecological forms of Black Sea brown trout (*Salmo trutta labrax*) in the Mzymta River as manifestation of ontogenetic plasticity. *Russian Journal of Developmental Biology*, **49**(2): 117–127. <https://doi.org/10.1134/S1062360418020054>
- Makhrov A.A., Reshetnikov S.I., Ganchenko M.V., Pashkov A.N. and Artamonova V.S. 2014.** Influence of environmental factors on the morphological characters of the Black Sea trout (*Salmo trutta labrax*). Proceedings of the conference: Biological diversity and problems of protection of the fauna of the Caucasus – 2 (23–26 September 2014, Erevan, Armenia). Spika LLC, Erevan: 227–229. [In Russian].
- Markevich G.N., Pavlova N.S., Kapitanova D.V. and Esin E.V. 2023.** Bone calcification rate as a factor of craniofacial transformations in salmonid fish: Insights from an experiment with hormonal treatment of calcium metabolism. *Evolution & Development*, **25**(4–5): 274–288. <https://doi.org/10.1111/ede.12453>
- Matveev D. and Zharkov G. 2022.** Salmon. Fly Fishing Media, Moscow, 204 p. [In Russian].
- Mayr E. 1969.** Principles of systematic zoology. McGraw-Hill Book Co., New York, 428 p.
- McKinnon J.S. and Rundle H.D. 2002.** Speciation in nature: the three-spine stickleback model systems. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**(10): 480–488. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02579-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02579-X)
- Mina M.V. 1986.** Microevolution of fishes: evolutionary aspects of the phenetic diversity. Nauka, Moscow, 207 p. [In Russian].
- Mironovsky A.N., Dgebuadze Y.Y., Mendsaikhan B. and Slyn'ko Y.V. 2019.** Morphological differentiation of Altai osman *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae) in the Tuin-Gol River, Lake Valley, Mongolia. *Journal of Ichthyology*, **59**(1): 115–119. <https://doi.org/10.1134/S0032945219010077>
- Montgomery D.R. 2003.** King of fish. The thousand-year run of salmon. Westview Press, New York, 290 p.
- Murza I.G. and Christoforov O.L. 1988.** Some problems of reproduction of the Black Sea trout *Salmo trutta labrax* Pall. in the Mzymta River and the patterns of its puberty. *Proceedings of GosNIORKh*, **276**: 147–159. [In Russian].
- Nilsson J., Gross R., Asplund T., Dove O., Jansson H., Kelloniemi J., Kohlmann K., Loytynoja A., Nielsen E.E., Paaever T., Primmer C.R., Titov S., Vase-magi A., Veselov A., Ost T. and Lumme J. 2001.** Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area. *Molecular Ecology*, **10**: 89–102. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01168.x>
- Pakkasmaa S. and Piironen J. 2001a.** Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**(2): 231–239. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01313.x>
- Pakkasmaa S. and Piironen J. 2001b.** Water velocity shapes juvenile salmonids. *Evolutionary Ecology*, **14**: 721–730. <https://doi.org/10.1023/A:1011691810801>
- Primmer C.R. 2011.** Genetics of local adaptation in salmonid fishes. *Heredity* **106**(3): 401–403. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.158>
- Regan C.T. 1924.** Reversible evolution, with examples from fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 175–176. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1924.tb01495.x>

- Reznick D.N. and Ghalambor C.K. 2001.** The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, **112**: 183–198. <https://doi.org/10.1023/A:1013352109042>
- Robinson B. and Parsons K. 2002.** Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern post-glacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**: 1819–1833. <https://doi.org/10.1139/f02-144>
- Ruhkanyan R.G. 1989.** Karyology and origin of trout in Transcaucasia. Publishing House of the Academy of Sciences of Armenian SSR, Erevan, 166 p. [In Russian].
- Salmanov A.V. and Dorofeyeva E.A. 2001.** Comparative osteology of river and lake trouts (Genus *Salmo*). *Proceedings of the Zoological Institute*, **287**: 149–195.
- Seppovaara O. 1962.** Zur Systematic und Öcologie des Lashes und der Forellen in den Binnengewässern Finnlands. *Annales Zoologici Societatis "Vanamo"*, **24**(1): 1–86. [In German].
- Sidorov L.K. 2005.** Ichthyofauna of fresh waters of the southern Kuril Islands. Abstract of the Ph.D. thesis. VNIRO, Moscow, 25 p. [In Russian].
- Tougard C., Justy F., Guinand B., Douzery E.J.P. and Berrebi P. 2018.** *Salmo macrostigma* (Teleostei, Salmonidae): Nothing more than a brown trout (*S. trutta*) lineage? *Journal of Fish Biology*, **93**: 302–310. <https://doi.org/10.1111/jfb.13751>
- Trewavas E. 1953.** Sea-trout and brown-trout. *Salmon and Trout Magazine*, **139**: 199–215.
- Turan D., Kottelat M. and Engin S. 2009.** Two new species of trouts, resident and migratory, sympatric in streams of northern Anatolia (Salmoniformes: Salmonidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **20**(4): 333–364.
- Vasiliu G.D. 1966.** Contribuții la cunoașterea populației de păstrăvi (*Salmo trutta fario* L.) din unele ape ale regiunii Crișana. *Bul. Inst. Cerc. proiec. Pisc.*, **25**(1): 55–65. [In Romanian].
- Vasil'eva E.D. 1999.** Skull variation in bony fish: evolutionary and taxonomic aspects. Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Moscow State University, Moscow, 46 p. [In Russian].
- Vehanen T. and Huusko A. 2011.** Brown trout *Salmo trutta* express different morphometrics due to divergence in the rearing environment. *Journal of Fish Biology*, **79**: 1167–1181. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03093.x>
- Vladimirov V.I. 1948.** Brown trout of Armenia and its relationship to other representatives of the *Salmo* genus. *Proceedings of Sevan Hydrobiol. Station*, **10**: 87–178. [In Russian].
- Yurtseva A. 2014.** Intraspecific morphological heterogeneity of Atlantic salmon in the wild and aquaculture. In: P.T.K. Woo and D.J. Noakes (Eds) *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance*. NOVA Publishers, New York: 23–45.
- Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V. and Makhrov A. 2010.** Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia. *Journal of Applied Ichthyology*, **26**: 307–314. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01427.x>
- Yurtseva A., Lajus D., Makhrov A. and Artamonova V. 2014.** Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the border of distribution range: patterns of osteological variation. *Journal of Applied Ichthyology*, **30**: 721–727. <https://doi.org/10.1111/jai.12515>
- Yurtseva A.O., Lajus D.L., Makhrov A.A., Shirokov V.A., Shurov I.L. and Artamonova V.S. 2022.** Effects of the habitat and genotype on osteological traits in landlocked and anadromous ecological forms of Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758. *Diversity*, **14**: 806. <https://doi.org/10.3390/d14100806>
- Zelinsky Yu.P. 1976.** Osteological differentiation and some questions of the genesis of anadromous and landlocked populations of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in basins of the White and Baltic seas. *Journal of Ichthyology*, **16**(97): 283–295. [In Russian].
- Zelinsky Yu.P. 1985.** Structure and differentiation of Atlantic salmon populations and forms. "Nauka", Leningrad, 128 p. [In Russian].